



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

Sucesión y dimensiones ecológicas en bosques tropicales secundarios

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA AMBIENTAL)

PRESENTA:

ALEJANDRA VANESA TAURO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Miguel Martínez-Ramos
CIEco, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo
Facultad de Ciencias, UNAM
Dr. Horacio Armando Paz Hernández
CIEco, UNAM

MÉXICO, D.F. Marzo, 2013



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

Sucesión y dimensiones ecológicas en bosques tropicales secundarios

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA AMBIENTAL)

PRESENTA:

ALEJANDRA VANESA TAURO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Miguel Martínez-Ramos
CIEco, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo
Facultad de Ciencias, UNAM
Dr. Horacio Armando Paz Hernández
CIEco, UNAM

MÉXICO, D.F. Marzo, 2013

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

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 30 de julio del 2012, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) de la alumna **Tauro Alejandra Vanesa** con número de cuenta **510452920** con la tesis titulada: **"Sucesión y dimensiones ecológicas en bosques tropicales secundarios"** bajo la dirección del **Dr. Miguel Martínez Ramos**.

Presidente:	Dra. Karina Boege Paré
Vocal:	Dr. Alfonso Valiente Banuet
Secretario:	Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo
Suplente:	Dra. Patricia Balvanera Levy
Suplente:	Dr. Horacio Armando Paz Hernández

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 30 de enero del 2013.

María del Coro Arizmendi

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

Agradecimientos

Al Posgrado de Ciencias Biológicas de la UNAM por todas las facilidades para desarrollar este trabajo.

Al CONACYT por la beca de manutención (n° 239905) recibida en el periodo 2010 a 2012.

Al Centro de Investigaciones en Ecosistemas por ser el espacio de formación en esta etapa.

Por su apoyo y asesoría a mi tutor Dr. Miguel Martínez-Ramos, y los miembros de mi comité tutorial y jurados: Dres. Horacio Armando Paz-Hernández, Jorge Arturo Meave del Castillo, Alfonso Valiente-Banuet, Karina Boege-Paré y Patricia Balvanera-Levy.

¡GRACIAS!

A Jorge Rodríguez-Velázquez por su apoyo con las bases de especies de las parcelas. A Gilberto Jamangapé, su sobrino Toño y a Luz María Domínguez Gutú por su ayuda en campo. A Omar Hernández por su apoyo para mi primera incursión en el sitio de estudio. A Madelon Lohbeck, Elisabeth Schüller y Peter Hietz por colaborar con sus datos de hojas y densidad de madera. Al Biólogo Emerit-MeléndeZ por permitirme medir semillas de algunas especies presentes en el Laboratorio de Germoplasma y Banco de Semillas del ex Instituto de Historia Natural, Chiapas. A los curadores de los Herbarios IEB, XAL, MEXU, a Pablo Carrillo por su apoyo e introducción al manejo de un herbario. Agradezco a Fabricio Villalobos su colaboración en la programación de los modelos nulos. A la Lic. Dolores Rodríguez-Guzmán, la Lic. Atzimba López y el Dr. Armando Rodríguez-Reyes por el apoyo que me brindaron en los trámites administrativos. Gracias Miguel, Horacio y Jorge, profesores que acompañaron mi aprendizaje y el crecimiento en este proyecto.

Gracias a todos quienes generosamente compartieron sus conocimientos y experiencias en el tema: Toño Sierra-Huelz, Cecilia Blundo, Victoria Vaieretti, Paulina Trejo, Paula Meli, Braulio Santos, Radika Bhaskar, Angela Camargo, Vania Torres, Lucero Sevillano, Leonel Toledo, Geovana Carreño, Madelon Lohbeck, Romeo Saldaña. Las chicas funcionales y amigos del laboratorio: Pachi, Paula, Angela, Aline, Susana, Juan Carlos, Pauloc, Francelli, Isela, Saúl. A mi familia y amigos de todos los tiempos.

Índice

i	Resumen	1
ii	Abstract	3
1.	Introducción	5
1.1	Rasgos funcionales y dimensiones ecológicas.....	8
1.2	Gradiente lumínico en la sucesión como eje de variación ambiental.....	13
1.3	Trayectorias de los rasgos funcionales en la sucesión según la composición de las especies –medidas simples de posición y dispersión.....	15
1.4	Filtros que explican los patrones observados.....	19
1.5	Filtros que explican los patrones observados en la sucesión – usando medidas simples de dispersión.....	22
1.6	Trayectoria de los rasgos funcionales en la sucesión según la estructura de la comunidad – medidas ponderadas de posición y dispersión.....	25
2.	Materiales y métodos	30
2.1	Sitio de estudio.....	30
2.2	Especies.....	31
2.3	Rasgos funcionales.....	31
2.4	Síndromes de polinización y de dispersión.....	36
2.5	Análisis de datos.....	37
2.6	Cálculo de medidas de posición y dispersión de los rasgos funcionales.....	37
2.7	Trayectorias sucesionales de los rasgos funcionales según medidas de posición....	42
2.8	Trayectorias sucesionales de los rasgos funcionales según medidas de dispersión..	44
2.9	Trayectorias sucesionales generadas por modelos nulos.....	45
3.	Resultados	47
3.1	Medidas de posición simple: trayectorias sucesionales.....	48
3.2	Medidas de posición ponderada. Trayectorias sucesionales.....	53
3.3	Medidas de dispersión simple: trayectorias sucesionales y filtros ambientales.....	54
3.4	Medidas de dispersión ponderada: trayectorias sucesionales.....	59
4.	Discusión	64
4.1	Cambio de los rasgos funcionales a través de la sucesión (medidas de posición).....	65
4.2	Estrategia de la economía del recurso: rasgos funcionales de las hojas.....	65
4.3	Estrategia de la economía del recurso: densidad de madera.....	68

4.4 Estrategia de dispersión-regeneración: tamaño de las semillas y síndromes de dispersión.....	70
4.5 Filtros ambientales en la sucesión secundaria: convergencia a divergencia.....	74
4.6 Filtros ambientales en la sucesión secundaria: divergencia.....	75
4.7 Filtros en el bosque maduro.....	78
4.8 Cambios de los rasgos según medidas de posición y dispersión ponderadas.....	81
5. Conclusiones	85
6. Literatura citada	88
7. ANEXO	99

Lista de Cuadros y Figuras

CUADRO 1.....	13
CUADRO 2.....	19
FIGURA 1.....	22
CUADRO 3.....	25
CUADRO 4.....	32
FIGURA 2.....	39
CUADRO 5.....	43
FIGURA 3.....	49
CUADRO 6.....	50
CUADRO 7.....	51
FIGURA 4.....	53
CUADRO 8.....	55
FIGURA 5.....	56
CUADRO 9.....	57
CUADRO 10.....	57
FIGURA 6.....	61
CUADRO 11.....	62
CUADRO 12.....	62
CUADRO 13.....	87
Cuadro I (ANEXO).....	99
Cuadro II (ANEXO).....	100

Resumen

El estudio de procesos de ensamblaje basado en rasgos funcionales nos permite entender el cambio de las especies en el tiempo, y el papel de diferentes filtros ambientales que determinan el proceso sucesional. Si los rasgos funcionales son una expresión de la respuesta de las especies a un gradiente ambiental (por ejemplo, la disponibilidad de recursos lumínicos), el valor de éstos rasgos cambiarán con la edad sucesional. Mientras en las etapas tempranas se asociarían a estrategias de adquisición rápida de recursos, en las etapas avanzadas se asociarían a estrategias de conservación de nutrientes. Estas estrategias pueden representarse como dimensiones ecológicas. La intervención de los filtros ambientales puede detectarse mediante la convergencia de los rasgos funcionales, que sugiere filtros de hábitat, o la divergencia, que sugiere filtros bióticos. Hipoteticé que si el ambiente genera condiciones físicas limitantes en etapas tempranas de la sucesión, se filtrarán rasgos que convergirán sobre el valor ambiental óptimo. Si las interacciones bióticas como la facilitación son más importantes, se filtraran rasgos contrastantes que divergirán entre sí.

Para probar estas hipótesis, colecté diferentes rasgos funcionales de árboles de más de 10 cm de DAP a lo largo de una cronosecuencia (11 sitios de 4 a 25 años de abandono), y cinco sitios del bosque maduro, de un bosque tropical húmedo de la región de de Marques de Comilla, Chiapas. Cuantifiqué las dimensiones ecológicas con diferentes métricas. El promedio para observar cambios en los patrones funcionales y analizar las diferentes estrategias, y la curtosis e intervalo para observar los comportamientos de variación e inferir la acción de filtros que determinan el ensamblaje durante la sucesión secundaria. Analicé los cambios de siete rasgos funcionales según la incidencia de las especies y su abundancia relativa (media ponderada de la comunidad) en relación a la edad de abandono. Comparé las trayectorias de los rasgos del

bosque secundario contra los del bosque maduro. Probé el comportamiento de cinco rasgos funcionales versus el azar con un modelo nulo usando la incidencia de las especies en la cronosecuencia. Probé el mismo modelo nulo para el bosque maduro.

Encontré tanto a nivel de incidencia de especies como a nivel de medidas ponderadas que el tamaño promedio de la hoja disminuyó con la edad sucesional, mientras la densidad de madera aumentó. Esto coincide con la estrategia de asignación-conservación de recursos en la sucesión secundaria. El volumen de semilla y la proporción de vectores de dispersión bióticos, rasgos asociados con la estrategia de dispersión-regeneración, aumentaron con la edad sucesional. Los rasgos asociados con la economía de la hoja se relacionaron con la edad de abandono únicamente a través de las medidas ponderadas, reflejando la importancia de la estructura de la comunidad en capturar la respuesta de las especies al gradiente ambiental. La variación de los rasgos en la cronosecuencia estudiada sugirió que los filtros bióticos fueron más importantes que los filtros de hábitat, es decir que la facilitación es la fuerza dominante en determinar el cambio de especies con diferentes rasgos funcionales. Sin embargo, el área foliar específica mostró la existencia de filtros de hábitat en etapas iniciales y filtros bióticos en etapas avanzadas de la sucesión secundaria. Es decir, que las condiciones estresantes del ambiente limitan las especies presentes al inicio de la sucesión, en tanto los filtros bióticos comienzan a operar rápidamente en etapas avanzadas de la sucesión. En el bosque maduro los filtros de hábitat y bióticos intervinieron simultáneamente en el ensamblaje de la comunidad. Este trabajo aporta al estudio de la sucesión secundaria desde una aproximación que enfatiza las dimensiones ecológicas, ubicando a las especies en una posición dentro de un gradiente continuo de recursos de acuerdo a sus rasgos. A la vez contribuye al entendimiento de los filtros ambientales como determinantes en el cambio de especies durante el proceso sucesional a partir de la variación en las dimensiones.

Abstract

Analyzing plant community assembly processes using a trait-based approach helps to understand how species change over time and how different environmental filters drives successional process. If functional traits reflect species response to an environmental gradient (i.e. light availability), trait values will change with fallow age. While, in early succession changes should be associated with high acquisitive strategies, in later succession changes should be associated with conservative strategies. These strategies could be representing like ecological dimensions. Environmental filtering could be shown either through trait convergence suggesting habitat filtering, or through trait divergence suggesting biotic filtering. I hypothesized that if habitat conditions are harsh in early succession, trait filtering will converge around an optimal environmental value. In contrast, if biotic interactions as facilitation are more important, trait filtering will diverge.

To test these hypotheses, I measured different functional traits on ≥ 10 cm DBH trees in a tropical wet forest in the Lacandona forest, Chiapas, Mexico. Trees were located along a chronosequence in 11 plots (range from 4 to 25 years old plots), and in five mature forest plots. I quantified ecological dimensions with different metrics, mean and variation (range and kurtosis). The mean was important to observe functional patterns and to analyze different strategies, and variation was important to observe the trait behavior that drove assembly processes across secondary succession. I analyzed changes of seven functional traits, depending on species incidence and relative abundance (community weighted mean), in relation to fallow age. I compared secondary forest vs. mature forest trait trajectories. Using null models, I tested if successional tendency of five functional traits had changed through time versus chance,

depending on species incidence. The same null model was also used to test mature forest community traits.

In both, the incidence of species and the weighted measurements, I found that mean leaf size decreased while wood density increased with fallow age. These results coincide with the acquisitive-conservative strategies hypothesis in secondary succession. Seed volume and biotic dispersers, traits associated with dispersal-regenerative trade-off across secondary succession, increased with fallow age. Leaf economic spectrum traits changed with fallow age only using community weighted mean, revealing the importance of the community structure in capture species response to environmental gradient. Trait variation in the chronosequence studied reveal that biotic filters were more important than habitat filters, suggesting that facilitation is the dominant force that drives species change with different functional traits. However, specific leaf area showed habitat filters in early succession and biotic filters in later succession. Therefore, harsh environmental conditions limit species presence at the beginning of secondary succession and biotic filters become important later in the succession. In a mature forest, both habitat and biotic filters are important drivers for community assembly in adult trees. This study highlights the importance of understanding secondary succession process considering the ecological dimensions, which place, species within a resource continuum gradient. Additionally, the study contributes to the understanding of environmental filters as drivers of species change across successional process.

Introducción

La sucesión secundaria, entendida como el cambio temporal de la composición de especies y de la estructura de una comunidad biótica después de una perturbación (Walker *et al.* 2010), opera a través de una variedad de mecanismos que actúan a diferentes escalas espacio-temporales y sobre diferentes atributos ecológicos de las especies. Si bien el estudio de estos mecanismos fueron explorados al inicio del siglo veinte por Clements, Gleason y otros (Chazdon 2008), y más recientemente por Connell y Slatyer (1977) y Pickett *et al.* (1987), aún no hay un acuerdo sobre cómo actúan los mecanismos en la sucesión (Walker *et al.* 2010).

Una contribución al campo de la investigación en la sucesión es el estudio de los mecanismos desde los enfoques de la teoría de ensamblaje de comunidades (Young *et al.* 2001) y de la ecología de comunidades basada en rasgos funcionales. Actualmente, el consenso de la teoría ecológica propone que los mecanismos generales que explican el ensamblaje de la comunidad están asociados con procesos tanto determinísticos como estocásticos. Entre los primeros se encuentran las ideas sobre los procesos de ensamblaje basados en el nicho, que explican la presencia de las especies como resultado de limitantes ambientales abióticos y bióticos (desplazamiento competitivo, similitud limitante [Hubbell 2001, Chave 2008]), facilitación [Connell y Slatyer 1977, Verdú *et al.* 2009, Walker *et al.* 2010b]). Entre los segundos se encuentran las ideas sobre los procesos de ensamblaje basados en la dispersión (Hubbell 2001, Chave 2008), que hace referencia a mecanismos neutrales como los propuestos por la Teoría Unificadora de la Biodiversidad y Biogeografía (Hubbell, 2001). Las ideas neutrales proponen que el ensamblaje de la comunidad está dirigido por factores históricos y eventos demográficos dirigidos por el azar (Hubbell, 2001).

Actualmente los modelos de sucesión no excluyen mecanismos basados en procesos estocásticos (Chazdon 2008), que puedan ocurrir en momentos específicos del avance sucesional (Harpole y Tilman 2006). El efecto de estos procesos estocásticos (por ejemplo el momento de llegada de las especies colonizadoras, las interacciones entre especies colonizadoras) podrían alterar la predicción de las trayectorias sucesionales (Walker *et al.* 2010b). Sin embargo, una cantidad indefinida de factores rigen la dinámica de la comunidad (Chazdon 2008). Lo mencionado anteriormente, convierte en un desafío comprender y distinguir la importancia relativa de procesos determinísticos o estocásticos que actúan en el ensamblaje de las comunidades sucesionales (Vandermeer 1996, en Chazdon 2008).

Los procesos de ensamblaje se pueden inferir con base en datos observacionales, por ejemplo cuantificando convergencias y divergencias ecológicas entre especies que coexisten, empleando rasgos (caracteres) funcionales de los organismos (Kraft y Ackerly 2010). Un rasgo funcional es un carácter morfológico, fisiológico o conductual medido a nivel del individuo y que afecta su adecuación (Violle *et al.* 2007). Un rasgo funcional refleja las adaptaciones de los organismos a la variación en el ambiente físico y puede expresar disyuntivas (ecofisiológicas o evolutivas) entre diferentes funciones (*e.g.* mantenimiento, crecimiento, reproducción) que operan dentro del organismo (Ackerly *et al.* 2000). La distribución de los rasgos funcionales dentro y entre comunidades posibilita interpretar los procesos de ensamblaje a la luz de los esquemas de estrategias ecológicas de las plantas (Westoby 1998). Estas estrategias pueden representarse como dimensiones ecológicas (DE) en las cuales las especies se ubican en un eje o gradiente ambiental de acuerdo con sus rasgos funcionales.

Las DEs se pueden cuantificar teniendo en cuenta las **medidas de posición y de dispersión** de los rasgos funcionales de las especies que conforman una comunidad. Las medidas

de posición cuantifican la ubicación media que tiene una comunidad a lo largo de una DE y pueden obtenerse calculando el valor promedio o la mediana de los rasgos de las especies de la comunidad. Las medidas de dispersión (o amplitud) cuantifican la convergencia o divergencia de los valores de los rasgos funcionales entre las especies, dentro o entre comunidades, y pueden obtenerse a través de medidas de variación estadísticas tales como el intervalo (valor máximo – valor mínimo), el coeficiente de variación o la curtosis. Modificaciones en las medidas de posición y dispersión pueden expresar el efecto del ambiente sobre las comunidades vegetales (Lavorel y Garnier 2002). Cambios en las medidas de posición pueden expresar el efecto de las condiciones físicas limitantes del sitio sobre las especies. Esto indica que las especies son “filtradas” selectivamente desde un acervo o flora regional (Díaz *et al.* 1999). Por otro lado, el grado de variación de los valores de los rasgos (*e.g.* amplitud o dispersión) entre las especies dentro de un sitio puede darse dentro de una amplia combinación de condiciones físicas (Westoby *et al.* 2002). De esta manera, la DE describe el comportamiento funcional de una comunidad, analizada a través de cambios en las medidas de posición y dispersión de los rasgos funcionales en respuesta a un gradiente ambiental. Tal análisis permite una aproximación a los mecanismos involucrados en el proceso de ensamblaje.

Estudiar las estrategias de las plantas a través de caracteres de historia de vida y de rasgos funcionales ha implicado un gran reto. Por un lado, se trata de elucidar el comportamiento de la variación de los rasgos funcionales en el ensamblaje de comunidades, ante la incertidumbre en el conocimiento de los mecanismos que controlan tal variación (Grime 2006). Por otro lado, se trata de comprender los mecanismos ecológicos que determinan la diversidad de especies en las comunidades bióticas (Ackerly 1996, Wright 2002). Extendiéndose este enfoque de la ecología de comunidades basada en rasgos funcionales al estudio de la sucesión vegetal en los trópicos, es

posible ayudar a entender los procesos involucrados (no sólo en el mantenimiento de la diversidad sino) en la dinámica de sustitución de especies a través del tiempo.

Rasgos funcionales y dimensiones ecológicas

Los rasgos funcionales pueden clasificarse según su **respuesta** a determinados factores ambientales como la disponibilidad de recurso, el disturbio, u otros. También pueden clasificarse por su **efecto** sobre una o varias funciones del ecosistema (Lavorel y Garnier 2002) o de la comunidad (Grime 2006). En esta tesis me concentro en las respuestas de los rasgos a un gradiente ambiental durante la sucesión secundaria.

La relación entre los rasgos funcionales y las respuestas de las plantas a factores ambientales ha sido tema particular de estudio desde hace décadas. Así se desarrollaron, por ejemplo, el esquema triangular de competencia-estrés-ruderal (o “C-S-R”, siglas en inglés) de Grime (1979 en Lavorel y Garnier 2002) o el modelo hoja-altura-semilla (o “LHS”, siglas en inglés) de Westoby (1998). Estudios recientes han tratado de delimitar grupos de rasgos funcionales de las plantas asociados a diferentes ejes de especialización ambiental (ver por ejemplo, Westoby *et al.* 2002; Wright *et al.* 2004).

Una dimensión ecológica (DE) expresa la variación en las estrategias ecológicas de las especies (por ejemplo, colonización, competencia y tolerancia). Es decir, expresa la manera en que diferentes especies aseguran la ganancia de carbono durante su crecimiento y la transmisión futura de los genes en un ambiente dado (Westoby 1998; Westoby *et al.* 2002). Se han explorado DEs independientes (ortogonales) para determinar si la variación de los rasgos funcionales responde a diferentes presiones ambientales. En este sentido, se han estudiado DEs que responden a gradientes ambientales, tales como la disponibilidad de recursos del suelo, y otras

que responden a perturbaciones del ambiente, tales como fuegos, deslaves y pastoreo (Lavorel y Garnier 2002).

En este contexto la variación de los rasgos de las hojas representa un eje de variación funcional que influye sobre el crecimiento y la supervivencia de las plantas en gradientes de recursos lumínicos y del suelo (Reich *et al.* 1999; Wright *et al.* 2004). Esta DE (conocida también como “espectro de la economía de la hoja”) representa un gradiente de variación inter-específica que va, en un extremo del gradiente, de especies que **asignan recursos** destinados a lograr altas tasas de crecimiento, a especies que **retienen nutrientes** durante periodos de vida más largos y necesariamente tienen tasas bajas de crecimiento (o ganancia de carbono) (Wright *et al.* 2004). Rijkers y colaboradores (2000) encontraron que el cociente entre la capacidad fotosintética y el contenido de clorofila en las hojas, refleja un ajuste de las plantas a la sombra. Un valor alto de este cociente (mayor capacidad fotosintética) en condiciones lumínicas altas indica que las especies invierten más de sus recursos en asimilar carbono (crecer) que en captar luz (menor contenido de clorofila), que podría ser más ventajoso en condiciones lumínicas bajas.

El comportamiento de invertir más recursos en la fotosíntesis bajo condiciones lumínicas altas puede ejemplificarse con las especies pioneras, las cuales crecen en ambientes ricos en recursos lumínicos. Estas especies producen hojas delgadas, con valores de área foliar específica (AFE) elevados, muy productivas y con alta ganancia de carbono (Ackerly y Reich 1999, Wilson *et al.* 1999). Además, estas hojas poseen tejidos poco densos, con bajo contenido de materia seca de la hoja (CMS), lo cual se asocia con una menor concentración de nitrógeno por unidad de masa (Ackerly y Reich, 1999) y áreas foliares (AF) grandes. Las características foliares opuestas se hallarían en especies que crecen en ambientes sombríos, con una baja disponibilidad de recursos lumínicos.

Las diferentes especies que coexisten en una comunidad varían en sus abundancias relativas como respuesta de los procesos subyacentes que estructuran a las comunidades (Cingolani *et al.* 2007). El significado de los rasgos funcionales como respuesta de las especies al ambiente puede evidenciarse más claramente al tener en cuenta las abundancias relativas de las especies más que la sola presencia (incidencia) de éstas (Bernard-Verdier *et al.* 2012). Conocer la DE de un rasgo en relación a la riqueza de las especies y las abundancias relativas de las mismas permite evaluar los efectos de la composición y la dominancia de las especies en la comunidad. Entonces, con el fin de conocer el significado del valor que toma un rasgo funcional como parte de las estrategias ecológicas de una especie a nivel de la comunidad se requiere conocer la DE de ese rasgo, considerando tanto la incidencia como la abundancia relativa de las especies que componen a la comunidad. Es decir, el valor de un rasgo funcional a nivel de la comunidad puede ser calculado considerando equivalentes a todas las especies (en cuyo caso se denomina “**medida comunitaria simple**”, cuando sólo se tiene en cuenta la presencia de las especies), o bien ponderando a las especies por sus abundancias relativas en el sitio (en cuyo caso se denominará “**medida comunitaria ponderada**”, Cingolani *et al.* 2007).

La exploración de las DEs ha sido un tema de investigación activa en tiempos recientes (Wright *et al.* 2004), abarcando diversos tipos de vegetación en el mundo. Si bien el estudio de los rasgos funcionales es creciente en los bosques tropicales húmedos, aún se sabe muy poco sobre las DEs en los bosques sucesionales del trópico húmedo. Algunos antecedentes, en estos bosques, se centran en el estudio de la disyuntiva demográfica entre crecimiento y mortalidad (Russo *et al.* 2008, Poorter *et al.* 2008, Wright *et al.* 2010), en el análisis de la disyuntiva entre adquisición-conservación (Poorter y Bongor 2006, Ricaño-Rocha 2007, Lohbeck *et al.* en prensa) y en disyuntivas planteadas entre varios aspectos de las semillas (Ehrlén y van Groenendael 1998,

Muller-Landau 2010). Estudiar la variación de los rasgos funcionales en un gradiente sucesional, aportaría a la construcción de un modelo conceptual de las estrategias ecológicas de las plantas en la teoría general (Westoby 1998).

Según las condiciones ambientales y los procesos de ensamblaje en las comunidades se pueden encontrar estrategias ecológicas reflejadas en la convergencia o la divergencia de rasgos funcionales entre las especies vegetales coexistentes (Vile *et al.* 2006; Grime 2006). Se ha propuesto que las diferentes estrategias que se presentan durante la sucesión ecológica pueden abarcarse en dos grandes DEs: la denominada “economía de los recursos”, relacionada con rasgos funcionales de las especies que tienen que ver con el uso de agua, de nutrientes y de luz; y la denominada “estrategias de dispersión-regeneración”, la cual está relacionada con rasgos funcionales que determinan la capacidad de dispersión y la capacidad de colonización de las plantas, tales como el tamaño y la producción de las semillas (Ravel *et al.* 2012).

Con el fin de acercarnos al entendimiento de los mecanismos ecológicos que explican el recambio de las especies a través del proceso sucesional, en la presente tesis se estudian dimensiones ecológicas de especies arbóreas, analizando rasgos funcionales relacionados con las estrategias de la economía de los recursos y de dispersión-regeneración. Una descripción de los rasgos funcionales que más comúnmente se emplean en la literatura para estudiar una DE relacionada con las estrategias antes mencionadas se puede ver en el Cuadro 1.

Específicamente, en la presente tesis se analizan rasgos funcionales que, por lado, son sensibles a cambios ambientales que se presentan en el gradiente sucesional y que, por el otro lado, están relacionados con las DEs de la economía de los recursos y de dispersión-regeneración que son relevantes al proceso de sucesión. Se incluyeron rasgos foliares relacionados con la disyuntiva de adquisición de recursos y conservación de nutrientes (AFE, CMS) y un rasgo

relacionado con funciones de absorción de luz (AF). Se incluyó también la densidad de madera (DM) como un rasgo funcional relacionado con la disyuntiva adquisición-conservación y tres rasgos reproductivos relacionados con la estrategia de dispersión-regeneración: el volumen de semilla (VS), el síndrome de polinización (SP) y el síndrome de dispersión (SD). En la sección de Materiales y métodos se detalla información sobre cada uno de estos rasgos estudiados.

de los bosques tropicales húmedos, la energía lumínica proveniente del sol es considerada un recurso clave (Ellsworth y Reich 1996). Los cambios en los niveles lumínicos son determinantes para el crecimiento y el desarrollo de las plantas (Guariguata y Ostertag 2001), así como para el recambio de especies arbóreas con diferentes requerimientos lumínicos (Chazdon *et al.* 1996). Después de que un sitio perturbado se abandona, la altura del dosel y la complejidad estructural del bosque en desarrollo aumenta en unos cuantos años (Guariguata y Ostertag 2001, Chazdon 2008), concomitantemente con una disminución rápida de la energía solar al interior del bosque (Reich *et al.* 1995). En consecuencia, se genera un gradiente vertical de luz que disminuye notablemente desde las copas de los árboles más altos hacia el piso del bosque (Chazdon *et al.* 1996, Anten y Selaya 2011). De esta manera, durante la sucesión ecológica del bosque tropical húmedo se genera un gradiente vertical de recursos lumínicos que cambia en su amplitud (desde los valores más altos en la parte alta del dosel hasta los valores más bajos en el piso del bosque) a medida que pasa el tiempo (Chazdon 2008).

Poorter y Bongers (2006) encontraron que las estrategias de captura de energía lumínica de las especies arbóreas tropicales pueden arreglarse en un continuo ambiental considerando varios rasgos funcionales de las hojas. Esta aproximación contrasta con la visión dicotómica que segrega a tales especies en pioneras o tardías (Swaine y Whitmore 1988), la cual refleja una visión simplificada de la realidad, donde la mayoría de las especies se ubican en un continuo entre estos extremos (Poorter y Bongers 2006). Estudiar la respuesta de las plantas en un gradiente ambiental continuo, posibilitaría comprender cómo se escalan los rasgos funcionales en diferentes niveles de organización (de la hoja a la planta, del individuo a la especie, de la especie a la comunidad) según sus requerimientos de luz (Poorter y Bongers 2006).

Considerando lo encontrado por Poorter y Bongers (2006), se espera que los rasgos funcionales de las especies arbóreas se segreguen en un continuo a lo largo de los gradientes lumínicos (Reich *et al.* 1995, Rijkers *et al.* 2000) presentes en la sucesión. Si tal segregación ocurriese podría sustentarse la existencia de diferentes DE en la sucesión. Una forma de evaluar esta posibilidad es analizando las trayectorias del cambio de las medidas de posición y dispersión de los valores de los rasgos funcionales de las especies que se presentan en diferentes fases de la sucesión, tanto teniendo en cuenta la incidencia (o presencia) como la dominancia (según la ponderación de los rasgos por las abundancias relativas) de las especies. Por ejemplo, si las especies responden diferencialmente al gradiente lumínico durante la sucesión, se debería encontrar al inicio de la sucesión (cuando el ambiente es rico en recursos lumínicos) a especies con estrategias de asignación de recursos para el rápido crecimiento. A medida que los recursos lumínicos decaen, por el aumento en la cobertura forestal y la interferencia lumínica que tal cobertura produce, estas especies deberían ser reemplazadas por aquellas con estrategias de conservación de nutrientes, destinados a sobrevivir en ambientes limitados en recursos (estas predicciones se verán en detalle a continuación).

Trayectorias de los rasgos funcionales en la sucesión según la composición de las especies – medidas simples de posición y dispersión

En el contexto de la hipótesis de la DE del espectro de la economía de la hoja, se espera que a medida que avanza la sucesión disminuyan los valores de los rasgos funcionales foliares que están asociados a la captura de luz y a la asignación de recursos al crecimiento (asimilación de carbono; Ellsworth y Reich, 1996), tales como el área foliar y el área foliar específica (Anten y Selaya 2011, Lohbeck *et al.* en prensa; Cuadro 2, ver al final de la sección). Por otro lado, se

espera que los valores de los rasgos funcionales que se relacionan con la capacidad de retención de nutrientes (por ejemplo, el contenido de materia seca de la hoja) aumentan con el avance de la sucesión (Garnier *et al.* 2004). A la vez, se espera que el gradiente vertical y horizontal de luz más amplio propio de los bosques con mayor edad sucesional, favorezca el acomodo de más especies especializadas en la explotación de diferentes partes de tal gradiente. Por ello, se esperaría que la variación de los rasgos funcionales foliares entre las especies aumente con el tiempo sucesional. Asimismo, una mayor representación de los diferentes valores de los rasgos al avanzar la sucesión produciría un aumento en la dispersión de los valores (*e.g.* mayor intervalo) y una distribución de frecuencias de valores por rasgo plana o platicúrtica (*e.g.* mayor curtosis).

La densidad de la madera también es clave en la determinación de las estrategias de adquisición de luz por parte de las especies arbóreas (Chave *et al.* 2009). En el contexto de la hipótesis de la DE conocida como “espectro de la economía de la madera” (Chave *et al.* 2009), se espera que las especies de árboles que se establecen y persisten en los primeros estadios sucesionales presenten, en promedio, maderas blandas, las cuales serían reemplazadas por especies con maderas duras a medida que avanza la sucesión (Cuadro 2). Sin embargo en momentos avanzados de la sucesión, la presencia de claros, con alta incidencia lumínica, en sitios avanzados de la sucesión favorecerían la presencia de especies de maderas blandas (como los árboles pioneros de géneros como *Myriocarpa*, *Cecropia*, *Ochroma*, *Trema*, *Trichospermum*, entre otros). En consecuencia, la variación entre especies de este rasgo funcional tenderá a aumentar con la edad sucesional. Como en el caso de las hojas, la mayor representación de los diferentes valores de los rasgos al avanzar la sucesión produciría un aumento en la dispersión de los valores (mayor intervalo) y una distribución de frecuencias de valores por rasgo plana o platicúrtica.

Otras predicciones sobre el cambio de rasgos funcionales durante la sucesión surgen del análisis de la DE relacionada con el espectro de dispersión y reproducción (ver arriba). En general, las especies que tienen semillas pequeñas producen cantidades abundantes de éstas que son dispersadas a distancias grandes; esta estrategia de dispersión eficiente permite la colonización de sitios que tienen altos niveles de recursos (Westoby 1998). Por el contrario, las especies que producen semillas grandes, con altos contenidos de reservas maternas, tienen una producción baja de las mismas, las cuales tienden a ser dispersadas a distancias cortas; las plántulas que emergen de estas semillas poseen estrategias para sobrevivir en lugares estresantes asociados con bajos niveles de recursos y alta incidencia de daños producidos por diferentes factores físicos (daños causados por la caída de ramas y árboles) y bióticos (como herbívoros, parásitos, hongos; Westoby 1998; Moles y Westoby 2004; Muller-Landau 2010). Las especies de semillas pequeñas tienden a ser heliófilas, de rápido crecimiento y vida corta, mientras que las especies que producen semillas grandes tienden a ser umbrófilas, de crecimiento lento y de vida larga (Poorter *et al.* 2008). En consecuencia, se espera que en promedio el tamaño de las semillas (o volumen de la semilla, VS) aumente con la edad sucesional (Cuadro 2). Para este rasgo funcional, se espera que la variación aumente durante la sucesión, en consecuencia con un aumento en la diversidad de los modos de dispersión (Opler *et al.* 1980). En los bosques maduros se presentan especies de dosel que producen semillas pequeñas dispersadas por el viento, así como especies de sotobosque o dosel medio que producen semillas de diferentes tamaños dispersadas por animales (Opler *et al.* 1980). Se espera que en la sucesión avanzada el tamaño de la semilla se vea reflejado en un aumento en la dispersión de los valores (mayor intervalo) y una distribución de frecuencias de valores por rasgo, plana o platicúrtica.

Otros dos rasgos funcionales se pueden asociar con la dimensión ecológica relacionada con el espectro de dispersión y reproducción: el síndrome de polinización (SP) y el síndrome de dispersión (SD). Estudios previos encontraron que el patrón de estos síndromes cambia a través de la sucesión, con los cambios en la complejidad de la estructura y la composición de la vegetación (Parrish y Bazzaz 1979; Opler *et al.* 1980; Albrecht *et al.* 2010). El patrón observado para el SP es que con el avance de la sucesión se incrementa la diversidad del sistema planta-polinizador (Albrecht *et al.* 2010), pasando de plantas cuyos agentes de polinización son de tipo abióticos en las fases sucesionales tempranas a aquellas que son polinizadas por agentes bióticos en las fases tardías (Opler *et al.* 1980). Respecto al SD, se ha observado que en los estadios tempranos es más frecuente encontrar especies con semillas pequeñas y secas, dispersadas por el viento o de manera pasiva por gravedad (Opler *et al.* 1980), aunque también se encuentran especies cuyas semillas pequeñas son dispersadas por murciélagos y aves como ocurre con las especies de *Cecropia* sp. (Medellin y Gaona 1999). Con el avance de la sucesión aumenta el predominio de plantas con dispersión biótica cuyas semillas, contenidas en frutos carnosos, o que poseen arilos, son dispersadas por aves y mamíferos. Sin embargo, no es raro encontrar a especies que producen semillas secas de gran tamaño que son dispersadas por gravedad en los momentos tardíos de la sucesión. Las especies con mecanismos de dispersión explosivos se presentan en baja frecuencia y no se asocian a algún estadio sucesional en especial (Opler *et al.* 1980). Por estas razones, se espera que la proporción de especies con agentes de polinización y dispersión de tipo biótico aumente con la edad sucesional (Cuadro 2).

CUADRO 2.

Predicciones sobre el cambio esperado a través de la sucesión en las medidas de posición (media o mediana) y de dispersión (intervalo y curtosis) de diferentes rasgos funcionales a través de la sucesión tanto para la incidencia como para la dominancia (ver sección correspondiente a rasgos ponderados) de las especies. El intervalo y la curtosis están inversamente relacionados (ver Materiales y métodos para más detalles).

Rasgo	Dirección de la predicción al aumentar la edad de abandono		
	Medida de posición	Medidas de dispersión	
		Intervalo	Curtosis
AF	Disminuye	Aumenta	Disminuye
AFE	Disminuye	Aumenta	Disminuye
CMS	Aumenta	Aumenta	Disminuye
DM	Aumenta	Aumenta	Disminuye
VS	Aumenta	Aumenta	Disminuye
SP	Aumenta polinización biótica	-	-
SD	Aumenta dispersión biótica	-	-

AF, área foliar; AFE, área foliar específica; CMS, contenido de materia seca de la hoja; DM, densidad de la madera; VS, volumen de semilla; SP, síndrome de polinización; SD, síndrome de dispersión.

Filtros que explican los patrones observados

Si los patrones observados para las medidas simples (Cuadro 2) son el resultado de procesos subyacentes que actúan como “filtros” ambientales (*sensu* Keddy 1992) sobre las especies, entonces podría pensarse que los mecanismos asociados a procesos determinísticos, más que a los procesos estocásticos, son los que determinan la sucesión. Considerando un acervo regional de especies, se ha propuesto que las especies con un cierto “tipo” de rasgos funcionales pueden coexistir en un sitio determinado (convergencia o sub-dispersión), mientras que otras se excluyen y diferencian (divergencia o sobre-dispersión; Keddy 1992, Weiher y Keddy 1995). En general,

CUADRO 1.

Rasgos funcionales fáciles de medir en muchas especies, de uso general en la literatura, y sus funciones asociadas. Información adaptada de: Hodgson *et al.* (1999); Weiher *et al.* (1999); Cornelissen *et al.* (2003); Lavorel y Garnier (2002); Stubbs y Wilson (2004); Lavorel *et al.* (2007).

Rasgos	Función asociada
<i>Planta completa</i>	
Longevidad, forma de crecimiento, biomasa aérea, altura	Longevidad de la planta; tolerancia a la perturbación; fecundidad; habilidad competitiva.
<i>Semillas y otros rasgos reproductivos</i>	
Masa y forma de semilla, modo de dispersión y polinización, inicio y período de floración	Fecundidad; dispersión (distancia); longevidad en el banco de semillas; reclutamiento; escape al estrés o al disturbio.
<i>Hoja</i>	
Área foliar, forma, área foliar específica, dureza, grosor, contenido de materia seca, contenido de nitrógeno, fosforo, fenología, contenido de clorofila	Absorción de nutrientes; descomposición de hojarasca; tasa de crecimiento relativo; tolerancia al estrés; capacidad fotosintética; captura de luz; estrategia de crecimiento.
<i>Tallo</i>	
Densidad de la madera, grosor de la corteza, habilidad para rebrotar	Intercepción de la luz; almacenamiento de carbono; tolerancia a la perturbación.
<i>Raíz</i>	
Densidad, diámetro, longitud específica, tubérculos (presencia)	Absorción (nutrientes, agua); almacenamiento de nutrientes.

Gradiente lumínico en la sucesión como eje de variación ambiental

Para estudiar una dimensión ecológica es necesario definir un gradiente de recursos. Los cambios ambientales que suceden después del abandono de campos agrícolas generan gradientes en luz, humedad y nutrientes (Vile *et al.* 2006), que pueden afectar la regeneración de la vegetación y el desempeño de especies de plantas con rasgos funcionales contrastantes. En la sucesión secundaria

los filtros ambientales pueden ser agrupados en dos grandes categorías: filtros de hábitat y filtros bióticos (Figura 1).

Los filtros de hábitat impiden el establecimiento de especies que no presentan adaptaciones específicas al ambiente físico-químico presente en el hábitat (por ejemplo, composición química, pH y textura del suelo), favoreciendo la similitud funcional entre las especies. Los filtros bióticos, por el contrario, operan a través de la competencia entre especies por recursos con disponibilidad limitada (Chave 2008), a través de la acción diferencial de herbívoros, patógenos o parásitos o a través de otras interacciones bióticas como la facilitación entre especies (Verdú *et al.* 2009). Así, los filtros bióticos limitan la similitud funcional entre las especies, conduciendo a la diferenciación de nicho (Stubbs y Wilson 2004, Kraft *et al.* 2008, Cornwell y Ackerly 2009).

Mediante el análisis de la variación inter-específica de los valores de rasgos funcionales se pueden evaluar los efectos de mecanismos asociados a procesos determinísticos *versus* el azar (Kraft *et al.* 2008; Paine *et al.* 2011). De este modo, también es posible detectar procesos que se basan en estrategias o DEs en un continuo, más que en la asignación de las especies en grupos o categorías ecológicas (Kraft y Ackerly 2010). Dicho análisis se basa en la comparación de los valores observados de los rasgos funcionales con los esperados por azar, generados a través de modelos nulos. Estos modelos generan un patrón en ausencia de un mecanismo particular y suponen que las interacciones entre especies no influyen en la estructuración de la comunidad (Gotelli y McGill 2006). Las desviaciones entre los valores observados y los esperados por azar pueden usarse para evaluar la operación de mecanismos ecológicos en el ensamblaje de las comunidades locales.

Si los filtros de hábitat tienden a reducir la variabilidad de los valores de los rasgos funcionales dentro de la comunidad, se espera que tal variabilidad (intervalo estrecho o distribución de frecuencias apuntada, Figura 1) sea menor que la que puede esperarse por azar (Weiher y Keddy 1995, Cornwell *et al.* 2006, Cornwell y Ackerly 2009, Jung *et al.* 2010). En contraste, los filtros bióticos tienden a aumentar la variabilidad de los valores de los rasgos (intervalo de variación amplio o distribución de frecuencias plana; Figura 1), imposibilitando la coexistencia de especies ecológicamente similares y conduciendo a la divergencia de los valores de los rasgos funcionales dentro de la comunidad (Weiher y Keddy 1995). Como resultado, se espera que se amplifiquen las diferencias funcionales entre las especies coexistentes y la variabilidad inter-específica de los valores de los rasgos funcionales sea mayor que lo esperado por el azar (Kraft *et al.* 2008, Cornwell y Ackerly 2009).

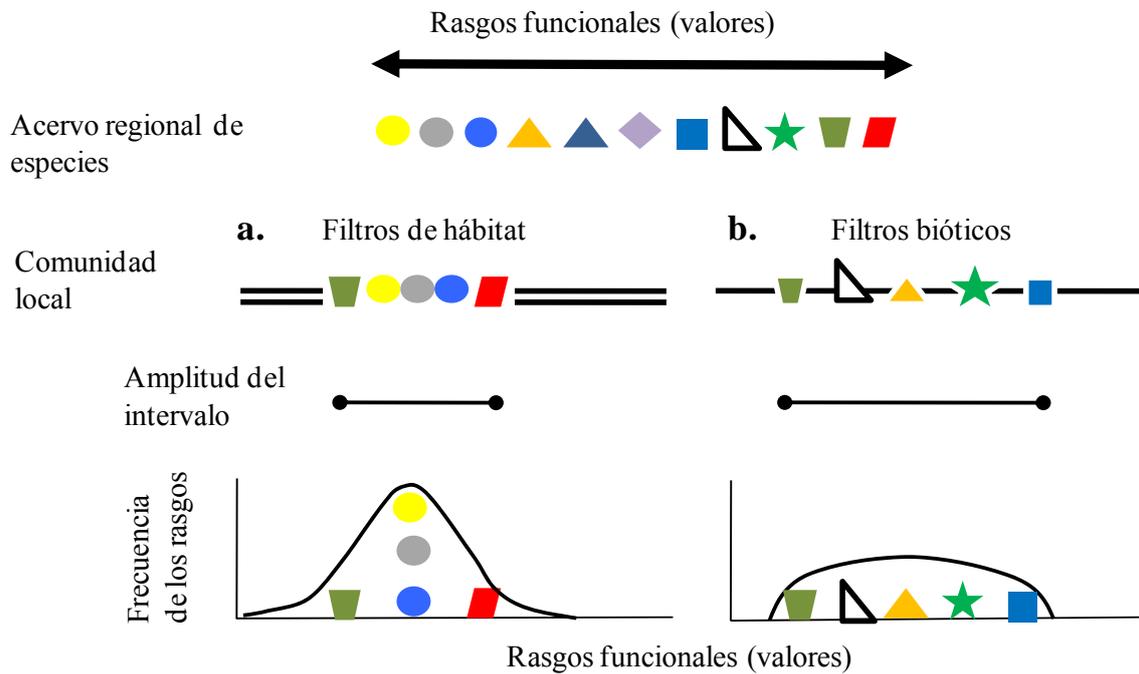


FIGURA 1.

Acción de diferentes filtros ambientales (de hábitat y bióticos) sobre una comunidad local de especies. Considerando un conjunto regional de especies, sólo algunas especies pasan estos filtros en función de sus rasgos funcionales, conformando la comunidad actual. Si los filtros de hábitat son preponderantes (a), el intervalo de variación en los valores de los rasgos funcionales será estrecho (valores de los rasgos funcionales convergentes hacia un óptimo) y la distribución de frecuencias estará concentrada en el punto medio. Por el contrario, si los filtros bióticos son preponderantes (b) el intervalo de variación se amplifica y se espera que la distribución sea platicúrtica (valores de rasgos funcionales divergentes). Cada símbolo representa una especie; los que tienen la misma forma pero diferente color representan especies con rasgos funcionales similares, mientras que los símbolos con diferente forma y color representan especies con diferentes rasgos funcionales (figura modificada de Cornwell y Ackerly 2009).

Filtros que explican los patrones observados en la sucesión – usando medidas simples de dispersión

En la sucesión secundaria del bosque tropical húmedo se podría esperar que los filtros de hábitat (convergencia) operen en etapas tempranas de la sucesión y los filtros bióticos (divergencia) en etapas avanzadas (Leps y Rejmánek 1991). Sin embargo, existe evidencia tanto para la

divergencia de atributos funcionales durante la sucesión (Stubbs y Wilson 2004) como de su convergencia a través de este proceso (Christensen y Peet 1984).

Si se espera que los filtros de hábitat determinen el recambio de especies en los primeros años de la sucesión y los filtros bióticos sean progresivamente más importantes a medida que la sucesión avanza (Guariguata y Ostertag 2001, Vile *et al.* 2006, Chazdon 2008) entonces debería presentarse una divergencia de rasgos funcionales entre las especies con el tiempo sucesional. La radiación lumínica (tanto en tipo como en cantidad) influye en varios procesos a diferentes escalas de organización (desde el individuo al ecosistema; Valladares *et al.* 2004). Si la radiación solar actúa como un filtro de hábitat (por ejemplo, generando elevadas cargas térmicas), se espera que durante las fases tempranas de la sucesión se establezcan especies cuyos rasgos funcionales les confieren tolerancia a tales condiciones, mientras que las especies que funcionalmente no pueden tolerar altos niveles de estrés térmico no prosperarían aunque sean capaces de arribar al sitio. Por el contrario, si la radiación solar es baja se ha observado que mientras muchas especies pueden tolerar bajos niveles de tal radiación, sólo pocas pueden reproducirse bajo esas condiciones (Valladares *et al.* 2008). Por lo tanto, en esas circunstancias la amplitud del intervalo en de variación inter-específica para los rasgos funcionales debería ser estrecho, es decir, las especies se acercarían al valor “óptimo”, mostrando una distribución de frecuencias de tipo leptocúrtica (Figura 1; Kraft *et al.* 2008; Schamp *et al.* 2008; Cornwell y Ackerly 2009; Paine *et al.* 2011). Por otro lado, si la variación vertical de la energía solar funciona como un gradiente de recursos y las especies se encuentran funcionalmente diferenciadas en la explotación de diferentes partes de ese gradiente, se esperaría que la variación fuese mayor que la esperada por azar. Si se analiza la variación inter-específica a través de una distribución de frecuencias de las especies considerando los valores de un rasgo funcional, la distribución resultante mostraría una

forma platicúrtica (Figura 1). Ya que la amplitud del gradiente vertical lumínico aumenta con el desarrollo de la sucesión, y más especies con diferentes valores del rasgo funcional se acomodan en este gradiente, se esperaría que los filtros bióticos fuesen más importantes en las etapas avanzadas de la sucesión (Cuadro 3). Estos filtros bióticos estarían asociados a la competencia por recursos que posibilita la coexistencia entre organismos. Esta idea se resume en el concepto de similitud limitante la cual establece que, al evitar la exclusión competitiva mediante la diferenciación de nicho, los rasgos de las especies coexistentes son más diferentes entre sí que aquellas que ocupan diferentes sitios (Götzenberger *et al.* 2012).

Aunque hay mayor énfasis en el estudio de filtros bióticos asociados a la competencia, se ha mostrado que la facilitación tiene un rol determinante en la sucesión secundaria de diversos sistemas vegetales (Connell y Slatyer 1977, Verdú *et al.* 2009, Walker *et al.* 2010b). Tanto interacciones bióticas positivas como negativas se han explorado como determinantes del ensamblaje de especies al inicio de la sucesión (Walker *et al.* 2010b), aunque se ha hecho énfasis en que las interacciones positivas son las esperadas en determinar el ensamblaje en estadios tempranos e intermedios de la sucesión (Raavel *et al.* 2012). La facilitación estructura las comunidades al aumentar la abundancia de algunas especies cuya presencia determina condiciones que permiten la existencia de otras especies, incrementando así la diversidad (Woods 2007, Verdú *et al.* 2009). En consecuencia podría esperarse una situación inversa a la descrita en el párrafo anterior, es decir al inicio de la sucesión las interacciones bióticas como la facilitación producen la divergencia en los valores de los rasgos al inicio de la sucesión y los filtros de hábitat conducen a la convergencia hacia las etapas sucesionales avanzadas. Bajo este escenario, los filtros de hábitat en momentos avanzados podrían estar relacionados con condiciones ambientales limitantes diferentes a la baja radiación solar. La teoría clásica de la sucesión formulada por

Clements propuso que la facilitación conduce a la convergencia de especies hacia un estado *climax* (ver Christensen y Peet 1984, Leps y Rejmanek 1991, Woods 2007) pensando que las especies dominantes afectan el ambiente físico de tal manera que determinan una asociación de especies predecible en diferentes etapas de la sucesión (Christensen y Peet 1984, Woods 2007). Aunque esta teoría ha sido muy discutida frente a evidencia contraria (Christensen y Peet 1984, Leps y Rejmanek 1991) aún se sigue poniendo a prueba (Woods 2007).

CUADRO 3.

Predicciones sobre el cambio de las medidas de dispersión (intervalo y curtosis) bajo un escenario de convergencia a divergencia de rasgos funcionales a través de la sucesión. Las medidas observadas (O) pueden cambiar por arriba o por debajo de los valores esperado por azar (E; modificado de Kraft *et al.* 2008). El caso contrario, de divergencia a convergencia, también podría darse al avanzar la sucesión, invirtiéndose los valores de las métricas evaluadas (ver el texto).

Filtro:	Comportamiento de la métrica:	
	Intervalo	Curtosis
De hábitat	Estrecho	Apuntada
	$O < E$ en sucesión temprana	$O < E$ en sucesión temprana
Biótico	Amplia	Aplanada
	$O > E$ en sucesión tardía	$O > E$ en sucesión tardía
Azar	$O = E$	$O = E$

Trayectoria de los rasgos funcionales en la sucesión según la estructura de la comunidad – medidas ponderadas de posición y dispersión

Algunos rasgos funcionales de las especies de plantas están correlacionados con su dominancia o rareza en la comunidad (Reader 1998, Pakeman y Quested 2007 en Pakeman *et al.* 2008). En

consecuencia, el estudio del comportamiento de los rasgos funcionales basado a nivel de la incidencia (presencia-ausencia) de especies en la sucesión puede ser insuficiente para entender los patrones funcionales (Grime 2006), sobre todo cuando la respuesta puede verse afectada por la abundancia relativa de las especies. Los rasgos ponderados por las abundancias de las especies capturan diferentes nichos funcionales y son críticos para detectar la respuesta funcional a un gradiente ambiental (Bernard-Verdier *et al.* 2012). La teoría del cociente de masa (“mass ratio theory”) de Grime (Grime 1998, Garnier *et al.* 2004), sostiene que los valores de las especies dominantes capturan la respuesta al cambio ambiental y definen en gran medida los procesos ecosistémicos. Es decir, la contribución de cada especie a la biomasa es importante en la definición de los patrones de cambio de los aspectos funcionales.

En los estudios que toman en cuenta la estructura de la comunidad, se pondera el valor de los rasgos funcionales en términos de algún indicador de la dominancia relativa (abundancia relativa, biomasa relativa, valor de importancia relativa) de las especies en la comunidad (Garnier *et al.* 2004; Cingolani *et al.* 2007; Violle *et al.* 2007). Es decir, se toma en cuenta los cambios que experimentan la estructura de la comunidad y los valores de los rasgos funcionales a través de sucesión y se analizan las trayectorias sucesionales de estos rasgos empleando la llamada “medida comunitaria ponderada”(o “media ponderada de la comunidad” –MPC–). Son contados los trabajos que han evaluado los cambios de los rasgos funcionales en respuesta a gradientes ambientales teniendo en cuenta la abundancia relativa de las especies más que su incidencia (Bernard-Verdier *et al.* 2012). Garnier *et al.* (2004) encontraron una relación estrecha entre los valores de diferentes rasgos funcionales de las hojas y el gradiente sucesional cuando consideraron sólo a las especies dominantes pero no cuando se incluyeron a todas las especies de la comunidad. De igual manera, Cingolani *et al.* (2007) hallaron diferencias importantes entre las

medidas simples (cuando cada especie tiene un peso similar) y las ponderadas (cuando las especies tienen un peso diferencial según su abundancia relativa) de varios rasgos funcionales estudiados en función de un gradiente ambiental y uno de perturbación. Estos autores concluyeron que los atributos funcionales y las condiciones ambientales que determinan que la dominancia de una especie en estos gradientes fueron diferentes a los que determinan la presencia de la especie en la comunidad. Estos resultados sugieren que las especies dominantes poseen rasgos funcionales distintos a aquellos de las especies raras (Cingolani *et al.* 2007).

Si la dominancia de las especies refleja la respuesta de los rasgos funcionales al gradiente estudiado en la sucesión secundaria, se espera que los cambios de los valores de los rasgos funcionales ponderados reflejen tanto la respuesta de las especies a variaciones tanto en el gradiente lumínico como a variaciones en la composición de especies (Ellsworth y Reich 1996). Es decir, se espera que las especies presenten las mismas tendencias sucesionales que pueden documentarse con el análisis de los rasgos simples (Cuadro 2). De no hallarse estos comportamientos esperados, las nuevas tendencias sugerirían una independencia de la dominancia de las especies y la relación entre los rasgos funcionales y el gradiente sucesional.

OBJETIVO GENERAL

El presente estudio analiza el cambio de diferentes dimensiones ecológicas (caracterizadas con base en rasgos funcionales de las especies) a través de la sucesión secundaria de comunidades de árboles de selva húmeda en campos agrícolas abandonados en la región de Marqués de Comillas, Chiapas. Con este análisis se exploraron posibles procesos ecológicos que rigen el recambio especies a través de la sucesión.

OBJETIVOS PARTICULARES

- 1- Comparar las trayectorias de las dimensiones ecológicas, empleando medidas de posición y dispersión de los rasgos funcionales, considerando la incidencia de las especies (medidas simples) y su dominancia relativa (medidas ponderadas), entre sitios sucesionales con diferentes edades de abandono.
- 2- Evaluar la posible existencia de filtros de hábitat y/o filtros bióticos en la sucesión secundaria estudiada.

PREGUNTAS E HIPÓTESIS

- 1- ¿Cómo cambian las medidas de posición y dispersión simples de los rasgos funcionales de las especies a través de la sucesión?

Hipótesis: Si los rasgos funcionales son una expresión de la respuesta adaptativa de las especies a un gradiente ambiental (por ejemplo, la disponibilidad de recursos lumínicos), el valor de éstos rasgos cambiarán con la edad sucesional debido a que las condiciones ambientales se van modificando a lo largo de la sucesión. Los cambios observados serán diferentes de acuerdo con el comportamiento funcional de las especies expresadas por cada rasgo (Cuadro 2).

- 2- ¿Qué procesos de ensamblaje de especies (filtros de hábitat, filtros bióticos) operan a través de la sucesión secundaria de las comunidades de árboles?

Hipótesis general: Si las tendencias sucesionales son producto de diferentes procesos determinísticos, los cambios en las medidas de dispersión de los rasgos funcionales durante la sucesión serán diferentes a aquellos esperados por azar. Si estas medidas convergen hacia una

edad sucesional se sugiere la presencia de filtros de hábitat; en cambio, si se observa divergencia de valores se sugiere la acción de filtros bióticos (Cuadro 3).

Hipótesis específica 1: Los filtros de hábitat podrían ser más importantes que los bióticos al inicio de la sucesión, cuando las condiciones estresantes (*e.g.*: cargas térmicas elevadas y desecación) actúan como factores limitantes sobre las especies de árboles que habitan en ambientes de sombra; si esto es así, se esperan trayectorias sucesionales que expresen un cambio de convergencia a divergencia en los rasgos funcionales de las especies.

Hipótesis específica 2: Los filtros bióticos podrían ser más importantes que los filtros de hábitat al inicio de la sucesión, cuando la facilitación entre especies estructura la comunidad, favoreciendo la existencia local de muchas especies con caracteres contrastantes; si esto es así, se esperan trayectorias sucesionales que expresen un cambio de divergencia a convergencia en los rasgos funcionales de las especies.

3- ¿Cómo varían las medidas de posición y dispersión ponderadas de los rasgos funcionales de las especies con la edad sucesional del bosque?

Hipótesis: Si la dominancia refleja la respuesta funcional de las especies al gradiente ambiental acaecido durante la sucesión secundaria, se espera que el cambio de las medidas de posición y dispersión de los rasgos funcionales ponderados reflejen la respuesta de las especies a variaciones en el gradiente lumínico y en la composición de especies durante la sucesión. Es decir, las trayectorias sucesionales obtenidas con medidas simples y ponderadas serán similares (Cuadro 2).

Materiales y métodos

Sitio de estudio

El presente estudio se desarrolló en el área rural de la región de Marqués de Comillas, al sur de la Reserva de Biósfera Montes Azules (16°04'N; 90°45'O), Chiapas, la cual conserva la extensión más grande de bosque tropical perennifolio en México. La región se caracteriza por presentar un promedio anual de lluvias cercano a 3000 mm y una temperatura media anual arriba de 24°C. Presenta una estación seca entre los meses de febrero y mayo, aproximadamente (Martínez-Ramos *et al.* 2009).

Se utilizó una cronosecuencia de bosques secundarios (desarrollados en campos de maíz abandonados) que para el año de 2008 tenían entre 4 y 25 años de abandono. En total, se estudiaron 11 parcelas que fueron establecidas en el ejido de Loma Bonita en el año 2000 por van Breugel *et al.* (2006). Estas parcelas, originalmente tenían un área de 10 × 50 m pero fueron extendidas a un área de 20 × 50 m en 2008. También se emplearon cinco parcelas permanentes de 20 × 250 m establecidas en sitios de bosque maduro (sin alteración humana en los últimos 150 años o más), dentro de la Reserva de Biósfera de Montes Azules. Estas parcelas fueron establecidas por Martínez-Ramos (2006) y colaboradores en 1994 y han sido continuamente monitoreadas hasta la fecha con censos anuales. En el presente estudio se usó la información obtenida en 2008, utilizando el primer segmento de 20 × 50 m de estas parcelas grandes para tener superficies comparables con las parcelas establecidas en los bosques secundarios. Todas las parcelas en los diferentes bosques se encuentran sobre tipos de suelos comparables (areniscas y lutitas) (Martínez-Ramos 2006; van Breugel *et al.* 2006), dentro de la unidad geomorfológica identificada como lomeríos bajos (Siebe *et al.* 1995).

Los análisis del presente estudio están basados en datos de abundancia, composición taxonómica y rasgos funcionales para árboles que tenían tallos de 10 cm o más de diámetro a la altura del pecho (DAP) en todas las parcelas en 2008, cubriendo un total de 1.6 ha de bosques secundario y de bosque maduro. Se trabajó con árboles de este tamaño al considerar que pasaron los filtros de mortalidad más importantes que se presentan en las fases de semilla, plántula y brinzal (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1995). Los 11 sitios del bosque secundario presentaron entre una y 16 especies de árboles con 10 cm o más de DAP (Cuadro I, anexo).

Especies

Se trabajó con el mayor número de especies e individuos presentes en las parcela en el año 2008, sin excluir especies raras (con un solo árbol por sitio). Se descartaron los individuos identificados sólo a nivel de género o familia, que a su vez no pudieron ser corroborados en campo o determinados a través del listado florístico existente para la región (Martínez *et al.* 1994). En total, considerando todos los sitios de estudio, se contó con un total de 103 especies. En cada sitio quedó incluido en promedio 91% (intervalo 81-100) de las especies arbóreas y 96% (intervalo 86-100) de los árboles (Cuadro I, anexo).

Rasgos funcionales

Para este estudio se seleccionaron rasgos funcionales de las especies que capturan en mejor medida la historia de vida de las plantas, como sus adaptaciones para la dispersión, el establecimiento y la persistencia (Weiher *et al.* 1999), así como sus estrategias ecológicas (Westoby *et al.* 2002; Kraft *et al.* 2008). Además, se seleccionaron rasgos funcionales relevantes en su respuesta al gradiente lumínico durante la sucesión ecológica (Ellsworth Reich 1996,

Garnier *et al.* 2004). Los rasgos funcionales estudiados fueron: el área foliar (AF), el área foliar específica (AFE), el contenido de materia seca de la hojas (CMS), la densidad de madera (DM), el volumen de semillas (VS), el síndrome de polinización (SP) y el síndrome de dispersión (SD) (Cuadro 4).

CUADRO 4.

Rasgos funcionales que fueron estudiados en esta tesis, su definición (según Cornelissen *et al.* 2003) e importancia funcional estudiada por diferentes autores.

Rasgo. Definición	Importancia funcional (referencias)
Área foliar (AF, cm ²): proyección de la hoja.	Retención de agua, intercambio de gases (Schulze <i>et al.</i> 1996 en Stubbs y Wilson 2004). Afecta la intercepción de luz, la penetración de luz por el dosel, el balance energético de las hojas (Ackerly y Reich 1999), asociado a grupos de rasgos morfológicos conocidos como reglas de Corner (Ackerly y Donoghue 1998).
Área foliar específica (AFE, cm ² /g): área de intercepción de luz de la hoja por unidad de masa seca.	Estrategias del “espectro económico” (Wright <i>et al.</i> 2004; Westoby y Wright 2006). Se relaciona con la tasa de crecimiento relativo (Westoby 1998, pero ver Poorter <i>et al.</i> 2008), la capacidad fotosintética, la longevidad de la hoja y la tolerancia al estrés (Westoby 1998).
Contenido de materia seca de la hoja (CMS): relación entre la masa seca y masa fresca saturada.	Similar a la densidad de tejido (Wilson <i>et al.</i> 1999) y retención de nutrientes dentro de la planta (Garnier <i>et al.</i> 2004). Tiene una relación inversa con el AFE [Westoby 1998; Garnier <i>et al.</i> 2001; disyuntiva entre una rápida producción de biomasa (alta AFE, bajo CMS) y una conservación eficiente de nutrientes (baja AFE, alto CMS); Garnier <i>et al.</i> 2001; 2004].
Densidad de madera (DM, g/cm ³): masa seca de una sección del tallo de la	Soporte mecánico del tejido sobre el suelo, almacenamiento de agua, transporte de agua y nutrientes (Chave <i>et al.</i> 2009), defensa contra patógenos, resistencia a quebraduras

planta sobre el volumen de éste cuando el tejido está fresco.	(Cornelissen <i>et al.</i> 2003; Chave <i>et al.</i> 2006; van Gelder <i>et al.</i> 2006; Chave <i>et al.</i> 2009); relación con las historias de vida (van Gelder <i>et al.</i> 2006; Easdale <i>et al.</i> 2007); relación con la tasa de crecimiento, donde las especies con maderas densas crecen más lento (Poorter <i>et al.</i> 2008 pero ver Chave <i>et al.</i> 2009); almacenamiento de carbono de los bosques y relación con algunas funciones ecosistémicas (Chave <i>et al.</i> 2006; Baker <i>et al.</i> 2008).
Volumen de semilla (VS, mm ³): relación entre largo, ancho y profundidad de la semilla seca.	Característica crucial de la dispersión y la ecología de la regeneración (Coomes y Grubb 2003 en Cornwell <i>et al.</i> 2006); relacionado positivamente con la probabilidades de supervivencia de las plántulas (Westoby <i>et al.</i> 2002, Cornelissen <i>et al.</i> 2003); parte de la historias de vida de las plantas, vinculando con las tasas vitales (Poorter <i>et al.</i> 2008).
Síndrome de polinización (SP): atributo que indica el agente de polinización (abiótico, biótico).	Numerosas interacciones planta-polinizador permite un análisis del papel de las interacciones mutualistas en el mantenimiento de la estabilidad y la complejidad de las comunidades (Bawa 1990; Sargent y Ackerly 2008).
Síndrome de dispersión de las semillas (SD): atributo que indica el tipo de agente de dispersión (abiótico, biótico).	Interacción relacionada con limitantes o filtros bióticos que determinan el conjunto geográfico de especies (Begon <i>et al.</i> 2005); particularmente la frugivoría contribuye a la heterogeneidad florística y espacial del ecosistema (Fleming y Heithaus 1981; Wang y Smith 2002); ventajas para el establecimiento de plántulas en relación con la distancia de dispersión a la planta materna (Cornelissen <i>et al.</i> 2003, Wang y Smith 2002)

Los valores de los rasgos funcionales para la mayoría de las especies se obtuvieron de la literatura y de bases de datos de colegas que trabajaron en el sitio de estudio (Lohbeck 2010, Schüler 2011). También se obtuvieron nuevos datos directamente en el campo (Cuadro II, anexo). La base de datos para los rasgos funcionales foliares se completó para más del 80% de las

especies registradas en cada sitio de bosque secundario; para los bosques maduros se cubrió entre 53% y 90% de las especies de cada sitio. Para la DM y VS se obtuvieron mediciones para cerca del 100% de las especies de todos los sitios (Cuadro I, anexo).

Los rasgos foliares medidos en campo se obtuvieron siguiendo protocolos establecidos por Cornelissen *et al.* (2003). Se colectaron hojas expuestas al sol de árboles encontrados en el interior o en el borde de los bosques secundarios o en sitios de bosque maduro. En algunos casos se recolectaron hojas de árboles ubicados en potreros ganaderos. En general, los árboles maduros (con flores o frutos al momento de la medición) de especies arbóreas que no alcanzan tallas mayores que 20 cm de DAP (por ejemplo, *Mouriri myrtilodes* o *Eugenia capuli*) se encontraron bajo el dosel alto del bosque; en esos casos se recolectaron hojas que estuviesen menos sombreadas. En el bosque maduro se seleccionaron árboles que estuviesen en sitios con la mayor exposición lumínica, por ejemplo cerca de claros o en los bordes de senderos. En todos los casos, se recolectaron dos hojas nuevas totalmente desplegadas y sanas de cada uno de tres a cinco árboles por especie, excluyendo el peciolo en todos los casos (ya sea de hojas simples o compuestas). Para las hojas compuestas se tomó la unidad fotosintética mínima (foliolo) para calcular AF y AFE, pero para calcular el CMS se midió también el raquis y los raquiolulos. En la medición del peso fresco saturado de las hojas, éstas se sumergieron en agua entre 5 y 12 h después de ser recolectadas en el campo (Garnier *et al.* 2001). En todos los casos el peso fresco fue obtenido con una balanza analítica en campo. Posteriormente, en el laboratorio el material se secó en una estufa a 68° C por un lapso de 72 h. Para cada hoja recolectada se obtuvo una fotografía o imagen mediante un escáner, para luego calcular el área empleando el programa ImageJ (Abramoff y Magelhaes 2004).

Las muestras de madera se obtuvieron de uno a cinco árboles (0.5% y 70% respectivamente, 25% para 3 y 4 individuos) por especie con 10 cm ó más de DAP, con excepción de *Mouriri myrtidiodes*. Estos árboles se encontraron en el interior o en el borde de los bosques secundarios o en sitios de bosque maduro. Se utilizó un barrenó (0.5 cm de diámetro) para obtener de cada árbol una muestra con una longitud aproximada al radio de la sección transversal del árbol a la altura de 1.3 m sobre el suelo. La muestra fue seccionada en tres partes iguales en longitud. A cada sección se le estimó el peso fresco a través del método de desplazamiento del volumen en agua (Cornelissen *et al.* 2003, Chave *et al.* 2006), donde el volumen de agua (cm³) desplazado al introducir la muestra es equivalente al peso fresco de la madera, considerando que 1 cm³ de agua pesa 1 g. Posteriormente, para obtener el peso seco (g), cada sección se secó en estufa a 102° C hasta alcanzar el punto de saturación de la fibra (Ricalde y Bárcenas, 1989). Al final se promediaron las mediciones de peso fresco y peso seco de las tres secciones, para obtener la densidad de madera como la relación entre el peso seco sobre el fresco (g/cm³).

Para la obtención del volumen de las semillas de las especies se siguieron dos procedimientos. Para algunas especies, se recolectaron frutos de árboles que se encontraron en fructificación durante el año de 2010. Se colectaron 10 semillas por árbol por especie, intentando tener cinco árboles por especie. Las semillas se secaron en estufa y luego se les midieron tres dimensiones (largo, ancho y profundidad) con un vernier con escala de mm. Cuando no fue posible obtener semillas directamente del campo se midieron semillas de colecciones y herbarios (Cuadro II, anexo). También en estos casos se obtuvo las dimensiones mencionadas en las semillas disponibles en las colecciones o en ejemplares de herbario (cuando se pudo contar con semillas en buen estado preservadas en sobres anexos a los ejemplares). Se tomaron medidas para

un promedio de 17 (1-71) semillas por especie, tratando de conseguir ejemplares provenientes de diferentes individuos para la región de estudio o recolectados en otras regiones de México o Mesoamérica. Así se accedió a la colección de semillas de árboles tropicales desarrollada por el Laboratorio de Ecología de Poblaciones y Comunidades Tropicales, CIEco-UNAM (<http://132.248.203.110/muestras/>) y a la colección de semillas de la Oficina de Germoplasma Vegetal del Instituto de Historia Natural, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. También se usaron los herbarios de IEB, en Pátzcuaro, Michoacán; XAL, en Xalapa, Veracruz, y MEXU en Ciudad Universitaria, México, Distrito Federal.

Síndromes de polinización y de dispersión

En este estudio se empleó una categorización dicotómica (variable categórica binaria) para estos dos rasgos: polinización o dispersión abiótica (0) y polinización o dispersión biótica (1). Para asignar a las especies en estas categorías, se utilizaron reportados de la literatura especializada sobre la relación planta-polinizador/dispersor, o estudios donde previamente identificaron estas categorías por otros métodos (Chazdon *et al.* 2003; Lopes *et al.* 2009; STRI-Plant Reproduction Species List http://striweb.si.edu/esp/tesp/plant_species.htm). También se usó la información generada por trabajos realizados en la región de estudio o de Los Tuxtlas, Veracruz (Rodríguez-Velázquez *et al.* 2009; Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos, datos no publicados, Houard 2010).

Para las especies de las que se careció de información bibliográfica sobre los vectores de polinización o dispersión, el síndrome de polinización/dispersión fue inferido siguiendo los criterios de van der Pijl (1972) y Proctor *et al.* (1996), los cuales consideran características morfológicas de las flores y los frutos (forma, tamaño, color, presencia de recompensas, etc.). Estas características se obtuvieron de fuentes bibliográficas (monografías, floras, artículos

descriptivos: Smith *et al.* 2004; Link y Stevenson 2004; Rodríguez-Velázquez *et al.* 2009, Ibarra-Manríquez y Cornejo-Tenorio 2010), o bien de observaciones directas de ejemplares en herbario. Este método de inferencia de polinizadores y dispersores ha sido revisado críticamente en los últimos años (Ollerton *et al.* 2009). Sin embargo, aún es considerado vigente y válido para estudios más generales donde se define un vector y no es necesario contar con la identidad de la(s) especie(s) polinizadora(s)/dispersora(s).

Análisis de datos

Cálculo de medidas de posición y dispersión de los rasgos funcionales

Este estudio analizaron trayectorias sucesionales de los rasgos funcionales según medidas de posición y dispersión, considerando sitios (parcelas) y categorías sucesionales. Debido a que el número de especies en los sitios del bosque secundario fue bajo (Cuadro I, anexo), se decidió calcular las “medidas de dispersión” de la comunidad para categorías sucesionales en vez de sitios. Los análisis por sitio y categoría responden de igual manera a las preguntas de investigación. Se calcularon las diferentes métricas de posición y dispersión, por sitio y por categoría (Figura 2), como se detalla a continuación.

Se obtuvo un valor promedio por especie, a partir de las mediciones obtenidas de las muestras, para cada uno de los siete rasgos funcionales estudiados. Con estos promedios por especie, para cada rasgo funcional se calculó una “medida de posición” para la comunidad de especies encontrada en cada sitio de estudio. La medida de posición fue el promedio cuando la distribución de frecuencias del rasgo funcional x se ajustó a una distribución normal; de lo contrario se optó por calcular la mediana. Para estos análisis a nivel de sitio se descartó el sitio

con una sola especie, contando con un total de 10 sitios para el bosque secundario (Cuadro I, anexo).

Las categorías se definieron uniendo sitios de edades sucesivas que presentasen al menos 20 especies en conjunto. Así se obtuvieron tres categorías en los bosques secundarios: 4 a 9 años (cinco sitios, 22 especies), 10 a 12 años (tres sitios, 31 especies) y 16 a 25 años (tres sitios, 32 especies). También se incluyó una categoría de bosque maduro (cinco sitios, 67 especies). Considerando la clasificación de fases sucesionales de Chazdon (2008), la primera categoría corresponde a la fase inicial de la sucesión, comprendida entre 0 y 10 años; la segunda y tercera categorías corresponden a una fase intermedia de la sucesión, comprendida entre 10 y 25 años.

Cuando las medidas de posición y de dispersión se calculan en función de la presencia de las especies se le denominan medidas “simples”. Cuando se calculan teniendo en cuenta la contribución relativa de las especies a la biomasa total de la comunidad, utilizando los valores de rasgos funcionales ponderados, se denominan medidas “ponderadas” (Cingolani *et al.* 2007, ver explicación a continuación). De esta manera, las dimensiones ecológicas (*sensu* Westoby 1998) se cuantificaron empleando las medidas de posición y dispersión, simples y ponderadas, de cada rasgo funcional para la comunidad de especies arbóreas presentes en cada sitio y categoría sucesional estudiados.

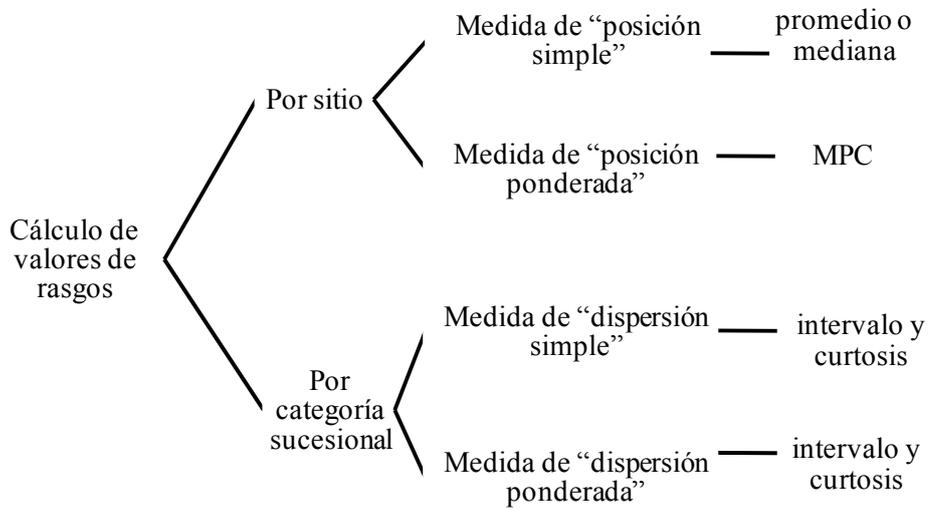


FIGURA 2.

Esquema resumido de las medidas de posición y dispersión simple (de acuerdo a la incidencia de especies) / ponderada (de acuerdo a la dominancia de especies), calculadas por sitio y categoría sucesional para los rasgos funcionales en el análisis de trayectorias sucesionales. MPC: media ponderada de la comunidad. Ver detalles en el texto.

Para el cálculo de los valores de los rasgos funcionales ponderados de cada especie (RFP_i) se usó la siguiente fórmula (Garnier *et al.* 2004; Lavorel *et al.* 2008):

$$RFP_i = p_i \times \text{rasgo funcional}_i \quad (\text{ecuación 1})$$

donde p_i es la contribución relativa de la especie i a la abundancia o biomasa total de la comunidad. En el presente estudio p_i se cuantificó con el valor de importancia relativa (VIR) para los análisis (de las medidas de posición) a nivel de sitio, y con la abundancia relativa para los

análisis (de las medidas de dispersión) a nivel de categoría sucesional. El VIR se calculó como la suma del porcentaje que aporta una especie i a los valores totales de abundancia y de área basal de la comunidad dividido entre dos.

Para cada rasgo funcional se calculó un valor de la media ponderada de la comunidad (MPC, ecuación 2) por sitio y categoría sucesional de estudio. La MPC es una “medida de posición” (Garnier *et al.* 2004; Lavorel *et al.* 2008) y se obtiene de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$MPC = \sum_{i=1}^n p_i \times rasgo_i \quad (\text{ecuación 2})$$

Donde se suman los valores de los rasgos funcionales ponderados (ecuación 1) de cada especie i hasta el total de n especies presentes en el sitio. También se calcularon para cada rasgo funcional ponderado (RFP_i) las medidas dispersión ya descritas (Figura 2).

Antes de calcular las medidas de posición y dispersión simples de los rasgos funcionales a nivel de la comunidad, los valores de los rasgos funcionales que tienen variación continua (AF, AFE y VS) fueron transformados a logaritmo base 10. Esto se hizo tomando en cuenta el argumento de Westoby (1998) de que los rasgos funcionales con valores continuos se ajustan a una distribución log-normal, es decir, que cuando estos valores se representan en una escala logarítmica la distribución de frecuencias de la variable se aproxima a una función normal y la mediana o el valor más común es similar a la media de dicha función. Con la transformación logarítmica también se buscó disminuir la variación entre especies dentro de los sitios para mejorar la detección de cambios importantes en los valores de los rasgos funcionales a través de la sucesión. Para el caso de los rasgos funcionales con valores proporcionales (DM, CMS, SP y

SD) no se hizo ninguna transformación. Las métricas ponderadas para cada sitio y categoría sucesional se calcularon a partir de los valores absolutos de los rasgos funcionales (continuos y discretos, ecuación 1). Específicamente, la MPC del VS se transformó a logaritmo base 10 a nivel de sitio, pero ninguna de las medidas ponderadas a nivel de categoría sucesional fueron transformadas.

Un supuesto importante para el presente estudio fue que el valor promedio estimado de los rasgos funcionales para las especies se mantienen constantes a través del proceso sucesional (Cingolani *et al.* 2007). Esto es justificable si se piensa que la variabilidad dentro de las especies es menor que entre las especies (Westoby 1998, Reich *et al.* 1999, Wilson *et al.* 1999, Garnier *et al.* 2001, 2004, Cornelissen *et al.* 2003). Un número creciente de estudios han sugerido que la variabilidad intra-específica puede influir la estructura de la comunidad (Baraloto *et al.* 2010, Paine *et al.* 2011, Albert *et al.* 2011, Violle *et al.* 2012, pero ver Jung *et al.* 2010). Sin embargo, este efecto podría ser insignificante comparado con el producido por la variación inter-específica en el contexto del extenso recambio de especies a lo largo de la sucesión (Albert *et al.* 2011, Ravel *et al.* 2012). A su vez, el valor estimado del rasgo funcional por especie sirve como un “predictor” (*proxy*) de las estrategias ecológicas asociadas (Kraft *et al.* 2009) y permite demostrar la existencia de procesos que dirigen el ensamblaje de las comunidades bióticas.

Por ejemplo, la DM presenta una relación filogenética alta en las especies, demostrado por los valores conservados de la DM entre especies de un mismo género (Chave *et al.* 2006; Chave *et al.* 2009). Aunque se sabe que existe variación de la DM entre individuos de la misma y diferente edad (Williamson y Wiemann 2010), se supone que esta variación no será importante para la especie a nivel de la comunidad; por ello, en los estudios de rasgos funcionales a nivel de

comunidad se sugiere maximizar el número de especies muestreadas más que el número de individuos por especie (Chave *et al.* 2006).

Trayectorias sucesionales de los rasgos funcionales según medidas de posición

Para evaluar las trayectorias sucesionales de cada rasgo funcional, según las medidas de posición (simple o ponderada), se emplearon regresiones lineales y no lineales para los rasgos con valores continuos, y regresiones logísticas para los rasgos con valores binarios (SP y SD). En estos modelos la medida de posición fue la variable dependiente y la edad sucesional (número de años desde el abandono, excluyendo los sitios de bosque maduro) la variable independiente. Cuando la relación no fue lineal, considerando la dispersión de la nube de puntos, se emplearon dos tipos de modelos que resultaron los más apropiados estadísticamente para describir las trayectorias sucesionales: i) el modelo de Michaelis-Menten, y ii) el modelo exponencial asintótico de tres parámetros (Cuadro 5; Crawley 2007). En ambos modelos, la curva ajustada inicia con un valor de ordenada al origen cercano o lejos del cero y posteriormente toma valores crecientes o decrecientes hacia un valor asintótico con el aumento de la edad sucesional. Para las variables discretas se evaluaron modelos lineales generalizados utilizando la función de enlace logística y error binomial (Crawley 2007). Se buscó el mejor ajuste transformando la variable independiente a logaritmo base 10 cuando fue requerido.

Los diferentes modelos se ajustaron a las medidas de posición simple y ponderada de cada rasgo funcional. Se seleccionó la medida de posición (promedio o mediana) estadísticamente adecuada; así, si la distribución de frecuencias de los valores del rasgo funcional era normal (con o sin una transformación logarítmica) se usó el promedio; de lo contrario se optó por la mediana. Para cada rasgo funcional se eligió el modelo de regresión que tuvo la mayor proporción de la

varianza explicada (coeficiente de determinación R^2), con parámetros significativos ($P < 0.05$) y con sentido biológico. Respecto a este último criterio, por ejemplo, se seleccionaron los modelos bajo la hipótesis de que los valores de los rasgos funcionales tienden hacia los valores observados en el bosque maduro al aumentar la edad de abandono.

Todos los modelos no lineales empleados para las variables continuas fueron evaluados en su ajuste y significancia mediante el uso del estadístico F . Si bien es criticado el uso del coeficiente de determinación como prueba de ajuste en modelos no lineales (Kvalseth 1985), se optó por su uso con la finalidad de comparar los resultados con los de otros trabajos reportados en la literatura. Cuando no se encontró una relación significativa entre las métricas de los rasgos funcionales y la edad de abandono, se evaluó el comportamiento de éstos en los sitios del bosque secundario frente a los sitios del bosque maduro mediante una prueba de suma de rangos de Wilcoxon. Para el caso de las variables binarias (SP y SD), la bondad de ajuste al modelo logístico se evaluó a través de modelos lineales generalizados (GLM), explorando la cantidad de devianza explicada por la edad de abandono; esta cantidad es equivalente a un valor de χ^2 con un grado de libertad (Crawley 2007).

CUADRO 5.

Modelos usados para describir los cambios en los patrones de los rasgos funcionales (y) en relación a la edad de abandono (x). Parámetros de los modelos (a, b y c) son descriptos en la cuadro. Un tercer (III) modelo: lineal generalizado o GLM, se usó para el análisis de las variables binarias (SP y SD) y para rasgos que mostraron tendencia lineal pero que no cumplieron con los supuestos de normalidad (las formulas no se muestran en el cuadro, ver texto para mas explicación).

Modelo	Descripción	Fórmula
I –Michaelis-Menten o “disco de Holling”	a = valor asintótico de y ; b = valor de x en el que se alcanza la mitad de la respuesta máxima $a/2$	$y = \frac{ax}{1+bx}$
II – exponencial asintótico de 3-parametros	a = asíntota horizontal al lado derecho; b = $a-R_0$, donde R_0 es el intercepto (respuesta cuando x es cero); c = una tasa constante	$y = a - be^{(-cx)}$

Trayectorias sucesionales de los rasgos funcionales según medidas de dispersión

Para cada categoría sucesional y rasgo funcional (exceptuando SD y SP) se obtuvo una distribución de frecuencias de especies por clases de valores del rasgo funcional. En todos los casos, se usó un mismo número de clases, el cual se calculó empleando la fórmula $I/5 \cdot \log(N)$, donde I es el intervalo entre el valor máximo y mínimo, y N es el número de especies en la comunidad. Con el fin de suavizar las distribuciones de frecuencias resultantes, se emplearon modelos polinomiales que relacionaron la frecuencia de especies (en porcentaje) con el punto medio de cada clase. Se ajustaron modelos de 2° a 5° grado, y se seleccionó el que tuvo la mayor proporción de la varianza explicada (coeficiente de determinación R^2), con parámetros significativos ($P < 0.05$) y que tuviesen un sentido biológico.

Para cada categoría sucesional y rasgo funcional, como medidas de dispersión simple se calcularon tres parámetros: el coeficiente de variación (CV), el intervalo de variación y la curtosis. El CV se calculó como desviación estándar $\times 100$ /promedio. El intervalo se calculó como la diferencia entre los valores máximo y mínimo de cada rasgo funcional. La curtosis se calculó como el cuarto momento estandarizado de la distribución de frecuencias de los valores medios de un rasgo funcional. La curtosis indica el grado de concentración de los valores en la región central de la distribución; cuanto la curtosis es < 3 la distribución es platicúrtica (es decir,

los valores tienden a dispersarse ampliamente), cuando la curtosis es > 3 la distribución es leptocúrtica (los valores tienden a concentrarse en una misma región de la distribución [Joanes y Gill 1998]). También se calcularon para cada categoría sucesional las medidas de posición correspondientes.

Trayectorias sucesionales generadas por modelos nulos

Las hipótesis de filtros de hábitat y filtros bióticos (como mecanismos determinantes del proceso sucesional), se evaluaron a través de la comparación de las trayectorias sucesionales observadas con las generadas por modelos nulos. Para este análisis sólo se emplearon las medidas simples de posición (a nivel de sitio) y de dispersión (a nivel de categoría sucesional). Los modelos nulos que se desarrollaron generan una comunidad construida azarosamente pero que mantiene la riqueza de especies observada en un sitio o categoría sucesional dada (Gotelli y Graves 1996), lo cual evita posibles sesgos relacionados con el tamaño de la muestra (Cornwell y Ackerly 2009). Esta técnica conserva la estructura de la comunidad y se concentra en evaluar el "cambio funcional", examinando la probabilidad de que las medidas de posición y dispersión de los rasgos funcionales observadas en la comunidad difieran de aquellas esperadas por puro azar (Schamp *et al.* 2008).

La construcción de las comunidades aleatorias (nulas) para cada uno de los sitios y de las categorías sucesionales de estudio se basó en el siguiente protocolo. Primero, a partir de un acervo regional de especies definido desde la base original de datos para todos los años censados y en todos los sitios (se trabajó con un total de 116 (86%) especies de árboles), se seleccionó al azar un número n de especies, equivalente al número de especies presentes en un sitio o categoría sucesional. Cada especie tuvo asociado los valores de los rasgos funcionales (excepto el síndrome

de polinización y de dispersión). Segundo, considerando las especies seleccionadas al azar, se calcularon las medidas simples de posición (media o mediana) y dispersión (intervalo de variación y curtosis) para cada rasgo funcional. Tercero, los procedimientos anteriores se repitieron 1000 veces, llevando a cabo una selección aleatoria de las especies sin reemplazo (Stubbs y Wilson 2004, Schamp *et al.* 2008), de esta forma los valores empíricos de la simulación se vieron limitados a la distribución de especies observadas (McCain 2004), y se mantuvo la estructura de la comunidad real. Cuarto, con los 1000 valores de las medidas simples de posición y dispersión generadas al azar para cada rasgo funcional se calculó el promedio y la desviación estándar por sitio o categoría sucesional.

A nivel de sitio, se usaron pruebas de análisis de covarianza (ANCOVA) para evaluar si las trayectorias sucesionales observadas a través de la cronosecuencia (considerando sólo los sitios de bosque secundario), para las medidas simples de posición y dispersión, diferían de las generadas por los modelos nulos. Para esto, se definió la variable categórica “trayectoria” (T) con dos niveles (“observados” y “esperados”) y la variable continua (regresor) “edad de abandono” (EA). Esta última se transformó a logaritmo base 10 ya que las trayectorias observadas se comportaron más cercanamente a un modelo semi-logarítmico que a uno lineal. Se probó la hipótesis de que las trayectorias observadas diferían de las generadas por azar a través de la evaluación del nivel de significancia de la interacción $T \times EA$. Las pruebas de hipótesis fueron de dos colas para las medidas de posición, ya que los filtros de hábitat pueden modificar los valores por arriba o por debajo del modelo nulo. Para las medidas de dispersión la prueba de hipótesis se hizo de una cola ya que los filtros deberían aumentar el intervalo o reducir la curtosis (Kraft *et al.* 2008) a medida que avanza la sucesión. Finalmente, mediante una prueba de signos de Wilcoxon

se evaluó la desviación de las medidas de los rasgos observados desde los esperados nulos para los sitios de bosque maduro.

A nivel de las categorías sucesionales, se empleó el intervalo de confianza para averiguar si el valor observado para la métrica estudiada por categoría difería significativamente de la distribución de valores esperados por azar al caer dentro del 5% extremo de la distribución nula. Todos estos análisis se realizaron desarrollando una rutina en R versión 2.12.2 (R Development Core Team 2007).

Resultados

Trayectorias de rasgos funcionales a través de la sucesión y evaluación de filtros ambientales

Se evaluaron las trayectorias de rasgos funcionales foliares (AF, AFE, CMS), del tallo (DM) y regenerativos (VS, también SP y SD) en la sucesión secundaria, siguiendo el comportamiento de las medidas de posición (promedio o mediana) y de dispersión (intervalo, curtosis, coeficiente de variación). Las medidas de posición y dispersión se evaluaron tanto para la incidencia (medidas simples) y la dominancia (medidas ponderadas) de especies en la sucesión. La presencia de filtros ambientales (hábitat y bióticos) se evaluó con modelos nulos, usando las medidas de dispersión simples. Los resultados son presentados siguiendo el comportamiento de los rasgos foliares, del tallo y regenerativos, según las medidas de posición (simple y ponderada) y de dispersión (simple y ponderada).

Medidas de posición simple: trayectorias sucesionales

Los valores de los rasgos funcionales entre especie variaron en escala real para el AFE y el AF de 2 a 3 veces y de 1 a 5 veces para el VS. A su vez, la DM varió 10 veces y el CMS varió 4 veces. De los rasgos foliares, sólo el promedio del AF varió significativamente con la edad de abandono, mientras que el AFE y CMS fueron independientes a ésta. El promedio de la DM varió con la edad de abandono. De los rasgos reproductivos, la mediana del VS y SD variaron significativamente con la edad de abandono, pero no así el SP.

El promedio de AF disminuyó asintóticamente con la edad de abandono (Fig. 3a, Cuadro 6). En los sitios con más de 10 años de abandono el valor promedio de AF fue semejante a los observados en el bosque maduro. Este patrón de cambio fue diferente del generado por el azar (Cuadro 7). Los valores de posición de AFE y CMS fueron independientes de la edad de abandono y no difirieron de los esperados por azar (Cuadro 7). Sin embargo, el promedio de CMS, considerando a los sitios de bosque secundario como un grupo, fue menor que el de los sitios de bosque maduro (Prueba de Wilcoxon, $P < 0.001$, Cuadro 6).

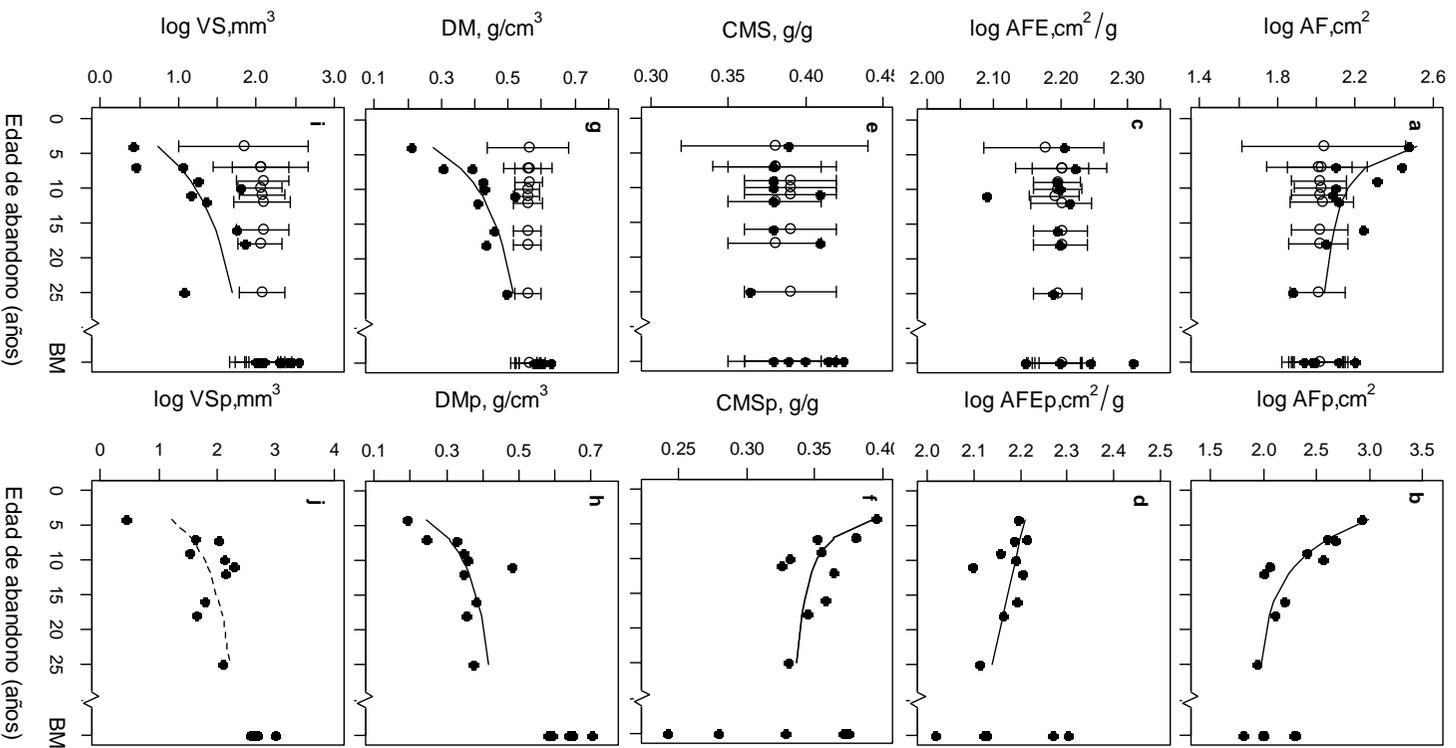


FIGURA 3.

Relación entre medidas de posición de cinco rasgos funcionales (círculos sólidos) y la edad de abandono en sitios del bosque tropical húmedo de Chajul, Chiapas. Las gráficas de la columna izquierda muestran los resultados con medidas simples [promedios (a, g) y medianas (c, e, i)]

incluyendo al modelo nulo correspondiente (círculos vacíos) en cada caso. Las gráficas de la columna derecha muestran los resultados con medidas ponderada (no se hicieron modelos nulos). Las líneas continuas corresponden a los modelos ajustados que fueron significativos, las líneas punteadas corresponden a los modelos marginalmente significativos. Los rasgos ponderados se indican con la letra “p”. 3i y 3d, mostraron ajustes significativos al eliminar puntos atípicos, 3c no presento ajuste a pesar de quitar el sitio con edad de abandono 11 años (ver cuadro 6). AF, área foliar. AFE, área foliar específica. CMS, contenido de materia seca de la hoja. DM, densidad de la madera. VS, volumen de semilla.

CUADRO 6.

Ajuste de modelos no lineales (I, II, III, detalles en texto) para las diferentes métricas de siete rasgos funcionales de las especies presentes y cinco rasgos ponderados en función de la edad de abandono. Las pruebas de Wilcoxon ($W_{BS/BM}$) evalúan las diferencias entre los valores de los rasgos del bosque secundario respecto al bosque maduro en los casos en los que la edad de abandono no explicó la variación entre sitios. Se indican los parámetros para los diferentes modelos y sus valores de significancia (los parámetros a y b se describen en el Cuadro 5. Para el modelo III, int.= intercepto u ordenada al origen; e.a.= edad de abandono, variable independiente). F : prueba de ANOVA para evaluar modelos no lineales (I y II), χ^2 : prueba para evaluar ajuste de modelo lineal generalizado (III). R^2 : cantidad de variación y proporción de devianza (para rasgos discretos), explicada por el modelo. Probabilidad significativa $P < 0.05$ (*), n.s. no significativo. Se indica como (.s) el valor ajustado cuando se excluye el punto atípico.

Rasgo	Métrica	Modelo	Parámetros (valores y P)	F / χ^2 (g.l.)	P	R^2	$(W_{BS}/BM) P$
AF (log)	Promedio	I	a 1.97*, b -0.89 *	9.86 (1,8)	0.01*	0.55	
AFE (log)	Mediana	I	a 2.18*, b -0.07 ns	0.47 (1,8)	0.51	0.06	0.79
	Mediana(.s)	I	a 2.2*, b -0.04 ns	2.29 (1,7)	0.17	0.25	
CMS	Mediana	I	a 0.38*, b -0.02 ns	0.02 (1,8)	0.89	0.00	<0.00*
DM	Promedio	I	a 0.62*, b 5.16*	16.15(1,8)	<0.00*	0.67	
VS (log)	Mediana	I	a 2.27*, b 8.59 ns	4.29 (1,8)	0.07	0.35	
	Mediana(.s)	II	a 2.19*, b -0.83 ns, c -2.1 ns	22.06 (1,7)	<0.00*	0.76	
SP		III	int. 0.91*, log(e.a.) -0.03 ns	0.04 (1,8)	0.84	0.00	
SD		III	int. -0.26 ns, log(e.a.) 0.74*	20.21 (1,8)	<0.00*	0.72	
AFp	MPC	II	a 92.96 ns, b 2551*, c -1.28*	108 (1,8)	<0.00*	0.93	
AFEp	MPC	III	int. 162.67*, e.a.-1.08 ns	400.7 (1,8)	0.08	0.27	

CMSp	MPC(.s)	III	int. 166.27*, e.a. -1.15*	455 (1,7)	<0.00*	0.54
	MPC	I	a 0.32*, b -0.7*	10.47 (1,8)	0.01*	0.57
DMp	MPC	I	a 0.49*, b 4.05 ns	6.65 (1,8)	0.03*	0.45
VSp	(log)MPC	I	a 2.63*, b 4.75 ns	4.06 (1,8)	0.08	0.34 <0.00*

AF, área foliar. AFE, área foliar específica. CMS, contenido de materia seca de la hoja. DM, densidad de la madera. VS, volumen de semilla. Los rasgos ponderados se indican con la letra “p”.

CUADRO 7.

Análisis de ANCOVA para los sitios del bosque secundario. *F* indica el parámetro que prueba la hipótesis de que los atributos funcionales observados difieren del esperado por azar a lo largo de la edad de abandono y su significancia (*P*). Análisis de Wilcoxon para los sitios de bosque maduro (W_BM), se presentan los valores de probabilidad para las diferencias entre los valores observados y esperados dentro de estos sitios.

Rasgo	Métrica	<i>F</i> (interacción)	<i>P</i>	(W_BM) <i>P</i>
AF (log)	Promedio	10.34	0.01*	0.81
AFE (log)	Mediana	0.24	0.63	0.31
CMS	Mediana	0.09	0.77	0.06
DM	Promedio	7.12	0.02*	0.06
VS (log)**	Mediana	1.51	0.24	0.06

Nota: para el ANCOVA la variable explicativa (edad de abandono) se transformó a logaritmo. g.l. 1,16 para promedio/mediana. Probabilidad significativa $P < 0.05$ (*).

** al descartar el sitio extremo (edad 25 años) del VS la interacción entre los valores observados- esperados con la edad de abandono resultó significativa.

AF, área foliar. AFE, área foliar específica. CMS, contenido de materia seca de la hoja. DM, densidad de la madera. VS, volumen de semilla. SP, síndrome de polinización. SD, síndrome de dispersión.

El promedio de DM aumentó de manera asintótica con la edad de abandono (Fig. 3g, Cuadro 6) hacia los valores observados en los bosques maduros. Sin embargo, el promedio de DM de los bosques secundarios de mayor edad fue aún menor que en los bosques maduros. El patrón de cambio observado en la sucesión fue diferente del generado por el azar (Cuadro 7).

La mediana del VS tendió a aumentar asintóticamente con la edad de abandono, aunque la presencia de un sitio “atípico” (25 años) disminuyó el nivel de significancia estadística de esta relación (Fig. 3i). Al descartar el sitio atípico, la trayectoria asintótica fue significativa (Fig. 3i, Cuadro 6) y difirió de la generada por el azar (ver nota del Cuadro 7). El SD mostró un aumento asintótico de la proporción de especies con vectores de dispersión bióticos con el avance de la sucesión (Fig. 4a, Cuadro 6). El SP mostró una mayor proporción de especies polinizadas por vectores bióticos (promedio 88%) en toda la cronosecuencia y no se relacionó con la edad de abandono (Fig. 4b, Cuadro 6).

En general, los sitios del bosque maduro no mostraron diferencias significativas entre los valores de las medidas de posición observados respecto al azar en ninguno de los rasgos analizados (Prueba de Wilcoxon, Cuadro 7). Sin embargo, las diferencias para la mediana del CMS y VS, así como el promedio de DM, fueron marginalmente significativas ($P = 0.06$), resultando los valores promedios de estos rasgos mayores que los del bosque secundario.

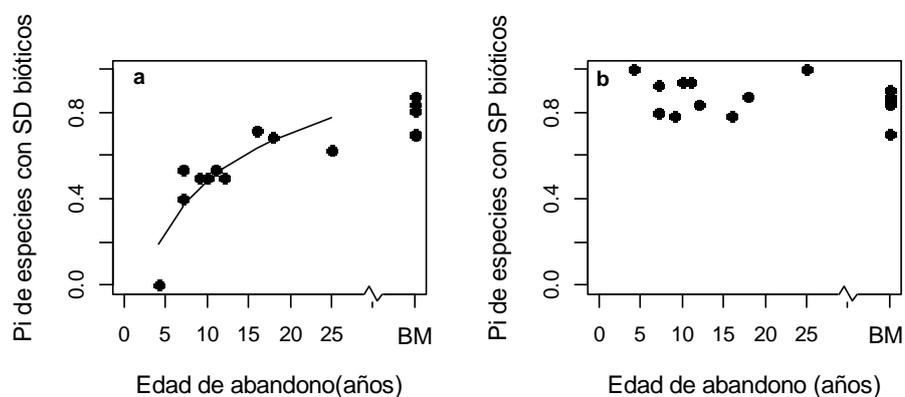


FIGURA 4.

Cambio en la proporción de especies con síndromes de dispersión (a) y polinización (b) biótica con la edad de abandono en selvas secundarias y maduras (BM) en Chajul, Chiapas.

Medidas de posición ponderada. Trayectorias sucesionales

De los cinco rasgos funcionales analizados con medidas de posición ponderadas, cuatro variaron significativamente con la edad de abandono. El AF, AFE (cuando se excluyó el sitio de 11 años con un valor atípico en la tendencia general) y CMS disminuyeron al aumentar el tiempo de abandono (Fig. 3b, 3d, 3f, Cuadro 6). El AF mostró una tendencia decreciente hacia los valores observados en el bosque maduro, en tanto que los valores de AFE y CMS observados en el bosque maduro fueron muy variables (Fig. 3b, 3d, 3f).

La DM aumentó asintóticamente con el tiempo de abandono (Fig. 3h, Cuadro 6). Los valores de los bosques secundarios con mayor edad estuvieron por debajo de los observados en el bosque maduro. La variación del VS a través de la cronosecuencia fue independiente de la edad de abandono ($P = 0.08$). Aunque sí se observó una tendencia de los valores del bosque secundario a aumentar hacia los valores del bosque maduro (Prueba de Wilcoxon, $P < 0.00$, Fig. 3j, Cuadro 6).

Medidas de dispersión simple: trayectorias sucesionales y filtros ambientales

En general la mayoría de los rasgos funcionales presentaron modas en sus valores intermedios para todas las categorías sucesionales. Las distribuciones de frecuencia de los rasgos no fueron ajustadas significativamente por modelos polinomiales, con excepción de la DM y algunas etapas del resto de los rasgos. De acuerdo a los valores de curtosis diferentes al azar, hubo tendencia general a la divergencia entre etapas sucesionales secundarias para el AF, AFE y VS. El bosque maduro reflejó convergencia y divergencia para diferentes rasgos.

El mejor ajuste a la distribución de frecuencias del AF mostró una moda en los valores intermedios en todas las categorías sucesionales; sin embargo, estas distribuciones no fueron ajustadas significativamente por los modelos polinomiales (Cuadro 8). Dentro de esta tendencia, el bosque maduro tuvo el menor porcentaje de especies ($< 5\%$) en los valores de AF más grandes, mientras que la categoría sucesional más joven mostró el mayor porcentaje en esos valores (12%; Fig. 5a). Las medidas de dispersión, evaluadas con el CV o el intervalo, fueron similares en las diferentes categorías sucesionales (Cuadro 9) y no fueron diferentes de las esperadas por azar (Cuadro 10). Sin embargo, la curtosis aumentó de la categoría sucesional más joven al bosque maduro (Cuadro 9), diferenciándose de los valores esperados por azar (Cuadro 10). En las categorías del bosque secundario la distribución de frecuencias fue platicúrtica (curtosis < 3).

El AFE en la categoría sucesional más joven mostró una moda sesgada hacia valores elevados, mientras que en las otras categorías sucesionales la moda se presentó en valores intermedios (Fig. 5b). La forma de estas distribuciones de frecuencias fueron significativas sólo para la categoría sucesional más joven y para el bosque maduro (Cuadro 8). Los valores del CV y el intervalo fueron menores para las tres categorías de bosque secundario que para la de bosque

maduro (Cuadro 9). El valor de curtosis más alto (> 3 , distribución leptocúrtica) se encontró en la categoría sucesional más joven, mientras que las otras categorías sucesionales, incluido el bosque maduro, mostraron valores semejantes de curtosis < 3 (distribución platicúrtica) (Cuadro 9).

Todos los valores observados de curtosis fueron diferentes de los esperados al azar (Cuadro 10).

CUADRO 8.

Ajuste de modelos polinomiales (2° a 4°) a la distribución de frecuencias de especies por categorías de valores de diferentes rasgos funcionales en cuatro etapas sucesionales (años) del bosque tropical perennifolio de Marqués de Comillas, Chiapas. Se indica el grado del modelo polinomial mejor ajustado, la cantidad de variación (R^2) explicada por el modelo y su valor de significancia (P). Los valores con un nivel de significativa estadística de $P < 0.05$ se indican con un asterisco.

Rasgo	4 a 9 años			10 a 12 años			16 a 25 años			BM		
	modelo	R^2	P	modelo	R^2	P	Modelo	R^2	P	modelo	R^2	P
AF (log)	2°	0.16	0.25	2°	0.09	0.32	2°	0.27	0.17	2°	0.36	0.11
AFE												
(log)	3°	0.56	0.07	2°	0.24	0.19	2°	0.22	0.2	2°	0.58	0.03*
CMS	2°	0.46	0.07	2°	0.32	0.13	2°	0.54	0.04*	2°	0.39	0.1
DM	3°	0.67	0.04*	2°	0.83	$<0.00^*$	2°	0.64	0.02*	3°	0.9	$<0.00^*$
VS (log)	2°	0.18	0.55	2°	0.40	0.09	2°	0.17	0.57	4°	0.82	0.02*

AF, área foliar; AFE, área foliar específica; CMS, contenido de materia seca de la hoja; DM, densidad de la madera; VS, volumen de semilla; SP, síndrome de polinización; SD, síndrome de dispersión.

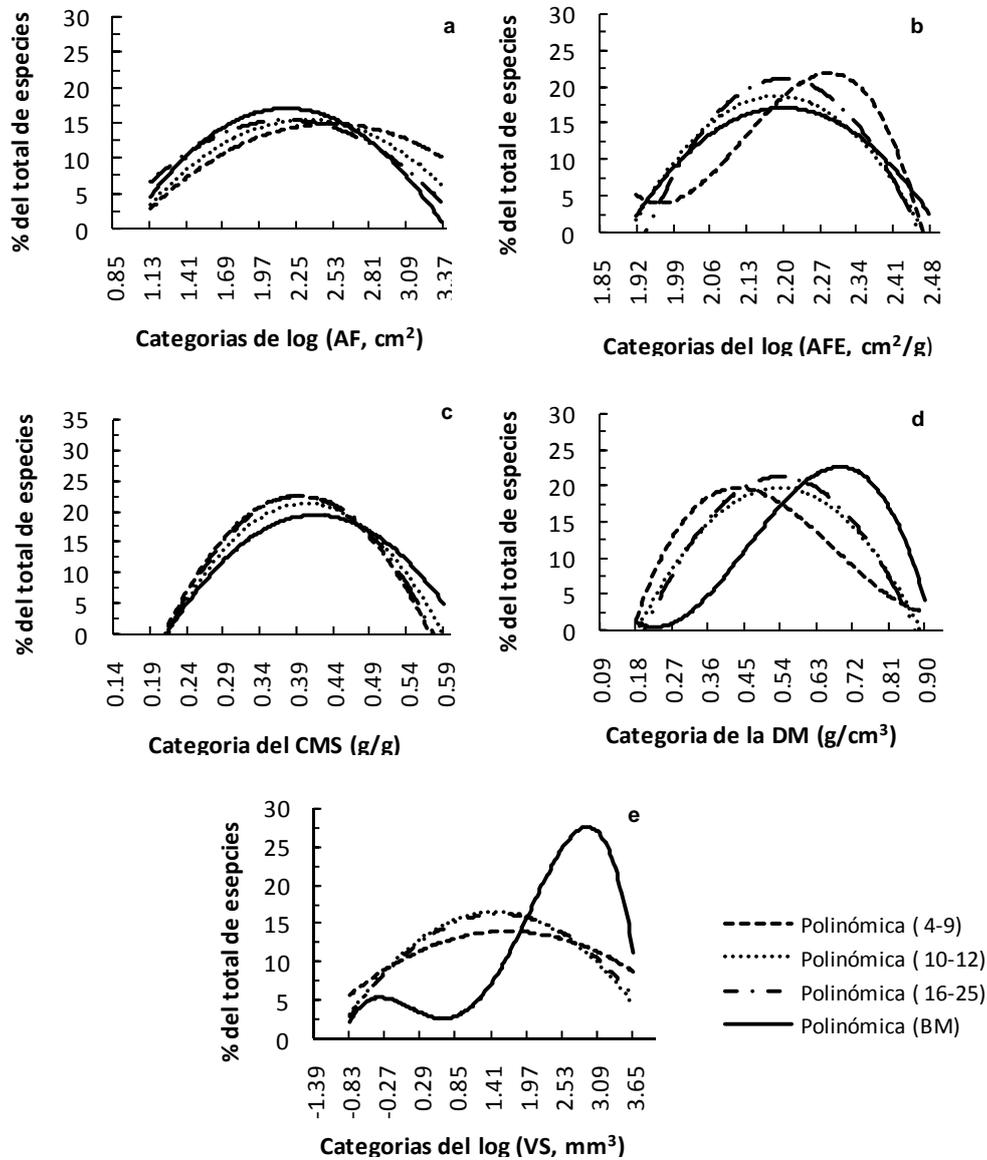


FIGURA 5.

Ajuste de modelos polinomiales (2° a 4°) a la distribución de frecuencia de especies (%) por categorías de valores de diferentes rasgos funcionales en cuatro etapas sucesionales (años) del bosque tropical perennifolio en Marqués de Comillas, Chiapas. El bosque maduro es indicado por BM. a) Área foliar (AF), b) área foliar específica (AFE), c) contenido de materia seca de la hoja (CMS), d) densidad de madera (DM) y e) volumen de semilla (VS).

CUADRO 9.

Medidas de posición (promedio) y dispersión (coeficiente de variación, CV, intervalo y curtosis) simples para cinco rasgos funcionales calculadas para cuatro categorías sucesionales. Los valores de curtosis < 3 indican una distribución platicúrtica. El bosque maduro se indica como BM.

Rasgo	Métrica	4-9 años	10-12 años	16-25 años	BM
AF (log)	Promedio	2.30	2.16	2.06	2.02
	CV	28.20	28.45	30.24	27.24
	Intervalo	2.40	2.55	2.55	2.44
	Curtosis	2.21	2.67	2.82	3.02
AFE (log)	Promedio	2.18	2.15	2.16	2.17
	CV	6.30	6.02	4.61	6.78
	Intervalo	0.55	0.54	0.40	0.64
	Curtosis	3.10	2.30	2.63	2.36
CMS	Promedio	0.36	0.38	0.37	0.40
	CV	17.15	17.07	16.47	19.91
	Intervalo	0.25	0.29	0.22	0.41
	Curtosis	2.54	3.26	1.95	4.50
DM	Promedio	0.44	0.48	0.48	0.59
	CV	38.06	31.52	27.10	26.40
	Intervalo	0.64	0.56	0.47	0.85
	Curtosis	2.49	2.14	2.10	3.51
VS (log)	Promedio	1.28	1.20	1.27	2.01
	CV	104.89	98.36	92.91	55.32
	Intervalo	5.01	4.76	3.79	5.00
	Curtosis	2.26	2.44	2.34	4.09

AF, área foliar. AFE, área foliar específica. CMS, contenido de materia seca de la hoja. DM, densidad de la madera. VS, volumen de semilla.

CUADRO 10.

Probabilidad de que los valores observados de los rasgos funcionales se hallen en el intervalo de confianza de 95% de la distribución de valores esperados por azar para las medidas de dispersión (intervalo y curtosis) simples de cinco rasgos funcionales en cuatro categorías sucesionales. Las categorías que incluyen bosques secundarios se indican en años de abandono y el bosque maduro se indica como BM. Los casos en los que los valores observados fueron diferentes del azar se indican con un asterisco.

Categoría sucesional (años)	AF (log)		AFE (log)		CMS		DM		(VS) log	
	curtosis	intervalo	curtosis	intervalo	curtosis	Intervalo	curtosis	intervalo	curtosis	intervalo
4-9	0.01*	0.61	<0.00*	0.86	0.66	0.46	0.48	0.38	0.02*	0.29
10-12	0.01*	0.6	<0.00*	0.87	0.45	0.37	0.76	0.85	0.03*	0.33
16-25	<0.00*	0.61	<0.00*	0.84	0.86	0.76	0.81	0.98	0.05*	0.45
BM	<0.00*	0.63	<0.00*	0.86	0.15	0.02*	<0.00*	0.08	<0.00*	0.31

AF, área foliar. AFE, área foliar específica. CMS, contenido de materia seca de la hoja. DM, densidad de la madera. VS, volumen de semilla.

El CMS mostró una moda en los valores intermedios en todas las categorías sucesionales, aunque sólo la categoría de más edad del bosque secundario (16 a 25 años) fue significativa (Cuadro 8). Dentro de la tendencia observada el bosque maduro tuvo el mayor porcentaje de especies (arriba del 5%) con valores de CMS grandes, mientras las categorías sucesionales secundarias no presentaron especies con estos valores (Fig. 5c). Las medidas de dispersión evaluadas con el CV disminuyeron en las categorías sucesionales secundarias, mientras que el bosque maduro presentó el mayor CV (Cuadro 9). El intervalo fue similar entre todas las categorías de bosque secundario (Cuadro 9) y sólo en el bosque maduro resultó ser diferente del azar (Cuadro 10). Las medidas de curtosis cambiaron sin una tendencia clara entre las categorías sucesionales (Cuadro 9) y no se diferenciaron del azar (Cuadro 10).

La distribución de frecuencias de la DM mostró para la categoría sucesional más joven una moda sesgada hacia valores bajos del rasgo, mientras las otras categorías del bosque secundario presentaron modas intermedias, y el bosque maduro tuvo una moda sesgada hacia los valores mayores (Fig. 5d). En todos los casos las distribuciones de frecuencias se ajustaron significativamente a modelos polinomiales (Cuadro 8). Las medidas de dispersión como el CV y el intervalo disminuyeron entre las categorías sucesionales, excepto el BM que presentó el

intervalo más amplio (Cuadro 9); estas métricas no fueron diferentes de las esperadas por azar (Cuadro 10). La curtosis presentó valores bajos en las categorías sucesionales del bosque secundario y no se diferenció del azar, mientras que el bosque maduro mostró el valor más alto (> 3 , leptocúrtica, Cuadro 9) y diferente del azar (Cuadro 10).

El VS mostró una distribución modal significativa (Cuadro 8) que estuvo muy sesgada hacia valores grandes en el bosque maduro (Fig. 5e). Las tres categorías sucesionales de bosque secundarios mostraron una tendencia a una distribución con una moda en valores intermedios. El CV disminuyó de la categoría sucesional más joven al bosque maduro, el intervalo varió sin relación aparente con las categorías sucesionales, mientras que la curtosis fue mucho mayor (> 4 , leptocurtosis pronunciada) en el bosque maduro que en los bosques secundarios, donde la distribución tendió a ser platicúrtica (< 3). En las cuatro categorías sucesionales el valor de curtosis fue significativamente diferente del esperado por azar (Cuadro 10).

Medidas de dispersión ponderada: trayectorias sucesionales

En general los rasgos foliares presentaron modas sesgadas a sus valores más bajos para todas las categorías sucesionales. La DM y el VS concentraron modas en valores intermedios o mayores entre diferentes categorías sucesionales. Las distribuciones de frecuencia de los rasgos fueron ajustadas significativamente por modelos polinomiales, variando entre rasgos y etapas sucesionales. La dispersión de los valores mostró convergencia o divergencia según los rasgos, la mayoría de los casos presentaron curtosis apuntadas.

Al ponderar los rasgos funcionales por las abundancias relativas de las especies, el AF mostró la tendencia a una distribución con una moda concentrada en valores intermedios para las dos primeras categorías sucesionales, mientras que las dos categorías de edades avanzadas

mostraron modas en valores altos para el rasgo (Fig. 6a). En ningún caso estas distribuciones resultaron significativas (Cuadro 11). El CV y el intervalo tendieron a disminuir con el avance de la sucesión en el bosque secundario. En general para el BM, las medidas de variación siguieron estas tendencias o se encontraron entre los valores máximos y mínimos del bosque secundario. La distribución de frecuencias fue leptocúrtica (> 3) en todas las edades sucesionales (Cuadro 12).

El AFE en todas las categorías sucesionales mostró una moda sesgada hacia los valores menores (Fig. 6b), resultando significativas las primeras categorías del bosque secundario (4 a 9 años y 10 a 12 años) y el BM (Cuadro 11). El CV y el intervalo disminuyeron en las categorías sucesionales del bosque secundario, aunque en el bosque maduro estas medidas fueron mayores. La distribución de frecuencias fue leptocúrtica para todas las categorías (Cuadro 12).

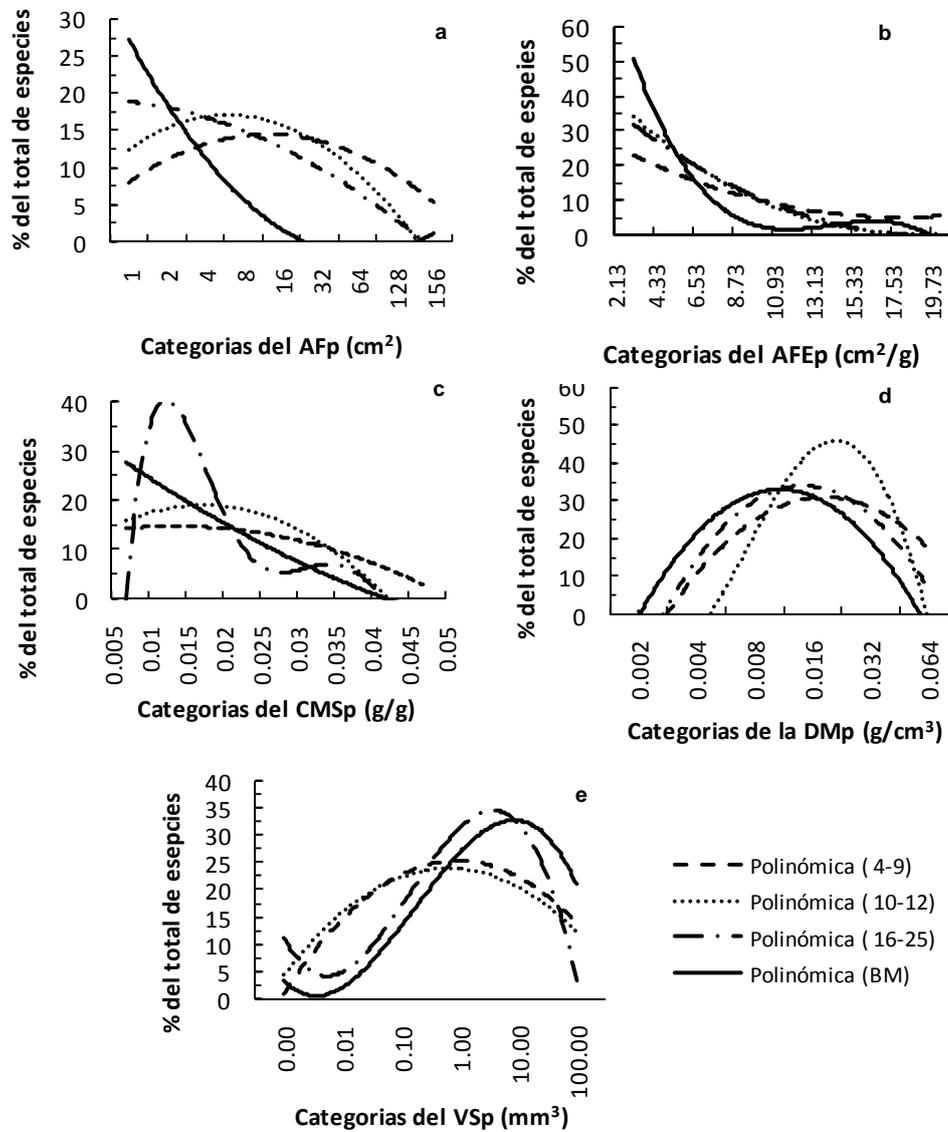


FIGURA 6.

Ajuste de modelos polinomiales (2° a 5°) a la distribución de frecuencia de especies (%) por categorías de valores de diferentes rasgos funcionales ponderados por las abundancias relativas en cuatro etapas sucesionales (años) del bosque tropical perennifolio en Marqués de Comillas, Chiapas. El bosque maduro es indicado por BM. a) área foliar ponderada (AFp), b) área foliar específica ponderada (AFEp), c) contenido de materia seca de la hoja ponderada (CMSp), d) densidad de madera ponderada (DMp), y e) volumen de semilla ponderada (VSp).

CUADRO 11.

Ajuste de modelos polinomiales (2° a 5°) a la distribución de frecuencias (%) de especies por categorías de valores de diferentes rasgos funcionales ponderados por la abundancia relativa en cuatro etapas sucesionales (años) del bosque tropical perennifolio de Marqués de Comillas, Chiapas. Se indica el grado del modelo polinómico mejor ajustado, la cantidad de variación (R^2) explicada por el modelo y su valor de significancia (P). Aquellos valores con un nivel de significativa estadística de $P < 0.05$ se indican con un asterisco.

Rasgo	4 a 9 años			10 a 12 años			16 a 25 años			BM		
	modelo	R^2	P	modelo	R^2	P	modelo	R^2	P	modelo	R^2	P
AFp	2°	0.11	0.72	2°	0.52	0.05	2°	0.59	0.03	2°	0.36	0.11
AFEp	2°	0.68	0.01*	3°	0.86	0.01*	2°	0.42	0.08	3°	0.94	0.05*
CMSp	2°	0.17	0.67	2°	0.25	0.43	5°	0.89	0.03*	2°	0.51	<0.00*
DMp	2°	0.91	0.01*	4°	0.99	0.01*	2°	0.15	0.36	2°	0.15	0.78
VSp	2°	0.20	0.61	2°	0.27	0.66	3°	0.89	0.06	3°	0.92	0.04*

AFp, área foliar ponderada. AFEp, área foliar específica ponderada. CMSp, contenido de materia seca de la hoja ponderada. DMp, densidad de la madera ponderada. VSp, volumen de semilla ponderada.

CUADRO 12.

Medidas de posición (media ponderada de la comunidad, MPC) y dispersión (coeficiente de variación, CV, intervalo y curtosis) para cinco rasgos funcionales ponderados calculadas para cuatro categorías sucesionales. Los valores de curtosis < 3 indican una distribución platicúrtica.

rasgo	Métrica	4-9 años	10-12 años	16-25 años	BM
AFp	MPC	522.90	281.95	303.08	223.89
	CV	162.84	136.00	164.07	151.72
	Intervalo	151.58	64.08	62.40	36.72
	Curtosis	5.77	12.83	9.90	21.75
AFEp	MPC	159.61	151.08	152.33	162.06
	CV	66.67	62.73	59.18	78.25
	Intervalo	18.09	11.87	11.48	13.07
	Curtosis	3.48	3.51	3.93	4.37
CMSp	MPC	0.37	0.38	0.38	0.41
	CV	66.05	43.66	55.56	67.85
	Intervalo	0.04	0.02	0.03	0.03
	Curtosis	3.70	3.80	3.49	4.13
DMp	MPC	0.38	0.46	0.47	0.60
	CV	34.71	45.54	48.97	73.04
	Intervalo	0.02	0.03	0.03	0.03

VSp	Curtosis	2.20	3.49	3.01	5.59
	MPC	42.22	164.25	75.54	490.34
	CV	186.62	322.19	229.55	179.65
	Intervalo	13.64	93.42	29.64	50.29
	Curtosis	8.21	24.50	21.47	6.55

AFp, área foliar ponderada; AFEp, área foliar específica ponderada; CMSp, contenido de materia seca de la hoja ponderada; DMp, densidad de la madera ponderada; VSp, volumen de semilla ponderada.

El CMS mostró una moda concentrada en los valores intermedios para las primeras categorías sucesionales y en los valores menores para las categorías avanzadas (Fig. 6c). Sólo estas últimas categorías resultaron significativas (Cuadro 11). La mayor proporción de especies correspondió a valores bajos del rasgo. Esto podría deberse al alto número de especies “raras” (con un único individuo), que disminuyen los valores ponderados por sus bajas abundancias relativas. El CV tendió a disminuir entre las categorías sucesionales del bosque secundario y fue menor al CV del bosque maduro. El intervalo no cambió entre categorías sucesionales. Todas las categorías sucesionales presentaron distribuciones leptocúrticas (Cuadro 12).

La DM mostró una moda sesgada hacia valores intermedios y grandes en categorías sucesionales tempranas, mientras que el bosque maduro mostró una moda en valores intermedios (Fig. 6d). Sólo las categorías más jóvenes resultaron significativas (4 a 9 y 10 a 12 años; Cuadro 11). En general, todas las categorías sucesionales secundarias mostraron frecuencias altas en torno a valores intermedios de DM; de manera excepcional, entre 10 y 12 años de abandono se observó un porcentaje alto de especies con maderas relativamente duras. Los valores en el BM estuvieron bien distribuidos (valores bajos y altos de DM) entre especies con abundancia relativa baja; sin embargo, se concentró la mayor frecuencia de especies se concentró en valores intermedios de DM. El CV aumentó entre las diferentes categorías sucesionales, el intervalo fue

similar y la distribución de frecuencias fue leptocúrtica, excepto para la primera categoría de 4 a 9 años (Cuadro 12).

El VS mostró una distribución unimodal en los valores intermedios para las dos categorías sucesionales más jóvenes, y una moda sesgada hacia valores mayores para las categorías avanzadas (Fig. 6e). Sólo la categoría para el BM fue significativa (Cuadro 11). En relación con las medidas de dispersión, tanto el CV como el intervalo variaron mucho entre categorías; la curtosis se mostró leptocúrtica en todos los casos (Cuadro 12).

Discusión

De los siete rasgos funcionales estudiados, las medidas de posición simple del área foliar, la densidad de madera, el volumen de la semilla y el síndrome de dispersión cambiaron a lo largo del proceso sucesional. Los cambios observados en estos rasgos funcionales sugieren que dos grandes dimensiones ecológicas, la relacionada con la economía del recurso de la madera y la relacionada con la dispersión-regeneración, se expresan en la sucesión secundaria del bosque tropical húmedo estudiado. La economía de la hoja no fue apoyada por los resultados de esta tesis.

Por otro lado, los resultados de los análisis efectuados con las medidas de dispersión de los rasgos funcionales sugieren que el ensamblaje de especies presentes en diferentes tiempos de la sucesión está determinado por filtros de hábitat y bióticos. Como se discutirá a continuación, los resultados obtenidos sugieren que diferentes procesos ecológicos determinan la variación en las estrategias funcionales de las especies a lo largo de la sucesión secundaria y el bosque maduro.

Cambio de los rasgos funcionales a través de la sucesión (medidas de posición)

Estrategia de la economía del recurso: rasgos funcionales de las hojas

La dimensión ecológica representada en la estrategia de la economía del recurso de la hoja no fue explicada por esta tesis según la incidencia de las especies. Sin embargo el área foliar, asociada con el gradiente de la adquisición de recursos frente a la retención de nutrientes, se relacionó con la edad de abandono. Estos rasgos se discuten a continuación.

Se ha planteado que los rasgos funcionales que determinan el espectro de la economía del carbono de las hojas, como el área foliar específica (AFE) y el contenido de materia seca de la hoja (CMS), permiten ubicar la posición que guardan las especies en un gradiente de recursos. En este estudio el AFE fue independiente de la edad de abandono (Cuadro 6) y el CMS sólo exhibió una tendencia débil de aumento desde el bosque secundario hacia el bosque maduro (Cuadro 6 y Cuadro 9). Por lo tanto, la variación predicha por la teoría del espectro de la economía de la hoja, que predice un cambio de especies que asignan recursos a especies que retienen nutrientes a lo largo de un gradiente decreciente de recursos (Wright *et al.* 2004), no fue apoyada por los resultados del presente trabajo.

La falta de relación entre el AFE y el CMS con la edad de abandono podría deberse a varios factores. El AFE puede variar como resultado del grosor y del CMS de las hojas (Wilson *et al.* 1999, Kitajima y Poorter 2010). El CMS puede interpretarse como un indicador inverso del contenido hídrico de las hojas, a la vez que el contenido hídrico se relaciona con el contenido de proteína foliar (Wilson *et al.* 1999). Por lo tanto, un aumento en el valor de este rasgo funcional indica un aumento en la densidad del tejido de las hojas y una mayor resistencia a daños físicos y bióticos (Wilson *et al.* 1999, Garnier *et al.* 2004, Kitajima y Poorter 2010). El CMS define el

costo de construcción de la hoja y puede ser usado en vez del AFE como un predictor de la disponibilidad de recursos del suelo (Wilson *et al.* 1999, Hodgson *et al.* 2011). En este sentido, las tendencias de cambio observadas en la cronosecuencia de estudio sugieren que la variación ambiental entre los sitios (por ejemplo en nivel de luz, humedad y temperatura) no fue suficientemente grande como para verse reflejada en especies con grandes contrastes en el AFE y el CMS.

La independencia del AFE y CMS con la edad de abandono podría también deberse al tamaño de los árboles (≥ 10 cm de DAP) con los que se analizó el cambio de los rasgos funcionales en la sucesión. Lohbeck (2010), quien estudió los mismos rasgos funcionales en árboles pequeños (< 10 cm de DAP, con alturas entre 1.3 y 3 m de altura), encontró que el AFE aumentó y el CMS disminuyó con la edad sucesional y que estos rasgos no se relacionaron con factores ambientales (disponibilidad de luz, temperatura del aire, contenido de agua en el suelo) que se cuantificaron en los sitios de estudio (Lohbeck 2010). La variación de estos rasgos funcionales, medidos en árboles pequeños, se atribuyó entre otras razones, a la selección de especies tolerantes al estrés extremo en los momentos tempranos de la sucesión (Lohbeck 2010). La diferencia entre árboles pequeños y grandes respecto al comportamiento del AFE y CMS podría vincularse a relaciones inter-específicas; mientras los árboles pequeños podrían presentar tolerancia al estrés, los árboles grandes ya establecidos podrían presentar adaptaciones a otros gradientes opuestos más allá del espectro de la economía del carbono de la hoja (*e.g.* asignar recursos a crecer *versus* retener nutrientes para sobrevivencia). En la próxima sección se tratará en profundidad esta discusión en relación a los filtros que afectaron a las especies con diferentes valores de AFE.

En el presente estudio el área foliar (AF) disminuyó con la edad de abandono (Cuadro 6), en coincidencia con lo predicho. Las especies, en los primeros años de la sucesión, presentan hojas con láminas grandes que le proveen mayor superficie de captura de luz (Bazzaz y Pickett 1980), reflejando una estrategia asociada a adquirir recursos para el crecimiento rápido en las etapas sucesionales tempranas frente a retener nutrientes para la sobrevivencia en momentos avanzados de la sucesión. El hecho de que esta tendencia fuese diferente de la esperada por azar (Cuadro 7) confirmó la existencia de esta trayectoria sucesional. Aunque por sí solo el AF no permite explicar una estrategia basada en la economía del recurso, se trata de un rasgo funcional sensible a gradientes de luz, nutrientes, humedad y disponibilidad de agua (Parkhurst y Loucks 1972, Ackerly y Reich 1999, Malhado *et al.* 2009), es decir que refleja estrategias asociadas a un gradiente de adquisición-conservación de recursos.

El significado funcional del AF es poco claro (Cornwell *et al.* 2006) y los costos y beneficios de tener hojas pequeñas *versus* grandes esperan aún ser formalizados (Westoby *et al.* 2002, Cornwell *et al.* 2006). Los cambios en el AF durante la sucesión podrían explicarse en relación con cambios en la arquitectura de las especies. El AF se ha relacionado alométricamente con el tamaño de las ramas en las que se distribuyen formando la textura del dosel (Ackerly y Donoghue 1998, Ackerly y Reich 1999, Westoby *et al.* 2002). La correlación positiva entre el AF y el diámetro de la rama es ilustrada en las reglas de Corner (Ackerly y Donoghue 1998, Westoby y Wright 2003) y se reconoce como una dimensión ecológica (Westoby *et al.* 2002, Westoby y Wright 2003). El AF podría disminuir al aumentar el grado de ramificación como parte de las estrategias que tienen las plantas para la captura de luz (Westoby *et al.* 2002) durante la sucesión.

Estrategia de la economía del recurso: densidad de madera

En el presente estudio la densidad de la madera (DM) aumentó con la edad de abandono, aproximándose a los valores encontrados en el bosque maduro. Este resultado concuerda con el aumento en la DM esperado en especies de lento crecimiento según la teoría del espectro de la economía de la madera. Como ya se mencionó en la introducción, esta teoría explica la disyuntiva entre asignar preferentemente recursos al aumento de la habilidad competitiva (incrementando el crecimiento en altura y diámetro del tallo a través de la construcción de tejidos de bajo costo; Chave *et al.* 2009) y asignar preferentemente recursos al aumento de la supervivencia (elaborando estructuras y compuestos químicos de alto costo, los cuales funcionan como defensas contra patógenos y plagas; Cornelissen *et al.* 2003; Chave *et al.* 2006; van Gelder *et al.* 2006; Chave *et al.* 2009; Easdale *et al.* 2007).

En las edades iniciales de la sucesión, donde la disponibilidad de recursos lumínicos es elevado, las especies presentes tuvieron mayoritariamente maderas blandas, caracterizadas por un rápido crecimiento y una mortalidad alta, mientras que en las edades avanzadas de la sucesión, donde los recursos lumínicos son limitados, las especies presentes fueron mayoritariamente de maderas duras, caracterizadas por tasas de supervivencia altas y un crecimiento lento (Poorter *et al.* 2008; Chave *et al.* 2009). Las características anatómicas de las maderas blandas permiten incrementar la capacidad de transporte de agua y, en consecuencia, el abastecimiento de agua para una área foliar más grande. Como resultado, los árboles con madera blanda poseen tasas altas de fotosíntesis y de crecimiento (Poorter *et al.* 2010). Lo contrario también opera, es decir, las características de las maderas duras limitan la capacidad de transporte de agua y, en última instancia, las tasas de fotosíntesis y de crecimiento. De este modo, las propiedades de la madera

influyen en la intercepción de luz, en la ganancia de carbono y en el crecimiento de los árboles (Poorter *et al.* 2010).

El hecho de que el AF haya disminuido y la DM haya aumentado de manera significativa, diferenciándose del azar (Cuadro 9 y 12), a lo largo del gradiente de sucesión estudiado, sugiere la existencia de una dimensión ecológica que podría integrar el espectro económico de la madera en relación con el tamaño de las hojas. La composición inicial de especies en la sucesión, incluye especies de árboles que aprovechan las condiciones efímeras de disponibilidad elevada de luz (requerida para su desarrollo) a través de la construcción de hojas grandes y maderas blandas. Estas especies poseen periodos de vida cortos, tasas de crecimiento altas y alcanzan en pocos años la edad reproductiva. Anten y Selaya (2011) desarrollaron un modelo fisiológico de crecimiento según el cual las especies tempranas en la sucesión exhibieron tasas altas de fotosíntesis y conversión de biomasa en altura. En estas especies, los rasgos de los tallos en los árboles adultos, más que los rasgos de las hojas, pueden resultar mejores predictores del desempeño de la planta en un gradiente de recursos (Poorter *et al.* 2008).

Algunos autores han documentado que el AF disminuye con el aumento en la DM (Baraloto *et al.* 2010, Wright *et al.* 2007, Malhado *et al.* 2009). Aunque también se ha evaluado que el espectro de la economía de la madera es independiente del espectro de la economía de la hoja (Baraloto *et al.* 2010), el AF no tiene relación directa con este último. Considerando nuestros resultados, se esperaría que los cambios de las especies respecto a sus características de tamaño de las hojas y densidad de las maderas puedan relacionarse (por ejemplo negativamente) en la sucesión secundaria. Esta posible relación entre hojas y tallos tendría que ser evaluada específicamente durante la sucesión secundaria como se ha observado en esta tesis, ya que las investigaciones del aumento en el tamaño de la hoja y la disminución en la densidad de la madera

fueron realizados en bosques maduros no perturbados por actividades humanas (Baraloto *et al.* 2010, Wright *et al.* 2007, Malhado *et al.* 2009). Si bien puede haber paralelos entre las condiciones ambientales de regeneración entre claros y en bosques secundarios jóvenes, algunas características del uso del suelo previo al abandono de estos campos (como la compactación del suelo, el uso de agroquímicos y el uso-abandono reiterado) pueden contribuir a generar ambientes de colonización que son diferentes a aquellos de los claros dentro del bosque maduro.

Estrategia de dispersión-regeneración: tamaño de las semillas y síndromes de dispersión

El aumento que observamos en el tamaño de la semilla (VS) durante la sucesión secundaria puede ser explicado por el cambio de especies con diferentes estrategias de reproducción-dispersión. Al inicio de la sucesión se establecen especies que producen semillas pequeñas, que les confieren una amplia dispersión a nuevos hábitats perturbados (Muller-Landau 2010). En contraste, en etapas más avanzadas de la sucesión y en el bosque maduro se presentan especies que producen semillas grandes que les confieren una capacidad elevada para enfrentar riesgos en ambientes limitados en recursos (Leishman *et al.* 2000). La trayectoria sucesional del VS observada en el presente trabajo (la mediana del VS aumentó con la edad de sucesional de los sitios) concuerda con lo encontrado en otros estudios sobre sucesión secundaria (Salisbury 1972, Opler *et al.* 1980).

El aumento en el VS resultó diferente de la trayectoria esperada por el azar al quitar un sitio extremo (Cuadro 6 y 7). El sitio con 25 años de edad de abandono, se consideró extremo porque presentó un valor de VS bajo, semejante a uno de siete años de abandono. Esto se debió a que en este sitio se establecieron especies con semillas pequeñas que crecen principalmente al inicio de la sucesión. Particularmente, se encontraron tres especies de *Miconia* sp. que se

regeneran en los claros pequeños de la selva (Brokaw 1987). Van Breugel *et al.* (2006) notaron que en algunos sitios del mismo bosque secundario estudiado por esta tesis, se forman claros en el dosel debido a la muerte de los árboles pioneros colonizadores. Por lo tanto, es posible que la presencia de árboles de *Miconia* y otras especies pioneras de semillas pequeñas en el sitio de 25 años se haya debido al establecimiento de nuevas cohortes de tales especies una vez que el bosque secundario entra a una fase de dinámica de claros. Se tendría que ver en el futuro si éste es un proceso común en otros bosques secundarios de edades parecidas.

La frecuencia de especies con síndrome de dispersión (SD) biótica aumentó con la edad de abandono, como se esperaba (Cuadro 6) según el cambio de especies con diferentes estrategias de reproducción-dispersión. Esto concuerda con otros estudios que han encontrado que las semillas anemócoras se presentan principalmente en la sucesión temprana, mientras que en estadios sucesionales tardíos predominan especies con modos de dispersión zoócora (Opler *et al.* 1980, Raavel *et al.* 2012). La dispersión de semillas por animales ofrece ventajas para el establecimiento de las plántulas, sobre todo en ambientes donde los flujos de viento están limitados (Cornelissen *et al.* 2003, Wang y Smith 2002). En los bosques secundarios de edades avanzadas y en el bosque maduro, donde el dosel del bosque está bien formado, las corrientes de viento son débiles dentro del bosque, de manera que las especies que prosperan allí producen primordialmente semillas dispersadas por animales; las especies anemócoras se encuentran principalmente entre las que ocupan el dosel superior del bosque, con sus copas expuestas al viento. Además, en las etapas tempranas de la sucesión la disponibilidad de frutos atractivos para animales frugívoros es baja. Por lo tanto, a esos sitios llegan semillas de especies que se dispersan principalmente por el viento.

El síndrome de polinización resultó independiente de la edad de abandono (Cuadro 6) contra lo que se esperaba, *e.g.*, un aumento en la proporción de especies con síndromes de polinización por animales. Es interesante notar que la proporción de especies con síndrome de polinización biótica fue muy alta en todas las edades sucesionales (en promedio 88%). Esto se puede interpretar como un indicio de que las especies de árboles en la sucesión secundaria del bosque tropical húmedo comparten polinizadores de tipo biótico. Esta convergencia se ha asociado a la hipótesis de que es más probable que las especies que comparten polinizadores se establezcan y coexistan cuando la polinización actúa como un proceso facilitador (Sargent y Ackerly 2008). La mayor proporción de polinización biótica indica que las especies de árboles, independientemente de su estatus sucesional han resuelto (evolutivamente hablando) sus requerimientos de polinización a través de la participación de animales. Este resultado coincide con lo encontrado en otras selvas maduras (Bawa *et al.* 1985, Bawa 1990) y secundarias (Opler *et al.* 1980, Houard 2010) para comunidades de especies arbóreas. El análisis binomial (síndromes de polinización abiótica *vs.* biótica) que se empleó en el presente estudio impidió evaluar otras tendencias de polinización que pueden presentarse durante la sucesión al considerar diferentes tipos de polinizadores bióticos tales como abejas, escarabajos, mariposas, palomillas, trips, aves, murciélagos, entre otros (Opler *et al.* 1980). Además, no fue posible analizar los cambios en la distribución espacial de diferentes síndromes de polinización biótica en un gradiente vertical de árboles tropicales (Bawa *et al.* 1985).

Mecanismos de ensamblaje de especies en la sucesión secundaria (medidas de dispersión simple)

Se plantearon dos hipótesis sobre la acción de los filtros ambientales en la sucesión secundaria. La primera sostenía que la divergencia entre especies en sus rasgos funcionales aumentaría con la edad de abandono, mientras que la segunda proponía lo contrario. Los resultados obtenidos sobre la operación de filtros ambientales durante la sucesión mostraron convergencia o divergencia dependiendo de diferentes rasgos. Se observó una tendencia de convergencia a divergencia a través de la sucesión sólo para el AFE (rasgo relacionado con la adquisición de recursos). En este caso los resultados apoyan la idea de que los filtros de hábitat fueron más importantes durante las etapas tempranas e intermedias de la sucesión secundaria (< 25 años, donde las medidas de dispersión indicaron menor variación de los rasgos funcionales entre las especies), mientras que los filtros bióticos aumentaron en importancia en el bosque maduro (las medidas de dispersión indicaron mayor variación inter-específica en los valores de los rasgos funcionales). Con el resto de los rasgos funcionales analizados se encontraron evidencias de tendencias sucesionales diferentes. Las medidas de dispersión obtenidas para el AF (rasgo relacionado con la absorción de luz) y el VS (rasgo relacionado con la reproducción-regeneración de las especies) sugieren la presencia de filtros bióticos en las etapas tempranas e intermedias de la sucesión y filtros de hábitat en el bosque maduro, apoyando una tendencia sucesional de dispersión a convergencia funcional entre las especies. Finalmente, las trayectorias de cambio de las medidas de dispersión para el CMS y DM no sugieren la operación de filtros ambientales a través de la cronosecuencia, sino sólo la presencia de filtros bióticos y de hábitat, respectivamente, en el bosque maduro.

Filtros ambientales en la sucesión secundaria: convergencia a divergencia

Se planteó la hipótesis de que los filtros de hábitat podrían ser importantes al inicio de la sucesión, cuando las condiciones estresantes (*e.g.*: cargas térmicas elevadas y desecación) actúan como factores limitantes sobre las especies de árboles que habitan en ambientes de sombra (Chazdon 2008). Esto se cumplió sólo para el AFE. El mayor valor de curtosis registrado para el AFE en la primera categoría sucesional (< 10 años de abandono, Cuadro 9) sugiere que los filtros de hábitat en los bosques secundarios jóvenes actúan como un determinante importante del ensamblaje de especies al inicio de la sucesión (Chazdon 2008). La menor variación inter-específica del AFE en los primeros momentos de la sucesión indica que el rasgo está limitado por la adquisición del recurso en la comunidad (Ravel *et al.* 2012). El hecho de que tal variación se amplificó (menor curtosis) notablemente en las siguientes categorías sucesionales (Cuadro 9) sugiere que los filtros bióticos comienzan a operar rápidamente en la sucesión, es decir, que con el avance de la sucesión las especies participantes están diferenciadas en el uso de recursos lumínicos. Ya que la luz es un recurso que disminuye en su disponibilidad con el avance de la sucesión, y que el AFE está asociado a la adquisición de recursos, el aumento en la variabilidad inter-específica de este rasgo funcional con el aumento de la edad sucesional sugiere una diferenciación de nicho entre las especies, posiblemente debido a procesos competitivos. Un estudio reciente realizado en las mismas parcelas de bosque secundarios empleadas en el presente estudio mostró evidencias de competencia entre los árboles por recursos lumínicos durante los primeros años de la sucesión (van Breugel *et al.* 2012).

Cómo se discute en otros trabajos (Kraft *et al.* 2008, Cornwell y Ackerly 2009), ambos tipos de filtros estarían involucrados en la organización del ensamblaje de las especies. Los filtros pueden ser concebidos como etapas en los procesos que determinan el ensamblaje de especies

(Cingolani *et al.* 2007) y que afectan el grado de variación de las estrategias funcionales de las especies presentes en las comunidades (Cornwell y Ackerly 2009). Sin embargo, la ausencia de variación de las medidas de posición simple del AFE que fue observado a lo largo de la cronosecuencia de estudio (Cuadro 6) sugiere que tales estrategias funcionales no se relacionan necesariamente con el proceso sucesional, al menos durante los primeros 25 años de sucesión. Este análisis, no obstante, puede ser parcial. Como se discutirá más adelante, el hecho de que la media ponderada de la comunidad para este rasgo cambió significativamente con la sucesión sugiere que las medidas de posición simples (*e.g.* promedio o mediana basada en la incidencia de las especies) no son necesariamente las medidas robustas para detectar tales estrategias. Como advierten Westoby *et al.* (2002), el promedio puede complementarse con medidas de dispersión para estudiar la respuesta del rasgo a las condiciones del hábitat. En este caso se afirma la importancia de evaluar también la variación de los rasgos en su respuesta al gradiente ambiental.

Filtros ambientales en la sucesión secundaria: divergencia

Otra hipótesis planteada fue que los filtros bióticos podrían ser importantes al inicio de la sucesión. En este caso se propuso que la facilitación actúa como una fuerza de estructuración de las comunidades cuando el aumento en la abundancia de algunas especies crean condiciones que permiten la colonización de nuevas especies (Connell y Slatyer 1977), aumentando la diversidad y la divergencia de los valores de los rasgos funcionales de las especies (Ravel *et al.* 2012). Esta predicción fue apoyada por los cambios observados en las medidas de dispersión del AF y VS (Cuadro 9) a través de la cronosecuencia.

En la divergencia del AF y VS se observó que la importancia de los filtros de hábitat es débil en la regulación del ensamble de especies en las primeras etapas de la sucesión secundaria.

A diferencia de lo reportado por otros estudios (Chazdon 2008, Raavel *et al.* 2012), los resultados sugieren que los filtros bióticos asociados a la facilitación, actúan sobre las especies en las primeras etapas de la sucesión dependiendo de rasgos funcionales vinculados con la dimensión estructural-arquitectónica de la planta y con la dimensión de regeneración-dispersión. Las especies colonizadoras facilitan la llegada de nuevas especies con estrategias diferentes a medida que avanza la sucesión.

El AF se relaciona con la captura de luz y la arquitectura de la planta, las especies colonizadoras tienen hojas grandes para captar luz y crecer rápidamente al estadio reproductivo. Las condiciones de sombra generadas por el follaje de estas plantas, facilitan el ingreso de nuevas especies con características de hojas más pequeñas, probablemente con estrategias de tolerancia a la sombra. De igual manera, durante estos años de la sucesión coexisten especies con estrategias regenerativas contrastantes. En momentos tempranos de la sucesión, hay una fuerte presión ambiental que favorece la dispersión anemócora asociada con semillas pequeñas, colonizadoras, de rápido crecimiento. Al establecerse estas especies generan un ambiente favorable (actuando como perchas, fuentes de alimento o refugio) para la llegada de especies que son dispersadas por animales, de tamaños medianos a grandes.

Una vez que las condiciones ambientales cambian con el desarrollo de la vegetación sucesional sólo las especies tolerantes a la sombra permanecen en la comunidad. Es decir, las especies que quedan son principalmente las de larga vida, lento crecimiento, con semillas grandes y dispersión pobre, de acuerdo con lo que predeciría el mecanismo de sucesión por tolerancia (Connell y Slatyer 1977). Esta posibilidad sugiere que las especies en las etapas avanzadas de la sucesión son ecológicamente más similares que las que se presentan en las primeras etapas (ver discusión más adelante respecto a filtros del bosque maduro).

Aunque los filtros bióticos relacionados con la competencia podrían ser más importantes en la sucesión avanzada (Raavel *et al.* 2012), no se puede descartar su acción en etapas iniciales (Walker *et al.* 2010b). Las especies que aparecen temprano en la sucesión competirían con sus vecinos para alcanzar el dosel (Poorter y Bongers 2006). Stubbs y Wilson (2004) documentaron para un sistema sucesional de dunas que los cambios en la variación en el tamaño de la hoja (AF) entre especies colonizadoras puede explicarse por la operación de competencia entre especies por recursos limitantes y efímeros. La competencia es un factor que afecta el comportamiento o la estrategia funcional de las especies en la sucesión: las especies con estrategias de rápido crecimiento en altura pueden aprovechar la luz y tienen ventajas sobre otras especies con tasas intrínsecas de crecimiento más lentas (Anten y Selaya 2011). Como se discutió antes, la variación del AF entre especies puede estar asociada con la dimensión de estructura-arquitectura de las plantas y de esta manera al crecimiento rápido para ganar un espacio en el dosel. Tal comportamiento conduce a la competencia entre las especies demandantes de luz en los momentos tempranos de la sucesión (van Breugel *et al.* 2012).

Finalmente los valores observados del CMS y la DM en los bosques secundarios no resultaron diferentes de aquellos esperados por azar. La variación de la DM no se diferenció del azar, por lo que se podría afirmar que el azar explica este comportamiento. Sin embargo el ajuste significativo de las distribuciones de frecuencias por modelos polinomiales (Cuadro 8) o los cambios en la medida de posición significativamente diferente del azar en la sucesión (Cuadro 7), sugieren explorar la presencia de procesos determinísticos mediante otras aproximaciones. El análisis filogenético empleado en ecología de las comunidades ha demostrado ser útil en detectar el efecto de diferentes filtros ambientales (Cavender-Bares *et al.* 2004, Chave *et al.* 2006). Su uso permitiría reevaluar los resultados encontrados en el presente estudio. Al contrario de la DM, el

CMS no mostró tendencia con ninguna métrica basada en la incidencia de especies. Como se ha discutido previamente, el intervalo de tiempo estudiado en la cronosecuencia no capturó la variación de este rasgo a nivel de la presencia de las especies en árboles grandes.

Filtros en el bosque maduro

En el bosque maduro todos los rasgos funcionales estudiados evidenciaron la acción de diferentes filtros ambientales. Se encontraron medidas de dispersión que difirieron de las generadas al azar para la mayoría de los rasgos funcionales estudiados (Cuadro 10).

Las medidas de dispersión de curtosis del AFE e intervalo del CMS (Cuadro 9) sugieren que las especies encontradas en el bosque maduro fueron filtradas por factores bióticos, concordando con la idea de que las interacciones bióticas (como la competencia) es la fuerza reguladora de la coexistencia de especies. Es posible que los mecanismos de diferenciación de nicho afecten la presencia de las especies en el bosque maduro. Sin embargo, la gran variación de las medidas de posición de estos rasgos, observada entre los sitios de bosque maduro estudiados (Cuadro 9), no permite ser concluyente sobre la acción de dichos filtros bióticos.

Las medidas de dispersión registradas para el AF, la DM y el VS sugieren que las especies del bosque maduro son filtradas por factores asociados al hábitat. Estos contrastan con la idea de que los filtros bióticos son importantes en los bosques maduros. El filtro de hábitat se ha observado en otros trabajos. Paine *et al.* (2011) encontraron más evidencias de la existencia de filtros de hábitat respecto a los filtros bióticos en el bosque maduro de Guyana Francesa. Asimismo, Kraft y Ackerly (2010) encontraron filtros de hábitat en el ensamble de comunidades arbóreas en el bosque maduro de la Amazonía (en Yasuní, Ecuador). El estudio de Kraft y Ackerly (2010) muestra que las medidas de dispersión de los rasgos funcionales varían con la

escala espacial de análisis. Por ejemplo, la variación entre especies en la DM fue reducida en superficies grandes (2500-10 000 m²) lo que sugeriría la operación de filtros de hábitat, mientras que tal variación fue grande en superficies pequeñas (25-400 m²) lo que sugiere que a esa escala los filtros bióticos son preponderantes. Según estos autores, a escalas espaciales > 2,500 m² las especies con rasgos funcionales similares coexisten sin afectarse negativamente. En el presente estudio, la escala espacial de análisis fue relativamente pequeña (1000 m²) pero aun así se encontraron elementos que sugieren la operación de filtros de hábitat que operan sobre las especies en el bosque maduro. En el caso aquí estudiado, los resultados sugieren que el ambiente está actuando como un filtro a través del cual las especies arbóreas con áreas foliares pequeñas, maderas duras y tamaños de semillas grandes son las que preponderantemente se establecen exitosamente en el bosque maduro.

La divergencia observada en el bosque maduro en algunos rasgos funcionales sugiere la tendencia de convergencia-divergencia funcional durante la sucesión. El ensamblaje de especies durante la sucesión secundaria sortea una serie de limitantes ambientales al inicio de la sucesión, y luego las interacciones bióticas gobiernan el ensamblaje de las especies en la sucesión avanzada. Como se ha discutido, esto se cumplió sólo para el AFE, el CMS sólo divergió en el bosque maduro. En tanto una segunda hipótesis estudiada fue que la convergencia en el bosque maduro sugiere la tendencia de divergencia-convergencia funcional durante la sucesión. Esto es, cuando la facilitación es la fuerza que rige el ensamblaje de especies en momentos iniciales de la sucesión, permitiendo que nuevas especies con características contrastantes se acomoden durante la sucesión. El efecto prospectivo de las especies dominantes sobre el ambiente físico que afecta a las comunidades en sucesión, bajo un mismo clima, conduciría a la convergencia. A esto le podríamos denominar visión “clemensiana” (Christensen y Peet 1984, Leps y Rejmánek 1991,

Chazdon 2008). Como antes se discutió, tal propuesta fue apoyada con los cambios sucesionales observados en las medidas de posición del AF y VS, la DM.

Lo interesante en este caso es explicar cómo la convergencia funcional (resultado de la acción de filtros de hábitat) puede conciliarse con el mantenimiento de la alta diversidad de especies en áreas pequeñas de bosque maduro (es decir, que las especies no se excluyan competitivamente). Entre otros, los siguientes son algunos de los posibles mecanismos de coexistencia de especies funcionalmente similares: mecanismos denso-dependientes tipo Janzen-Connell (Wright 2002), el efecto de disturbios recurrentes, o la separación temporal de los nichos de regeneración (ver Chesson 1994 en Silvertown 2004).

Otra posible explicación de la convergencia funcional encontrada en el bosque maduro es que la coexistencia de especies podría estar determinada por interacciones bióticas que no se relacionan con los rasgos funcionales estudiados en el presente trabajo. Por ejemplo, algunos rasgos funcionales de las hojas que sean más específicos a las propiedades físicas (dureza, densidad, presencia de tricomas) o químicas (presencia de metabolitos secundarios de defensa, o nutrientes) de estos órganos podrían manifestar de forma más fina la respuesta de diferentes especies a interacciones planta-herbívoro (Brown y Ewel 1987). Asimismo, la reducción de la varianza inter-específica en algunos de los rasgos funcionales en el bosque maduro podría indicar que muchas especies son funcionalmente redundantes. La similitud funcional entre rasgos funcionales implica algún grado de redundancia (Walker *et al.* 1999), donde las nuevas especies reclutadas tienen valores de rasgos funcionales ya representados en la comunidad. Esto podría suceder cuando las nuevas especies que llegan a la comunidad pertenecen al mismo grupo funcional de las especies existentes y se considerarían equivalentes funcionalmente (Hubbell 2005). Las especies funcionalmente equivalentes pueden diferir en caracteres taxonómicos pero

no difieren en sus tasas demográficas individuales, estableciendo de esta manera relaciones simétricas de competencia (Hubbell 2005). En consecuencia, los procesos estocásticos propuestos por la teoría neutral estarían interviniendo en el ensamblaje de las especies que coexisten en la comunidad (Hubbell 2001). En este contexto, las condiciones de hábitat y los procesos aleatorios de reclutamiento y mortalidad cobrarían un peso relevante en la explicación de la respuesta de crecimiento-mortalidad-supervivencia de las especies coexistentes. En trabajos futuros sería importante evaluar esta idea.

Cambios de los rasgos según medidas de posición y dispersión ponderadas

Si la media ponderada de la comunidad (MPC) de los rasgos funcionales reflejan con mayor sensibilidad la respuesta al gradiente ambiental (Bernard-Verdier *et al.* 2012), se esperaba que las trayectorias sucesionales de esta métrica deberían ser coincidentes con las trayectorias encontradas a nivel de la incidencia de especies. En este sentido, la MPC de cuatro de los cinco rasgos funcionales estudiados varió significativamente con la edad de abandono. Las medias ponderadas del AF y el AFE disminuyeron mientras que las correspondientes a la DM y el VS aumentaron con la edad sucesional, según lo esperado (Cuadro 6) y concordando con lo encontrado en otros trabajos (Garnier *et al.* 2004, Raavel *et al.* 2012). Los resultados obtenidos apoyan la idea de que los cambios funcionales responden al gradiente ambiental en la sucesión, relacionados con las dimensiones ecológicas de asignación de recursos y regeneración-dispersión (Raavel *et al.* 2012). En el contexto de esta tesis, los resultados también apoyan la hipótesis de que las especies dominantes capturan la respuesta de las comunidades vegetales al cambio ambiental (Grime 1998), apoyando la existencia de las dimensiones ecológicas de asignación de recursos (según el AF, AFE y DM) y la de dispersión-regeneración (según el VS).

La media ponderada del CMS mostró una trayectoria decreciente con la edad sucesional, en contra de lo esperado y en desacuerdo con lo reportado en la literatura (Garnier *et al.* 2004, Cortez *et al.* 2007, Fortunel *et al.* 2009). El CMS podría verse afectado por el nivel de humedad del hábitat (Wilson *et al.* 1999). Niinemets (2001), en un estudio de síntesis a escala global que incorporó datos del bosque tropical húmedo de México y otros sitios de América tropical, India y el este de África, mostró que la densidad de la hoja (que también puede referirse o aproximarse por el CMS; Wilson *et al.* 1999, Westoby *et al.* 2002, Hodgson *et al.* 2011) de especies leñosas aumentó con la temperatura ambiental y con el nivel de limitación de agua en el suelo. Resta averiguar si estos resultados podrían ser escalables a un gradiente sucesional del bosque tropical perennifolio. Para explicar de manera robusta el comportamiento del CMS en las comunidades de estudio, se requeriría tener mediciones de factores ambientales a lo largo del gradiente sucesional.

Las medidas de dispersión ponderadas del AFE y el CMS mostraron una tendencia a la convergencia de valores con el avance sucesional en los bosques secundarios (Cuadro 12). Esto sugiere que las nuevas especies que ingresan durante la sucesión presentan valores funcionales similares a las ya presentes. Dentro de esta tendencia, sin embargo, la amplia variabilidad que fue registrada entre los sitios de bosque maduro según sus valores de coeficiente de variación y la curtosis apuntada (leptocurtosis), indican que los procesos de estructuración de las comunidades de árboles en el bosque maduro podrían ser más complejos que en los bosques secundarios.

De acuerdo con lo esperado, los valores de la media ponderada del AF disminuyeron y los de la DM aumentaron con la edad de abandono, tanto a nivel de sitios (Cuadro 6) como a nivel de las categorías sucesionales (Cuadro 12). Los valores altos para la DM en el bosque maduro (respecto a los valores mostrados entre los sitios de bosque secundario) sugieren que nuevas especies con densidad de madera más alta seguirían incorporándose en la sucesión después de 25

años de abandono. También fue posible observar que las especies en el bosque secundario, presentaron una gran variación en los valores de estos rasgos funcionales ponderados, reflejado en el aumento del CV y en una tendencia hacia la curtosis plana, lo que sugiere que más allá del aporte de las especies dominantes (muy abundantes), las especies raras (poco abundantes) podrían tener un aporte funcional significativo en la comunidad. Cuando las especies raras son funcionalmente similares a las dominantes (redundancia funcional), proporcionan resiliencia al sistema (Walker *et al.* 1999), ya que podrían incrementar en abundancias y mantener las funciones si las especies dominantes disminuyen o desaparecen (Walker *et al.* 1999). Pero cuando las especies raras son funcionalmente diferentes a las dominantes, incrementan la diversidad funcional de la comunidad (Walker *et al.* 1999). Los resultados de las medidas de dispersión ponderadas obtenidos en el presente trabajo sugieren que durante la sucesión se reclutan nuevas especies con valores funcionales diferentes a las especies que dominaron en categorías sucesionales previas.

La media de la comunidad ponderada del VS mostró una tendencia a aumentar con la edad de abandono, de manera que el tamaño de las semillas de las especies del bosque maduro fue mayor respecto al de las especies presentes en el bosque secundario (Cuadro 6, Cuadro 12). A nivel de las categorías sucesionales se pudo observar de manera general que entre las categorías del bosque secundario la media ponderada del volumen de la semilla fue menor en comparación con el bosque maduro (Cuadro 12). Este resultado indica que las especies dominantes determinan el comportamiento del VS en las etapas tardías de la sucesión (bosque maduro; Cuadro 11, 12). En todos los casos las medidas ponderadas de dispersión (CV e intervalo) no mostraron un patrón claro, más allá de la alta variación en la etapa intermedia de la sucesión secundaria y la similitud de valores entre etapas avanzadas de la sucesión secundaria y el bosque

maduro. Sin embargo, la distribución de frecuencias en todas las etapas sucesionales fue leptocúrtica, es decir, la mayoría de las especies convergieron hacia un valor semejante. Todos estos resultados apoyan la idea de que las especies dominantes determinan el espectro de variación del tamaño de semillas en el bosque secundario de edad avanzada y en el bosque maduro.

Una hipótesis general de la teoría ecológica es que el reemplazo de las especies a través de la sucesión secundaria ocurre porque diferentes rasgos funcionales permiten o limitan a las especies su desarrollo a través de los cambios ambientales que se presentan durante este proceso ecológico (Grime 1979, 2001, Tilman 1988 en Vile *et al.* 2006, Lebrija-Trejo *et al.* 2010). Para evaluar con profundidad esta propuesta se requiere medir, por un lado, el efecto de los rasgos funcionales en las especies a nivel del ecosistema y, por el otro lado, evaluar la relación causal que tienen los rasgos funcionales con la dinámica de las poblaciones de la especie a través del gradiente ambiental que se presenta en la sucesión. De este modo, se podría entender las características funcionales y ambientales bajo las cuales una especie puede resultar dominante. En este contexto, Ellsworth y Reich (1996) encontraron que una especie tiene la capacidad de alterar sus rasgos fisiológicos dependiendo del hábitat sucesional, pudiendo resultar dominante o competidora al maximizar su desempeño ecológico durante alguna etapa de la sucesión (Schulze y Chapin 1987 en Ellsworth y Reich 1996).

El estudio funcional de las especies dominantes y raras a nivel del ensamblaje de comunidades y de los cambios funcionales que suceden a lo largo del proceso sucesional necesita ser profundizado. Quedan por abordarse preguntas tales como: ¿cómo las interacciones entre especies intervienen en la dominancia y la redundancia funcional? ¿Cómo las características funcionales de las especies dominantes y raras responden diferencialmente al gradiente ambiental

(Walker *et al.* 1999, Cingolani *et al.* 2007)? ¿El análisis de la variación de los rasgos funcionales ponderados durante la sucesión puede sugerir la existencia de diferentes filtros ambientales que operan sobre especies dominantes y raras? ¿Cómo se reflejarían diferentes interacciones bióticas como la herbivoría, la depredación o el mutualismo en las medidas de los rasgos ponderados?

Conclusiones

Bajo el enfoque de la ecología de comunidades basada en rasgos funcionales y de los filtros ambientales (de hábitat y bióticos) según la teorías de ensamblaje, este estudio contribuyó a comprender la sucesión secundaria en un bosque tropical húmedo como los procesos que podrían estar involucrados en el cambio de especies. Estas aproximaciones enfatizan las estrategias y disyuntivas en la adquisición de recursos-conservación de nutrientes que ubican a las especies en una posición dentro de un gradiente continuo de recursos, que se podría correlacionar con el cambio sucesional.

En este contexto se encontraron dos ejes de especialización muy claros en la sucesión, tanto considerando la incidencia de especies como su dominancia: la dimensión asociada a la asignación de recursos según el tamaño de la hoja y la economía de la madera, y la dimensión asociada a la dispersión-regeneración. Al tener en cuenta la dominancia se evidenció el espectro de economía de la hoja según cambios en el AFE, demostrando la importancia de la estructura y composición de la comunidad en capturar la respuesta de los rasgos al gradiente ambiental. Para todos los rasgos se estudió la tendencia de la sucesión secundaria hacia el bosque maduro, demostrando especialmente para el caso de la DM y parcialmente para el VS que los bosques

secundarios se encuentran en sucesión, y seguirían sumándose especies con nuevos valores funcionales en el tiempo.

Con estos resultados también se apoyó la importancia de tener en cuenta medidas de dispersión, más allá de la posición o promedio, para analizar la respuesta de los rasgos funcionales al ambiente. La dispersión de los rasgos simples sugirió la importancia funcional de algunos rasgos (AFE, VS) cuyo valor promedio fue independiente o marginalmente significativo con la edad de abandono. La variación de los rasgos ponderados permitió analizar la importancia de las especies dominantes y las raras en la sucesión respecto al cambio de los patrones funcionales. Aunque esta observación fue posible parcialmente entre las categorías sucesionales del bosque secundario.

Los filtros ambientales inferidos a través de las medidas de dispersión de los rasgos según la incidencia de las especies, parecieran ser contingentes a los rasgos funcionales. Los filtros bióticos fueron más importantes en la cronosecuencia estudiada que los filtros de hábitat, esto sugiere que la facilitación es la fuerza dominante en determinar el cambio de especies con diferentes rasgos funcionales. Sin embargo, el área foliar específica mostró la existencia de filtros de hábitat en etapas iniciales y filtros bióticos en etapas intermedias de la sucesión secundaria. Es decir, que las condiciones estresantes del ambiente limitan las especies presentes al inicio de la sucesión y que los filtros bióticos comienzan a operar rápidamente en etapas avanzadas de la sucesión. En el bosque maduro los filtros de hábitat y bióticos intervinieron simultáneamente en el ensamblaje de la comunidad. Son necesarios nuevos estudios que permitan mayor discernimiento sobre la acción de estos filtros en el ensamblaje durante la sucesión, tales como estudios filogenéticos y experimentales.

A continuación se concluyen los principales resultados (Cuadro 13) encontrados en este estudio:

CUADRO 13.

Resumen de los resultados hallados en esta tesis para los rasgos funcionales estudiados según los cambios en sus medidas de posición simples y ponderadas con la edad de abandono. Se muestra la tendencia a convergencia (conv) o divergencia (div) de las medidas de dispersión en relación a la curtosis, pero se discute en el texto el comportamiento de las otras medidas como coeficiente de variación e intervalo. Se muestran los resultados que fueron significativos a $P = 0.05$, excepto para las medidas de dispersión ponderadas (*dispersión, ver nota al pie).

Rasgos	Cambio en medidas simples:		Cambio en medidas ponderadas:		Filtros en:	
	promedio	Dispersión	MPC	*dispersión	BoS	BoM
AF	- ✓	div / conv	- ✓	conv / conv	B ✓	H ✓
DM	+ ✓	n.s. / conv	+ ✓	div / ¿conv?	n.s.	H ✓
VS	+ ✓	div / conv	+ § ✓	conv / conv	B ✓	H ✓
SD	+ ✓					
AFE	n.s.	conv-div / div	- § ✓	conv / ¿conv?	H-B ✓	B ✓
CMS	n.s. (BS<BM)	n.s. / div	- *	conv / ¿conv?	n.s.	B ✓

Rasgos funcionales: AF área foliar; AFE área foliar específica; CMS contenido de materia seca de la hoja; DM densidad de madera; VS volumen de semilla; SD síndrome de dispersión biótica; MPC media ponderada de la comunidad.

Trayectoria: + aumenta con la edad de abandono; - disminuye con la edad de abandono.

Pruebas de significancia: § marginalmente significativos a $P > 0.05 < 1$; n.s. no significativo.

Hipótesis: ✓ en línea con las predicciones planteadas.

Medidas de dispersión en relación a la curtosis: div. divergencia; conv. convergencia;

BoS bosque secundario; BoM bosque maduro; B filtro biótico; H filtro de hábitat.

*dispersión de las MPC no se probó contra el azar y no tiene prueba de significancia estadística, se expone en esta tabla a modo descriptivo, se marca entre ¿? cuando la curtosis mostró convergencia pero las otras medidas no permitieron ser concluyente, por ejemplo el CV fue mayor al presentado por las otras etapas.

Literatura citada

- Abramoff MD, Magelhaes PJ, Ram SJ (2004) Image Processing with ImageJ. *Biophotonics International* 11:36-42
- Ackerly DD (1996) Canopy structure and dynamics: integration of growth processes in tropical pioneer trees. En: Mulkey SS, Chazdon RL, Smith AP (eds). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman and Hall, Nueva York, NY. pp 619-658
- Ackerly DD, Donoghue MJ (1998) Leaf size, sapling allometry, and Corner's Rules: phylogeny and correlated evolution in Maples (*Acer*). *The American Naturalist* 152:767-791
- Ackerly DD, Dudley SA, Sultan SE, Schmitt J, Coleman JS, Linder CR, Sandquist DR, Geber MA, Evans AS, Dawson TE, Lachowicz MJ (2000) The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. *Bioscience* 50:979-995
- Ackerly DD, Reich PB (1999) Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts. *American Journal of Botany* 86:1272-1281
- Albert CH, Grassein F, Schurr FM, Vieilledent G, Violle C (2011) When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13:217-225
- Albrecht M, Riesen M, Schmid B (2010) Plant-pollinator network assembly along the chronosequence of a glacier foreland. *Oikos* 119:1610-1624
- Anten NPR, Selaya NG (2011) Ecophysiology of secondary succession in tropical moist forest: Scaling from individual traits to whole-plant performance. En: *Size- and age-related changes in tree structure and function*. *Tree Physiology*, 4:429-454
- Baraloto C, Paine TCE, Poorter L, Beauchene J, Bonal D, Domenach A-M, Hérault B, Patiño S, Roggy J-C, Chave J (2010) Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology Letters* 13:1338-1347
- Baker TR, Phillips OL, Laurance WF, Pitman NCA, Almeida S, Arroyo L, DiFiore A, Erwin T, Higuchi N, Killeen TJ, Laurance SG, Nascimento H, Monteagudo A, Neill DA, Silva JNM, Malhi Y, López Gonzalez G, Peacock J, Quesada CA, Lewis SL, Lloyd J (2008) Do species traits determine patterns of wood production in Amazonian forests? *Biogeosciences Discussions* 5:3593-3621
- Bawa KS, Bullock SH, Perry DR, Coville RE, Grayum MH (1985) Reproductive Biology of Tropical Lowland Rain Forest Trees. II. Pollination Systems. *American Journal of Botany* 72:346-356

- Bawa KS (1990) Plant pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:399-422
- Bazzaz FA, Pickett STA (1980) Physiological ecology of tropical succession : A comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:287-310
- Begon M, Townsend CR, Harper JL (2005) *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. John Wiley & Sons. Londres
- Bernard-Verdier M, Navas M, Vellend M, Violle C, Fayolle A, 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*:1422–1433
- Brokaw NVL (1987) Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology* 75:9-19
- Brown BJ, Ewel JJ (1987) Herbivory in complex and simple tropical successional ecosystems. *Ecology* 68:108–116
- Cavender-Bares J, Keen A, Miles B (2006) Phylogenetic Structure of Floridian Plant Communities Depends on Taxonomic and Spatial Scale. *Ecology* 87:S109–S122
- Chave J (2008) Spatial variation in tree species composition across tropical forests: pattern and process. In: Carson W, Schnitzer S (eds) *Tropical Forest Community Ecology*. Wiley-Blackwell Publishing, pp 9-30
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE (2009) Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12:351-366
- Chave J, Muller-Landau H, Baker T, Easdale T, Steege H ter, Webb C (2006) Regional and phylogenetic variation of wood density across 2,456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16:2356-2367
- Chazdon RL, Pearcy RW, Lee DW, Fetcher N (1996) Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. En: Mulkey SS, Chazdon RL, Smith AP (eds). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman and Hall, Nueva York, NY. pp 5-55
- Chazdon RL (2008) Chance and determinism un tropical forest succession. En: Carson WP, Schnitzer SA (eds) *Tropical Forest Community Ecology*. Wiley-Blackwell Publishing, pp 384-408
- Chazdon RL, Careaga S, Webb C, Vargas O (2003) Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecological Monographs* 73:331-348

- Christensen NL, Peet RK (1984) Convergence during secondary forest succession. *Journal of Ecology* 72:25–36
- Cingolani AM, Cabido M, Gurvich DE, Renison D, Díaz S (2007) Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science* 18:911-920
- Connell JH, Slatyer RO (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability. *The American Naturalist* 111:1119-1144
- Cornelissen JHCA, Lavorel SB, Garnier EB, Díaz SC, Buchmann ND, Gurvich DEC, Reich PBE, Steege HF, Morgan HDG, Van Der Heijden MGA, Pausas JGH, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380
- Cornwell WK, Ackerly DD (2009) Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79:109-126
- Cornwell WK, Schilck LDW, Ackerly DD (2006) A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87:1465-1471
- Cortez J, Garnier E, Pérez-Harguindeguy N, Debussche M, Gillon D (2007) Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. *Plant and Soil* 296:19-34
- Crawley MJ (2007) *The R Book*. John Wiley & Sons, Ltd., Chichester, viii + 942 pp
- Díaz S, Cabido M, Casanoves F (1999) Functional implications of trait-environment linkages in plant communities, En: Weiher E y Keddy PA (eds.) *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 338- 362
- Easdale TA, Healey JR, Grau HR, Malizia A (2007) Tree life histories in a montane subtropical forest: species differ independently by shade-tolerance, turnover rate and substrate preference. *Journal of Ecology* 95:1234-1249
- Ellsworth DS, Reich PB (1996) Photosynthesis and leaf nitrogen of in five Amazonian tree species during early secondary succession. *Ecology* 77:581-594
- Ehrlén J, Van Groenendael JM (1998) The Trade-Off between Dispersability and Longevity: An Important Aspect of Plant Species Diversity. *Applied Vegetation Science* 1:29
- Fleming TH, Heithaus ER (1981) Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropica* 13:45-53
- Fortunel C, Garnier E, Joffre R, Kazakou E, Quested H, Grigulis K, Lavorel S, Ansquer P, Castro H, Cruz P, Dolezal J, Eriksson O, Freitas H, Golodets C, Jouany C, Kigel J, Kleyer M, Lehsten V, Leps J, Meier T, Pakeman R, Papadimitriou M, Papanastasis VP, Quétier F,

- Robson M, Sternberg M, Theau J-P, Thébault A, Zarovali M (2009) Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology* 90:598-611
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas M-L, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint J-P (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630-2637
- Garnier E, Shipley B, Roumet C, Laurent G (2001) A standardized of specific protocol for the determination leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15:688-695
- Gotelli NJ, Graves GR (1996) *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. 312 pp
- Gotelli NJ, McGill BJ (2006) Null versus neutral models: what's the difference? *Ecography* 29:793-800
- Götzenberger L, De Bello F, Bråthen KA, Davison J, Dubuis A, Guisan A, Lepš J, Lindborg R, Moora M, Pärtel M, Pellissier L, Pottier J, Vittoz P, Zobel K, Zobel M (2012) Ecological assembly rules in plant communities--approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews* 87:111-27
- Grime JP (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:891-899
- Grime JP (2006) Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17:255-260
- Guariguata MR, Ostertag R (2001) Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148:185-206
- Harpole SW, Tilman D (2006) Non-neutral patterns of species abundance in grassland communities. *Ecology Letters* 9:15-23
- Hodgson JG, Wilson PJ, Hunt R, Grime JP, Thompson K (1999) Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* 85:282-294
- Hodgson JG, Montserrat-Martí G, Charles M, Jones G, Wilson P, Shipley B, Sharafi M, Cerabolini BEL, Cornelissen JHC, Band SR, Bogard A, Castro-Díez P, Guerrero-Campo J, Palmer C, Pérez-Rontomé MC, Carter G, Hynd A, Romo-Díez A, de Torres Espuny L, Royo Pla F (2011) Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany* 108:1337-1345
- Houard Y (2010) Étude de la diversité fonctionnelle à travers la pollinisation et la dispersion d'espèces de plantes dans des successions secondaires d'un paysage agricole au sud du

Mexique. Master Sciences Technologies Santé, Mention Ecologie, Spécialité Écologie, Biodiversité et Évolution. Université Paris.

- Hubbell, SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. 2001. Princeton Monographs in Population biology, Princeton University Press. Princeton, NJ. 375 pp.
- Hubbell SP (2005) Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19:166–172
- Ibarra-Manríquez G, Cornejo-Tenorio G (2010) Diversidad de frutos de los árboles del bosque tropical perennifolia de México. *Acta Botanica Mexicana* 90:51-104
- Joanes DN, Gill CA(1998) Comparing measures of sample skewness and kurtosis. *Journal of the Royal Statistical Society Series D-The Statistician* 47:183-189
- Jung V, Violle C, Mondy C, Hoffmann L, Muller S (2010) Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* 98:1134-1140
- Keddy PA (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157-164
- Kitajima K, Poorter L (2010) Tissue-level leaf toughness, but not lamina thickness, predicts sapling leaf lifespan and shade tolerance of tropical tree species. *The New Phytologist* 186:708–21
- Kraft NJB, Ackerly DD (2010) Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs* 80:401-422
- Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* 322:580-582
- Kraft N, Ackerly D(2009) Response to comment on "Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest." *Science*, Vol. 324, 1015-d
- Kvalseth T (1985) Cautionary note about R2. *The American Statistician* 39:279-285
- Lavorel S, Díaz S, Cornelissen JHC, Garnier E, Harrison SP, McIntyre S, Pausas JG, Pérez-Harguindeguy N, Roumet C, Urcelay C (2007) Plant functional types: are we getting any closer to the holy grail? En: Canadell L, Pataki J, Pitelka D (eds) *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. The IGBP Series, Springer-Verlag, Berlín Heidelberg, pp 149-160
- Lavorel S, Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: *Functional Ecology* 16:545-556

- Lavorel S, Grigulis K, McIntyre S, Williams NSG, Garden D, Dorrough J, Berman S, Quétier F, Thébault A, Bonis A (2008) Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology* 22:134-147
- Lebrija-Trejos E, Pérez-García E a, Meave J a, Bongers F, Poorter L (2010) Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91:386–98
- Leishman MR (2001) Does the seed size / number trade-off model determine plant community structure ? An assessment of the model mechanisms and their generality. *Oikos* 2:294-302
- Leps J, Rejmánek M (1991) Convergence or divergence: what should we expect from vegetation succession? *Oikos* 62:261–264
- Link A, Stevenson PR (2004) Fruit dispersal syndromes in animal disseminated plants at Tinigua National Park, Colombia. *Revista Chilena de Historia Natural* 77:319-334
- Lohbeck M (2010) Functional ecology of secondary forests in Chiapas, Mexico. Tesis de Maestría, Wageningen University, Wageningen, Países Bajos.
- Lohbeck M, Poorter L, Lebrija-Trejos E, Martínez-Ramos M, Meave JA, Paz H, Pérez-García EA, Romero-Pérez IE, Tauro A, Bongers F. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* (en prensa)
- Lopes AV, Girão LC, Santos BA, Peres CA, Tabarelli M (2009) Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. *Biological Conservation* 142:1154-1165
- Malhado ACM, Malhi Y, Whittaker RJ, Ladle RJ, ter Steege H, Aragão LEOC, Quesada CA, Araujo-Murakami A, Phillips OL, Peacock J, Lopez-Gonzalez G, Baker TR, Butt N, Anderson LO, Arroyo L, Almeida S, Higuchi N, Killeen TJ, Monteagudo A, Neill D, Pitman N, Prieto A, Salomão RP, Silva N, Vásquez-Martínez R, Laurance WF (2009) Spatial trends in leaf size of Amazonian rainforest trees. *Biogeosciences* 6:1563-1576
- Martínez E, Ramos CH, Chiang F (1994) Lista Florística de la Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 54: 99-177
- Martínez-Ramos M (2006) Aspectos ecológicos de la selva húmeda en la región Lacandona: perspectivas para su estudio y conservación. En: Oyama K. y Castillo A. (Eds.). *Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México: perspectivas desde la investigación científica*. Siglo XXI Editores / Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. México. pp. 279-292
- Martínez-Ramos M, Anten NPR, Ackerly D (2009) Defoliation and ENSO effects on vital rates of a neotropical understorey palm. *Journal of Ecology* 97:1050-1061

- Martínez-Ramos M, Alvarez-Buylla E (1995) Ecología de poblaciones de plantas en selvas húmedas de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56:121-153
- McCain CM (2004) The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography* 31:19–31
- Medellin RA, Gaona O (1999) Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica* 31:478-485
- Moles AT, Westoby M (2004) Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology* 92:372-383
- Muller-Landau HC (2010) The tolerance-fecundity trade-off and the maintenance of diversity in seed size. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:4242-4247
- Niinemets Ü (2001) Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82:453–469
- Ollerton J, Alarcón R, Waser NM, Price MV, Watts S, Cranmer L, Hingston A, Peter CI, Rotenberry J (2009) A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annals of Botany* 103:1471-1480
- Opler PA, Baker HG, Frankie GW (1980) Plant reproductive characteristics during secondary succession in neotropical lowland forest ecosystem. *Biotropica* 12:40-46
- Paine CET, Baraloto C, Chave J, Hérault B (2011) Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos* 120:720-727
- Pakeman RJ, Garnier E, Lavorel S, Ansquer P, Castro H, Cruz P, Doležal J, Eriksson O, Freitas H, Golodets C, Kigel J, Kleyer M, Lepš J, Meier T, Papadimitriou M, Papanastasis VP, Quested H, Quétier F, Rusch G, Sternberg M, Theau J-P, Thébault A, Vile D (2008) Impact of abundance weighting on the response of seed traits to climate and land use. *Journal of Ecology* 96:355–366
- Parkhurst DF, Loucks OL (1972) Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology* 60:505-537
- Parrish JAD, Bazzaz FA (1979) Difference in pollination niche relationships in early and late successional plant communities. *Ecology* 60:597-610
- Pickett STA, Collins SL, Armesto JJ (1987) Models, mechanisms and pathways of succession. *Botanical Review* 53:335-371
- Poorter L, Bongers F (2006) Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87:1733-1743

- Poorter L, Wright SJ, Paz H, Ackerly DD, Condit R, Ibarra-Manríquez G, Harms KE, Licona JC, Martínez-Ramos M, Mazer SJ, Muller-Landau HC, Peña-Claros M, Webb CO, Wright IJ (2008) Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology* 89:1908-1920
- Poorter L, McDonald I, Alarcón A, Fichtler E, Licona J-C, Peña-Claros M, Sterck F, Villegas Z, Sass-Klaassen U (2010) The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *The New Phytologist* 185:481-492
- Proctor M, Yeo P, Lack A (1996) *The natural history of pollination*. Timber Press, Portland Oregon. 479 pp.
- R Development Core Team (2007) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Raevel V, Violle C, Munoz F (2012) Mechanisms of ecological succession: insights from plant functional strategies. *Oikos* doi: 10.1111/j.1600-0706.2012.20261.x
- Reich PB, Ellsworth DS, Uhl C (1995) Leaf carbon and nutrient assimilation and conservation in species of differing successional status in an oligotrophic Amazonian forest. *Functional Ecology* 9:65-76
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, Vose JM, Greshman C, Volin JC, Bowman WD (1999) Generality of leaf trait relationships : a test across six biomes. *Ecology* 80:1955-1969
- Ricalde CM, Bárcenas P GM. 1989. *Manual para diseño de estructuras de madera*, Cap. 1.3. Propiedades físicas de la madera. Instituto de Ecología A.C. LACITEMA, Xalapa, México. 37 pp.
- Ricaño-Rocha A (2007) *Morfología aérea y subterránea de plántulas tropicales: variación a lo largo del gradiente sucesional en campos abandonados en una selva alta*. Tesis de Maestría. CIEco-Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, México
- Rijkers T, Pons TL, 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
- Rodríguez-Velázquez J, Sinaca Colín P, Jamangapé -García G (2009) *Frutos y semillas de árboles tropicales de México*. INE-Semarnat, México, D.F. México. 123 pp.
- Russo SE, Brown P, Tan S, Davies SJ (2007) Interspecific demographic trade-offs and soil-related habitat associations of tree species along resource gradients. *Journal of Ecology* 96:192-203

- Salisbury E (1974) Seed size and mass in relation to environment. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Science* 186:83-88
- Sargent RD, Ackerly DD (2008) Plant-pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in Ecology & Evolution* 23:123-130
- Schamp BS, Chau J, Aarssen LW (2008) Dispersion of traits related to competitive ability in an old-field plant community. *Journal of Ecology* 96:204-212
- Schüller Elisabeth (2011) Wood anatomy and radial gradients in wood density and water content in trees of a Mexican tropical rainforest. Tesis de Maestría, Natural Resources and Life Sciences, Viena, Austria.
- Siebe C, Martínez-Ramos M, Segura-Warnholtz G, Rodríguez-Velázquez J, Sánchez-Beltrán S. 1995. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul, Chiapas, Southeast Mexico. En: *Proceedings of the International Congress on Soils of Tropical Forest Ecosystems. 3rd Conference on Forest Soils, ISSS-AISS-IBG* (D. Simmorangkir, ed.) Mulawarman University Press, Samarinda, Indonesia. pp 40-58
- Silvertown J (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution* 19:605–611
- Smith NP, Mori SA, Hendersen A, Stevensen DN, Heald S (eds) (2004) Flowering plants of the Neotropics. Edited by Princeton University, New York Botanical Garden. 616 pp
- Stubbs WJ, Wilson BJ (2004) Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology* 92:557-567
- Swaine MD, Whitmore TC (1988) On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81–86
- van Breugel M, Martínez-Ramos M, Bongers F (2006) Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 22:663-674
- van Breugel M, van Breugel P, Jansen PA, Martínez-Ramos M, Bongers F (2012) The relative importance of above- versus belowground competition for tree growth and survival during early succession of a tropical moist forest. *Plant Ecology* 213:25–34
- van Gelder HA, Poorter L, Sterck FJ (2006) Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *The New phytologist* 171:367-378
- van der Pijl L (1972) Principles of dispersal in higher plants. 2a. ed. Springer-Verlag. Berlin. 214 pp
- Valladares F, Aranda I, Sánchez-Gómez D (2004) La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. En: Valladares, F. (Ed.), *Ecología del bosque*

- mediterráneo en un mundo cambiante. Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF, S.A, Madrid, Spain, Cap. 12, pp. 335-369
- Valladares F, Niinemets Ü (2008) Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39:237-257
- Verdú M, Rey PJ, Alcántara JM, Siles G, Valiente-Banuet A (2009) Phylogenetic signatures of facilitation and competition in successional communities. *Journal of Ecology* 97:1171–1180
- Vile D, Shipley B, Garnier E (2006) A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession. *Ecology* 87:504-517
- Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882-892
- Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, Jiang L, Albert CH, Hulshof C, Jung V, Messier J (2012) The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 27:244-252
- Walker B, Kinzig A, Langridge J (1999) Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2:95-113
- Walker LR, Wardle DA, Bardgett RD, Clarkson BD (2010) The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98:725-736
- Walker LR, Landau FH, Velázquez E, Shiels AB, Sparrow AD (2010b) Early successional woody plants facilitate and ferns inhibit forest development on Puerto Rican landslides. *Journal of Ecology* 98:625–635
- Wang BC, Smith TB (2002) Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17:379-386
- Weiher E, Keddy PA (1995) Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74:159-164
- Weiher E, van der Werf A, Thompson K, Roderick M, Garnier E, Eriksson O (1999) Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* 10:609-620
- Westoby M (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199:213-227
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002) Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:125-159

- Westoby M, Wright IJ (2003) The leaf size-twigs size spectrum and its relationship to other important spectra of variation among species. *Oecologia* 135:621-628
- Westoby M, Wright IJ (2006) Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21:261-268
- Williamson GB, Wiemann MC (2010) Age-Dependent Radial Increases in Wood Specific Gravity of Tropical Pioneers in Costa Rica. *Biotropica* 42:590-597
- Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG (1999) Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143:155-162
- Woods KD (2007) Predictability, contingency, and convergence in late succession: Slow systems and complex data-sets. *Journal of Vegetation Science* 18:543
- Wright SJ (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130:1-14
- Wright SJ, Kitajima K, Kraft NJB, Reich PB, Wright IJ, Bunker DE, Condit R, Dalling JW, Davies SJ, Díaz S, Engelbrecht BMJ, Harms KE, Hubbell SP, Marks CO, Ruiz-Jaen MC, Salvador CM, Zanne AE (2010) Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* 91:3664-74
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas M-L, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821-827
- Wright IJ, Ackerly DD, Bongers F, Harms KE, Ibarra-Manriquez G, Martinez-Ramos M, Mazer SJ, Muller-Landau HC, Paz H, Pitman NC a, Poorter L, Silman MR, Vriesendorp CF, Webb CO, Westoby M, Wright SJ (2007) Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany* 99:1003-1015
- Young TP, Chase JM, Huddleston RT (2001) Community Succession and Assembly Comparing, Contrasting and Combining Paradigms in the Context of Ecological Restoration. *Ecological Restoration* 19:5-18

ANEXO – Detalle de especies por sitio y datos de rasgos por especies

Cuadro I (ANEXO).

Número de especies con los que se trabajó por sitio de la cronosecuencia y porcentaje (%) del total de especies para el censo del año 2008 después de descartar especies no identificadas y errores de la base original. Porcentaje (%) de datos obtenidos por rasgo funcional (VS, DM y hojas: AF, AFE, CMS) para el número de especies por sitio.

Sitios 1 al 11, bosques secundarios. Sitio 12 al 16, bosques maduros.

Sitio	Número de especies (%)	% especies con datos de rasgos por sitio		
		VS	DM	Hojas
1(*)	1 (100)	100	100	100
2	2 (100)	100	100	100
3	5 (83)	100	100	100
4	13 (81)	100	100	85
5	14 (93)	100	100	100
6	16 (94)	100	100	88
7	16 (89)	100	100	88
8	12 (92)	100	100	92
9	14 (88)	100	100	93
10	16 (94)	100	100	81
11	16 (94)	100	100	88
12	16 (94)	100	100	75
13	30 (91)	100	100	53
14	29 (93)	100	100	59

15	10 (91)	100	100	90
16	21 (84)	100	99	67

Nota: (*) el sitio 1 con única especie fue descartado de los análisis por sitio, pero se tomó en cuenta para crear las categorías sucesionales sumándose a la categoría de menor edad de abandono (4 a 9 años).

Cuadro II (ANEXO).

Número de datos (rasgo por especie) colectados según diferentes fuentes: campo, colecciones, colaboraciones y literatura. Cantidad total de datos para el total de rasgos, y el porcentaje (%) representado para la base del 2008 sobre 103 especies presentes en ese censo.

Rasgos	Campo y Colecciones	Colaboraciones* y Literatura	Total de datos (n° valores del rasgo/especie)	% representado para 2008 (103 especies)
Hojas	33	52	85	64
Madera	24	45/44	113	99
Semillas	3/57	_ /55	115	100
Síndrome P	__	114	114	99
Síndrome D	__	114	114	99

Nota: el **Total de datos** incluye especies de bosque secundario, bosque maduro y especies compartidas por ambos tipos de bosque. Tanto especies presentes en 2008 como aquellas que se presentaron en censos previos para el periodo 2000-2008 en sitios de bosque secundario y 1996-2008 en sitios de bosque maduro.

*Ver Lohbeck 2010, Schüller 2011