



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**Dinámica estacional y sucesional de especies
leñosas en un bosque tropical seco en Yucatán**

Tesis que presenta

Irving Sáenz Pedroza

En opción al título de

DOCTOR EN CIENCIAS

(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México

2020

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de **Irving Sáenz Pedroza** titulado “**Dinámica estacional y sucesional de especies leñosas en un bosque tropical seco en Yucatán**” fue realizado en el laboratorio de Ecología de la Unidad de Recursos Naturales, en la línea Cambio Global en Ecosistemas Neo-tropicales, del **Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.** bajo la dirección del **Dr. Juan Manuel Dupuy Rada**, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas dentro de la opción de Recursos Naturales de este Centro.

ATENTAMENTE



DRA. CECILIA HERNÁNDEZ ZEPEDA
DIRECTORA DE DOCENCIA

Mérida, Yucatán, México, a 22 de julio de 2020

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos Experimentales, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de experimentación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que a razón de lo anterior y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se registrarán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.



Firma: _____

Nombre: Irving Saenz Pedroza

Este trabajo se llevó a cabo en la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, bajo la dirección del Dr. Juan Manuel Dupuy Rada.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Juan Manuel Dupuy Rada que me aceptó como su estudiante y me permitió adueñarme de sus parcelas permanentes, gracias por el interés y la paciencia a lo largo de todos estos años.

Al Sr. Filogonio May Pat que realizó una labor indispensable para la obtención de datos en campo, pero sobre todo gracias por su confianza y su amistad.

A miembros de mi comité tutorial, la Dra. Luz María Calvo Irabien, Dra. Casandra Reyes García y Dr. Jorge A. Meave del Castillo por su tiempo y compromiso para mejorar y corregir tanto a la tesis como al tesista.

A los miembros de mi comité revisor la Dra. Julieta Benitez Malvido y el Dr. José Luis Hernández Stefanoni, gracias por sus valiosos comentarios que ayudaron a enriquecer este trabajo. Al Dr. Richard E. Feldman, quien además de ser parte del comité revisor se convirtió en un excelente colaborador y siempre tuvo la puerta de su oficina abierta para resolver mis dudas.

A los Dres. Roger Orellana, José Luis Andrade, Germán Carnevali, Ivón Ramírez y Rodrigo Duno quienes a lo largo de este proceso han llegado a compartir parte de su conocimiento conmigo, contribuyendo tanto a mi desarrollo personal como profesional.

A Celene M. Espadas Manrique y a Fernando Tun Dzul, técnicos de la Unidad de Recursos Naturales, quienes en más de una ocasión me han facilitado información o me han apoyado para obtenerla. Agradezco también a Karla Reynoso por su amabilidad y eficacia para resolver todos los imprevistos que se presentan en la Unidad.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el financiamiento otorgado mediante la beca 265363.

Agradezco al Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY), en particular a la Unidad de Recursos Naturales, por brindarme la oportunidad de ingresar a su Posgrado, así como por el apoyo y las facilidades otorgadas para realizar este trabajo.

A James Callaghan y al personal que labora en la Reserva Biocultural Kaxil Kiuic por todas las facilidades brindadas durante la realización de este trabajo. Agradezco sobre todo a Santos, Óscar, Mario, Erik y demás personas de Xcobehaltun quienes con mucha disposición y amabilidad nos apoyaban en el trabajo de campo.

DEDICATORIAS

A mi familia y amigos, que le dan sentido a todo.

ÍNDICE

LISTADO DE FIGURAS.....	v
LISTADO DE TABLAS	vii
INTRODUCCIÓN.....	1
CAPÍTULO I	3
ANTECEDENTES	3
1. REGENERACIÓN Y SUCESIÓN ECOLÓGICA.....	3
1.1. SUCESIÓN SECUNDARIA.....	4
1.2. ETAPAS SUCESIONALES EN BOSQUES TROPICALES	5
1.3. MÉTODOS DE ESTUDIO DE LA SUCESIÓN SECUNDARIA	10
1.5. SUCESIÓN SECUNDARIA EN BOSQUES TROPICALES SECOS	15
1.6. PATRONES DEPENDIENTES DEL TAMAÑO	17
JUSTIFICACIÓN	18
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	19
OBJETIVO GENERAL	20
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	20
HIPÓTESIS.....	21
CAPÍTULO II	23
2.1 ABSTRACT	23
2.2 INTRODUCTION	24

2.3 MATERIALS & METHODS.....	28
2.3.1 STUDY ÁREA	28
2.3.2 SAMPLING DESIGN	29
2.3.3 STATISTICAL ANALYSIS.....	31
2.4 RESULTS	33
2.4.1 PLANT AND SPECIES DENSITY	33
2.4.2 RECRUITMENT AND SPECIES GAIN RATES	35
2.4.3 MORTALITY AND SPECIES LOSS RATES.....	37
2.5 DISCUSSION.....	39
2.6 CONCLUSION.....	46
2.7 ACKNOWLEDGEMENTS	46
CAPÍTULO III	47
3.1 INTRODUCCION	47
3.2 MATERIALES Y MÉTODOS	51
3.2.1 SITIO DE ESTUDIO	51
3.2.2 ESTRATEGIA DE MUESTREO	52
3.2.3 ANÁLISIS DE DATOS.....	53
3.2.3.1 CLASIFICACIÓN DE ESPECIES EN ESTRATEGIAS DE VIDA.....	53
3.2.3.2 COMPONENTES DEMOGRÁFICOS	54
3.2.3.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	55

3.3 RESULTADOS	56
3.3.1 PLANTAS DE TALLA GRANDE (> 5 CM)	57
3.3.2 PLANTAS DE TALLA PEQUEÑA (1-5 CM)	62
3.4 DISCUSIÓN	67
3.5 CONCLUSIONES	71
CAPÍTULO IV	72
CAPÍTULO V	76
5.1 CONCLUSIONES	76
5.2 PERSPECTIVAS	77
LITERATURA CITADA	78
APÉNDICES	104

LISTADO DE FIGURAS

Figure 1. Location of the study area showing the spatial arrangement of sampling sites within and near Kaxil Kiuic Biocultural Reserve in the Yucatan Peninsula, Mexico, for each successional age category.29

Figure 2. Predicted temporal trends over the study period for large plant density (a-c) and species density (d-f), and for small plant density (g-i) and species density (j-l) in the dry- and rainy seasons in each successional stage. The shaded sections correspond to 95% confidence intervals. Capital letters in each graph represent significant ($p < 0.05$) effects of predictors based on the linear mixed effects models. D*: dry season, W*: wet season, Dry \times Year*: dry season \times sampling year interaction.34

Figure 3. Predicted temporal trends over the study period for large plant recruitment (a-c) and species gain rates (d-f), and for small plant recruitment (g-i) and species gain rates (j-l) in the dry- and rainy seasons in each successional stage. The shaded sections correspond to 95% confidence intervals. Capital letters in each graph represent significant ($p < 0.05$) effects of predictors based on the linear mixed effects models. W*: wet or rainy season, Wet \times Year*: wet season \times sampling year interaction.36

Figure 4. Predicted temporal trends over the study period for large plant mortality (a-c) and species loss rates (d-f), and for small plant mortality (g-i) and species loss rates (j-l) in the dry- and rainy seasons in each successional stage. The shaded sections correspond to 95% confidence intervals. Capital letters in each graph represent significant ($p < 0.05$) effects of predictors based on the linear mixed effects models. D*: dry season, W*: wet season, Wet \times Year*: wet season \times sampling year interaction.38

Figura 5. Tendencias predichas para las plantas de talla grande (dap > 5 cm) a lo largo de un periodo de seis años en cada etapa de sucesión: (a-c) densidad de individuos: R^2_m : 0.632 y R^2_c : 0.672; (d-f) tasa de mortalidad: R^2_m : 0.200 y R^2_c : 0.215; (g-i) tasa de reclutamiento: R^2_m : 0.213 y R^2_c : 0.213. Cada una de las etapas de sucesión tiene su propia línea de predicción debido a los efectos aleatorios de las parcelas en el modelo. El área sombreada indica los intervalos de confianza del modelo. La escala de los ejes de las ordenadas varía de una variable de respuestas a otra.....58

Figura 6. Tendencias predichas para las plantas de talla grande (dap > 5 cm) a lo largo de un periodo de seis años en cada etapa de sucesión: (a-c) área basal: R^2_m : 0.72 y R^2_c : 0.75; (d-f) tasa de pérdida del área basal: R^2_m : 0.105 y R^2_c : 0.108; (g-i) tasa de ganancia del área basal: R^2_m : 0.225 y R^2_c : 0.260. Cada una de las etapas de sucesión tiene su propia línea de predicción debido a los efectos aleatorios de las parcelas en el modelo. El área sombreada indica los intervalos de confianza del modelo. La escala de los ejes de las ordenadas varía de una variable de respuestas a otra.....60

Figura 7. Tendencias predichas para las plantas de talla pequeña (dap 1-5 cm) a lo largo de un periodo de seis años en cada etapa de sucesión: (a-c) densidad de individuos: R^2_m : 0.780 y R^2_c : 0.846; (d-f) tasa de mortalidad: R^2_m : 0.082 y R^2_c : 0.082; (g-i) tasa de reclutamiento: R^2_m : 0.143 y R^2_c : 0.154. Cada una de las etapas de sucesión tiene su propia línea de predicción debido a los efectos aleatorios de las parcelas en el modelo. La escala de los ejes de las ordenadas varía de una variable de respuestas a otra63

Figura 8. Tendencias predichas para las plantas de talla pequeña (dap 1-5 cm) a lo largo de un periodo de seis años en cada etapa de sucesión: (a-c) área basal: R^2_m : 0.74 y R^2_c : 0.82; (d-f) tasa de pérdida del área basal: R^2_m : 0.179 y R^2_c : 0.185; (g-i) tasa de ganancia del área basal: R^2_m : 0.161 y R^2_c : 0.161. Cada una de las etapas de sucesión tiene su propia línea de predicción debido a los efectos aleatorios de las parcelas en el modelo. La escala de los ejes de las ordenadas varía de una variable de respuestas a otra.66

LISTADO DE TABLAS

Tabla 1. Número de especies e individuos para los grupos de especies en las distintas edades de abandono en plantas de diferentes categorías de tamaño....56

Tabla 2. Estimados para los modelos de efectos mixtos de la densidad, tasa de mortalidad y tasa de reclutamiento en las plantas de talla grande (dap > 5 cm)....59

Tabla 3. Estimados para los modelos de efectos mixtos del área basal, tasa de pérdida de área basal y tasa de ganancia del área basal en las plantas de talla grande (dap > 5 cm).....61

Tabla 4. Estimados para los modelos de efectos mixtos de la densidad de individuos, tasa de mortalidad y tasa de reclutamiento en las plantas de talla pequeña (dap 1-5 cm).....64

Tabla 5. Estimados para los modelos de efectos mixtos del área basal, tasa de pérdida de área basal y tasa de ganancia del área basal en las plantas de talla de talla pequeña (dap 1-5 cm).....67

RESUMEN

La proliferación de actividades humanas, principalmente agropecuarias, en zonas tropicales ha provocado la transformación de áreas extensas de bosques estacionalmente secos. El abandono de estas áreas, permite el desarrollo de una nueva comunidad forestal o bosque secundario a través del proceso de sucesión secundaria. Los bosques secundarios son fundamentales para mantener la diversidad biológica y para mitigar el cambio climático global –debido a su capacidad de absorber y almacenar el carbono atmosférico. Sin embargo, el entendimiento de la sucesión secundaria y los procesos y factores que la determinan aún es limitado, sobre todo en regiones estacionalmente secas. En este trabajo, se realizó un remuestreo en una cronosecuencia (rodales de bosque de diferente edad sucesional) durante seis años para analizar la influencia de los procesos demográficos (reclutamiento y mortalidad) de plantas leñosas sobre la dinámica de reemplazo de especies y la recuperación de atributos de la estructura y la diversidad durante la sucesión secundaria en un bosque tropical estacionalmente seco. Se analizó por separado la dinámica de plantas de talla grande (> 5cm de diámetro) y de talla pequeña (1-5 cm de diámetro), así como de especies generalistas y especialistas de etapas tempranas (pioneras) o de etapas tardías de la sucesión. Los patrones de dominancia de especies encontrados concuerdan con los reportados en otros bosques tropicales, donde el grupo de especies pioneras que domina la comunidad durante las primeras décadas de la sucesión es reemplazado gradualmente por especies de los grupos generalista y tardío. La densidad de especies mostró una recuperación gradual con la edad sucesional, mientras que la estructura exhibió patrones contrastantes entre las plantas grandes y las pequeñas, como posible resultado de la competencia asimétrica por recursos limitantes. La estacionalidad, la etapa sucesional y sus cambios temporales influyeron sobre la dinámica de los procesos demográficos en las plantas grandes, con valores de reclutamiento y ganancia de especies elevados en la estación lluviosa en la edad sucesional temprana, y tasas de mortalidad altas en la misma estación en la etapa intermedia, dando como resultado un rápido aumento inicial y una gradual estabilización de la densidad de estas plantas durante la sucesión. Por el contrario, los procesos demográficos de las plantas pequeñas no mostraron tendencias sucesionales, interanuales o estacionales claras durante este estudio, probablemente debido a su alta

variabilidad entre las parcelas. Los resultados de este trabajo sugieren que, en el contexto del cambio climático global, una disminución de la precipitación durante la temporada de lluvias podría afectar la dinámica sucesional y, por ende, la resiliencia del bosque de estudio tanto o más que un aumento en la intensidad o la duración de la sequía.

ABSTRACT

Proliferation of agricultural activities in tropical areas has promoted the transformation of large areas of seasonally dry forests. The abandonment of previously transformed forest areas allows plants to recolonize the site and establish a new forest community in a process called secondary succession. Currently, secondary forests are essential for the maintenance of biological diversity. Furthermore, since they represent an important store of atmospheric carbon, they are fundamental to mitigate global climate change. Notwithstanding its importance, the knowledge of the secondary succession is yet limited, especially in seasonally dry regions. This study analyzed the dynamics of woody plant demographic processes in a seasonally tropical dry forest at different stages of succession, evaluating its influence on species replacement dynamics and recovery of structure and diversity attributes along secondary succession. Our analysis was conducted separately for large plants (> 5cm DAP) and small plants (1-5 cm DAP). The results showed that patterns of species dominance along secondary succession match with replacement sequence models in other tropical forests, where the pioneer species group which successfully establish after abandonment and dominates the community during the first decades of succession being gradually replaced by the generalist and late successional species. Successional trends showed a recovery of species richness with successional age, while structural attributes exhibited contrasting patterns between large and small plants as a possible result of asymmetric competition for limiting resources. Seasonality, succession stage and its changes over time influenced the dynamics of demographic processes in large plants, with high recruitment and species gain values in the rainy season at the early stage, as well as high mortality in the rainy season in the intermediate stage. In contrast, demographic processes dynamics in small plants did not show successional, annual or seasonal trends along the study period, likely reflecting large among-plot variation. Our results suggest that climate-change driven decreases in rainy season precipitation may have adverse effects on successional dynamics, and would therefore affect trends and recovery rates of our study forest during the secondary succession process.

INTRODUCCIÓN

En décadas recientes, los seres humanos han acelerado la transformación de los ecosistemas del planeta como producto de sus actividades económicas, para satisfacer las necesidades de una población que crece constantemente y que al mismo tiempo demanda más recursos (Lambin *et al.*, 2003). La proliferación de actividades agropecuarias en zonas tropicales ha provocado la transformación de grandes áreas continuas de bosque en relictos discontinuos e irregulares de vegetación (Hansen *et al.*, 2013).

Es común que las actividades humanas asociadas con la transformación de los bosques tropicales cesen al cabo de un periodo de tiempo, debido al uso de prácticas de producción ineficientes, a la pérdida de la productividad o por motivos políticos, económicos, sociales o culturales (ITTO, 2012; FAO, 2010). El abandono de áreas de bosque previamente transformadas permiten la regeneración de la vegetación y el desarrollo de bosques secundarios (Aide *et al.*, 2013; Wright y Muller-Landau, 2006). En la actualidad, más de la mitad de los bosques tropicales del planeta son bosques secundarios e incluso, en ciertas áreas, representan el tipo de vegetación más dominante (FAO, 2015; Gardner *et al.*, 2009).

En estas condiciones, los bosques secundarios son indispensables para el mantenimiento de los servicios ambientales que inicialmente prestaban los bosques primarios o maduros. Por ejemplo, la regeneración natural o sucesión de los bosques secundarios juega un papel trascendental en el secuestro de carbono atmosférico y la mitigación del cambio climático (Chazdon *et al.*, 2016; Poorter *et al.*, 2016). Asimismo, la preservación de bosques secundarios hasta edades de sucesión avanzadas representa una oportunidad para la conservación de la biodiversidad –sobre la que se sustentan los servicios ambientales– en los trópicos (Rozendaal *et al.*, 2019; Newbold *et al.*, 2015; Wright, 2010; Dent y Wright, 2009).

La sucesión secundaria permite la recuperación de la estructura, diversidad, composición de especies y la funcionalidad de los bosques tropicales. La comprensión del fenómeno de la sucesión nos permitirá implementar acciones de conservación, restauración o manejo basadas en información científica sólida (Chazdon *et al.*, 2009; Quesada *et al.*,

2009; Rodrigues *et al.*, 2009). Esto resulta particularmente importante en un ecosistema como el bosque tropical seco (BTS), el cual ha sido severamente transformado y degradado por las actividades humanas, está poco representado en áreas de conservación y continúa estando poco estudiado en comparación con el bosque tropical húmedo (Stan y Sanchez-Azofeifa, 2019).

Los BTS se caracterizan por una marcada estacionalidad en la disponibilidad de agua, la cual promueve condiciones hídricamente estresantes, en particular en la estación de sequía, que influyen sobre las dinámicas de mortalidad, reclutamiento y crecimiento de las plantas sobre todo en las etapas iniciales del ciclo de vida (Becknell *et al.*, 2012; Ceccon *et al.*, 2006; Khurana y Singh, 2001). Dicha estacionalidad tiene el potencial de influenciar el desarrollo de los procesos de regeneración y sucesión secundaria en el BTS. Sin embargo esto ha sido poco evaluado ya que la mayoría de los trabajos utilizan mediciones anuales que impiden evaluar los efectos de la estacionalidad sobre la dinámica comunitaria (Maza-Villalobos *et al.*, 2013). Esto representa un vacío en el conocimiento, debido a que la importancia relativa de la estacionalidad se puede modificar durante la sucesión secundaria (Lohbeck *et al.* 2014). Por otra parte, se desconocen los efectos de la estacionalidad en distintas etapas ontogénicas de las plantas o en grupos que representan diferentes estrategias de vida (Trindade *et al.*, 2020; Muscarella *et al.*, 2016; Grime y Pierce, 2012).

El presente trabajo analizó el proceso de sucesión secundaria mediante un enfoque que combina el uso de la cronosecuencia con un seguimiento a través del tiempo, lo que permite conocer las tasas y tendencias de la sucesión, así como la dinámica de los procesos demográficos subyacentes. Además, representa una oportunidad para evaluar la influencia de la estacionalidad durante los procesos de regeneración y sucesión secundaria.

CAPÍTULO I

ANTECEDENTES

1. Regeneración y sucesión ecológica

A pesar de estar compuestas por organismos sésiles, las comunidades vegetales están en constante cambio debido a que los elementos que las constituyen, las plantas, son seres vivos con una longevidad finita que se renuevan de manera continua (Bonan, 2002; Martínez-Ramos, 1994). El proceso de regeneración natural de una comunidad vegetal puede definirse como el flujo constante de pérdidas y ganancias de los componentes de dicha comunidad (Martínez-Ramos, 1994). Las pérdidas en una comunidad se relacionan con el daño o la muerte de sus componentes, ya sea por causas naturales –senectud, enfermedad– o por influencia humana, mientras que las ganancias dependen del establecimiento y crecimiento de individuos en la comunidad. El proceso de regeneración puede ocurrir tanto a nivel individual, mediante la reconstrucción de tejidos u órganos, como a nivel comunitario, con la sustitución de uno o más individuos, e incluso la renovación de generaciones completas de individuos (Sánchez-Salas *et al.*, 2011; Martínez-Ramos, 1994).

Las comunidades vegetales están sometidas a la acción continua y frecuente de disturbios, es decir, a la influencia de eventos o fuerzas físicas que perturban el ecosistema. Estos disturbios pueden ocurrir de manera natural, como los incendios, huracanes, deslaves o erupciones volcánicas, pero también pueden ser el resultado de actividades humanas, por ejemplo, el desmonte de áreas de bosque para la agricultura o la ganadería (Sousa, 1984). La presencia recurrente de estos fenómenos juega un papel preponderante en la dinámica de pérdidas y ganancias de una comunidad, y pueden influenciar el desarrollo de la sucesión ecológica (Chazdon, 2003; Bonan, 2002).

La sucesión ecológica es un proceso de cambio temporal en la estructura de la vegetación y la composición de especies de una comunidad en hábitats recién formados o en áreas abandonadas después de que cesa la actividad de un disturbio que remueve la vegetación existente (Chazdon, 2008; Bonan, 2002). La sucesión implica un cambio progresivo en la dominancia de especies y poblaciones, la acumulación de biomasa y los

ciclos de nutrientes durante largos periodos de tiempo (Chazdon, 2014; Begon *et al.*, 2006). En los fenómenos sucesionales están inmersos distintos procesos de regeneración, sin los cuales la sucesión no podría ocurrir. Por el contrario, el proceso de regeneración puede ocurrir sin la necesidad de que el proceso de sucesión se lleve a cabo, debido a que la regeneración no necesariamente implica un reemplazo de especies (Bonan, 2002).

1.1. Sucesión secundaria

El término sucesión secundaria implica la regeneración de la vegetación en sitios previamente ocupados por una comunidad biótica, donde subsiste vegetación remanente o algún tipo de germoplasma –semillas, bulbos o tallos subterráneos– que facilitan la recolonización del sitio (Chazdon, 2014; Begon *et al.*, 2006). Este proceso ocurre después de la acción de un disturbio que, dependiendo de su intensidad, puede eliminar a la comunidad por completo, o únicamente perturbarla mediante el daño o la remoción de individuos que la componen. Asimismo, los disturbios alteran las condiciones físico-químicas y la disponibilidad de recursos del sitio, modifica la intensidad de las interacciones bióticas y, de forma directa o indirecta, crean oportunidades para el establecimiento de individuos nuevos (Chazdon, 2003; Chokkalingam y Jong, 2001; Smith *et al.*, 1997; Pickett y White, 1985; Sousa, 1984).

El estudio de la sucesión secundaria ha permitido conocer la dinámica de distintas variables de la vegetación con el transcurso del tiempo. Entre las variables comúnmente analizadas están el área basal, la biomasa, la densidad de individuos, la riqueza de especies y la diversidad (Chazdon *et al.*, 2007; Guariguata y Ostertag, 2001; Brown y Lugo, 1990). En general, se ha reportado que la estructura de la vegetación –altura, área basal, cobertura y biomasa– aumenta con la edad de abandono (Poorter *et al.*, 2016; Rozendaal y Chazdon, 2015). Igualmente, la riqueza y la diversidad de especies muestran incrementos graduales con el tiempo, aunque suelen ocurrir más lentamente en comparación con la estructura de la vegetación (Rozendaal *et al.*, 2019; Derroire *et al.*, 2016; Martin *et al.*, 2013; Chazdon *et al.*, 2007). Alternativamente, se ha observado que los atributos de la estructura y la diversidad pueden alcanzar su punto máximo en etapas de sucesión intermedia y posteriormente disminuir en edades de sucesión avanzadas (Letcher y Chazdon, 2009; Denslow y Guzman, 2000), lo que se esperaría bajo la

hipótesis de disturbios intermedios (Connell, 1978; Connell y Slatyer, 1977). Esto se puede explicar por la abundancia elevada de especies pioneras de larga vida en edades de sucesión intermedias, que alcanzan tallas grandes y pueden almacenar cantidades grandes de carbono (Toledo *et al.*, 2011).

Por su parte, la recuperación de la composición de especies es bastante incierta y depende en gran medida de la historia de disturbio, así como de la configuración, la estructura y la composición del paisaje circundante que determina la disponibilidad de propágulos y de los agentes de dispersión de los mismos (Derroire *et al.*, 2016). En ocasiones, la composición de especies puede recuperarse en un periodo de tiempo relativamente corto (Letcher y Chazdon, 2009; Norden *et al.*, 2009b; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008), mientras que en otros la recuperación de la composición puede transcurrir muy lentamente e incluso, cuando el proceso de sucesión se desvía o estanca, no recuperarse por completo, aun después de varias décadas o incluso siglos (Rozendaal *et al.*, 2019; Derroire *et al.*, 2016; Mesquita *et al.*, 2015; Suazo-Ortuño *et al.*, 2015).

Los cambios temporales en la estructura, la diversidad y la composición de especies durante el proceso de sucesión secundaria generalmente están relacionados con las estrategias y las historias de vida del conjunto de especies que forman la comunidad, los cambios en la disponibilidad de recursos y las condiciones abióticas generadas por las mismas plantas, por otros organismos o factores, o por eventos estocásticos de dispersión, así como por la historia de disturbio del sitio (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010b; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Chazdon *et al.*, 2007; Martínez-Ramos y García-Orth, 2007; Finegan, 1996). La dinámica sucesional puede ser descrita en distintas fases, las cuales se caracterizan por rasgos distintivos en la estructura de la vegetación, así como por la dominancia y el reemplazo temporal de especies de plantas (Chazdon, 2014).

1.2. Etapas sucesionales en bosques tropicales

La caracterización de las fases sucesionales en bosques tropicales se basa en estudios desarrollados en bosques húmedos, en los que se ha descrito que la sucesión consta de al menos cuatro fases generales (Chazdon, 2008; Finegan, 1996; Oliver y Larson, 1996).

En su fase inicial, el proceso de sucesión se caracteriza por un reclutamiento intenso de individuos que permite la colonización del área (Chazdon, 2014; Álvarez-Yépez *et al.*, 2008; van Breugel *et al.*, 2007). El establecimiento de numerosos individuos en etapas tempranas de sucesión propicia un incremento rápido en los atributos comunitarios de la estructura, tales como la densidad de individuos y la cobertura (Dupuy *et al.*, 2012; Letcher y Chazdon, 2009; Chazdon *et al.*, 2007; Guariguata y Ostertag, 2001; Brown y Lugo, 1990). Con el transcurso del tiempo, los individuos de la comunidad alcanzan un tamaño lo suficientemente grande como para ocasionar la recuperación de atributos como la altura o el área basal, y promover el cierre del dosel. Este fenómeno genera cambios importantes en las condiciones abióticas del sitio y en las interacciones bióticas entre los individuos de la comunidad, e inicia la segunda fase del proceso de sucesión, denominada fase de exclusión de tallos o aclareo (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a; Chazdon, 2008).

El cierre del dosel promueve cambios temporales en las condiciones microambientales y en la disponibilidad de recursos: reducción de la disponibilidad de luz, disminución de la temperatura y un incremento de la humedad relativa (Letcher *et al.*, 2015; Ruiz *et al.*, 2005; Guariguata y Ostertag, 2001; Finegan, 1996). Dichos cambios pueden favorecer el reclutamiento de especies incapaces de establecerse en las condiciones iniciales de la sucesión debido al filtrado ambiental, es decir, el efecto de las condiciones ambientales que resulta en la selección de especies con ciertos rasgos o estrategias de vida capaces de sobrevivir y persistir en un lugar determinado (Cadotte y Tucker, 2017). Sin embargo, las nuevas condiciones ambientales pueden resultar adversas para la regeneración de especies que se establecieron exitosamente al inicio del proceso (Chazdon, 2008; Guariguata y Ostertag, 2001).

En general, la segunda fase sucesional se caracteriza por la exclusión de individuos de la comunidad y la pérdida de biomasa, debidas a una elevada mortalidad producto de la supresión de individuos como resultado de la competencia intensa por espacio o recursos limitantes como la luz, que ocurren después del cierre del dosel. La mortalidad de individuos se debe a que algunas especies que se establecen al inicio de la sucesión – conocidas como especies pioneras– suelen tener una longevidad menor y empiezan a morir en esta fase (Rozendaal *et al.*, 2017; Rozendaal y Chazdon, 2015; Lohbeck *et al.*,

2013; van Breugel *et al.*, 2007), mientras que las especies que tienen tasas de crecimiento menores o que estaban suprimidas pueden incrementar tanto en tamaño como en abundancia (compensando en cierta medida las pérdidas de biomasa y diversidad) y gradualmente pueden reemplazar a las especies pioneras (Chazdon, 2014; Bonan, 2002).

El cambio gradual en la abundancia y la composición de especies caracteriza la tercera fase de sucesión, también denominada fase de transición. En esta fase las especies típicas de etapas de la sucesión temprana son reemplazadas por especies de mayor longevidad que se establecieron al inicio de la sucesión, denominadas usualmente como especies pioneras de larga vida, formando un nuevo dosel (Chazdon, 2008). En esta fase de transición los atributos de la estructura tienden a estabilizarse o presentar incrementos más graduales (Poorter *et al.*, 2016; Rozendaal y Chazdon, 2015; Becknell *et al.*, 2012). De igual forma, la riqueza y la densidad de especies se incrementan de manera gradual conforme se reclutan y acumulan nuevas especies en la comunidad (Rozendaal *et al.*, 2019; Derroire *et al.*, 2016; Chazdon, 2008). La duración de esta fase puede extenderse por décadas o cientos de años, en función del tiempo que sea necesario para que las especies tardías tolerantes a la sombra reemplacen a las pioneras de larga vida (Chazdon, 2008).

Finalmente, la vegetación alcanza la última etapa sucesional, la cual se caracteriza por la dominancia de árboles longevos de gran tamaño de especies tolerantes a la sombra que se pueden regenerar en el sotobosque, una estructura vertical y horizontal compleja, condiciones microambientales heterogéneas y una diversidad de especies alta, tanto en el dosel como en el sotobosque (Chazdon, 2008). En esta última etapa, las plantas epifitas y las lianas son abundantes y la diversidad taxonómica es alta (Chazdon, 2014).

Es necesario señalar, que las fases descritas anteriormente representan de manera general el desarrollo del proceso sucesional en bosques tropicales húmedos (BTH) y debido a las diferencias en la disponibilidad de agua puede diferir, tanto el número de etapas como en su duración, con respecto a los bosques tropicales secos (BTS). En general, se reconoce que la disponibilidad de agua representa un factor trascendental para el desarrollo del proceso de sucesión secundaria, ya que resulta determinante de las tasas y las trayectorias de recuperación y puede influenciar la diversidad, la composición y

la funcionalidad de las comunidades (Poorter *et al.*, 2016; Derroire *et al.*, 2016; Lohbeck *et al.*, 2015; Becknell *et al.*, 2012).

En los BTH, donde el agua es un recurso altamente disponible que permite una productividad y acumulación de biomasa elevada, la disponibilidad de luz solar a nivel del suelo o sotobosque representa un recurso limitante que rige las dinámicas de regeneración de la vegetación y el reemplazo temporal de especies durante la sucesión secundaria (Finegan 1996; Bazzaz y Pickett, 1980). Mientras que en los BTS la estacionalidad climática promueve condiciones ambientales particulares, periodos de estrés hídrico recurrentes, que influyen la estructura, la composición y funcionalidad de este ecosistema. En los bosques secos los cambios en la disponibilidad de agua representan el recurso limitante que dirige rige la regeneración natural y el reemplazo de especies durante la sucesión la sucesión secundaria (Poorter *et al.*, 2016; Becknell *et al.*, 2012; Toledo *et al.*, 2011; Ewel 1977).

Las diferencias ecológicas y ambientales entre los bosques tropicales húmedos y secos limitan la generalización de un modelo sucesional para los bosques tropicales, y por el contrario permiten deducir que los procesos y los patrones de la sucesión varían entre estos dos tipos de bosque (Rozendaal *et al.*, 2017). En este contexto, se ha planteado que los BTS pueden exhibir diferencias en el número y duración de las fases sucesionales en comparación con los BTH.

Por ejemplo, tanto Kennard (2002) en Bolivia como Arroyo-Mora *et al.* (2005) en Costa Rica proponen que la sucesión ecológica en el BTS consta de cuatro etapas, en un proceso parecido al del BTH. Estos autores proponen que la sucesión inicia con una etapa herbácea y algunas plantas leñosas, principalmente arbustos. Al cabo de un par de años la comunidad estará dominada por arbustos y árboles de talla pequeña con hojas deciduas que representan al grupo pionero de vida corta; que después será reemplazado por especies pioneras de vida larga. Finalmente, en etapas avanzadas aumentará la dominancia de especies tardías y la presencia de especies con hojas perennes.

Sin embargo, Illsey (1984) en un BTS de Yucatán y Lebrija-Trejos *et al.* (2008) en un BTS de Oaxaca, ambos en México, reconocen la existencia de tres fases de sucesión, sin la presencia del grupo de especies pioneras de larga vida. La primera fase de sucesión

ocurre de los 0 a los 10 años después del abandono y es dominada por hierbas y arbustos; la segunda fase ocurre entre 10 y los 30 años y se caracteriza por la dominancia de especies arbóreas básicamente de la familia Fabaceae; y finalmente la tercera fase de sucesión de 30 a más de 70 años, caracterizada por un cambio progresivo de especies pioneras a tardías. La ausencia de la fase de especies pioneras de vida larga en el proceso sucesional del BTS pudiera ser explicada en parte por las condiciones de sequía y la baja frecuencia de claros grandes, que influyen negativamente en el reclutamiento de especies pioneras y pioneras de larga vida (Dupuy y Chazdon, 2008; Dickinson *et al.*, 2001).

Por otra parte, en el BTS la etapa de exclusión de la vegetación es mucho menos notoria en comparación con los bosques húmedos, pues la mortalidad en dicha etapa es considerablemente menor y ocurre más tarde, alrededor de 20 años después del abandono (Rozendaal *et al.*, 2017; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a). Esto se debe en parte a que las especies que dominan durante la sucesión temprana se desarrollan en condiciones hídricamente estresantes, con alta irradiación y temperaturas elevadas. En consecuencia, estas especies exhiben una estrategia prudente en el uso de recursos hídricos, que implica un crecimiento lento y probablemente una mayor longevidad (Rozendaal *et al.*, 2017; Lohbeck *et al.*, 2013). A medida que la sucesión avanza y las condiciones ambientales se vuelven más benignas, con mayor disponibilidad de agua, se facilita el establecimiento de otras especies y posibilita un cambio en la dominancia de especies, lo cual determina el inicio de la etapa de sucesión avanzada.

Dado que la sucesión es un proceso continuo, la delimitación de etapas sucesionales es subjetiva e imprecisa. La secuencia y la duración de las etapas sucesionales pueden variar entre regiones, zonas climáticas y con la historia de disturbio (Chazdon, 2014). Asimismo, se ha observado que las trayectorias sucesionales pueden variar incluso entre sitios cercanos que presentan condiciones ambientales, ya sea climáticas o del suelo, parecidas y una historia de uso similar, debido a la influencia de factores a nivel de paisaje o regionales sobre la dinámica de la vegetación a nivel local (Norden *et al.*, 2015; Chazdon *et al.*, 2007). Por otra parte, las etapas sucesionales pueden tener un traslape temporal considerable, de manera que no es fácil establecer los límites entre dichas etapas (Chazdon, 2008).

1.3. Métodos de estudio de la sucesión secundaria

La sucesión secundaria forestal es un fenómeno que puede durar desde unas décadas hasta algunos siglos. En discordancia con esta duración, los estudios para su entendimiento usualmente se realizan en periodos de tiempo cortos, pues resultaría muy costoso y complicado realizar el estudio de la sucesión de manera continua desde su inicio hasta etapas avanzadas. La evaluación y la descripción de la dinámica sucesional en comunidades de plantas generalmente se realizan ya sea mediante el estudio de parcelas permanentes o a través de cronosecuencias (Chazdon *et al.*, 2007).

Las parcelas permanentes son sitios delimitados espacialmente donde se registra información cualitativa y cuantitativa de la vegetación durante distintos periodos de tiempo, con el objetivo de hacer un seguimiento temporal o monitoreo de los cambios en la estructura de la vegetación, diversidad y composición de especies. El uso de parcelas permanentes permite observar de manera directa los cambios de la vegetación a través del tiempo, y así poder, por ejemplo, calcular tasas de mortalidad, reclutamiento, crecimiento y recambio de especies, para cuantificar la dinámica sucesional con un gran nivel de detalle (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a; Pinelo-Morales, 2000; Bakker *et al.*, 1996). Sin embargo, la principal limitante de este método es la cantidad de tiempo y recursos que conlleva, pues se requiere monitorear la vegetación durante mucho tiempo para poder registrar las distintas etapas de la sucesión (Bakker *et al.*, 1996).

La cronosecuencia es una aproximación metodológica en la cual se sustituye el tiempo por el espacio; así, en lugar de seguir el proceso sucesional a lo largo del tiempo, se comparan diferentes rodales de bosque que varían en cuanto a la edad de desarrollo. La comparación de atributos en los distintos rodales o sitios permite inferir las tasas y las rutas de los cambios temporales de la vegetación sin estudiarlos de manera directa (Chazdon *et al.*, 2007; Foster y Tilman, 2000). La mayoría de los estudios sobre sucesión secundaria han utilizado el método de la cronosecuencia, pues su uso adecuado permite identificar patrones sucesionales en poco tiempo, algo que de otra manera tomaría décadas o siglos (Guariguata y Ostertag, 2001). Sin embargo, la cronosecuencia no permite evaluar de manera directa las tasas o los procesos causales de la sucesión;

además, su aplicación requiere el cumplimiento de dos supuestos básicos: (1) que los sitios muestreados difieran únicamente en la edad de abandono, y (2) que todos los sitios partan de un mismo punto inicial y sigan la misma trayectoria con la misma tasa de cambio sucesional. Por lo tanto, deben compartir una historia de disturbio similar y minimizar la variación en las condiciones abióticas (suelo, clima, topografía) y bióticas (disponibilidad de propágulos, composición de especies), además de desarrollarse en un contexto paisajístico similar (Johnson y Miyanishi, 2008; Foster y Tilman, 2000).

Si bien la cronosecuencia es un método muy útil su uso ha sido ampliamente criticado, debido a que las predicciones obtenidas a partir de cronosecuencias pueden diferir del desarrollo real de las comunidades, tanto en sus tasas de cambio como en sus trayectorias (Maza-Villalobos *et al.*, 2011; van Breugel *et al.*, 2006; Kennard, 2002), aunque con algunas excepciones, por ejemplo, Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Foster y Tilman, 2000. Adicionalmente, este método ha sido cuestionado debido a que asume una historia consistente entre las distintas localidades, sin embargo, muchos de los factores que influyen en el desarrollo del proceso sucesional, como la historia de uso de suelo, la matriz de vegetación circundante o las condiciones ambientales al momento del abandono, son altamente heterogéneas y son poco medibles (Quesada *et al.*, 2009; Chazdon *et al.*, 2007).

Ambos métodos, el de parcelas permanentes y el de la cronosecuencia, pueden ser usados de manera conjunta para monitorear las trayectorias y la dinámica de las parcelas que conforman una cronosecuencia. Este método combinado, conocido como remuestreo en cronosecuencia (Foster y Tilman, 2000), permite conocer los patrones, factores o mecanismos que influyen sobre las trayectorias sucesionales desde etapas tempranas hasta etapas avanzadas del proceso, así como poner a prueba el segundo supuesto básico de la cronosecuencia, por lo que su uso es muy recomendable (Mora *et al.*, 2015; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a; Foster y Tilman, 2000). Sin embargo, el remuestreo de las cronosecuencias requiere de una inversión considerable de tiempo y recursos. Por tanto, el número de sitios que se monitorean suele ser bajo y sus resultados difícilmente pueden ser extrapolables o generalizables (Quesada *et al.*, 2009).

1.4. El bosque tropical seco como objeto de estudio

El bosque tropical seco (BTS) está considerado como el ecosistema tropical con mayor extensión, ya que se calcula que alrededor de 42 % de los bosques tropicales del planeta son de este tipo (Buzzard *et al.*, 2016; Quesada *et al.*, 2009; Murphy y Lugo, 1986). Este ecosistema se distribuye de manera discontinua en áreas tropicales y subtropicales de América, África, Australia y Asia, en un área estimada de 1,048,700 km² (Miles *et al.*, 2006b). La superficie ocupada por el BTS abarca una amplia gama de condiciones edáficas, climáticas y topográficas, en las que se desarrollan comunidades vegetales que varían ampliamente en la estructura y la fenología de la vegetación, así como en la composición de especies, pero que representa una unidad florística bien definida, aunque heterogénea (Pérez-García *et al.*, 2012; Linares-Palomino *et al.*, 2011; Pennington *et al.*, 2000). Dicha heterogeneidad está íntimamente relacionada con las diferencias en los regímenes de precipitación y en la disponibilidad de agua (Becknell *et al.*, 2012; Murphy y Lugo, 1986).

El BTS se define como el conjunto de comunidades vegetales dominadas principalmente por árboles y arbustos que se desarrollan en áreas con temperatura media anual superior a 17 °C, precipitación que oscila entre 700 y 1800 mm anuales, y cuya característica principal es la distribución desigual de la precipitación a lo largo del año. La estacionalidad de la precipitación permite reconocer una marcada época de sequía, durante la cual la cantidad de lluvia no excede de 100 mm mensuales en un periodo de al menos tres meses (Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005). El régimen de precipitación varía con la posición latitudinal, aunque también está influenciado por factores como la orografía, la continentalidad y la circulación atmosférica (Maass y Burgos, 2011; Murphy y Lugo, 1986).

La estacionalidad climática determina los patrones de actividad biológica de la biota, ayuda a moldear la estructura de la vegetación y la composición de especies de este ecosistema e influye fuertemente sobre el comportamiento de los flujos de materia y energía (Maass y Burgos, 2011; Vieira y Scariot, 2006). La presencia de una estación marcada de sequía genera un ambiente hídricamente estresante, donde la pérdida de agua por evapotranspiración es mayor que la captación por precipitación. Además, tanto la temperatura como la radiación solar presentan niveles altos, por lo que la flora presenta

adaptaciones que le permiten afrontar dichas condiciones (Ceccon *et al.*, 2006; Vieira y Scariot, 2006; Khurana y Singh, 2001; Gerhardt y Hytteborn, 1992).

Una de las adaptaciones más evidentes de la vegetación es la pérdida de hojas durante la estación de sequía, la cual le permite evadir el estrés hídrico. La duración y la intensidad del periodo caducifolio dependen del régimen de lluvias y su interacción con las características del suelo que determinan la disponibilidad de agua para las plantas (Vieira y Scariot, 2006; Murphy y Lugo, 1986). El porcentaje de la vegetación que pierde sus hojas en un hábitat es una característica que ha permitido clasificar al BTS, desde los que pierden completamente la cobertura foliar –bosques caducifolios–, hasta los que pierden solo una pequeña parte –bosques subperennifolios (Rzedowski, 2006; Miranda y Hernández-Xolocotzi, 1963).

La disponibilidad diferencial de agua también afecta a la acumulación de biomasa vegetal y, junto con la topografía y la fertilidad del suelo, determina la estructura de las comunidades vegetales. Las comunidades vegetales con menor disponibilidad de agua presentan una menor complejidad florística y estructural, con una altura del dosel y un área basal menores, así como una estratificación vertical más simple en comparación con bosques más húmedos (Becknell *et al.*, 2012; Murphy y Lugo, 1986). Los rasgos fisionómicos de la vegetación, particularmente diferencias en la altura máxima del dosel, también suelen ser utilizados, en conjunto con el porcentaje de la vegetación que pierde sus hojas, para clasificar a la vegetación del BTS en distintos subtipos (por ejemplo, bosques bajos caducifolios, bosques medianos subcaducifolios, etc., Rzedowski, 2006).

Otras características de la vegetación reguladas por la estacionalidad son los periodos de crecimiento, floración, fructificación y dispersión de semillas. En el BTS, la floración y la fructificación de la mayoría de las especies se presentan en una época del año bien definida, por lo general al inicio de la estación seca (Vieira y Scariot, 2006; Khurana y Singh, 2001). Por el contrario, la dispersión de semillas se concentra al final de esta época o durante la estación húmeda. Este patrón de dispersión permite una sincronía entre la presencia de propágulos y la disponibilidad de agua, lo cual incrementa la probabilidad de establecimiento y supervivencia y favorece el crecimiento de las plántulas (Collantes Chávez-Costa, 2009; Vieira y Scariot, 2006; Murphy y Lugo, 1986).

Además, la regeneración del BTS se caracteriza por la participación de una proporción grande de especies con capacidad de rebrote o dispersión por viento; la dispersión por viento incrementa el potencial para colonizar nuevos sitios y recuperar un estado de madurez en poco tiempo (Vieira y Scariot, 2006; Murphy y Lugo, 1986). Si la intensidad y la frecuencia del uso del terreno permiten la supervivencia de propágulos asexuales, la reproducción por rebrote puede representar un mecanismo de regeneración muy importante, probablemente más que el establecimiento de plántulas y brinzales (etapa del ciclo de vida entre plántulas y juveniles) generados por reproducción sexual (Poorter *et al.*, 2010; Vieira y Scariot, 2006; Kammesheidt, 1999). Esto se debe a que, al menos al inicio de la sucesión, la supervivencia de los rebrotes es mayor que la de las plántulas y los brinzales originados a partir de semillas, debido a que los rebrotes poseen mayores reservas y raíces más profundas, lo que les permite superar filtros ambientales en el establecimiento, así como evadir limitaciones en la polinización o dispersión (Ceccon *et al.*, 2006; Nepstad *et al.*, 1996; Ewel, 1980).

Por otra parte, el aspecto más destacado de la diversidad florística del BTS no es el número de especies que alberga, el cual es menor que el de los bosques tropicales húmedos, sino la concentración de especies endémicas y los altos niveles de recambio espacial en la composición de especies —diversidad beta— (Banda-R *et al.*, 2016; Pennington *et al.*, 2009), además, el BTS posee una gran riqueza funcional relacionada con la presencia de múltiples estrategias de historia de vida para evitar, menguar o tolerar la sequía (Pineda-García *et al.*, 2013).

El uso continuo de áreas de bosque seco en los trópicos ha ocasionado que gran parte de su área de distribución original haya sido transformada y degradada, permaneciendo remanentes de bosque inmersos en paisajes modificados por el hombre (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010; Miles *et al.*, 2006b). El BTS es propenso al desarrollo de actividades agropecuarias debido a que la presencia de la estación seca facilita la remoción de la vegetación y la supresión de malezas y plagas (Janzen, 1988). Únicamente en el periodo comprendido entre 1950 y 1990, el BTS llegó a ser el ecosistema terrestre con las mayores tasas de deforestación (Millennium Ecosystem Assessment, 2005), además, por si fuera poco, en la actualidad está pobremente representado en áreas de conservación (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010).

En la región de Mesoamérica, los bosques secos tienen una historia milenaria de uso debido al establecimiento y el desarrollo de culturas prehispánicas en la región (Chazdon *et al.*, 2011b; Challenger y Caballero, 1998). Particularmente en la península de Yucatán, el uso de la agricultura tradicional por parte de la cultura Maya, mediante el método de roza, tumba y quema, ha promovido la formación de bosques secundarios en prácticamente toda la región (Gómez-Pompa *et al.*, 2003; Rico-Gray y García-Franco, 1991).

1.5. Sucesión secundaria en bosques tropicales secos

En el BTS, el comportamiento de los procesos de mortalidad, reclutamiento y crecimiento que determinan la dinámica sucesional de la comunidad, está fuertemente asociado con el patrón de estacionalidad pluvial típico de este ecosistema (Maza-Villalobos *et al.*, 2013; Ceccon *et al.*, 2006; Murphy y Lugo, 1986). La baja disponibilidad de agua en ciertos periodos del año incrementa las tasas de mortalidad, reduce fuertemente las tasas de crecimiento y limita el establecimiento de plántulas (Maza-Villalobos *et al.*, 2013; Becknell *et al.*, 2012; Ceccon *et al.*, 2006). Esto promueve que el proceso de sucesión secundaria en el BTS ocurra más lentamente, en términos del incremento y la acumulación de biomasa, en comparación con los bosques tropicales húmedos (Poorter *et al.*, 2016; Becknell *et al.*, 2012; Murphy y Lugo, 1986).

Por otra parte, también se ha afirmado que el BTS es un ecosistema muy resiliente, es decir que tiene una alta capacidad para recuperar las condiciones previas al disturbio, debido a que su estructura es más simple y su diversidad taxonómica es menor en comparación con los bosques húmedos (Ewel, 1980). Sin embargo, la resiliencia varía según el atributo comunitario que se evalúe (Quesada *et al.*, 2009; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008), además, el desarrollo de la dinámica sucesional suele ser idiosincrático, pudiendo variar incluso entre sitios cercanos debido a diferencias en la historia o régimen de disturbio, en las condiciones ambientales locales (suelo o microclima) o en la disponibilidad y el desempeño de las especies (Norden *et al.*, 2015; Pickett *et al.*, 1987).

El desarrollo de la sucesión secundaria provoca cambios en las condiciones microambientales, con baja disponibilidad de agua, además de niveles elevados de

radiación y de temperatura en etapas tempranas, mientras que en las etapas avanzadas de la sucesión se presentan condiciones más frescas, umbrosas y húmedas (Pineda-García *et al.*, 2013; Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). El patrón de estacionalidad pluvial típico de este ecosistema puede acentuar o aminorar el gradiente sucesional de estrés hídrico (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010b; Ceccon *et al.*, 2006). Así, las condiciones abióticas predominantes en las etapas de sucesión temprana –secas, calurosas y luminosas– interactúan con el patrón de estacionalidad hídrica, ocasionando que durante la estación de sequía las condiciones ambientales sean mucho más severas en estas primeras etapas (Pineda-García *et al.*, 2013; Hammond, 1995).

La estacionalidad climática representa un factor determinante en los procesos de regeneración del BTS pues restringe el crecimiento y el reclutamiento de las plantas. Estos procesos ocurren predominantemente durante la estación de lluvias, cuando no están limitados la disponibilidad de agua, mientras que la sequía estacional puede reducir el establecimiento, el crecimiento y la supervivencia de las plantas (Maza-Villalobos *et al.*, 2013; Ceccon *et al.*, 2006; Khurana y Singh, 2001). La dinámica estacional de pérdidas y ganancias de individuos o biomasa tiene el potencial de influenciar de manera considerable el desarrollo del proceso de sucesión secundaria de los BTS. Así, en los periodos de alta disponibilidad de agua la dinámica sucesional conllevaría a cambios rápidos en los atributos comunitarios, mientras que en los periodos de baja disponibilidad el proceso de sucesión se desacelera (Martínez-Ramos *et al.*, 2018; Gaviria y Engelbrecht, 2015; Maza-Villalobos *et al.*, 2013).

En la última década se avanzó considerablemente en la comprensión del proceso de sucesión secundaria del BTS. En la actualidad ya se reconocen algunos de los mecanismos de ensamblaje de comunidades del BTS durante la sucesión secundaria y sus diferencias respecto a los bosques húmedos. Por ejemplo, en el BTS el establecimiento de especies en etapas de sucesión temprana está limitado por un importante filtro ambiental, debido a condiciones calurosas e hídricamente estresantes. Asimismo, la competencia por recursos en edades tempranas es menor en comparación con bosques húmedos (Lohbeck *et al.*, 2013; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a). La transición hacia condiciones más frescas promovida por el desarrollo de las especies pioneras facilita el establecimiento de especies tardías y un posterior cambio en la dominancia de

las especies (Lebrija-Trejos, 2009). Además, se ha identificado que la sucesión de bosques tropicales en general es un proceso dependiente del contexto, cuyo desarrollo es idiosincrático y poco predecible (Norden *et al.*, 2015). En un ecosistema como el BTS que está conformado por comunidades vegetales diversas y variables es pertinente analizar y comparar la dinámica sucesional entre diferentes subtipos de BTS.

En general, los estudios de sucesión secundaria en BTS se han realizado en pocos lugares, sin abarcar todo el gradiente de subtipos de este ecosistema. La mayoría de los estudios sobre la sucesión secundaria de BTS se ha realizado en los subtipos más secos y en los subtipos húmedos, y en menor medida en los subtipos intermedios. Esto representa una deficiencia en el conocimiento, considerando que las condiciones ambientales y bióticas son diferentes, por lo que pueden presentar patrones sucesionales distintos. El presente estudio se llevó a cabo en una selva mediana subcaducifolia, donde la precipitación es mayor y está mejor distribuida a lo largo del año en comparación con bosques más secos como la selva baja caducifolia, pero es menor con respecto a la selva mediana subperennifolia, bosque que es más húmedo y con un menor estrés hídrico (Murphy y Lugo, 1986). Las variaciones en la disponibilidad de agua entre las comunidades de BTS pueden intensificar o debilitar el filtrado ambiental que promueve el recambio de especies durante la sucesión secundaria e influenciar las tasas de cambio y las trayectorias de la sucesión (Poorter *et al.*, 2019; Rozendaal *et al.*, 2017).

1.6. Patrones dependientes del tamaño

Es importante considerar que los patrones de sucesión descritos para las selvas tropicales se basan principalmente en la dinámica de los individuos de mayor tamaño, es decir, aquellos que aportan la mayor cantidad de biomasa y que determinan tanto la altura como los ciclos de apertura–cierre del dosel (Dupuy *et al.*, 2012; Chazdon, 2008, 2003). No obstante, las plantas más pequeñas que se encuentran en las etapas iniciales del ciclo de vida (plántulas y brinzales), suelen ser más vulnerables a la influencia de la estacionalidad hídrica, el filtrado ambiental y las interacciones bióticas en comparación con las plantas de mayor tamaño (juveniles y adultos), las cuales poseen mayores reservas, así como raíces y tallos más desarrollados (Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2016; Norden *et al.*, 2009a; Poorter, 2007; Schwinning y Weiner, 1998). Además, las plantas

pequeñas compiten de manera desventajosa por los recursos contra las de mayor tamaño, las cuales tienen mayor acceso a luz, agua y nutrientes (Niinemets, 2010).

Las diferencias entre las plantas de tallas grandes que conforman el dosel y las plantas pequeñas que conforman el sotobosque se ven reflejadas en patrones y dinámicas sucesionales contrastantes, tanto de estructura como de diversidad funcional (Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2016; Dupuy *et al.*, 2012). Por ejemplo, Dupuy *et al.*, (2012) mostraron que las plantas leñosas pequeñas (1-5 cm de diámetro) y las grandes (> 5 cm de diámetro) poseen patrones sucesionales opuestos de área basal y densidad, en los que el patrón comunitario general de área basal estuvo determinado principalmente por las plantas de mayor tamaño, mientras que el patrón de densidad estuvo determinado por las plantas pequeñas. Asimismo, los patrones sucesionales de diversidad y composición también difieren entre plantas pequeñas y grandes, con transiciones más rápidas para las primeras (Norden *et al.*, 2009b; Guariguata y Ostertag 2001).

La presente investigación se planteó con la intención de discernir el papel que tiene la estacionalidad climática en la dinámica de la estructura y la diversidad, así como en el reemplazo de especies y los cambios en la composición durante la sucesión secundaria en una selva mediana subcaducifolia en la península de Yucatán. Este ecosistema representa un subtipo de BTS con características intermedias en comparación con bosques más secos, donde la precipitación es menor y los periodos de sequía son más prolongados, como la selva baja caducifolia o bosques más húmedos como la selva mediana subperennifolia en el que la precipitación suele ser más abundante y el estrés hídrico menor (Murphy y Lugo, 1986).

JUSTIFICACIÓN

El bosque tropical seco la estacionalidad representa un factor determinante en los patrones de actividad biológica de la vegetación (Vieira y Scariot, 2006), y con el potencial para modificar las tasas y trayectorias de regeneración durante el proceso de sucesión (Maza-Villalobos *et al.*, 2013; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010b). A pesar de esto, pocos estudios han evaluado la influencia de la estacionalidad sobre las dinámicas sucesionales del BTS. Es probable que la carencia de trabajos se relacione con impedimentos

logísticos más que con la falta de interés, debido a que se requieren de estudios multianuales que consideren mediciones en distintas estaciones para entender el papel de la estacionalidad en los ecosistemas.

Por otra parte, también es importante evaluar los patrones sucesionales y las respuestas estacionales de plantas con categorías de tamaño distintas y de especies con diferentes estrategias de vida relacionadas con la sucesión (e.g. pioneras versus tardías), pues esto brindará información sobre las respuestas diferenciales de las plantas y permitirá entender mejor la dinámica estacional y sucesional de la comunidad.

Las plantas de menor tamaño representan un componente de la comunidad que, por su menor capacidad para captar y almacenar recursos, podría ser más susceptible al filtrado ambiental, por lo que el estudio de su dinámica contribuye a entender mejor la influencia del filtrado ambiental en el desarrollo del proceso de sucesión y en el ensamblado de la comunidad. Por su parte, los individuos de mayor tamaño representan un componente de la comunidad que ya ha superado varios filtros ambientales y su estudio permite entender los procesos que han configurado la estructura y composición actuales de la comunidad.

Las especies que dominan en las diferentes etapas de la sucesión – especies pioneras, tardías y generalistas– representan diferentes estrategias de vida con capacidades particulares para establecerse, crecer, sobrevivir y reproducirse en determinadas condiciones ambientales. Por lo tanto, el análisis de la dinámica estacional y sucesional de estos diferentes grupos de especies permite entender mejor los cambios en la composición de especies y su interacción con variaciones ambientales, incluida la estacionalidad climática. Aún se desconocen aspectos relevantes sobre la recuperación de los atributos y el reemplazo de especies durante la sucesión del BTS. Sin embargo, en años recientes ha habido un creciente interés por estudiar y comprender la sucesión del BTS y sus aplicaciones a la conservación y la restauración de este importante pero amenazado ecosistema (Stan y Sanchez-Azofeifa, 2019; Allen *et al.*, 2017; Banda-R *et al.*, 2016).

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

Las preguntas que se pretendió responder con este estudio son las siguientes:

- ¿Cómo varían las tasas de mortalidad y reclutamiento de la comunidad entre estaciones y edades de sucesión?
- ¿Qué diferencias se observan en la dinámica de plantas con distintas categorías de tamaño o diferentes estrategias de vida relacionadas con la sucesión?
- ¿Cuáles son los efectos de la variabilidad climática temporal (anual y estacional) sobre las tasas de mortalidad y reclutamiento de individuos?
- ¿Cómo responden las plantas con distintas categorías de tamaño o diferentes estrategias de vida ante la variación climática?

OBJETIVO GENERAL

Analizar la dinámica estacional y sucesional de plantas leñosas de diferentes categorías de tamaño y estrategias de vida relacionadas con la sucesión en un bosque tropical seco con diferentes edades de abandono durante un periodo de seis años, utilizando el método de remuestreo en cronosecuencia, para contribuir a un mejor entendimiento del ensamblaje comunitario durante el proceso sucesional en un tipo de bosque tropical seco poco estudiado: la selva mediana subcaducifolia.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1) Comparar las tasas de reclutamiento y mortalidad de plantas leñosas de distintas categorías de tamaño (grandes con diámetro a la altura del pecho o dap > 5 cm y plantas pequeñas con dap 1-5 cm) y estrategias de vida relacionadas con la sucesión (especies pioneras, tardías y generalistas), en rodales forestales con edades de sucesión contrastantes, y analizar su influencia y contribución al patrón sucesional general de la comunidad.
- 2) Analizar la influencia de la variación climática anual y estacional sobre el reclutamiento y la mortalidad de la comunidad de plantas leñosas, así como de distintas categorías de tamaño y estrategias de vida relacionadas con la sucesión (especies pioneras, tardías, generalistas) en un BTS, y evaluar sus implicaciones en el desarrollo de la

estructura, la diversidad y el reemplazo de especies durante el proceso de sucesión secundaria.

HIPÓTESIS

1. Debido a las diferencias sucesionales y estacionales de componentes bióticos (competencia) y abióticos (disponibilidad de agua) clave, se espera que los patrones sucesionales de la densidad de plantas y especies, así como de las tasas demográficas subyacentes, difieran entre estaciones.
2. Las plantas adquieren una capacidad diferencial para adquirir, almacenar y competir por recursos limitantes, y tolerar estrés biótico y abiótico conforme incrementan de tamaño; por lo que se espera que los patrones sucesionales de la densidad de plantas y especies, y las tasas demográficas subyacentes, diferirán entre plantas grandes (dap > 5 cm) y plantas pequeñas (dap 1-5 cm).
3. Debido a los bajos niveles de competencia y la mitigación de filtros ambientales característicos de las etapas de sucesión tempranas (alta incidencia de radiación solar, altas temperaturas y niveles elevados de estrés hídrico) durante la estación de lluvias, se espera que la densidad de plantas incrementé rápidamente en edades de sucesión temprana, particularmente en las plantas de talla pequeña, lo que refleja el proceso de colonización inicial de la comunidad.
4. Dado que la competencia por recursos limitantes y espacio se intensifica con la edad de abandono, se espera que la densidad de individuos en las plantas de talla grande (> 5cm) se estabilice gradualmente en edades intermedias y avanzadas. Adicionalmente, debido a las condiciones mencionadas anteriormente, y considerando la competencia asimétrica especialmente durante la estación de sequía (cuando la disponibilidad de agua es más limitante) se espera que la densidad de plantas de talla pequeña (1-5 cm) disminuya en etapas intermedias y avanzadas de sucesión. Por su parte, la densidad de especies en ambas categorías de tamaño se estabilizará gradualmente como un reflejo de una dominancia baja y una diversidad elevada.

5. En concordancia con los patrones de densidad, se predice que en edades de sucesión temprana, las tasas de reclutamiento y ganancia de especies serán elevadas y las tasas de mortalidad y pérdida de especies sean bajas. Mientras que en edades intermedias y avanzadas de sucesión se espera que las tasas tanto de plantas grandes y pequeñas sean bajas (a medida que la densidad de plantas y especies se estabiliza), excepto por la mortalidad de plantas pequeñas, que incrementará con la edad de abandono (particularmente en la estación de sequía).

6. Dado que las plantas de diferente tamaño y estrategia de vida difieren en sus respuestas demográficas a las condiciones bióticas y abióticas prevalecientes en cada etapa de sucesión se espera: (1) que las especies pioneras mostrarán tasas elevadas de reclutamiento y ganancia de área basal de plantas grandes y pequeñas en etapas de sucesión temprana, y tasas elevadas de mortalidad y pérdida de área basal en etapas intermedias, particularmente en las plantas de talla grande. (2) El reclutamiento y ganancia de área basal de especies tardías incrementará en edades intermedias de sucesión y se estabilizará en edades avanzadas, mientras que la tasa de mortalidad y la pérdida de biomasa incrementará conforme aumenta su abundancia. (3) Las especies clasificadas como generalistas no presentarán un patrón sucesional claro, ni cambios marcados en sus tasas demográficas.

CAPÍTULO II**SEASONAL AND SUCCESSIONAL DYNAMICS OF SIZE-DEPENDENT PLANT DEMOGRAPHIC RATES IN A TROPICAL DRY FOREST**

Artículo aceptado en la revista PeerJ.

Irving Saenz-Pedroza ¹, Richard E. Feldman ¹, Casandra Reyes-García ¹, Jorge A. Meave ², Luz María Calvo-Irabien ¹, Filogonio May-Pat ¹, Juan Manuel Dupuy ¹

¹ Unidad de Recursos Naturales, Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán, México

² Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Coyoacán, Ciudad de México, México

Corresponding Author:

Juan Manuel Dupuy ¹

Calle 43 # 130 Col. Chuburná de Hidalgo, Mérida, Yucatán, 97205, México

Email address: jmdupuy@cicy.mx

2.1 ABSTRACT

Tropical forests are globally important for biodiversity conservation and climate change mitigation but are being converted to other land uses. Conversion of tropical dry forests (TDF) is particularly high while their protection is low. Secondary succession allows forests to recover their structure, diversity and composition and is influenced by the demographic rates of the constituent species. However, how these rates vary between seasons for different plant-sizes at different successional stages in TDF is not known. The effect of seasonal drought may be more severe early in TDF succession, when temperature and

radiation are high, while competition and density-dependent processes may be more important at later stages, when vegetation is tall and dense. Besides, the effects of seasonality and successional stage may vary with plant size. Large plants can better compete with small plants for limiting resources and may also have a greater capacity to withstand stress. We asked how size-dependent density, species density, recruitment and mortality vary between seasons and successional stages in a TDF. We monitored a TDF chronosequence in Yucatan, Mexico, over six years in three 0.1 ha plots in each of three successional stages: early (3-5 years-old), intermediate (18-20 years-old) and advanced (> 50 years-old). Recruitment, mortality and species gain and loss rates were calculated from wet and dry season censuses separately for large (diameter > 5cm) and small (1–5cm in diameter) plants. We used linear mixed-effects models to assess the effects of successional stage, seasonality and their changes through time on demographic rates and on plant and species density. Seasonality affected demographic rates and density of large plants, which exhibited high wet-season recruitment and species gain rates at the early stage and high wet-season mortality at the intermediate stage, resulting in an increase in plant and species density early in succession followed by a subsequent stabilization. Dry-season mortality of small plants was highest at the late successional stage. Small plant density decreased steadily after only 5 years of land abandonment, whereas species density increased with successional stage. A decline in species dominance may be responsible for the latter contrasting patterns. Seasonality, successional stage and their changes through time had a more apparent influence on large plants, likely reflecting large among-plot variation of small plants. Our results suggest that climate-change driven decreases in rainy season precipitation may have a stronger influence on plant successional dynamics in our study forest than more prolonged or severe droughts during the dry season.

2.2 INTRODUCTION

Tropical forests are globally important reservoirs of biodiversity and play a major role in the global carbon cycle (Slik *et al.*, 2015; Pan *et al.*, 2011), but are being converted to agricultural and pasturelands at alarming rates (FAO, 2015). Conversion of seasonally dry

tropical forests (SDTF) is particularly high, while their protection is low, making them one of the most threatened ecosystems worldwide (Aide *et al.*, 2013; Miles *et al.*, 2006a; Janzen, 1988). At present, this biome consists mainly of secondary vegetation re-growing after converted land is abandoned (Sánchez-Azofeifa y Portillo-Quintero, 2011). Understanding tropical forest succession is therefore essential to elucidate the role of secondary forests in biodiversity conservation (Rozendaal *et al.*, 2019; Derroire *et al.*, 2016), carbon dynamics and climate change mitigation (Chazdon *et al.*, 2016; Becknell *et al.*, 2012; Saatchi *et al.*, 2011). How the structure, diversity and composition of regenerating communities change during secondary succession is influenced by the aggregated demographic rates of the constituent species: recruitment, growth and mortality (Muscarella *et al.*, 2017; Rozendaal *et al.*, 2017; Rozendaal y Chazdon, 2015; van Breugel *et al.*, 2006). However, given the dominance of annual surveys in the study of SDTF succession, it has not been possible to assess how these demographic rates are influenced by seasonality and if the effects of seasonality vary along succession and with plant size. Climate change may affect the duration and severity of dry-season drought, and the amount of rainy season precipitation (Allen *et al.*, 2017), emphasizing the need to understand the effects of seasonality on plant demographic rates along SDTF secondary succession.

Generally, tropical forests can recover their structure and diversity within a few decades after land abandonment through secondary succession (Poorter *et al.*, 2016; Chazdon, 2014; Guariguata y Ostertag, 2001), although recovery of their species composition may take centuries (Rozendaal *et al.*, 2019). In particular, plant density can recover quickly but at rates that vary tremendously among individual forest stands (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Chazdon *et al.*, 2007; Kennard, 2002; Aide *et al.*, 2000). The fast recovery of plant density is strongly associated with high recruitment rates resulting from a combination of resprouting of remnant vegetation and germination of seeds either stored in the soil seedbank or dispersed into the site (seed rain) after agricultural lands are abandoned (Chazdon, 2014). Species density (the number of species per sampled area) also increases over succession in tropical forests (Chazdon *et al.*, 2007; Guariguata y Ostertag, 2001). Although species density is tightly linked to plant density (Guariguata y Ostertag, 2001; Denslow, 1995), strong dominance by one or few species can lead to a decoupling of these two forest attributes (Dupuy *et al.*, 2012; Mesquita *et al.*, 2001;). Strong

dominance can also strongly influence community-level demographic rates –growth, recruitment and mortality– in tropical forests (van Breugel *et al.* 2006).

Rainfall seasonality interacts with environmental gradients underlying SDTF succession. As succession proceeds and aboveground biomass recovers, the abiotic environment shifts from water-stressed conditions (*i.e.*, high temperature, solar radiation and water vapor-pressure deficit, and low soil water content) in recently abandoned stands to moister, cooler and shadier environments in older stands (Pineda-García *et al.*, 2013; Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). Thus, the harsh conditions that prevail early in succession may be further exacerbated during the dry season and represent an even stronger filter to plant survival, compared to the more mesic conditions of late-successional stages, which may somewhat buffer water stress during the dry season (Maza-Villalobos *et al.*, 2013; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010b; McLaren y McDonald, 2003). Seasonality delineates temporal patterns of carbon assimilation in SDTF constraining growth and recruitment mostly to the rainy season, whereas drought during the dry season can strongly reduce plant establishment and growth and increase mortality risk (Alberton *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2019; Becknell *et al.*, 2012; Ceccon *et al.*, 2006; Khurana y Singh, 2001; Murphy y Lugo, 1986) especially early in succession. Although seasonality affects SDTF regeneration and secondary succession processes, few studies have examined effects of seasonality on plant community dynamics during SDTF succession (Maza-Villalobos *et al.*, 2013; Lebrija-Trejos *et al.*, 2011).

Plant successional patterns and the underlying demographic rates can vary with plant size. Successional patterns of plant and species density are known to be size dependent, with smaller plants recovering earlier in succession and showing greater variation among forest stands than larger plants (Dupuy *et al.*, 2012; Kennard, 2002; Guariguata y Ostertag, 2001). This may be partly due to strong dominance in small plants and a decrease in dominance and increase in diversity with increasing plant size, as a result of density-dependent processes and community compensatory trends operating on plant ontogeny (Harms *et al.*, 2000; Webb y Peart, 1999). Moreover, large plants have a more developed root and shoot system, which allows them greater access to resources and confers them greater capacity to store carbon and water than small plants (Ma *et al.*, 2016; Niinemets, 2010; Schwinning y Weiner, 1998). Therefore, size-asymmetric competition favors large-

size plants, resulting in higher growth and lower mortality rates compared to small plants (van Breugel *et al.* 2006). Large plants may also have a greater capacity to withstand biotic and abiotic stress than small plants, although, at the higher end of the plant size spectrum, a recent study in an Amazonian SDTF found that large trees are actually more vulnerable to xylem embolism and drought stress, and may suffer greater drought-related mortality than smaller ones (Brum *et al.*, 2019). Seasonal variation in microenvironmental conditions (Méndez-Alonzo *et al.*, 2013; Lebrija-Trejos *et al.*, 2011) and size-asymmetric competition both vary along secondary succession (Chazdon, 2014; van Breugel *et al.* 2006) and differentially affect large and small plants. Therefore, interacting effects of plant size, seasonality and successional age on SDTF dynamics can reasonably be expected. However, to our knowledge, our study is the first to assess plant size-dependent seasonal and successional dynamics (temporal changes in density, species density, recruitment and mortality) in a SDTF.

We use a chronosequence resampling approach over six years to examine successional and seasonal dynamics of demographic processes (recruitment and mortality) and of plant and species density of woody vegetation in two size classes: large (diameter at breast height, or dbh > 5cm) and small (dbh 1–5cm) plants in a SDTF in the Yucatan Peninsula, Mexico. We address the following questions: (1) How does community dynamics of woody plants vary between seasons and successional age categories? (2) (How) do large- and small-size plants differ in their successional and seasonal dynamics? We hypothesize that the successional patterns of plant and species density, and the underlying demographic rates: (H1) differ between seasons, reflecting successional and seasonal differences in key biotic (competition) and abiotic (water availability) factors; (H2) differ between large and small plants, reflecting size-dependent capacities to acquire, store and compete for limiting resources, and to withstand biotic and abiotic stressors. We predict that (P1) for large plants, plant and species density will rapidly increase early in succession (reflecting early colonization), especially during the wet season (when water availability is less limiting), and gradually stabilize in intermediate and advanced stages (due increased competition in dense-cover, closed-canopy conditions); and that (P2) for small plants, after an initial increase, plant density will decline at intermediate and advanced successional stages (reflecting size-asymmetric competition), especially during the dry season (when water availability is most limiting), whereas species density will gradually stabilize

(reflecting lower dominance and higher diversity). In line with these expected patterns of density, we predict that (P3) in early succession, recruitment and species gain rates will be high and mortality will be low for both large and small plants (especially in the wet season), while (P4) at intermediate and late successional stages all rates will be low for both large and small plants (as plant and species density gradually stabilize) except for (P5) high mortality rates of small plants (especially in the dry season).

2.3 MATERIALS & METHODS

2.3.1 Study área

The study was conducted within and around Kaxil Kiuic Biocultural Reserve in the center of the Yucatan Peninsula, Mexico (Figure 1). The climate is tropical, warm, subhumid, of the Aw type according to the Köppen-Geiger climate classification (Peel *et al.*, 2007). Mean annual precipitation is 841 mm, but annual precipitation varies greatly from 703 mm to 1092 mm, with over two thirds of the yearly total falling during the rainy season (June–October), followed by a dry season with scattered rains (16–76 mm per month) from November to May (Appendix 1; Orellana *et al.*, 1999). Mean annual temperature is 25.1°C, but annual variation is high, with mean maximum temperatures of 36.1°C at the end of the dry season (Jackson *et al.*, 2018), which results in high vapor pressure deficit (mean of 2 kPa, compared to the wet season (mean of 0.5 kPa) (Cach-Pérez *et al.*, 2018)). The predominant vegetation is seasonally dry semi-deciduous tropical forest in which 50–75 % of plants shed their leaves during the dry season. Canopy height ranges between 13–18 m, although vegetation structure varies with stand age, topography and soil properties (Dupuy *et al.*, 2012). The study area has been subjected to extensive logging and clearing for traditional slash and burn agriculture, which requires a constant rotation of croplands due to the loss of soil fertility after two or three crops (Lara Ponce *et al.*, 2012; Gunn, 2015). Consequently, the landscape is a diverse and shifting mosaic of croplands and forest stands of different fallow ages (Rico-Gray y García-Franco, 1991).

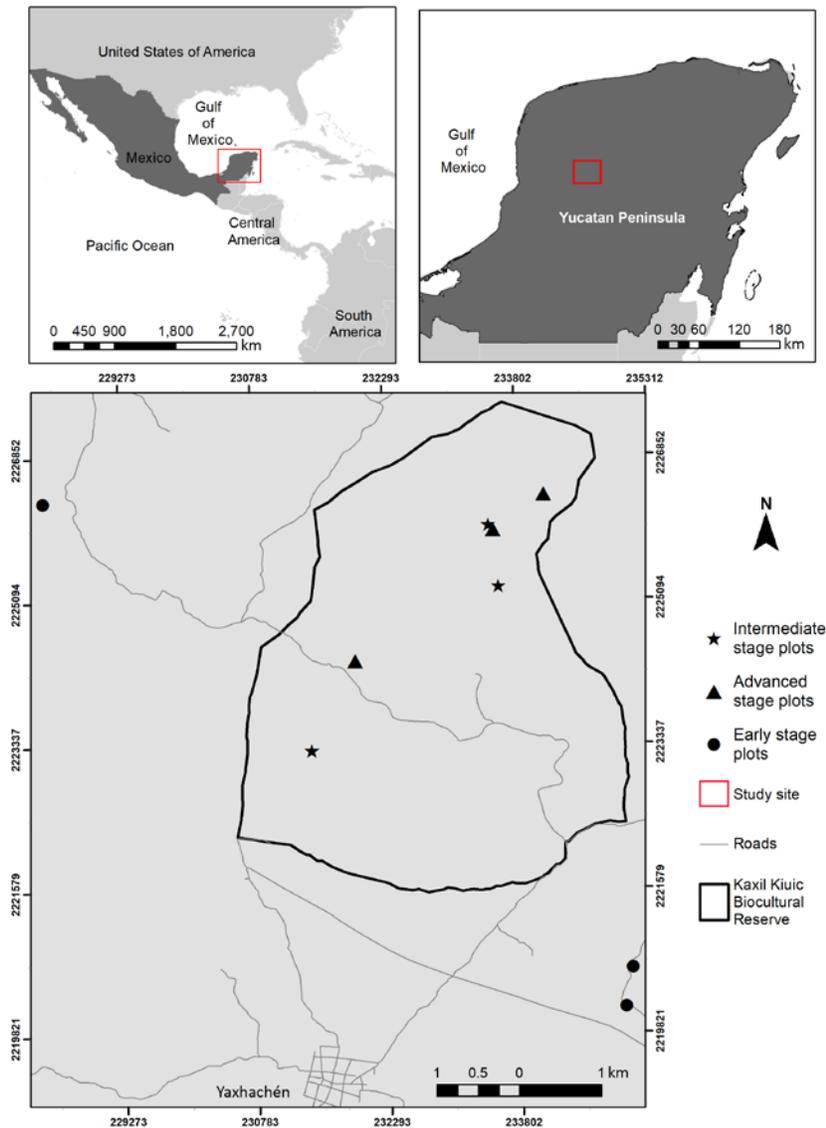


Figure 1. Location of the study area showing the spatial arrangement of sampling sites within and near Kaxil Kiuic Biocultural Reserve in the Yucatan Peninsula, Mexico, for each successional age category.

2.3.2 Sampling design

Nine permanent plots (20 × 50 m) were established in September and October 2009 in sites of similar conditions, which differ in fallow age. All plots are located on forest stands on flat areas with similar soil type (clayey Luvisols and Cambisols), subjected to traditional

slash and burn agricultural practices within a fairly continuous matrix of secondary forests. Sites were used for fuel-wood extraction (mostly dead and/or fallen branches and stems) and experienced occasional poaching during forest regrowth.

Stand age (*i.e.* the number of years since a stand was abandoned) was determined from interviews with local residents who had lived in the area for at least 50 years and with knowledge of how the land was used by their parents in the decades prior to their birth. Mayan peasants in the Yucatan have developed their own detailed classification of successional stages, which is tightly linked to their traditional “milpa” system of slash-and-burn agriculture (González-Cruz *et al.* 2015), enabling a fairly accurate assessment of successional age of secondary forests. We categorized our study sites into three successional-age categories: (1) 3 to 5 year-old stands (hereafter named early-stage); (2) 18 to 20 year-old stands (intermediate stage); (3) > 50 year-old stands (advanced stage; Appendix 2).

Within each 20 x 50 m plot, we recorded, tagged, identified and measured woody plants > 5 cm dbh (mostly canopy trees, hereafter large plants) in ten 10 × 10 m quadrats, and plants 1-5 cm dbh (small –mostly understory– plants) in nested 5 × 6 m quadrats. Specimens of plants that could not be identified in the field were collected and identified using a regional reference collection from the CICY herbarium at the Centro de Investigación Científica de Yucatán.

Plants were initially measured at the end of the rainy season (September-October) of 2009 and approximately every six months (April-May, that is, at the end of the dry season) thereafter until 2015, to capture seasonal and inter-annual variation in woody plant community dynamics. Thus, following the initial inventory, a total of 12 censuses were conducted: six in the rainy season and six in the dry season. During these censuses, we measured the diameter of each stem and recorded individuals that had died or recruited into each plant size-category.

2.3.3 Statistical analysis

We assessed plant density (number of individuals/ha) and species density (number of species/plot), using the total area of 0.1 ha for large-size plants and 0.03 ha for small-size plants. For each plot, we calculated recruitment, mortality, species gain, and species loss rates in each census along the 6-year study period (2010 to 2015). These calculations considered plant size categories separately and included the values of the first census (the wet season of 2009) as the initial community. Seasonal demographic rates were calculated every six months (182.625 days), taking into account the periodicity of the censuses.

Plant recruitment rate was calculated as:

$$R = \left(\frac{n+r}{n} \right)^{182.625/t} - 1$$

where n is the number of plants present at the beginning of the season, r is the number of new recruits into the size class recorded in the corresponding census and t is the number of days elapsed between two consecutive censuses.

Plant mortality rate was calculated as:

$$M = 1 - \left(\frac{n-d}{n} \right)^{182.625/t}$$

where n is the number of plants present at the beginning of the season, d is the number of plants that died between the previous census and the current one. Gain and loss rates of species were calculated using similar formulae, where n is the number of species, r the number of new species, and m the number of species lost from the previous census to the current one (Maza-Villalobos *et al.*, 2013; Capers *et al.*, 2005). We used linear mixed-effects models to assess the effects of successional stage, seasonality and their changes over time on each response variable. We included time (year) as a predictor variable, since we expected each response variable as well as the effect of seasonality (i.e. variation between the wet and the dry season) to vary over time, even within each successional stage.

Because we had data from three plots of the same successional stage with repeated measures over six years, we included plot as a random effect. We modeled a random

intercept and a slope for successional stage meaning the year-one dry-season demographic rates and densities could vary among the three plots nested within the advanced stage (intercept), intermediate stage (successional stage effect level 1), and early stage (successional stage effect level 2). Since the inclusion of plant size class in a single model along with the other predictor variables would result in an unwieldy model with a four-way interaction and all the sub-interactions, and considering that our dataset is too small to support a model with so many parameter estimates, we used separate models for the two plant size categories: small plants (1-5 cm dbh) and large plants (>5 cm dbh). Thus, we ran 12 models: six response variables (plant density, species density, recruitment, species gain rate, mortality and species loss rate) for the two size classes.

We related each community variable ($Community_{ij}$) to the fixed explanatory variables using the following model:

$$\begin{aligned} Community_{ij} = & \alpha + \beta_1[Year_{i,j}] + \beta_2[Season_{i,j}] + \beta_3[Successional\ stage_{i,j}] + \\ & \beta_4[Year_{i,j}] [Season_{i,j}] + \beta_5[Year_{i,j}] [Successional\ stage_{i,j}] + \beta_6[Season_{i,j}] \\ & [Successional\ stage_{i,j}] + \beta_7 [Year_{i,j}] [Season_{i,j}] [Successional\ stage_{i,j}] \end{aligned}$$

Where i is the plot, j is the census year, α is the intercept and β is the parameter estimate. Thus, we included 12 parameter estimates, corresponding to the 12 levels of the interactions among two seasons, three successional stages and year (advanced stage \times dry season [the overall intercept, α], advanced \times dry \times year, advanced \times wet season, advanced \times wet \times year, intermediate stage \times dry, intermediate \times dry \times year, intermediate \times wet, intermediate \times wet \times year, early stage \times dry, early \times dry \times year, early \times wet, early \times wet \times year). We estimated the parameters of each model (α , $\beta_1\dots$) with the *lmer* function in the *lme4* package (Bates *et al.*, 2015). Additionally, we used the *lmerTest* package (Kuznetsova *et al.*, 2014) to add denominator degrees of freedom and p-values to the table of coefficients based on the standard settings of *lmerTest* (Satterthwaite's approximation). We present the results graphically by calculating the predicted seasonal trends in our variables along a six-year period in each of the three successional stages. Thus, by having the continuous variable, year, interact with the categorical variables, successional stage and season, we allowed the slope of the time series to vary by

successional stage and season. We re-scaled the x-axis to show the stand age by adding each consecutive census year to the age of each plot at the initial inventory (rainy season of 2009), which we set as 5 years for the early stage, 20 years for intermediate and 60 years for advanced, although we acknowledge that these ages are averages and the real age of each stand may be 1–5 years older or younger. Fitted values and 95% confidence intervals for predicted values of models were obtained using parametric bootstrapping ($n = 999$) within the *bootMer* function in the *lme4* package (Bates *et al.*, 2015) and visualized within the R package *ggplot2* (Wickham, 2016).

2.4 RESULTS

2.4.1 Plant and species density

A total of 4,319 individual plants belonging to 120 species and 34 families were recorded in the total sampling area (0.9 ha) during the six-year study period. Large plants (DBH > 5 cm) represented 32% of individuals in the community and encompassed 53 woody species in 18 families. Small-size plants (DBH 1–5 cm) accounted for 68 % of the recorded individuals and belonged to 113 species distributed in 33 families.

Mean (\pm SE) plant density increased with successional stage from 682.5 ± 316.2 plants/ha in the early stage, to $1,320.5 \pm 235.7$ in the intermediate stage and $1,538.3 \pm 272.7$ plants/ha in the advanced stage. The mean number of large plants increased markedly in the early stage from 288 ± 81 plants/ha in the first study year (2010), to $1,132 \pm 174$ plants/ha in the last year and was higher in the wet than in the dry season, but seasonal differences were vastly reduced and plant densities stabilized in intermediate and advanced stages (Appendix 3; Figure 2 a-c). Species density of large-size plants showed a similar pattern, increasing with stand stage, and having a pronounced increment during the study period only in the early stage, but did not vary between seasons at any stage (Appendix 3; Figure 2 d-f).

In contrast to large plants, density of small plants decreased over time, especially in the advanced stage, and also decreased with successional stage from 11992.5 ± 3087.0 plants/ha in the early stage, to 7821.2 ± 813.6 in the intermediate stage and 6335.1 ± 595.4 plants/ha in the advanced stage, but did not vary between seasons (Appendix 4; Figure 2 g-i). Species density of small plants showed a very different pattern; it increased

with successional stage and over time in the early stage but decreased over time in the intermediate and advanced stages (Appendix 4; Figure 2 j-l).

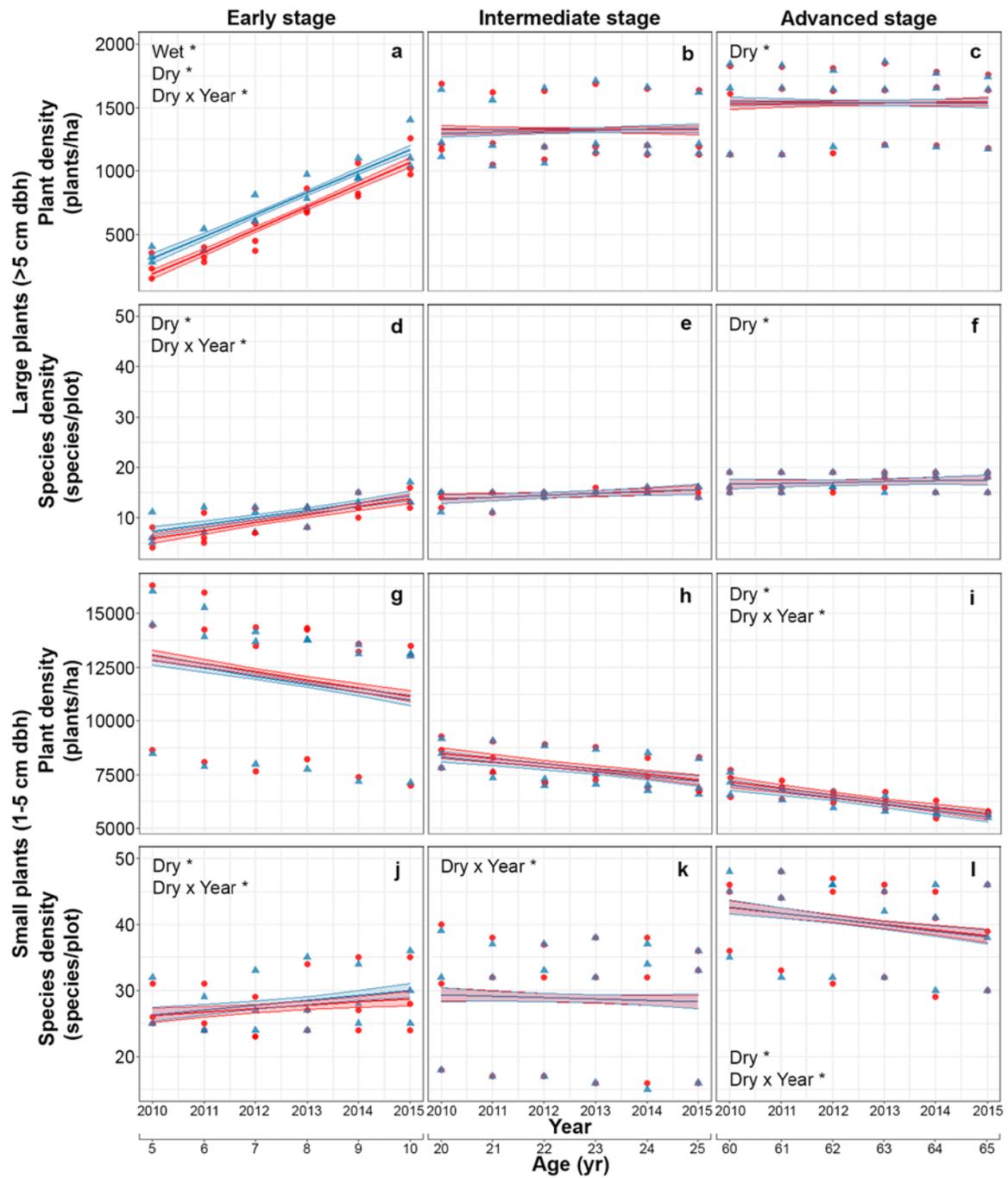


Figure 2. Predicted temporal trends over the study period for large plant density (a-c) and species density (d-f), and for small plant density (g-i) and

species density (j-l) in the dry- and rainy seasons in each successional stage. The shaded sections correspond to 95% confidence intervals. Capital letters in each graph represent significant ($p < 0.05$) effects of predictors based on the linear mixed effects models. D*: dry season, W*: wet season, Dry \times Year*: dry season \times sampling year interaction.

2.4.2 Recruitment and species gain rates

Both recruitment and species gain rates of large plants were highest and showed interannual and seasonal variation exclusively in the early stage. At this stage, both rates were higher in the rainy than in the dry season at the beginning of the study but decreased thereafter, converging to dry season values. At the intermediate and advanced stages, recruitment and species gain rates were small and did not vary between seasons or among years (Appendix 5; Figure 3 a-f). Recruitment and species gain rates of small plants were both very low and did not vary over the study period, between seasons or among successional stages (Appendix 6; Figure 3 g-l).

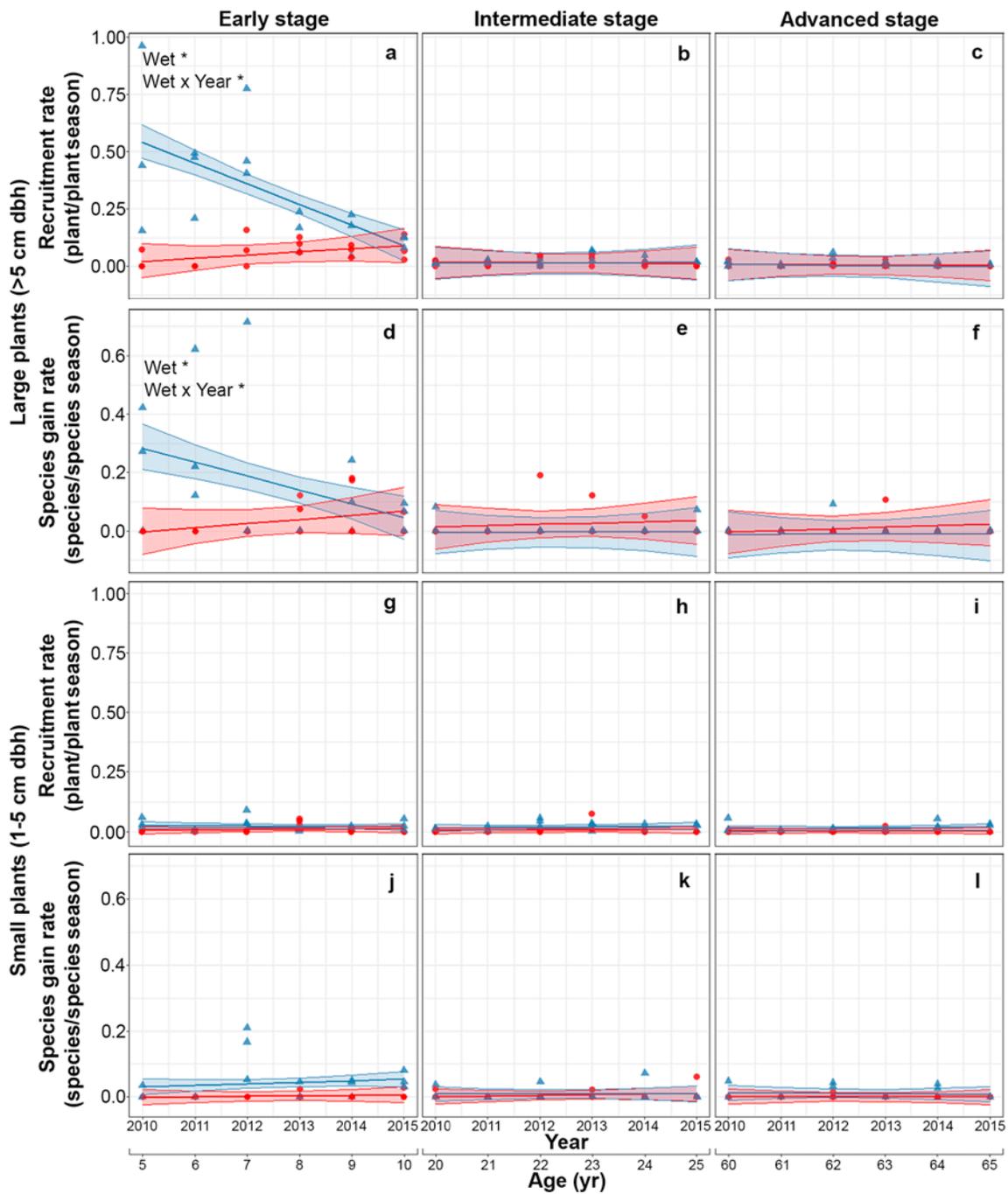


Figure 3. Predicted temporal trends over the study period for large plant recruitment (a-c) and species gain rates (d-f), and for small plant recruitment (g-i) and species gain rates (j-l) in the dry- and rainy seasons in each successional stage. The shaded sections correspond to 95% confidence intervals. Capital letters in each graph represent significant ($p < 0.05$) effects of predictors based on the linear mixed effects models. W*: wet or rainy season, Wet x Year*: wet

season × sampling year interaction.

2.4.3 Mortality and species loss rates

Both Mortality of large plants was highest and showed significant interannual and seasonal variation only at the intermediate stage. At this stage, mortality was higher in the rainy than in the dry season at the beginning of the study and decreased thereafter converging to dry season values (Appendix 7; Figure 4 a-c). Species loss rates of large-size plants were generally low and showed no significant effect of any of the predictors or interactions evaluated, partly due to large among-plot variation (Appendix 7; Figure 4 d-f).

On the other hand, for small plants, mortality rate increased slightly with successional stage, with the highest values in the advanced stage (Appendix 8; Figure 4 g-i). Finally, species loss rates of small-size plants showed large among-plot (random) variation and no significant effect of any of the predictors or interactions (Appendix 8; Figure 4 j-l).

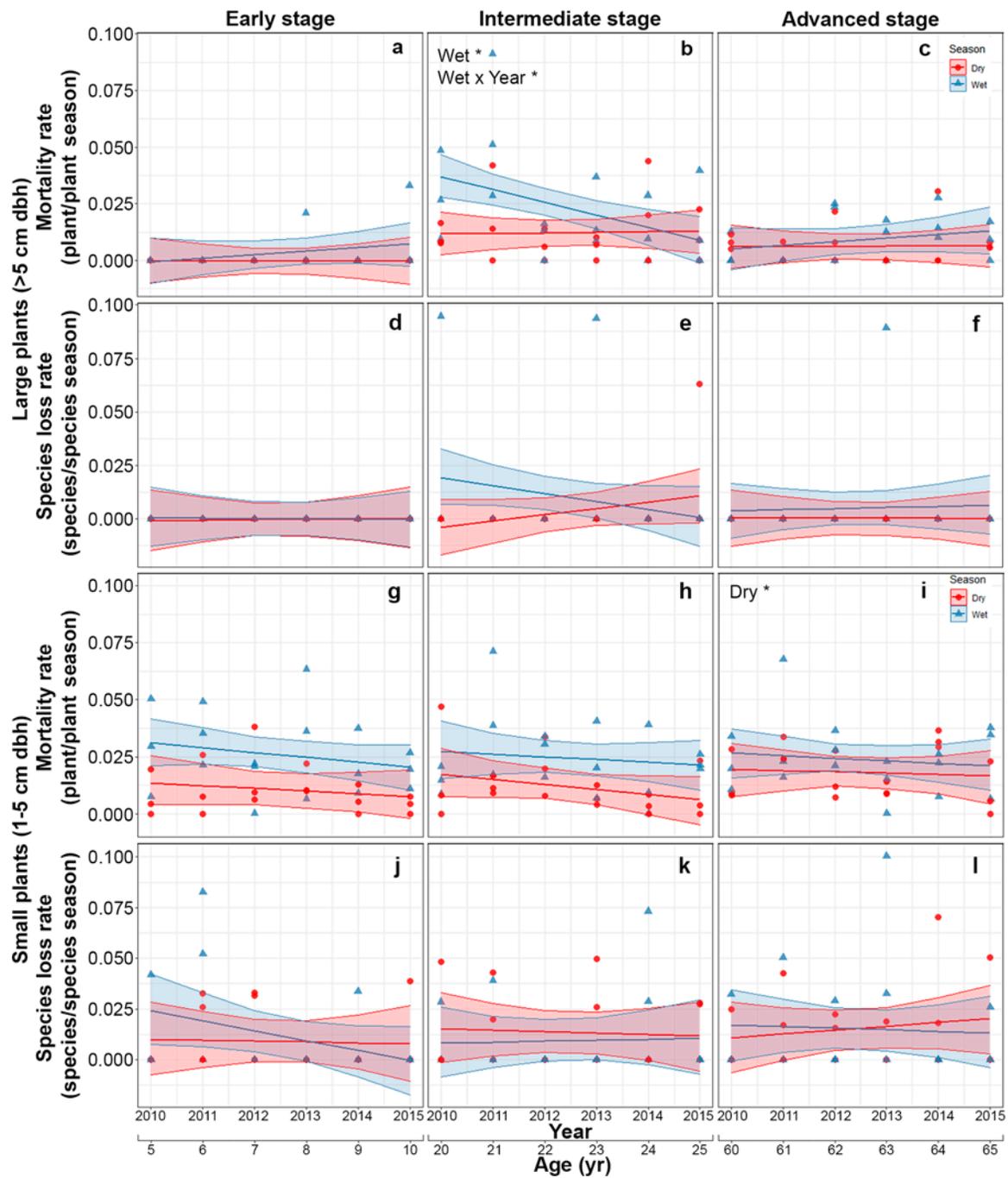


Figure 4. Predicted temporal trends over the study period for large plant mortality (a-c) and species loss rates (d-f), and for small plant mortality (g-i) and species loss rates (j-l) in the dry- and rainy seasons in each successional stage. The shaded sections correspond to 95% confidence intervals. Capital letters in each graph represent significant ($p < 0.05$) effects of predictors based on the

linear mixed effects models. D*: dry season, W*: wet season, Wet × Year*: wet season × sampling year interaction.

2.5 DISCUSSION

Surprisingly, most studies of plant community dynamics along seasonally dry tropical forest (SDTF) succession are based on annual surveys, and hence fail to consider the potential effects of seasonality (Martínez-Ramos *et al.*, 2018; Rozendaal *et al.*, 2017; Derroire *et al.*, 2016; Maza-Villalobos *et al.*, 2011; but see Maza-Villalobos *et al.*, 2013). To our knowledge, this is the first study to assess seasonal and successional dynamics of size-dependent plant demographic rates in a SDTF. We asked how community dynamics of woody plants vary among seasons and successional age categories and if large- and small-size plants differ in their successional and seasonal dynamics. We hypothesized that the successional patterns of plant and species density, and the underlying demographic rates would differ both between seasons and between large and small plants. We found marked differences in demographic rates and in plant and species density between large- and small-size plants between seasons, among successional stages and over the study period, but significant differences between seasons only for large plants. Large plants exhibited high wet-season recruitment and species gain rates at the early stage and high wet-season mortality at the intermediate stage (both decreasing with time), resulting in an increase in plant and species density early in succession and a subsequent stabilization. In contrast, demographic rates of small-size plants showed large among-plot (random) variation and almost no significant effects of time (year), seasonality or successional stage. However, small plant density decreased steadily after only 5 years of land abandonment, whereas species density increased with successional stage, likely reflecting strong dominance early in succession and greater diversity at later stages. Below we discuss the results in detail.

We predicted that plant and species density of large plants would increase early in succession and stabilize subsequently (P1), reflecting high recruitment and species gain and low mortality and species loss rates (P3). Our results clearly matched these predictions (Figures 2 a-f – 4 a-f) and indicate that large-plant density and species density recover to old-growth forest values quickly, in line with previous findings in other SDTF

(Chazdon *et al.*, 2011b; Maza-Villalobos *et al.*, 2011; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Aide *et al.*, 2000). Moreover, early successional recruitment and species gain rates were higher in the rainy than the dry season (Figure 3 a, d), which is in line with findings of previous studies in SDTF indicating that seasonal water availability enhances plant growth and establishment (Alberton *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2019; Gaviria y Engelbrecht, 2015; Dirzo *et al.*, 2011; Holbrook *et al.*, 1995; Murphy y Lugo, 1986). In SDTF, temperature, solar radiation and water vapor-pressure deficit are higher while soil water content is lower at the early successional stage compared to subsequent stages (Pineda-García *et al.*, 2013; Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). Thus, early in succession, growth of saplings into the large size class is likely low during the dry season, occurring mostly during the wet season. Previous studies in SDTF have shown that many early successional species have a fast or acquisitive strategy maximizing water transport, photosynthesis and biomass accumulation when water is available, while minimizing water loss and respiration costs – hence, also photosynthesis and growth– by closing their stomata or shedding their leaves during dry periods (Subedi *et al.*, 2019; Méndez-Toribio *et al.*, 2020). In later stages, canopy closure and biomass accumulation may somewhat buffer the adverse effects of seasonal drought on plant growth, allowing recruitment and species gains of large plants – especially those with slow or conservative strategies– even during the dry season. In agreement with our findings, Bretfeld *et al.* (2018) found a stronger response to an ENSO dry-season drought –with reductions in water-use to avoid hydraulic failure– in early-successional compared to late-successional SDTF stands in Panama.

The combination of high recruitment and species gain rates with low mortality and species loss rates early in succession resulted in a fast increase in large-size plant and species density. Sixty six percent of large-size plants (287 out of 425) that recruited during the study period were recorded in early successional plots. In contrast, only 3 % (4 out of 133) of the large-size plants that died during the study period did so during early succession. Recruitment in early successional plots was dominated by pioneer species, such as *Leucaena leucocephala* (Fabaceae), *Mimosa bahamensis* (Fabaceae), *Heliocarpus donnellsmithii* (Malvaceae) and *Cochlospermum vitifolium* (Bixaceae), and by generalist species, such as *Piscidia piscipula* (Fabaceae) and *Bursera simaruba* (Burseraceae). These six species combined accounted for 74 % of all recruits in early-successional plots.

Our prediction (P4) that large plants would show low values of all demographic rates (recruitment, species gain, mortality and species loss) at intermediate and advanced successional stages was partly supported. Species gain and loss rates of large plants were indeed low at the intermediate and advanced successional stages (Figures 3 e, f; 4 e, f), resulting in fairly stable species densities (Figure 2 e, f). However, compared to the other successional stages, mortality of large plants was higher at the intermediate stage, especially during the wet season (Figure 4 b), accounting for 62 % of all large plants that died in this study. This roughly coincides with the timing of peak mortality found by Lebrija-Trejos *et al.* (2010a) in a SDTF in Oaxaca, Mexico: 15 to 18 years after abandonment, compared to 18 to 20 years in this study. These authors attributed this peak mortality (and a concomitant decline in the dominance of pioneer species) to competition within this guild –rather than competition with the mature forest guild. Canopy closure and the structural recovery of vegetation along succession are expected to increase the influence of competition and density-dependent processes on plant dynamics (Dalmaso *et al.*, 2019; Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2017; Bhaskar *et al.*, 2014; Callaway, 1997). The higher mortality of large plants at the intermediate successional stage may thus be associated with competition and density-dependent processes (Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2016; Niinemets, 2010).

In our study site, three early-successional species, *Neomillspaughia emarginata* (Polygonaceae), *Mimosa bahamensis* and *Bauhinia unguolata* (Fabaceae), together accounted for 63% of all deaths recorded in intermediate successional plots. These combined results suggest that our intermediate successional stage may correspond to the stand exclusion stage, characterized by self-thinning of the dominant pioneer species (Chazdon, 2014; Chazdon, 2008). However, in our site, these dominant early-successional species did not show a sharp decline at the intermediate and advanced stages, due to their continued recruitment (*i.e.* growth of previously established seedlings and saplings), which partially compensated for their high mortality. In particular, sprouting may be an important mechanism allowing these species to persist through succession (Dupuy *et al.*, 2012).

The higher mortality of large plants observed in the wet compared to the dry season at the intermediate successional stage was unexpected, since drought during the dry season has

been associated with reduced growth and increased plant mortality (Marques *et al.*, 2020; Campos *et al.*, 2019; Ceccon *et al.*, 2006; Gerhardt, 1993; Lieberman & Li, 1992; Swaine *et al.*, 1990). Leaf fall reduces the ability to unequivocally identify plant mortality during the dry period. In other words, during the dry season, it is difficult to determine whether a plant is actually dead, since drought-deciduous plants may appear dead but flush new leaves in the following wet season. To control for this possibility, we conducted a separate analysis of large-plant mortality only for evergreen species –for which dry-season mortality can be more confidently determined. We found similar patterns and the same qualitative results shown by all large-size plants (Figures 4 a-c, Appendix 9), suggesting that our results may not be attributed to a sampling bias.

In a SDTF in Jalisco, Mexico, Maza-Villalobos *et al.* (2013) found higher mortality of seedlings in the wet than in the dry season. Noy-Meir (1974) first proposed the pulse-reserve paradigm for arid and semi-arid environments, where resources such as water and nutrients are available during pulses and unavailable during the interpulses, when plants adapted to these environments survive on carbon and water reserves. Goldberg y Novoplansky (1997) proposed that, in productive environments, competition would be the most important factor limiting species persistence, while in environments with low productivity and prolonged interpulses, survival during interpulses would drive species persistence. Our results suggest that the community dynamics in the SDTF of our study are driven mostly by competition during pulses (wet seasons). Nevertheless, the interpulse (dry season) may still play a role in plant mortality; first, plants may reduce or deplete non-structural carbohydrates during the dry season to withstand drought (Myers y Kitajima, 2007; Amthor y McCree, 1990), which may lead to increased mortality in subsequent rainy seasons. Moreover, with the onset of rain, plants have to invest significant carbon reserves to produce new leaves (deciduous species) or repair damaged structures such as the photosynthetic apparatus (evergreen species) further depleting non-structural carbohydrates (Reyes-García y Griffiths, 2009; Schwinning y Weiner, 1998). Second, reduced or depleted reserves may render plants more vulnerable to biotic stress from herbivores and pathogens or from shading and root competition –all of which peak during the rainy season (Anderegg y Callaway, 2012; Cuevas-Reyes *et al.*, 2006; Filip *et al.*, 1995). This may jeopardize the capacity to keep a positive carbon balance to maintain plant respiration and growth, resulting in death. The duration and intensity of pulses and

interpulses in water and nutrient availability will likely be affected by climate change through shifts in rainfall patterns, such as increases in the duration and severity of dry-season drought (interpulse), or reductions in the amount of rainy season precipitation (pulse) –Stan y Sanchez-Azofeifa, 2019; Allen *et al.*, 2017. Although our study is admittedly too short to draw any conclusions, our results suggest that successional dynamics in our study forest may be as (or even more) strongly influenced by climate-change driven decreases in wet season rainfall as (than) prolonged or severe droughts during the dry season.

Our prediction (P2) that small plant density would increase early in succession and subsequently decline, whereas species density would stabilize following an initial increase was partly supported by our results. Small plant density declined steadily not only at the intermediate- and advanced stages, but also at the early successional one, after only 5 years of land abandonment (Figure 2 g-i). This steady decline in small plant density after such short abandonment period, coupled with the opposite successional patterns of density of small (decreasing) vs. large (increasing) plants, suggest a potential role of competition amongst small plants –early in succession– as well as with larger plants –at intermediate- and advanced successional stages (Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2016; Niinemets, 2010). A previous study in the same study region also found opposite successional patterns of density for small vs. large plants and suggested size-asymmetric competition as a potential cause (Dupuy *et al.*, 2012).

We found only partial support for our prediction (P5) that, at intermediate and advanced successional stages, mortality of small plants would be high and recruitment low, leading to a decline in density, whereas species gain and loss rates would be generally low, thereby stabilizing species density after an early-successional increase. Recruitment of small plants was low and did not vary over succession (Figure 3 g-i), while mortality was slightly higher at the advanced successional stage (Figure 4 g-i). Dalmaso *et al.* (2019) also found a net negative balance between recruitment and mortality leading to a reduction in plant density in advanced successional stages of a Brazilian Atlantic forest, likely reflecting intense competition. In our study, small plant density declined steadily after only 5 years of land abandonment (Figure 2 g-i), implying a fairly constant negative balance between recruitment and mortality in all successional stages, as also found in other

Mexican SDTF (Maza-Villalobos *et al.*, 2011). Since plant size increases over succession and small plants dominate density patterns (Dupuy *et al.*, 2012), our results indicate that overall plant density peaks very early in succession, creating a short, dense, fairly uniform canopy. This may attenuate the effect of drought, which could help explain the generally low dry season mortality rates observed in this study. A recent long-term study in European temperate forest showed that increasing canopy cover can reduce warming rates inside forests and can decouple local interior (microclimatic) conditions from regional (macroclimatic) ones outside forests, thereby buffering against global warming (Zellweger *et al.*, 2020). On the other hand, canopy closure may also increase the influence of competition and density-dependent processes on plant dynamics (Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2017; Bhaskar *et al.*, 2014; Callaway, 1997). Thus, the slightly higher mortality of small plants at the advanced successional stage may be associated with competition and density-dependent processes (Dalmaso *et al.* 2019; Niinemets, 2010).

The absence of significant differences in species gain or loss rates of small plants among successional stages coupled with the increase in species density with successional stage imply a positive balance between species gain and loss rates. The increase in species density of small plants is in line with previous findings that species density increases along SDTF succession (Dupuy *et al.*, 2012; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Ruiz *et al.*, 2005; Guariguata y Ostertag, 2001). This increase in species density, however, contrasts with the decrease in small plant density across succession. These contrasting patterns are consistent with a strong dominance of the small plant community by a few species with very high abundance early in succession, and a subsequent decline in dominance (and density), allowing other species to colonize and increase species density. Only three pioneer species (*N. emarginata*, *M. bahamensis* and *Helicteres baruensis* –Malvaceae–) accounted for almost 60 % of total abundance in the early successional stage. In the late successional stage, the small plant community showed lower dominance by a mix of generalist species (*Eugenia axillaris* –Myrtaceae–, *Guettarda gaumeri* –Rubiaceae–) and late-successional ones (*Psidium sartorianum* –Myrtaceae–, *Amphilophium paniculatum* and *Bignonia neoheterophylla* –Bignoniaceae–), which together accounted for 44 % of total abundance. Dupuy *et al.* (2012) also documented a general decline in woody plant density and species dominance coupled with an overall increase in plant species richness across forest succession in the same study region.

The effects of seasonality, successional stage and their change over time were more apparent on large-size plants than on small-size ones (Figures 2-4). This result was somewhat unexpected, since small plants have smaller root and shoot systems to capture resources and store carbon and water, and therefore were expected to be more vulnerable to seasonal drought and more dependent on seasonal water availability for recruitment and growth than large plants (Quitete-Portela y Maës dos Santos, 2009; Kitajima y Fenner, 2000). It is likely that the large among-plot variation shown by small plants, coupled with strong annual variation in rainfall (Appendix 1) obscured the effects of seasonality, successional stage and time. It is also possible that the strongest successional and seasonal-drought filters occur in plants smaller (*i.e.* dbh < 1 cm) than those included in this study. In our study forest, Jackson *et al.* (2018) described strategies for the survival of small trees, such as deep roots, osmotic adjustment and tight stomatal control. Alternatively, recruitment, mortality and species gain and loss rates of small plants could be more strongly influenced by other factors that may confound the effects of seasonality and successional stage. For example, compared to larger plants, dispersal limitation can be expected to have a greater influence on small plants (in earlier stages of plant ontogeny) thereby potentially increasing random among-plot variation. The consistently lower values of marginal variance (R^2_m) –explained by fixed effects only– and the generally greater relative difference between conditional (R^2_c) and marginal variance – indicating the importance of random effects– found for small plants compared to large ones (Appendix 3–8) are consistent with this interpretation. Alternatively, local site factors, such as con-specific density, the spatial distribution of neighboring plants or the identity of the dominant species may alter biotic interactions (e.g. competition, herbivory) and/or abiotic conditions (e.g. light and water availability) and thereby affect the demographic rates of small plants (Ma *et al.*, 2016; Espinosa *et al.*, 2016; Mesquita *et al.*, 2015; Granda *et al.*, 2014), which may be particularly sensitive to such local factors. Recent studies show that interactions among multiple sources of environmental stress (climatic and soil variables) play a key role in plant species filtering –which may be expected to have a greater impact on small than on large plants– in dry forests (Méndez-Toribio *et al.*, 2020; Bagousse-Pinguet *et al.*, 2017). Further studies are needed to elucidate the complexity of ecological factors and plant strategies that influence plant and species density as well as seasonal and successional size-dependent dynamics and demographic rates in SDTF.

2.6 CONCLUSION

As hypothesized, we found marked differences in demographic rates and in plant and species density between large- and small-size plants across succession, between seasons and over the study period. Clear trends in how these attributes changed across years, seasons, and successional stages were more apparent for large than for small plants. Small plant density decreased steadily after only 5 years of land abandonment, whereas species density increased with successional stage, likely reflecting a decline in species dominance. Overall, we found no clear successional, interannual or seasonal trends in small plant demographic rates likely due to large random among-plot variation. In contrast, seasonality affected demographic rates and density of large plants, which exhibited high wet-season recruitment and species gain rates at the early stage coupled with high wet-season mortality at the intermediate stage, resulting in the predicted increase in plant and species density early in succession and subsequent stabilization. Notwithstanding the short duration of our study, our results suggest that a climate change-driven decrease in rainy season rainfall may have an influence on successional dynamics (and hence resilience) in our study forest as strong as, or even stronger than, prolonged or severe droughts during the dry season.

2.7 ACKNOWLEDGEMENTS

We thank James Callaghan and Kaxil Kiuic A.C. for the facilities and support provided, and the local inhabitants of Xkobenhaltún for their permission to establish long-term sampling plots in their territory and for their valuable and continued help with fieldwork.

CAPÍTULO III**¿CÓMO AFECTA LA DEMOGRAFÍA DE PLANTAS DE DIFERENTE TAMAÑO Y ESTRATEGIA DE VIDA LA DINÁMICA SUCESIONAL DE UN BOSQUE TROPICAL SECO?**

Artículo en preparación

Irving Saenz ¹, Richard E. Feldman ¹, Casandra Reyes-García ¹, Jorge A. Meave ², Luz María Calvo-Irabien ¹, Filogonio May-Pat ¹, Juan Manuel Dupuy ¹

¹ Unidad de Recursos Naturales, Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán, México

² Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Coyoacán, Ciudad de México, México

Corresponding Author:

Juan Manuel Dupuy ¹

Calle 43 # 130 Col. Chuburná de Hidalgo, Mérida, Yucatán, 97205, México

Email address: jmdupuy@cicy.mx

3.1 INTRODUCCION

En los bosques tropicales húmedos (BTH), los cambios en la disponibilidad de luz promueven cambios temporales en la abundancia y dominancia de especies (Chazdon, 2008; Bazzaz y Pickett, 1980). Sin embargo, en los bosques tropicales secos (BTS), los cambios en la disponibilidad de luz tienen un papel secundario (Buzzard *et al.*, 2016; Alvarez-Añorve *et al.*, 2012), mientras que los cambios en la disponibilidad de agua juegan un papel preponderante en el reemplazo de especies en el reemplazo de especies durante el proceso de sucesión (Pineda-García *et al.*, 2013; Lebrija-Trejos *et al.*, 2011).

En los BTS las etapas iniciales de la sucesión representan condiciones de baja disponibilidad de agua, así como niveles elevados de radiación y de temperatura, lo que representa un importante filtro ambiental que condiciona el establecimiento de las plantas (Pineda-García *et al.*, 2013; Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). Las primeras etapas de sucesión en BTS pueden estar dominadas por especies que optan por una estrategia evasora en la que se maximiza la captación de recursos durante los periodos con alta disponibilidad de agua y por el contrario se reduce la actividad en los periodos de sequía (Méndez-Toribio *et al.*, 2020).

La pérdida de follaje representa la estrategia de evasión más frecuente en ambientes hídricamente estresantes, ya que evita perder agua por transpiración, mantener la conductancia dentro de sus tejidos y evitar la cavitación (pérdida de conductancia hidráulica en el xilema). Asimismo, algunas plantas de la familia Fabaceae, que usualmente dominan en ambientes hídricamente estresantes o en etapas tempranas de la sucesión del BTS, tienden a presentar pulvinos, es decir, ensanchamientos en la base o en el peciolo de las hojas que, mediante variaciones en la turgencia, permiten movimientos en las hojas que minimizan la exposición a una radiación excesiva y las pérdidas de agua por transpiración (Gei *et al.*, 2018; Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2017; Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2016; Lohbeck *et al.*, 2013).

De manera complementaria, se ha observado que las especies que dominan en etapas tempranas de la sucesión en el BTS son especies que toleran la sequía mediante una estrategia cautelosa que eficientiza el uso del agua. Estas especies se caracterizan por la presencia de raíces profundas y madera de alta densidad que reducen la pérdida de agua por evapotranspiración e incrementan la resistencia a la cavitación (Poorter *et al.*, 2019; Paz *et al.*, 2015; Santiago *et al.*, 2004). Las especies tolerantes a la sequía tienen tasas de crecimiento lentas, y al mismo tiempo pueden mantener sus hojas y la actividad fotosintética durante la estación de sequía (Méndez-Alonzo *et al.*, 2012; Pineda-García *et al.*, 2015).

En los bosques tropicales húmedos, las especies pioneras comparten una misma estrategia de vida (plantas heliófilas y de rápido crecimiento). En contraste, en el BTS pueden coexistir especies pioneras con diferentes estrategias (*e.g.* plantas deciduas de rápido crecimiento, con plantas perennes de madera dura y lento crecimiento). La coexistencia de estrategias funcionales a lo largo de la sucesión en los BTS puede ser

explicada por la presencia de una gran cantidad de especies generalistas que son altamente variables funcionalmente (Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2017). Asimismo, puede deberse a que el gradiente de disponibilidad de agua entre las diferentes edades de sucesión ofrece poco contraste por lo que resulta insuficiente para filtrar estrategias fisiológicas contrastantes (Pineda-García *et al.*, 2015). Tampoco puede descartarse la influencia que ejercen el estrés hídrico atmosférico y el del suelo sobre el desempeño funcional de las especies y el ensamblado de la comunidad durante la sucesión (Méndez-Toribio *et al.*, 2020). En general, las especies que dominan en etapas tempranas de la sucesión, tanto en bosques húmedos como en bosques secos, se caracterizan por la producción de numerosos propágulos y la capacidad de dichos propágulos para dispersarse eficientemente y así colonizar sitios distantes (Lohbeck *et al.*, 2013; Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2017).

A medida que se hace más compleja la estructura de la vegetación el estrés hídrico, la temperatura y la radiación a nivel del suelo y del sotobosque disminuyen. Estos cambios en las condiciones ambientales facilitan el reclutamiento paulatino de especies con estrategias de vida distintas (Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2017; Lohbeck *et al.*, 2015). En el BTS, al igual que en los bosques húmedos, las etapas avanzadas de la sucesión usualmente están dominadas por especies tolerantes a la sombra, de lento crecimiento y que producen hojas gruesas, las cuales les confieren resistencia al daño mecánico y tolerancia al estrés hídrico (Lohbeck *et al.*, 2015; Kitajima *et al.*, 2012).

Por otra parte, y dado que la luz no es tan limitante en el BTS, incluso en etapas avanzadas de sucesión (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011; Huante y Rincón, 1997), se ha observado que las especies que dominan en etapas avanzadas de la sucesión en el BTS pueden presentar una estrategia funcional adquisitiva, con una capacidad fotosintética alta, madera de baja densidad, así como la presencia de láminas foliares grandes y peciolo largos, características que reducen el autosombreado (Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2017; Lohbeck *et al.*, 2013). Es decir, al igual que lo que ocurre con las especies pioneras, en el BTS las especies tardías pueden presentar diferentes estrategias de vida. Tanto en bosques tropicales secos como húmedos, las especies tardías se caracterizan por presentar frutos carnosos, con semillas grandes y con dispersores bióticos (Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2016; Lohbeck *et al.*, 2015).

En el BTS, el gradiente ambiental asociado a la sucesión no es tan marcado como en el BTH (Letcher *et al.*, 2015). Esto genera un grado de especialización relativamente bajo en el BTS, es decir, la mayoría de las especies puede estar presente a lo largo del gradiente sucesional, por lo que existe un recambio funcional débil en las comunidades en relación con la sucesión (Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2017). No obstante, se ha podido reconocer la presencia de al menos dos grupos funcionales que caracterizan el desarrollo de la sucesión en este ecosistema: las especies pioneras, generalmente leguminosas, que dominan las etapas iniciales de sucesión, y el grupo de especies de tardías que reemplazan gradualmente a las pioneras (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a; Álvarez-Yépiz *et al.*, 2008). Además, también se reconoce la presencia de un grupo de especies generalistas que pueden mantener abundancias elevadas desde las etapas tempranas hasta las etapas avanzadas de la sucesión, con una combinación de estrategias funcionales (Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2017; Norden *et al.*, 2009b).

Las dinámicas de reemplazo de especies durante el proceso de sucesión se basan en la longevidad y en la respuesta diferencial de las especies a cambios temporales en las condiciones ambientales, lo que permite que algunas especies sean más abundantes en etapas/edades de sucesión específicas. Estas variaciones temporales en la abundancia de las especies durante la sucesión secundaria reflejan el balance neto de las pérdidas de individuos por mortalidad y las ganancias por reclutamiento. Por lo tanto, el entendimiento de la dinámica de los procesos demográficos de mortalidad y reclutamiento es fundamental para comprender los mecanismos ecológicos que determinan los procesos sucesionales (Ma *et al.*, 2016; van Breugel *et al.*, 2006).

Los estudios que evalúan la dinámica de los procesos demográficos durante el proceso sucesional de bosques tropicales son escasos debido a que requieren estudios un seguimiento a largo plazo de la dinámica comunitaria (Rozendaal y Chazdon, 2015; Maza-Villalobos *et al.*, 2011; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a; van Breugel *et al.*, 2006). Además, muchos de estos estudios se enfocan en plantas de tallas grandes, ignorando el comportamiento de las plantas de talla pequeña que determinan los patrones de comportamiento de atributos como la densidad, y que pueden tener una dinámica diferente debido a que son más susceptibles a la influencia de las condiciones ambientales (filtrado ambiental) y a las interacciones bióticas de competencia o facilitación durante la sucesión secundaria comparadas con las plantas de tallas grandes.

El presente trabajo utiliza datos de remuestreo en cronosecuencia a lo largo de un periodo de seis años para analizar la dinámica de los procesos demográficos (mortalidad y reclutamiento) y evaluar su influencia sobre la densidad, el área basal y el reemplazo plantas leñosas de diferentes categorías de tamaño –grandes (con diámetro > 5 cm) y pequeñas (con 1-5 cm de diámetro)– y con diferentes estrategias de vida –especialistas de etapas tempranas de sucesión, generalistas y especialistas de etapas tardías de sucesión– durante el proceso de sucesión secundaria. Se planteó la siguiente pregunta: ¿Cómo varía la densidad de individuos, el área basal y los procesos demográficos subyacentes, entre las etapas sucesionales de un BTS para las plantas de diferente tamaño y estrategia de vida? La hipótesis planteada fue que las plantas de diferente tamaño y estrategia de vida difieren en sus respuestas demográficas a las condiciones bióticas y abióticas prevalecientes en cada etapa de sucesión. Se predice:

- (1) Las especies pioneras mostrarán tasas elevadas de reclutamiento y ganancia de área basal de plantas grandes y pequeñas en etapas de sucesión temprana, y tasas elevadas de mortalidad y pérdida de área basal en etapas intermedias, particularmente en las plantas de talla grande.
- (2) El reclutamiento y ganancia de área basal de especies tardías incrementará en edades intermedias de sucesión y se estabilizará en edades avanzadas, mientras que la tasa de mortalidad y la pérdida de biomasa incrementará conforme aumenta su abundancia.
- (3) Las especies clasificadas como generalistas no presentarán un patrón sucesional claro, ni cambios marcados en sus tasas demográficas.

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1 Sitio de estudio

El estudio se realizó en la Reserva Biocultural Kaxil Kiuic (RBKK, 89° 35' N, 20° 04' W) y zonas aledañas en el municipio de Oxcutzab, en el sur del estado de Yucatán, México. La vegetación en el sitio de estudio está clasificada como *tropical dry forest* (*sensu*

Murphy y Lugo, 1986), selva mediana subcaducifolia (*sensu* Miranda y Hernández-Xolocotzi, 1963) o bosque tropical caducifolio (*sensu* Rzedowski, 2006). La estructura de la vegetación en la zona de estudio varía dependiendo de la edad de sucesión, la topografía y la fertilidad del suelo (Dupuy *et al.*, 2012; Collantes Chávez-Costa, 2009; Benavides-Rosales, 2007).

El clima del área de estudio está clasificado como tropical con invierno seco (Aw), de acuerdo con la clasificación de Köppen-Geiger (Peel *et al.*, 2007). La precipitación media anual oscila entre 700 y 1100 mm (2006-2014) con una marcada estación de sequía que abarca de noviembre a mayo, con al menos 10 % de lluvia invernal. La temperatura promedio anual es de 25.1 °C (2006-2014), con temperaturas máximas extremas de hasta 42 °C y mínimas extremas de hasta 5 °C asociadas con el paso de los frentes fríos (Orellana *et al.*, 2003; Orellana *et al.*, 1999).

3.2.2 Estrategia de muestreo

Los patrones de la dinámica comunitaria se analizaron a partir de censos de vegetación realizados en nueve parcelas permanentes establecidas en 2009 en rodales de diferente edad de abandono. Todas las parcelas comparten características de tipo de suelo (cambisol-luvisol), relieve (zonas planas) y estuvieron sometidas a una historia similar de uso del suelo, basado en la técnica de roza tumba y quema (Collantes Chávez-Costa, 2009). Las zonas aledañas a las parcelas de estudio tienen una matriz de vegetación conservada y no se usaron para actividades productivas durante el periodo de estudio. El tiempo de abandono de cada parcela fue determinado por medio de entrevistas con las personas que trabajaron los terrenos y residieron en el área de estudio por más de 40 años.

Se establecieron tres parcelas de 50 x 20 m (1000 m²), en cada una de tres categorías de edad sucesional: (1) 3–5 años de abandono al inicio del periodo de estudio (de aquí en adelante etapa temprana); (2) 18–20 años de abandono (etapa intermedia); (3) > 50 años de abandono (etapa avanzada). En cada parcela se etiquetaron, identificaron y midieron las plantas leñosas con diámetro a la altura del pecho (DAP medido a 1.3 m sobre el suelo) > 5 cm (en adelante, plantas grandes). Las plantas leñosas con 1-5 cm de DAP se muestrearon en 10 subparcelas de 6 x 5 m (300 m² por parcela).

En cada censo se midió el diámetro de las plantas, se registraron los individuos que murieron o desaparecieron y los individuos nuevos en cada categoría de tamaño. Dichos censos se realizaron en el periodo comprendido entre 2009 y 2015. Los censos de la temporada de lluvias se realizaron entre septiembre y octubre, mientras que los censos de la estación seca se realizaron entre abril y mayo.

A partir de los datos obtenidos en los censos de vegetación, en cada una de las parcelas de estudio y para los distintos censos se calcularon cambios en la densidad de individuos (número de individuos/ha) y en el área basal (m^2 / Ha) por separado para cada categoría de tamaño y estrategia de vida.

3.2.3 Análisis de datos

3.2.3.1 Clasificación de especies en estrategias de vida

Para clasificar las estrategias de vida de la comunidad de especies leñosas se usó un modelo de distribución multinomial. Este método permite clasificar a las especies de acuerdo con sus abundancias relativas en diferentes etapas de sucesión tomando en cuenta la variación en el esfuerzo de muestreo entre las etapas. El método identifica a las especies como especialistas (*i.e.*, más abundantes en etapas de sucesión temprana o avanzada), generalistas (*i.e.*, que mantienen abundancias relativamente constantes en diferentes edades de sucesión) o demasiado escasas para poder clasificarlas (Chazdon *et al.*, 2011a). Se escogió un umbral conservador de $K = 2/3$, y un valor de P de 0.005, como lo recomiendan Chazdon *et al.* (2011a). La K representa el punto de corte para definir la clasificación de las especies.

Para este análisis se utilizaron los datos de abundancia de la comunidad de plantas leñosas del primer censo de estudio (lluvias de 2009) en las parcelas de edad temprana y edad avanzada, y se complementaron con datos de un estudio previo (Dupuy *et al.*, 2012) para obtener una clasificación con mayor robustez. En total se consideró la abundancia de 187 especies muestreadas en ambas categorías de tamaño, en 70 parcelas de 1000 m^2 para las plantas grandes ($> 5cm$) y 81 parcelas de 300 m^2 para las plantas pequeñas (1-5 cm) con edades de sucesión temprana (< 15 años de abandono), además de 19 parcelas

de 1000 m² para las plantas grandes (> 5cm) y 23 parcelas de 300 m² para las plantas pequeñas (1-5 cm) con edades de sucesión avanzada (> 50 años abandono).

3.2.3.2 Componentes demográficos

Se cuantificaron los cambios en la demografía de cada categoría de tamaño y estrategia de vida por separado en cada categoría de edad sucesional, así como para toda la comunidad mediante el cálculo de tasas de mortalidad y reclutamiento en cada año del periodo de estudio. Estos cálculos incluyeron los valores del primer censo como la comunidad inicial. El cálculo de las tasas demográficas se realizó considerando seis períodos de un año; dichos periodos no coinciden con los años civiles, pero por simplicidad nos referiremos a ellos como años. Cada periodo anual incluyó una época de sequía y una de lluvias, ya que este trabajo es complementario con un estudio previo en el que se evaluó el efecto de las estaciones –sequía y lluvias– sobre la dinámica comunitaria (Saenz *et al.*, en prensa).

Las tasas demográficas estacionales se calcularon semestralmente (182.625 días), teniendo en cuenta la periodicidad de los censos.

$$R = [(n+r) / n]^{p/t} - 1$$

Donde n es el número de plantas o especies presentes en el censo inicial, r es el número de plantas reclutadas, p representa la periodicidad de los censos (182.625 días) y t es el número de días transcurridos entre censos.

La tasa de mortalidad estacional se calculó con la siguiente ecuación (modificadas de Maza-Villalobos *et al.*, 2011; Capers *et al.*, 2005):

$$M = 1 - [1 - (m/n)]^{p/t}$$

Donde n es el número de plantas o especies presentes en el censo inicial, m es el número de plantas que murieron durante el periodo, p representa la periodicidad del estudio (182.625 días) y t es el número de días transcurridos entre censos.

Asimismo, se calcularon las pérdidas y ganancias de área basal en cada uno de los censos. Las ganancias de área basal se calcularon como la sumatoria del área basal de los individuos reclutados en cada censo, mientras que las pérdidas como la sumatoria del

área basal de los individuos que se reportan como muertos en cada censo. Para dichos cálculos se asumió que los reclutas tenían un área basal equivalente a DAP de 5 y 1 cm, dependiendo de la categoría de tamaño a la que pertenecen, antes de ser considerados como reclutas. Es probable que mediante dichas estimaciones se subestime el área basal de los reclutas, pero es una estimación más adecuada que considerar que los reclutas tenían un área basal de 0 cm antes de ser considerados como reclutas. Por su parte, la pérdida de área basal se calculó como el área basal de los árboles en el censo previo a su muerte, menos el área basal equivalente a DAP de 5 y 1 cm (dependiendo de la categoría de tamaño) esto con la intención de hacer comparables las pérdidas y ganancias de área basal.

3.2.3.3 Análisis estadísticos

Se utilizaron modelos lineales de efectos mixtos para evaluar los efectos de la edad de sucesión y de las estrategias de vida sobre los cambios temporales en la densidad de plantas, el área basal, las tasas de reclutamiento y mortalidad, así como las tasas de pérdida y ganancia de área basal durante los seis años de estudio. Se incluyó el periodo de muestreo (censos) y la etapa de sucesión como factores fijos, pues se espera que los efectos de las estrategias de vida de las plantas (*i.e.*, la variación entre las especies generalistas, y especialistas de sucesión temprana y avanzada) varíen con el tiempo y con la edad de sucesión. Las parcelas fueron incluidas como efectos aleatorios. Se construyeron modelos separados para cada categoría de tamaño: plantas pequeñas (DAP 1-5 cm) y plantas grandes (DAP > 5 cm).

En total se usaron doce modelos distintos que consideraran las seis variables de cambio (densidad, área basal, mortalidad, reclutamiento, ganancia y pérdida de área basal; en adelante denominado Comunidad_{ij}) y las dos categorías de tamaño utilizando el siguiente modelo:

$$\text{Comunidad}_{ij} = \alpha + \beta_1 [\text{Estrategia de vida}_{ij} = \text{Pionera}] + \beta_2 [\text{Censo}_{ij}] + \beta_3 [\text{Edad de sucesión}_{ij} = \text{Temprana}] + \beta_4 [\text{Estrategia de vida}_{ij} = \text{Generalista}] [\text{Censo}_{ij}] + \beta_5 [\text{Edad de sucesión}_{ij} = \text{Intermedia}] + \beta_6 [\text{Estrategia de vida}_{ij} = \text{Pionera}] [\text{Censo}_{ij}] + \beta_7 [\text{Edad de sucesión}_{ij} = \text{Avanzada}] [\text{Censo}_{ij}] + \beta_8 [\text{Estrategia de vida}_{ij} = \text{Tardía}] [\text{Edad de sucesión}_{ij} = \text{Temprana}] + \beta_9 [\text{Estrategia de vida}_{ij} = \text{Generalista}] [\text{Censo}$$

$$i,j] [\text{Edad de sucesión } i,j = \text{Intermedia}] + \beta_{10} [\text{Estrategia de vida } i,j = \text{Tardía}] [\text{Censo } i,j] \\ [\text{Edad de sucesión } i,j = \text{Avanzada}]$$

Donde i es la parcela, j es el censo muestreado, α es el intercepto y β es el efecto del factor. Se estimaron los parámetros de cada modelo (α , $\beta_1 \dots$) con la función *lmer* en el paquete *lme4* (Bates et al., 2015).

Además, se calcularon los valores de R^2 marginal (m) y condicional (c) con la función *r.squaredGLMM* en el paquete *MuMIn* (Bartoń, 2018). El valor de R^2_m indica la varianza explicada únicamente por los efectos fijos, mientras que R^2_c indica la varianza explicada tanto por los efectos fijos como por los efectos aleatorios (Nakagawa y Schielzeth, 2013). Todos los análisis fueron realizados en la versión 3.0.1 de R (R Core Team, 2017).

3.3 RESULTADOS

Se registró un total de 4,319 plantas pertenecientes a 120 especies y 34 familias en las nueve parcelas muestreadas durante los seis años de estudio. El modelo multinomial nos permitió clasificar 40 especies como generalistas, 25 especies especialistas de edades de sucesión temprana o pioneras, 18 especies como especialistas de edades de sucesión avanzada o tardías y 37 especies con abundancias demasiado bajas para poder clasificarlas (**Apéndice 10**). El número de individuos de cada grupo varió entre las distintas categorías de edad (**Tabla 1**).

Tabla 1. Número de especies e individuos para los grupos de especies en las distintas edades de abandono en plantas de diferentes categorías de tamaño.

	Especies	Abundancia edad temprana	Abundancia edad intermedia	Abundancia edad avanzada	Abundancia Total
Generalistas	40	380	589	600	1569
Pioneras	25	1278	535	88	1901
Tardías	18	31	220	497	748
Raras	37	31	41	29	101
Total	120	1720	1385	1214	4319

3.3.1 Plantas de talla grande (> 5 cm)

En la etapa de sucesión temprana la densidad de plantas pioneras se incrementó de manera significativa (de 163 a 813 individuos por hectárea) durante el periodo de estudio, hasta alcanzar los valores de densidad más altos alrededor de los 10 años de abandono. De manera similar, la densidad de plantas del grupo generalista aumentó significativamente en la edad de sucesión temprana (de 77 a 343 individuos por hectárea) durante el periodo de estudio (**Figura 5a**). El grupo de especies tardías estuvo completamente ausente de la etapa temprana de la sucesión.

En el caso de las especies pioneras en las parcelas de edad de sucesión temprana se registró el reclutamiento de 201 individuos –principalmente de cuatro especies: *Cochlospermum vitifolium* (71 individuos), *Leucaena leucocephala* (43 individuos), *Mimosa bahamensis* (32 individuos) y *Heliocarpus donellsmithii* (20 individuos) – y la muerte de únicamente cuatro individuos. Para las especies generalistas, se registró el reclutamiento de 80 individuos –principalmente de *Bursera simaruba* (30 individuos), *Piscidia piscipula* (18 individuos) y *Caesalpinia gaumeri* (14 individuos)– y ninguna muerte.

En la etapa de sucesión intermedia, la densidad de plantas pioneras y generalistas se mantuvo alta y relativamente estable (**Figura 5 b, e y h**). En el caso de las especies pioneras la densidad promedio osciló entre 713 y 793 individuos por hectárea durante periodo de estudio, y la del grupo generalista entre 523 y 546 individuos por hectárea. Las mediciones de mortalidad y reclutamiento en esta etapa de la sucesión estuvieron dominadas por la especie pionera *Mimosa bahamensis* y la especie generalista *Bauhinia unguolata*. Además, se registró la presencia y el reclutamiento de individuos pertenecientes al grupo de especies tardías (**Figuras 5b**).

En la etapa avanzada de la sucesión, la densidad del grupo pionero disminuyó abruptamente, hasta alcanzar valores de densidad promedio de 78 individuos por hectárea. Por el contrario, las especies de los grupos tardío y generalista alcanzaron valores de densidad máximos en esta etapa, con valores promedio de 620 individuos por hectárea en el caso del grupo tardío y de 820 individuos por hectárea en el caso del grupo generalista (**Figuras 5c**). En la etapa avanzada, la dinámica del grupo generalista estuvo dominada por especies del género *Eugenia*: la mortalidad estuvo influenciada principalmente por la especie *E. axillaris* y el reclutamiento por la especie *E. foetida*. En el

grupo de especies tardías, las especies *Zuelania guidonia* y *Psidium sartorianum* aportaron gran parte de la mortalidad de la comunidad, mientras que el reclutamiento estuvo dominado por la especie *Psidium sartorianum*.

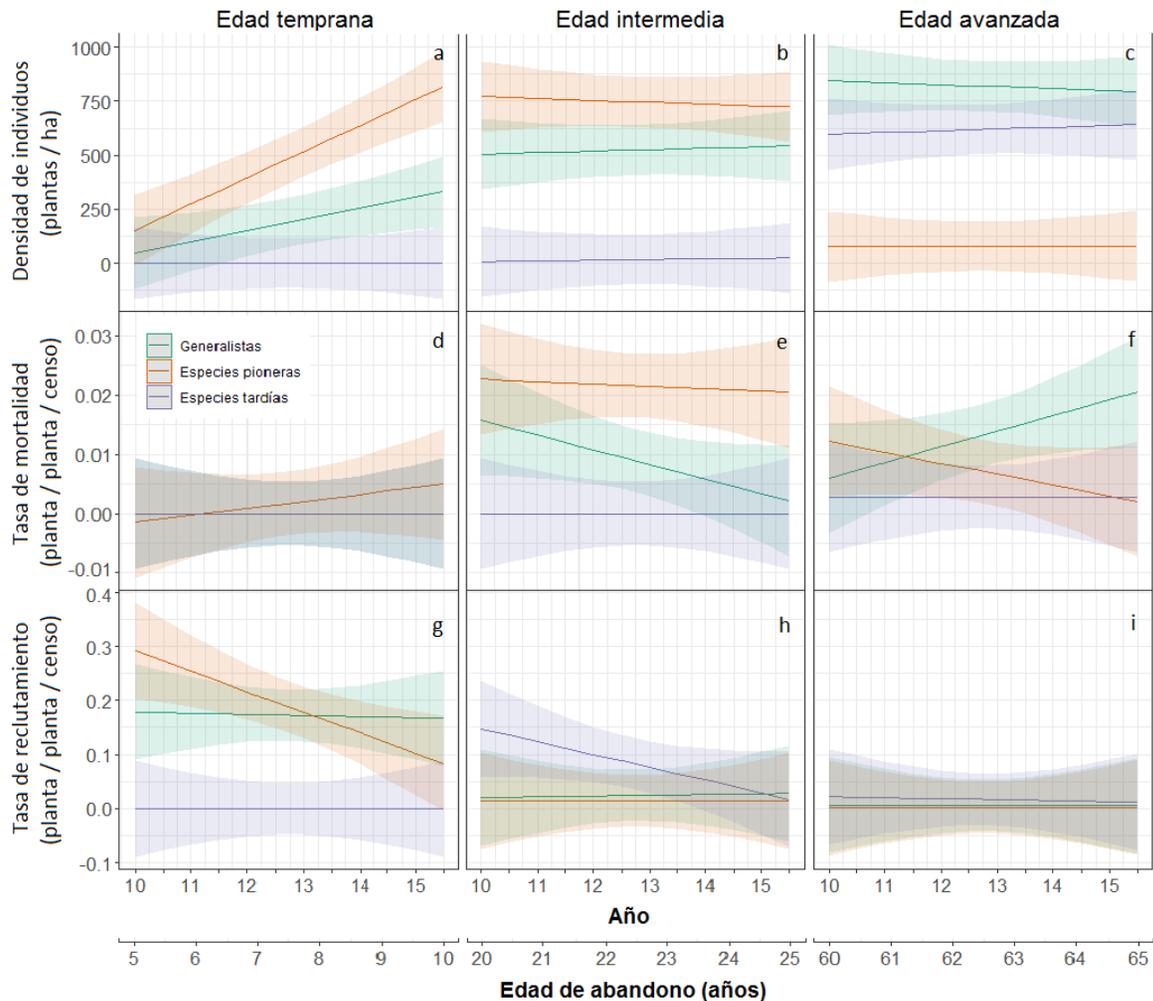


Figura 5. Tendencias predichas para las plantas de talla grande ($dap > 5$ cm) a lo largo de un periodo de seis años en cada etapa de sucesión: (a-c) densidad de individuos: R^2_m : 0.632 y R^2_c : 0.672; (d-f) tasa de mortalidad: R^2_m : 0.200 y R^2_c : 0.215; (g-i) tasa de reclutamiento: R^2_m : 0.213 y R^2_c : 0.213. Cada una de las etapas de sucesión tiene su propia línea de predicción debido a los efectos aleatorios de las parcelas en el modelo. El área sombreada indica los intervalos de confianza del modelo. La escala de los ejes de las ordenadas varía de una variable de respuestas a otra

Tabla 2. Estimados para los modelos de efectos mixtos de la densidad, tasa de mortalidad y tasa de reclutamiento en las plantas de talla grande ($dap > 5$ cm). Valores de P significativos (≤ 0.05) se

indicaron en negritas. Se incluyen valores de errores estándar (EE), R^2 condicional (R^2_c , efectos fijos y al azar), y la R^2 marginal (R^2_m , efectos fijos solamente).

FIXED EFFECTS		DENSIDAD DE INDIVIDUOS		TASA DE MORTALIDAD		TASA DE RECLUTAMIENTO	
		$R^2_M = 0.632$ $R^2_C = 0.672$		$R^2_M = 0.200$ $R^2_C = 0.215$		$R^2_M = 0.213$ $R^2_C = 0.213$	
		Estimado	EE	Estimado	EE	Estimado	EE
EARLY STAGE	E. Generalistas	20.9	79.9	2.7^{-17}	0.005	0.18	0.05
	E. Generalistas : Tiempo	25.8	10.9	-3.6^{-18}	0.001	-0.001	0.01
	E. Pioneras	72.1	112.9	-0.002	0.007	0.13	0.07
	E. Pioneras : Tiempo	34.5	15.3	5.9^{-4}	0.001	-0.02	0.01
	E. Tardías	-20.9	112.9	-2.7^{-17}	0.007	-0.18	0.07
	E. Tardías : Tiempo	-25.8	15.3	3.4^{-18}	0.001	0.00	0.01
INTERMEDIATE STAGE	E. Generalistas	480.6	124.5	0.017	0.007	-0.16	0.07
	E. Generalistas : Tiempo	-22.3	15.3	-0.001	0.001	0.002	0.01
	E. Pioneras	201.5	159.7	0.008	0.010	-0.14	0.10
	E. Pioneras : Tiempo	-42.2	21.7	4.5^{-4}	0.001	0.02	0.01
	E. Tardías	-475.3	159.7	-0.017	0.010	0.32	0.10
	E. Tardías : Tiempo	23.9	21.7	0.001	0.001	-0.01	0.01
ADVANCED STAGE	E. Generalistas	831.4	126.9	0.005	0.008	-0.17	0.07
	E. Generalistas : Tiempo	-30.7	15.3	0.001	0.001	8.8^{-4}	0.01
	E. Pioneras	-847.1	159.7	0.011	0.010	-0.14	0.10
	E. Pioneras : Tiempo	-29.4	21.7	-0.003	0.001	0.02	0.01
	E. Tardías	-238.1	159.7	-0.002	0.010	0.20	0.10
	E. Tardías : Tiempo	34.8	21.7	-0.001	0.001	-0.002	0.01

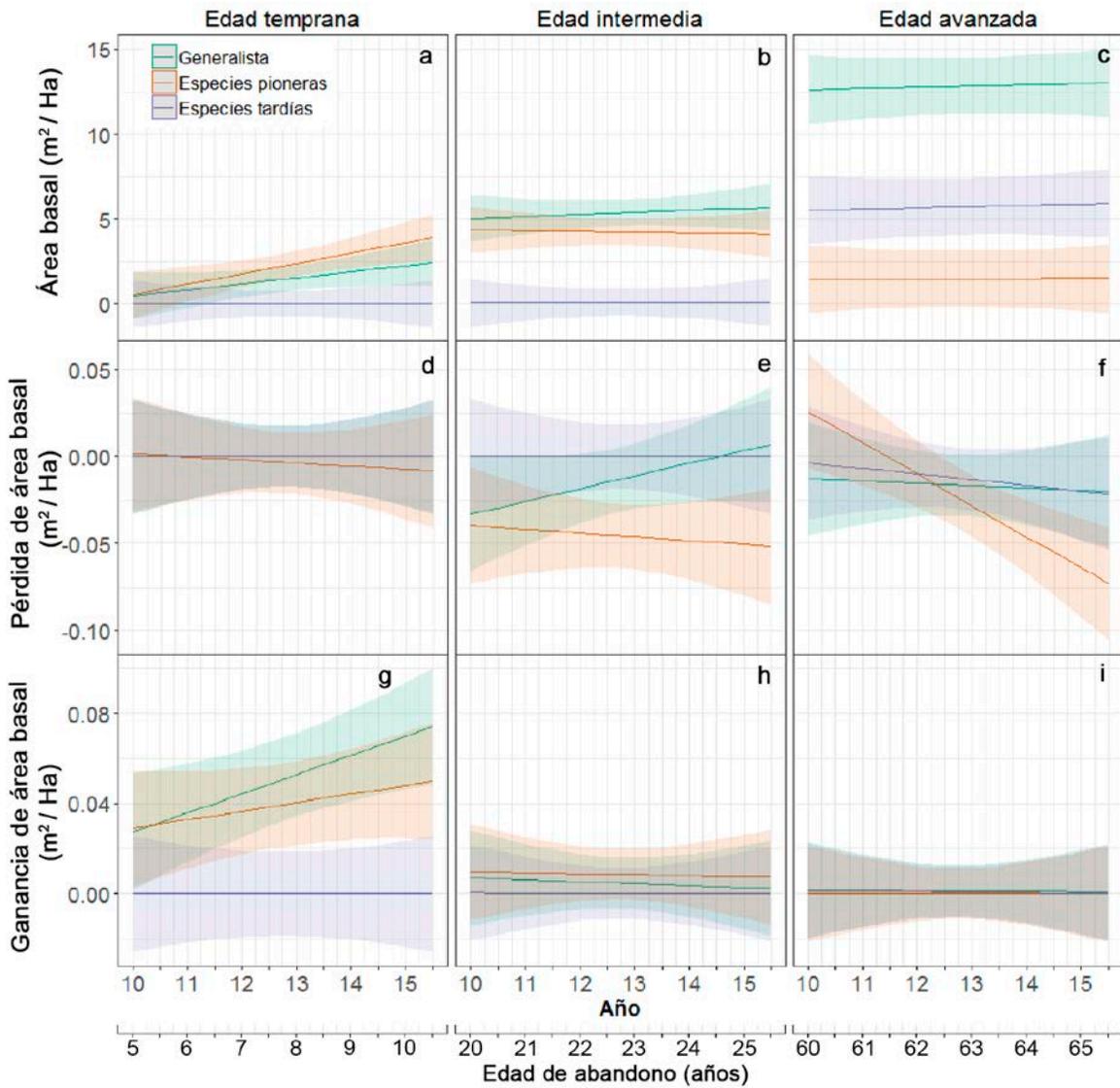


Figura 6. Tendencias predichas para las plantas de talla grande ($dap > 5$ cm) a lo largo de un periodo de seis años en cada etapa de sucesión: (a-c) área basal: R^2_m : 0.72 y R^2_c : 0.75; (d-f) tasa de pérdida del área basal: R^2_m : 0.105 y R^2_c : 0.108; (g-i) tasa de ganancia del área basal: R^2_m : 0.225 y R^2_c : 0.260. Cada una de las etapas de sucesión tiene su propia línea de predicción debido a los efectos aleatorios de las parcelas en el modelo. El área sombreada indica los intervalos de confianza del modelo. La escala de los ejes de las ordenadas varía de una variable de respuestas a otra

El área basal de las plantas de talla grande se incrementó con la edad de abandono, con los valores más altos en la edad de la sucesión avanzada. Las especies de los grupos

pionero y tardío presentaron valores de área basal similares, aunque con patrones opuestos. En el grupo pionero los valores más altos se alcanzaron en la etapa intermedia de la sucesión (4.23 m² / Ha), mientras que en el grupo de especies tardías se alcanzó en la edad avanzada (5.7 m² / Ha). Por su parte, el grupo de especies generalista mostró los valores de área basal más altos, con valores que alcanzan los 5.3 y 12.8 m² / Ha en las etapas intermedia y avanzada, respectivamente (**Figura 6 a, b y c**).

La pérdida de área basal en las plantas de talla grande registró un valor promedio de -0.012 m² / Ha, mientras que las ganancias de área basal fueron de 0.11 m² / Ha. La pérdida de área basal no mostró diferencias significativas entre edades o grupos de especies a lo largo del periodo de estudio (**Tabla 3**). Sin embargo, se observó que el grupo pionero presentó valores de pérdida ligeramente mayores, en particular en la etapa intermedia (-0.045 m² / Ha) (**Figura 6 d, e y f**).

Tabla 3. Estimados para los modelos de efectos mixtos del área basal, tasa de pérdida de área basal y tasa de ganancia del área basal en las plantas de talla grande (dap > 5 cm). Valores de *P* significativos (≤ 0.05) se indicaron en negritas. Se incluyen valores de errores estándar (EE), R^2 condicional (R^2_c , efectos fijos y al azar), y la R^2 marginal (R^2_m , efectos fijos solamente).

FIXED EFFECTS		ÁREA BASAL		PÉRDIDA DE ÁREA BASAL		GANANCIA DE ÁREA BASAL	
		$R^2M = 0.72$ $R^2C = 0.75$		$R^2M = 0.105$ $R^2C = 0.108$		$R^2M = 0.225$ $R^2C = 0.260$	
		Estimate	SE	Estimate	SE	Estimate	SE
EARLY STAGE	E. Generalistas	0.28	0.79	5.6 ⁻¹⁷	0.023	0.023	0.014
	E. Generalistas : Tiempo	0.18	0.11	-9.6 ⁻¹⁸	0.004	0.004	0.002
	E. Pioneras	-0.04	1.12	0.003	0.004	0.004	0.017
	E. Pioneras : Tiempo	0.13	0.15	-0.001	-0.002	-0.002	0.002
	E. Tardías	-0.28	1.12	-2.5 ⁻¹⁷	-0.023	-0.023	0.017
	E. Tardías : Tiempo	-0.18	0.15	6.1 ⁻¹⁸	-0.004	-0.004	0.002
INTERMEDIATE STAGE	E. Generalistas	4.70	1.12	-0.037	-0.016	-0.016	0.019
	E. Generalistas : Tiempo	-0.12	0.15	0.004	-0.005	-0.005	0.002
	E. Pioneras	-0.56	1.58	-0.005	-0.002	-0.002	0.024
	E. Pioneras : Tiempo	-0.21	0.22	-0.004	0.003	0.003	0.003
	E. Tardías	-4.65	1.58	0.037	0.016	0.016	0.024
	E. Tardías : Tiempo	0.12	0.22	-0.004	0.005	0.005	0.003
ADVANCED STAGE	E. Generalistas	12.32	1.35	-0.012	-0.021	-0.021	0.019
	E. Generalistas : Tiempo	-0.14	0.15	-0.001	-0.004	-0.004	0.002
	E. Pioneras	-11.09	1.58	0.044	-0.006	-0.006	0.024
	E. Pioneras : Tiempo	-0.16	0.22	-0.007	0.002	0.002	0.003
	E. Tardías	-6.84	1.58	0.010	0.023	0.023	0.024
	E. Tardías : Tiempo	0.18	0.22	-0.001	0.004	0.004	0.003

La ganancia de área basal mostró diferencias significativas entre edades y grupos debido a la ganancia elevada del grupo generalista en la etapa de la sucesión temprana (0.050 m² / Ha). El grupo pionero también mostró valores de ganancia altos únicamente en la edad temprana (0.039 m² / Ha), mientras que el grupo de especies tardías mostró valores de ganancia de área basal bajos en todas las edades de abandono (**Figura 6 g, h y i**).

3.3.2 Plantas de talla pequeña (1-5 cm)

La densidad de las plantas del grupo pionero disminuyó consistentemente con la edad de abandono. En la etapa de sucesión temprana el grupo pionero presentó los valores de densidad máximos, con valores promedio de 9,169 individuos por hectárea. Por su parte, los grupos generalista y tardío presentaron valores de densidad promedio de 2,477 y de 167 individuos por hectárea, respectivamente en esta etapa (**Figura 7a**). El grupo de especies clasificadas como tardías presentó los valores de densidad más bajos, pero registró el reclutamiento de 17 individuos, lo que representó un incremento temporal de la tasa de reclutamiento durante el periodo de estudio en esta etapa (**Figura 7g, Tabla 4**).

En la etapa intermedia de la sucesión el grupo generalista sustituyó al grupo pionero como el más dominante, con una densidad promedio de 3,474 individuos por hectárea. En ambos grupos se observó una disminución temporal de la densidad debido a que las pérdidas superaron a las ganancias. Por su parte, la densidad promedio de las especies tardías fue de 2,025 individuos por hectárea, con una dinámica de mortalidad y reclutamiento equilibrada.

Finalmente, en la etapa de sucesión avanzada las plantas de los grupos generalista y tardío mostraron valores promedio de densidad elevados, con una tendencia decreciente a lo largo del periodo de estudio. En el grupo generalista la densidad promedio varió de 3,350 a 2,622 individuos por hectárea del inicio al final del periodo de estudio, mientras que en el grupo de especies tardías la densidad pasó de 3,077 a 2,322 individuos por hectárea en dicho periodo. Por su parte, las especies clasificadas como pioneras mostraron los valores de densidad más bajos, con una densidad promedio de 487 individuos por hectárea. Sin embargo, en dicha etapa, la densidad del grupo pionero incrementó de manera significativa –de 489 a 544 individuos por hectárea– durante el

periodo de estudio, gracias a una disminución significativa en la tasa de mortalidad y un ligero aumento en la tasa de reclutamiento (**Tabla 4**).

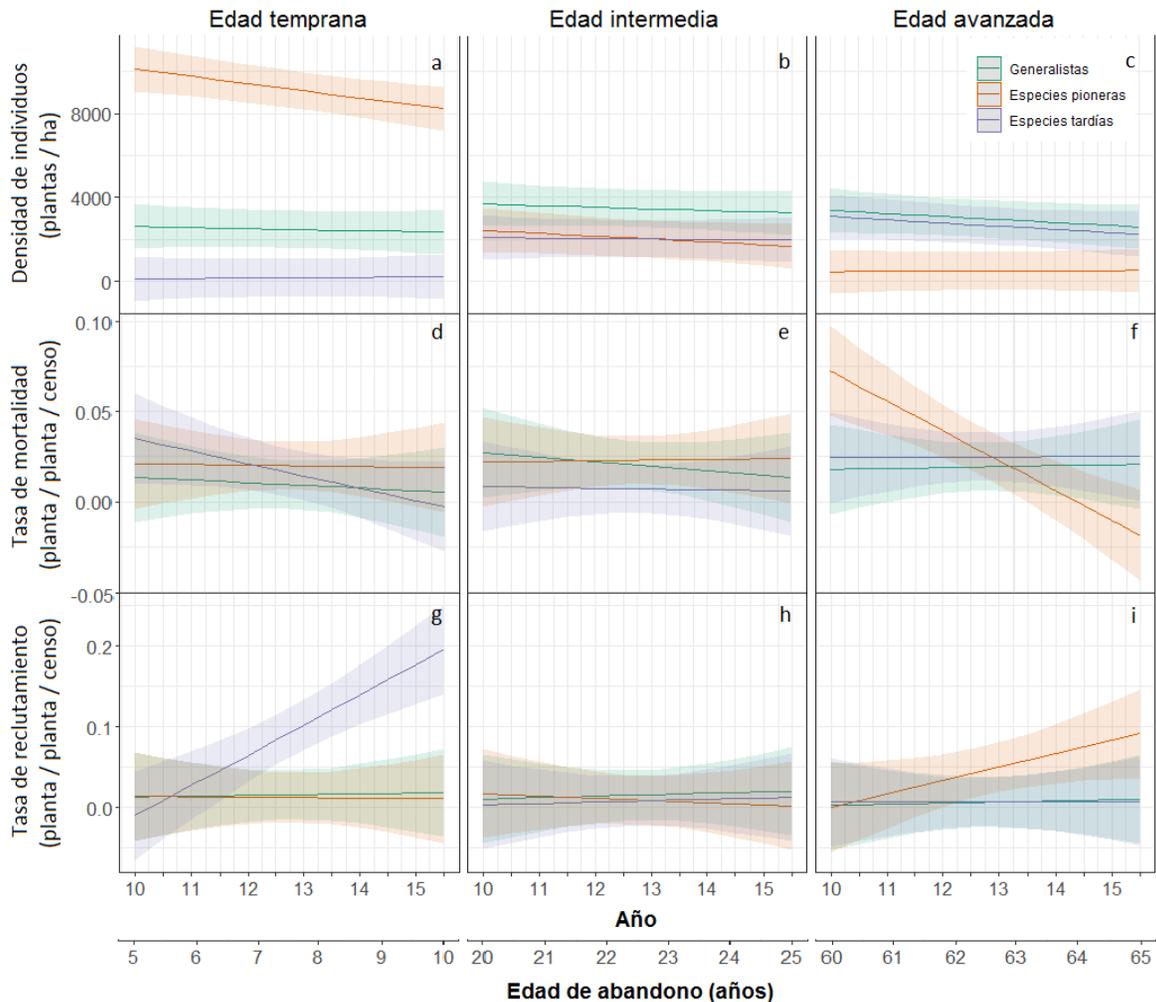


Figura 7. Tendencias predichas para las plantas de talla pequeña (dap 1-5 cm) a lo largo de un periodo de seis años en cada etapa de sucesión: (a-c) densidad de individuos: R^2_m : 0.780 y R^2_c : 0.846; (d-f) tasa de mortalidad: R^2_m : 0.082 y R^2_c : 0.082; (g-i) tasa de reclutamiento: R^2_m : 0.143 y R^2_c : 0.154. Cada una de las etapas de sucesión tiene su propia línea de predicción debido a los efectos aleatorios de las parcelas en el modelo. La escala de los ejes de las ordenadas varía de una variable de respuestas a otra

Tabla 4. Estimados para los modelos de efectos mixtos de la densidad de individuos, tasa de mortalidad y tasa de reclutamiento en las plantas de talla pequeña (dap 1-5 cm). Valores de P significativos (≤ 0.05) se indicaron en negritas. Se incluyen valores de errores estándar (EE), R^2 condicional (R^2_c , efectos fijos y al azar), y la R^2 marginal (R^2_m , efectos fijos solamente).

FIXED EFFECTS		DENSIDAD DE INDIVIDUOS		TASA DE MORTALIDAD		TASA DE RECLUTAMIENTO	
		$R^2M = 0.780$ $R^2C = 0.846$		$R^2M = 0.082$ $R^2C = 0.082$		$R^2M = 0.143$ $R^2C = 0.154$	
		Estimate	SE	Estimate	SE	Estimate	SE
EARLY STAGE	E. Generalistas	2645.3	816.9	0.014	0.014	0.013	0.034
	E. Generalistas : Tiempo	-25.9	53.3	-0.001	0.002	4.70 ⁻⁴	0.004
	E. Pioneras	7650.2	554.8	0.007	0.020	0.001	0.044
	E. Pioneras : Tiempo	-147.3	75.4	0.001	0.003	-0.001	0.006
	E. Tardías	-2537.0	554.8	0.024	0.020	-0.041	0.044
	E. Tardías : Tiempo	35.0	75.4	-0.003	0.003	0.018	0.006
INTERMEDIATE STAGE	E. Generalistas	1084.3	908.7	0.014	0.020	-0.003	0.046
	E. Generalistas : Tiempo	-13.4	75.4	-4.9 ⁻⁴	0.003	4.14 ⁻⁴	0.006
	E. Pioneras	-8876.4	784.6	-0.013	0.029	0.008	0.062
	E. Pioneras : Tiempo	116.7	106.6	0.001	0.004	-0.002	0.008
	E. Tardías	898.3	784.6	-0.044	0.029	0.034	0.062
	E. Tardías : Tiempo	-5.9	106.6	0.004	0.004	-0.018	0.008
ADVANCED STAGE	E. Generalistas	798.3	906.2	0.003	0.020	-0.011	0.046
	E. Generalistas : Tiempo	-44.8	75.4	0.001	0.003	2.44 ⁻⁴	0.006
	E. Pioneras	-10644.1	784.6	0.056	0.029	-0.011	0.062
	E. Pioneras : Tiempo	223.7	106.6	-0.009	0.004	0.008	0.008
	E. Tardías	2255.2	784.6	-0.017	0.029	0.046	0.062
	E. Tardías : Tiempo	-41.3	106.6	0.003	0.004	-0.019	0.008

El área basal de las plantas de talla pequeña disminuyó con la edad de abandono, de 2.17 m² / Ha en la etapa temprana a 1.15 y 1.06 m² / Ha en las etapas intermedia y avanzada, respectivamente. En la etapa temprana se observaron diferencias significativas en el área basal de los tres grupos, siendo el grupo pionero el que presentó los valores de área basal más altos con 4.53 m² / Ha, seguido por el grupo generalista con 1.94 m² / Ha, mientras que el grupo tardío tuvo un valor de 0.04 m² / Ha en dicha etapa (**Figura 8 a**).

El grupo de especies pioneras mostró una disminución drástica del área basal en la etapa intermedia, con un valor promedio de 1.16 m² / Ha y disminuyó aún más en la etapa de la sucesión avanzada con apenas 0.23 m² / Ha. Por su parte, el grupo de especies

generalistas mostró valores similares entre las distintas etapas con los valores más bajos en la etapa intermedia $1.50 \text{ m}^2 / \text{Ha}$. En el grupo tardío se observó un incremento del área basal con la edad de abandono, que permitió alcanzar un área basal de $0.80 \text{ m}^2 / \text{Ha}$ en la etapa intermedia y de $1.31 \text{ m}^2 / \text{Ha}$ en la etapa avanzada (**Figura 8 a, b y c**).

La pérdida de área basal mostró patrones variables entre los distintos grupos y edades de abandono. En el grupo pionero las pérdidas disminuyeron con la edad de abandono, con los valores de pérdida más elevados en la etapa de la sucesión temprana ($-0.028 \text{ m}^2 / \text{Ha}$) y los más bajos en la edad avanzada ($-0.002 \text{ m}^2 / \text{Ha}$). Mientras que el grupo de especies tardías las pérdidas de área basal se incrementaron con la edad de abandono, de $-0.0003 \text{ m}^2 / \text{Ha}$ en la etapa de la sucesión temprana a $-0.004 \text{ m}^2 / \text{Ha}$ y $-0.203 \text{ m}^2 / \text{Ha}$ en las etapas intermedia y avanzada. En el grupo generalista la pérdida de área basal también se incrementó con la edad, con valores de pérdida altos desde etapas intermedias ($-0.022 \text{ m}^2 / \text{Ha}$) y alcanzando los valores máximos en la etapa avanzada ($-0.023 \text{ m}^2 / \text{Ha}$) (**Figura 8 d, e y f**).

Las ganancias de área basal disminuyeron con la edad de abandono en los tres grupos de especies. Los valores de ganancia más elevados se presentaron en la etapa temprana, particularmente en el grupo pionero que presentó valores de ganancia de área basal de $0.019 \text{ m}^2 / \text{Ha}$ y en el grupo generalista que presentó valores de $0.08 \text{ m}^2 / \text{Ha}$. Además, el grupo generalista mostró una disminución significativa de la ganancia de área basal durante el periodo de estudio. El grupo de especies tardías mostró los valores ganancia de área basal más bajos en dicha etapa, con $0.002 \text{ m}^2 / \text{Ha}$ (**Figura 8 g**).

En la etapa intermedia las ganancias de área basal se mantuvieron con valores bajos de $0.008 \text{ m}^2 / \text{Ha}$ para el grupo generalista, $0.001 \text{ m}^2 / \text{Ha}$ para el grupo pionero y $0.003 \text{ m}^2 / \text{Ha}$ el grupo tardío, aunque con una tendencia ascendente a lo largo del periodo de estudio (**Figura 8 h**). Finalmente, en la etapa de la sucesión avanzada se observaron los valores de ganancia más bajos para los tres grupos de especies (**Figura 8 i**).

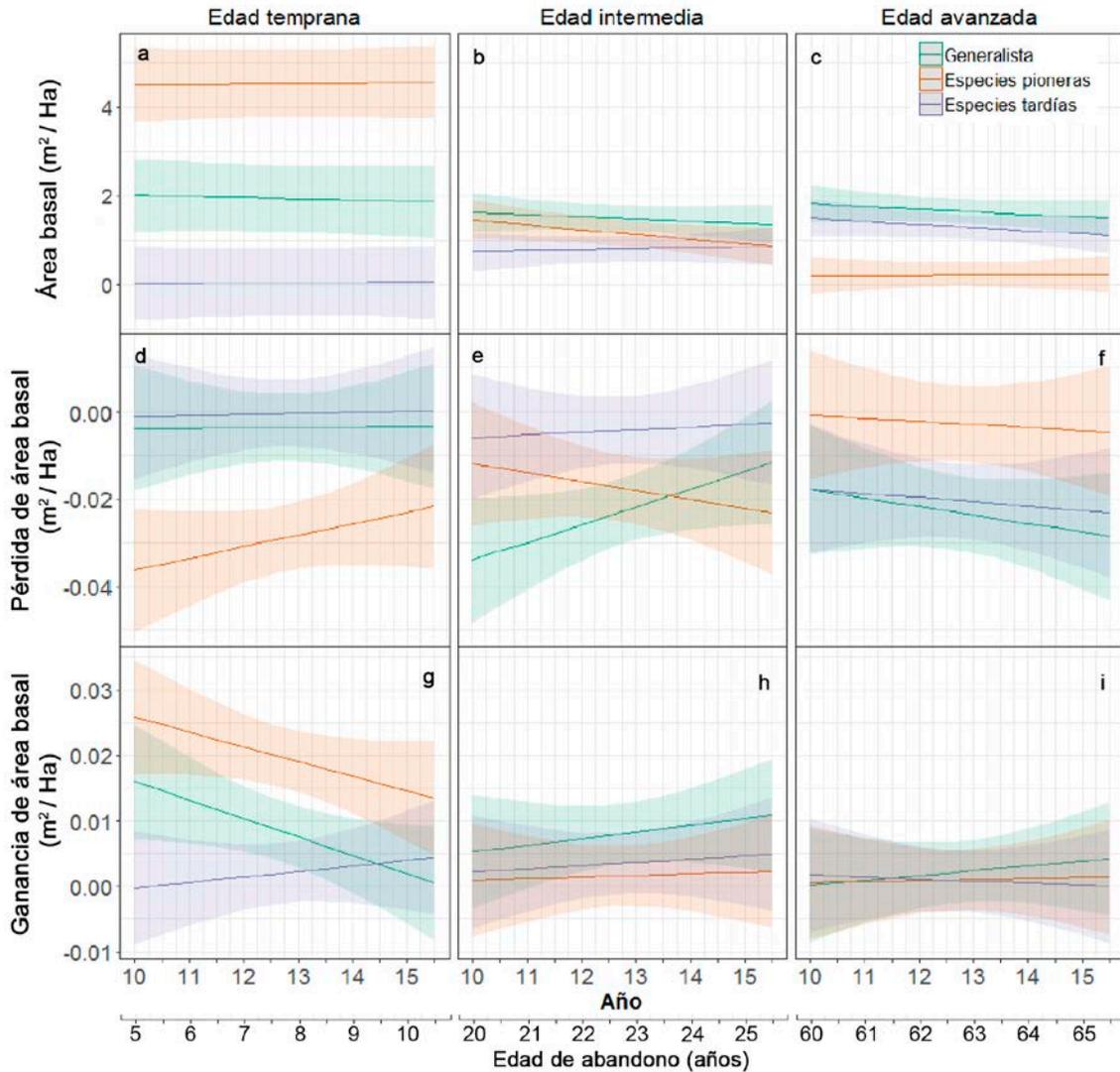


Figura 8. Tendencias predichas para las plantas de talla pequeña (dap 1-5 cm) a lo largo de un periodo de seis años en cada etapa de sucesión: (a-c) área basal: R^2_m : 0.74 y R^2_c : 0.82; (d-f) tasa de pérdida del área basal: R^2_m : 0.179 y R^2_c : 0.185; (g-i) tasa de ganancia del área basal: R^2_m : 0.161 y R^2_c : 0.161. Cada una de las etapas de sucesión tiene su propia línea de predicción debido a los efectos aleatorios de las parcelas en el modelo. La escala de los ejes de las ordenadas varía de una variable de respuestas a otra.

Tabla 5. Estimados para los modelos de efectos mixtos del área basal, tasa de pérdida de área basal y tasa de ganancia del área basal en las plantas de talla pequeña (dap 1-5 cm). Valores de P significativos (≤ 0.05) se indicaron en negritas. Se incluyen valores de errores estándar (EE), R^2 condicional (R^2_c , efectos fijos y al azar), y la R^2 marginal (R^2_m , efectos fijos solamente).

FIXED EFFECTS		ÁREA BASAL		PÉRDIDA DE ÁREA BASAL		GANANCIA DE ÁREA BASAL	
		$R^2M = 0.74$ $R^2C = 0.82$		$R^2M = 0.179$ $R^2C = 0.185$		$R^2M = 0.161$ $R^2C = 0.161$	
		Estimate	SE	Estimate	SE	Estimate	SE
EARLY STAGE	E. Generalistas	2.03	0.43	-0.004	0.008	0.017	0.005
	E. Generalistas : Tiempo	-0.01	0.03	4.34 ⁻⁵	0.001	-0.001	0.001
	E. Pioneras	2.47	0.31	-0.034	0.012	0.010	0.007
	E. Pioneras : Tiempo	0.02	0.04	0.001	0.002	0.000	0.001
	E. Tardías	-2.01	0.31	0.003	0.012	-0.018	0.007
	E. Tardías : Tiempo	0.02	0.04	8.79 ⁻⁵	0.002	0.002	0.001
INTERMEDIATE STAGE	E. Generalistas	-0.37	0.49	-0.032	0.012	-0.013	0.007
	E. Generalistas : Tiempo	-0.01	0.04	0.002	0.002	0.002	0.001
	E. Pioneras	-2.61	0.43	0.059	0.016	-0.014	0.010
	E. Pioneras : Tiempo	-0.05	0.06	-0.004	0.002	-0.001	0.001
	E. Tardías	1.09	0.43	0.027	0.016	0.015	0.010
	E. Tardías : Tiempo	0.02	0.06	-0.002	0.002	-0.002	0.001
ADVANCED STAGE	E. Generalistas	-0.18	0.49	-0.013	0.012	-0.018	0.007
	E. Generalistas : Tiempo	-0.02	0.04	-0.001	0.002	0.002	0.001
	E. Pioneras	-4.11	0.43	0.050	0.016	-0.009	0.010
	E. Pioneras : Tiempo	0.01	0.06	-0.001	0.002	-0.001	0.001
	E. Tardías	1.70	0.43	-0.003	0.016	0.020	0.010
	E. Tardías : Tiempo	-0.02	0.06	4.01 ⁻⁴	0.002	-0.002	0.001

3.4 DISCUSIÓN

En este estudio se evaluaron los cambios en la densidad de plantas leñosas de diferentes categorías de tamaño (grandes y pequeñas) y estrategias de vida (pioneras, tardías y generalistas), así como en los procesos demográficos subyacentes (reclutamiento y mortalidad) en diferentes etapas de sucesión (temprana, intermedia y avanzada) de un bosque tropical seco (BTS) a lo largo de seis años. Los resultados de este estudio mostraron patrones y procesos demográficos contrastantes entre las plantas de talla grande y las de talla pequeña. Las plantas grandes presentaron una rápida recuperación de la densidad desde etapas tempranas de abandono, una recuperación gradual del área basal y un reemplazo de especies pioneras por especies generalistas y tardías en etapas avanzadas de la sucesión. Por su parte, nuestros resultados sugieren que la dinámica de

las plantas pequeñas estuvo influenciada por procesos poblacionales denso-dependientes que promovieron una disminución de la densidad y del área basal durante el proceso de sucesión, y un reemplazo en la dominancia de estrategias de vida donde el grupo de especies pioneras que domina la comunidad durante las primeras décadas de la sucesión es reemplazado gradualmente por especies de los grupos generalista y tardío.

Nuestros resultados mostraron que la etapa temprana de la sucesión representó el periodo de colonización inicial de la comunidad, a partir de la combinación de tasas de reclutamiento elevadas y tasas de mortalidad, particularmente en el grupo pionero y en menor medida en el generalista en las plantas grandes. Esta dinámica permitió un incremento asintótico en la densidad de individuos de talla grande, los cuales alcanzaron valores de densidad similares a las edades de sucesión avanzada durante la primera década de sucesión, así como un incremento gradual del área basal. Sin embargo, en el caso de las plantas pequeñas, el evento de colonización más importante, en términos del número de individuos, parece haber ocurrido en el periodo previo al inicio de nuestros muestreos, con el establecimiento de plantas de los grupos pionero y, en menor medida, generalista. Este periodo de colonización inicial conlleva a un incremento rápido en el área basal y en la densidad de individuos de talla pequeña, particularmente de especies pioneras, y permite que la comunidad alcance valores de densidad máximos durante los primeros 2–4 años después del abandono de los sitios.

La recuperación rápida de la densidad en el sitio de estudio puede estar influenciada por el tipo de agricultura practicada en la región, con el sistema tradicional de roza, tumba y quema. Este sistema agrícola se practica en áreas rodeados de una matriz de vegetación circundante y sin el uso de maquinaria pesada, lo que favorece el aporte de la lluvia y del banco de semillas para la recuperación de la estructura y la composición de especies. Además, varias de las especies más importantes se caracterizan por presentar una alta capacidad de rebrote, la cual permite que las especies persistan en el sitio después del disturbio y que dominen desde etapas iniciales de sucesión (Dupuy *et al.*, 2012; Osornio *et al.*, 2010; Benavides-Rosales, 2007). Por otra parte, el rápido establecimiento de las especies pioneras en las etapas de sucesión temprana se relaciona en gran parte con su estrategia reproductiva, que prioriza la producción de una gran cantidad de semillas de tamaño pequeño y su dispersión mediante el viento, lo que favorece la diseminación de sus semillas, les permite colonizar áreas perturbadas y ser abundantes en bosques

secundarios jóvenes (Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2017; Lohbeck *et al.*, 2015; Lohbeck *et al.*, 2013).

Aparentemente, el periodo de colonización inicial de los individuos de talla pequeña es fugaz y una vez alcanzados los valores de densidad y área basal máximos la comunidad experimenta un declive en la densidad de individuos. En bosques tropicales húmedos se ha reportado un incremento rápido de la densidad de plantas en los primeros 4-5 años de sucesión seguido de un descenso notable asociado con una mortalidad considerable de las especies pioneras dominantes (Chazdon *et al.*, 2007; van Breugel *et al.*, 2006; Capers *et al.*, 2005; Uhl, 1987). En nuestro sitio de estudio, el declive de las plantas pioneras de talla pequeña en la etapa de sucesión temprana ocurre simultáneamente con un incremento significativo en la densidad de plantas grandes de los grupos pionero y generalista. Estos resultados sugieren la existencia de diferentes lapsos de tiempo para el reclutamiento de especies pioneras en función de su tamaño: 2-4 años para las plantas pequeñas (1-5 cm de DAP) vs. 5-10 años para las plantas grandes (DAP > 5 cm), sin que esto implique un reemplazo de especies ya que cada grupo presenta las mismas especies para tamaños grandes y pequeños.

Por otro lado, encontramos que la pérdida de área basal y la disminución de la densidad en las plantas pioneras de talla pequeña ocurre simultáneamente con un incremento del reclutamiento de plantas pequeñas del grupo tardío. La presencia de especies que predominantemente se encuentran en etapas de sucesión avanzadas desde edades de sucesión tempranas, es alentadora en términos de la capacidad de recuperación de la diversidad y composición de plantas leñosas en nuestro sitio de estudio. Sin embargo, la abundancia de plantas de especies tardías es muy baja y se van a requerir décadas para que este grupo de especies se vuelva dominante en el dosel. El establecimiento exitoso de especies tardías desde etapas de sucesión temprana puede estar relacionado con un rápido aumento de la complejidad estructural de la vegetación, que favorece la presencia de dispersores bióticos (Blake y Loiselle, 2001).

En adición, el cierre del dosel durante la sucesión secundaria promueve cambios temporales en las condiciones microambientales y en la disponibilidad de recursos; se pasa de condiciones secas, calurosas y luminosas en etapas tempranas de sucesión a condiciones más frescas, húmedas y umbrosas en etapas tardías (Pineda-García *et al.*, 2013; Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). Este cambio en las condiciones microambientales

puede facilitar la colonización y la supervivencia de especies tardías en condiciones ambientales menos adversas y restrictivas. Por otra parte, las nuevas condiciones ambientales pueden ser adversas para la regeneración de especies que se establecieron exitosamente al inicio de la sucesión (Chazdon, 2008; Guariguata y Ostertag, 2001). Nuestros resultados coinciden con lo reportado por Lebrija-Trejos *et al.* (2010) en un BTS de Oaxaca, México, donde la etapa de sucesión temprana presentó tasas elevadas de reclutamiento y crecimiento de especies pioneras, seguida de una etapa caracterizada por el reclutamiento paulatino y el crecimiento lento de especies tardías.

En las plantas de talla grande, la etapa de sucesión intermedia representó el periodo de mayor mortalidad, especialmente en los grupos pionero y generalista. Sin embargo, esto no representó un declive en la densidad de los grupos pionero y generalista, ya que las pérdidas de individuos fueron compensadas por el reclutamiento de individuos de los grupos tardío y generalista. Este resultado coincide con la tendencia observada por Maza-Villalobos (2011) y Lebrija-Trejos *et al.* (2010) en BTS de México, donde la densidad de plantas incrementa en edades tempranas y mantiene valores elevados a lo largo de la sucesión debido al balance positivo entre pérdidas y ganancias de individuos. Por el contrario, en las plantas de talla pequeña el declive en la densidad del grupo pionero no fue compensado por el aumento de los grupos generalista y tardío.

En las etapas avanzadas de la sucesión se observa la dominancia de especies de los grupos generalista y tardío, tanto en las plantas grandes como en las plantas pequeñas, mientras que las especies pioneras no desaparecen del todo, pero sí disminuyen drásticamente su abundancia. Es probable que esto se deba a que en el bosque tropical seco el gradiente sucesional es débil, es decir, que las condiciones microambientales no son muy distintas entre edades tempranas y avanzadas. Esto implica que las especies especialistas en un extremo del gradiente de sucesión experimentan una reducción de su desempeño y abundancia, pero son capaces de mantenerse casi a todo lo largo del gradiente (Letcher *et al.* 2015).

3.5 CONCLUSIONES

En concordancia con nuestra hipótesis los resultados de nuestra cronosecuencia mostraron diferencias en la dinámica sucesional de la densidad y en los procesos demográficos subyacentes (reclutamiento y mortalidad) entre plantas en distintas categorías de tamaño y con estrategias de vida contrastantes. En las plantas de talla grande, la dinámica de los procesos demográficos y los patrones de reemplazo de las especies durante el proceso sucesional pueden explicarse por el desempeño diferencial de estrategias de vida en condiciones ambientales cambiantes (más favorables para especies pioneras en la etapa temprana y menos favorables para éstas y más favorables para las especies tardías en la etapa avanzada). Por su parte, la dinámica de las plantas de talla pequeña parece estar fuertemente influenciada por la competencia tanto con plantas pequeñas de diferente estrategia de vida, como con plantas grandes de la misma estrategia –en el caso particular de las especies pioneras. Además, los patrones de reemplazo de las plantas pequeñas parecen estar influenciados por la competencia asimétrica que conllevan a una disminución en la densidad desde los 2-4 años de abandono.

CAPÍTULO IV

DISCUSIÓN GENERAL

Este trabajo de investigación doctoral se analizó la influencia de los procesos demográficos de las plantas como el reclutamiento y la mortalidad sobre el desarrollo de la sucesión secundaria en un bosque tropical estacionalmente seco de la Península de Yucatán. En el capítulo II se analizó la influencia de la estacionalidad climática y de la etapa sucesional sobre la densidad de plantas y de especies, así como sobre las tasas de reclutamiento, mortalidad, ganancia y pérdida de especies, para plantas de diferentes categorías de tamaño (> 5cm y 1-5 cm de DAP). Mientras que en el capítulo III se analizó la dinámica sucesional de grupos de especies de plantas que representan diferentes estrategias de vida a lo largo del proceso de sucesión secundaria (pioneras, generalistas y tardías), para estas mismas categorías de tamaño.

En este estudio se observó que la dinámica de los procesos demográficos de mortalidad y reclutamiento difiere entre las plantas de talla grande y las plantas de talla pequeña, y se refleja en patrones de sucesión contrastantes en la densidad de individuos. La densidad de las plantas grandes incrementó rápidamente durante la sucesión, mientras que la de las plantas pequeñas disminuyó consistentemente durante el proceso. Esto significa que la vegetación transita de una comunidad de baja estatura y densamente poblada al inicio de la sucesión, a una comunidad menos densa, pero con árboles de mayor tamaño en edades de sucesión avanzada. Ambos patrones de densidad habían sido reportados previamente por Dupuy et al. (2012).

La dinámica de la vegetación consiste en cambios secuenciales en la dominancia de grupos de especies durante el proceso de sucesión secundaria. En nuestro sitio de estudio, las etapas iniciales de sucesión están dominadas por un grupo de especies pioneras que colonizan rápidamente las parcelas abandonadas y permanecen como dominantes hasta dos o tres décadas después del abandono. No obstante, son gradualmente reemplazadas como el grupo dominante por las especies generalistas, en las plantas pequeñas desde la etapa intermedia y en las grandes en la etapa avanzada. La abundancia de las especies tardías también incrementó con la edad, alcanzando valores máximos en la edad avanzada, con una tendencia opuesta a la de las especies pioneras.

En el caso de las plantas pequeñas, las especies tardías co-dominaron en la etapa avanzada, junto con el grupo generalista, tanto en la abundancia como en el área basal. Sin embargo, en las plantas de talla grande, el grupo tardío no llegó a ser dominante en nuestra cronosecuencia, pero no descartamos que con el paso del tiempo llegue a superar al grupo generalista como el grupo dominante. Sin embargo esto no pudo ser corroborado debido a la ausencia de vegetación prístina o con mayor edad de abandono. Por otra parte, tampoco se puede descartar que las especies generalistas tengan adaptaciones ecológicas y fisiológicas que les permiten ser más exitosas que las especies de los grupos especialistas.

El bosque tropical seco (BTS) es reconocido por desarrollarse en regiones que tienen un régimen de precipitación marcadamente estacional, con alternancia de estaciones húmedas y secas bien definidas. La estacionalidad climática determina la fenología de la vegetación, que incluye los periodos de crecimiento y dormancia, eventos reproductivos de floración y fructificación, así como la caída y la producción de nuevas hojas (Ceccon et al., 2006; Reich y Borchert, 1984). Algunos estudios han observado que la estacionalidad influye en los procesos de regeneración y sucesión secundaria del BTS, ocasionando unate recuperación menor y más lenta de la biomasa en comparación con bosques con condiciones más húmedas y sin estrés hídrico recurrente (Poorter et al., 2016; Becknell et al., 2012; Murphy y Lugo, 1986), debido que la baja disponibilidad de agua en ciertos periodos del año reduce las tasas de crecimiento, limita el establecimiento e incluso puede propiciar la mortalidad (Maza-Villalobos et al., 2013; Becknell et al., 2012; Ceccon et al., 2006). Los resultados del capítulo II confirmaron que la estacionalidad influye en la dinámica de los procesos demográficos de la vegetación, sin embargo, dicha influencia varía en distintas etapas del proceso de sucesión y también dependiendo del tamaño de las plantas.

En las plantas de talla grande, se observó un incremento del reclutamiento y de la ganancia de especies durante la estación de lluvias en la etapa temprana de la sucesión. Esto implica que la disponibilidad de agua durante la estación de lluvias tuvo un efecto positivo tanto sobre el establecimiento como sobre el crecimiento, especialmente de los grupos pioneros y generalista, cuya dinámica –reclutamiento elevado y baja mortalidad– determina un incremento de la densidad durante la edad de sucesión temprana. Estudios previos que han caracterizado cambios microambientales a lo largo del proceso de sucesión del BTS determinaron que las edades de sucesión temprana representan

condiciones ambientales hidricamente estresantes para la vegetación, debido a que la cobertura vegetal suele ser escasa y la radiación solar incide de manera directa lo que promueve un aumento de la temperatura del aire y de la evaporación de agua desde el suelo (Pineda-García et al., 2013; Lebrija-Trejos et al., 2011).

Estudios previos han mostrado que el patrón de estacionalidad pluvial del BTS puede atenuar estrés hídrico al inicio de la sucesión (Lebrija-Trejos et al., 2011; Lebrija-Trejos et al., 2010b; Ceccon et al., 2006). Así, las condiciones nubosas y húmedas en la estación lluviosa representan una oportunidad para el establecimiento o el crecimiento de las especies pioneras y generalistas dominantes. Esto es particularmente relevante si se considera que muchas de las especies que dominan al inicio de la sucesión tienen una estrategia para evadir la sequía, donde la que la estación de lluvias representa el periodo de actividad fotosintética y ganancia de carbono de dichas especies (Méndez-Toribio et al., 2017).

En los bosques Neotropicales secos, las especies pioneras y generalistas que dominan en las etapas tempranas de la sucesión usualmente suelen ser leguminosas (Gei et al., 2018; Gillespie et al., 2000; Gentry, 1995). Estudios previos en regiones secas de México, encontraron que especies de los géneros *Mimosa* y *Acacia* forman una asociación que domina la sucesión secundaria desde el inicio del proceso y por más de 40 años (Lebrija-Trejos et al., 2010a; Álvarez-Yépez et al., 2008; Romero-Duque et al., 2007). En nuestro sitio de estudio, la familia leguminosa fue la familia más abundante en las etapas tempranas de la sucesión, tanto en las plantas grandes como en las pequeñas, y permanecieron como dominantes en las edades intermedias en el caso de las plantas de talla grande, lo que puede ser explicado por varios factores.

La fijación simbiótica de N₂ mejora la tolerancia a la sequía de las leguminosas y la eficiencia en el uso del agua, mientras que los rasgos funcionales de las hojas, como la presencia de hojas compuestas con folíolos pequeños y la presencia de pulvinos, pueden reducir la radiación incidente, permitir mayor disipación de calor y disminuir la transpiración (Gei et al., 2018). Además, muchas leguminosas producen semillas pequeñas que se dispersan por el viento y pueden colonizar sitios distantes (Sanaphre-Villanueva et al., 2017; Lohbeck et al., 2015; Lohbeck et al., 2013; Lebrija-Trejos et al., 2010b), y germinar más rápido y exitosamente que las especies no leguminosas (Vargas et al., 2015).

Por otro lado, se observó que la mortalidad y el reclutamiento son similares en ambas estaciones, por lo que la estacionalidad no influyó en la dinámica de las plantas de talla pequeña en la etapa temprana de la sucesión. Esto conduce a pensar que la formación de un dosel cerrado, asociado con un rápido incremento en la densidad de individuos, en edades de sucesión temprana limita los efectos del estrés hídrico estacional a nivel del sotobosque (Lebrija-Trejos et al., 2011; Lebrija-Trejos et al., 2010a), y por lo tanto puede influir en la dinámica de los procesos demográficos de las plantas de talla pequeña. Por otra parte, el aumento en el número de individuos y el incremento de su tamaño puede alterar la disponibilidad de recursos e incrementar la competencia por recursos limitantes, o por el contrario facilitar el establecimiento de ciertas especies (Lebrija-Trejos et al., 2010a; Chazdon, 2008). El decremento de la densidad de plantas pequeñas del grupo pionero observado en este estudio puede estar asociado con la modificación de condiciones ambientales después del cierre del dosel, el cual genera condiciones inadecuadas para su propia regeneración, lo que es consistente con lo encontrado por Lebrija-Trejos et al. (2010a) en un bosque seco de Oaxaca, México.

CAPÍTULO V

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

5.1 Conclusiones

- Las plantas de diferentes categorías de tamaño mostraron diferencias considerables en las tasas demográficas, la densidad de plantas y la densidad de especies, tanto entre estaciones como entre etapas sucesionales.
- La densidad de individuos mostró tendencias sucesionales contrastantes entre las categorías de tamaño, por lo que la vegetación transitó de una comunidad densamente poblada y dominada por plantas de talla pequeña en etapas tempranas de sucesión, a una comunidad menos densa, pero con árboles de mayor tamaño en edades de sucesión avanzada.
- La estacionalidad climática influyó las tasas demográficas de las plantas pioneras de talla grande, ya que representó el periodo de reclutamiento y ganancia de especies en las edades de sucesión temprana y el de mortalidad en la etapa de sucesión intermedia.
- La dinámica de las plantas pequeñas mostró una variabilidad alta y sin tendencias estacionales o sucesionales significativas. La densidad de individuos disminuye con la edad de abandono mientras que la densidad de especies incrementa, lo que se refleja como una alta dominancia al inicio de la sucesión y una mayor diversidad en florística en edades avanzadas.
- La vegetación en el sitio de estudio mostró una resiliencia elevada que le permitió la recuperación de atributos de la estructura y de la diversidad equivalentes a vegetación en edades de la sucesión avanzadas en un par de décadas, e incluso menos en el caso de la densidad de individuos.
- Los patrones de dominancia y reemplazo de especies en nuestra cronosecuencia se ajustan a los modelos de reemplazo de especies de otros bosques tropicales. La etapa de sucesión temprana representó el periodo de colonización de la comunidad, por un grupo de especies con una gran capacidad dispersarse hacia los sitios recientemente abandonados, establecerse y dominar durante dos o tres décadas. La etapa de sucesión intermedia representó un periodo de transición donde las tasas de reclutamiento y ganancia de área basal se estabilizan y se equiparan con las tasas de mortalidad y de pérdida de área basal. Finalmente, en

la edad avanzada las tasas demográficas suelen presentar valores bajos, con el grupo generalista como el más dominante, seguido por el grupo de especies tardías.

5.2 Perspectivas

- Dado que en las plantas de talla pequeña se alcanzaron los valores de densidad y área basal máximos desde la edad de sucesión más joven (entre los 3-5 años de abandono), sería interesante explorar el periodo de reclutamiento e incremento de la densidad de plantas pequeñas en parcelas aún más jóvenes, y comprobar el establecimiento masivo de individuos de talla pequeña después del abandono.
- Si se considera la importancia que tiene la reproducción por rebrote en la regeneración del bosque seco, así como las limitaciones de la reproducción por semillas; se considera necesario determinar la importancia relativa de ambas formas de reproducción durante el proceso de sucesión secundaria.
- Dado que en la región de estudio no se han encontrado parcelas de bosque que representen bosques maduros, se considera importante conservar áreas de bosque con edades de sucesión avanzada y continuar el estudio de las dinámicas de reemplazo de las especies. Esto resulta interesante ya que permitiría conocer si el grupo generalista se mantiene como el grupo dominante a lo largo de la sucesión, o en algún punto es superado por el grupo de especies tardías. Además, es importante para la conservación de la biodiversidad y el almacenamiento de carbono.
- Asimismo, en estudios futuros sería importante realizar una caracterización minuciosa del microambiente y propiedades del suelo, las cuales pueden ser parte de la variación que no pudo ser explicada en este trabajo y que pueden ser relevantes en los procesos demográficos de las plantas. Por ejemplo, sería interesante conocer la variación espacial y temporal de la disponibilidad de luz o agua en el suelo en las distintas edades de abandono.

LITERATURA CITADA

- Aide, T. M., M. L. Clark, H. R. Grau, D. López-Carr, M. A. Levy, D. Redo, M. Bonilla-Moheno, G. Riner, M. J. Andrade-Núñez y M. Muñiz (2013). Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). *Biotropica*, 45 (2), 262–271.
- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, J. B. Pascarella, L. Rivera y H. Marcano-Vega (2000). Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: Implications for restoration ecology. *Restoration Ecology*, 8 (4), 328–338.
- Alberton, B., R. da Silva Torres, T. Sanna Freire Silva, H. R. Rocha, M. S. B. Moura y L. P. C. Morellato (2019). Leafing patterns and drivers across seasonally dry tropical communities. *Remote Sensing*, 11, 2267.
- Alvarez-Añorve, M. Y., M. Quesada, A. Sánchez-Azofeifa, L. Avila-Cabadilla y J. Gamon (2012). Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *American Journal of Botany*, 99 (5), 816–826.
- Álvarez-Yépiz, J. C., A. Martínez-Yrizar, A. Búrquez y C. Lindquist (2008). Variation in vegetation structure and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical dry forests in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management*, 256 (3), 355-366.
- Allen, K., J. M. Dupuy, M. G. Gei, C. Hulshof, D. Medvigy, C. Pizano, B. Salgado-Negret, C. M. Smith, A. Trierweiler, S. J. Van Bloem, B. G. Waring, X. Xu y J. S. Powers (2017). Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? *Environmental Research Letters*, 12 (2), 023001.
- Amthor, J. y K. J. McCree (1990). Carbon balance of stressed plants: A conceptual model for integrating research results, in: *Stress responses in plants: Adaptation and acclimation mechanisms*, Alscher R. G. y J. R. Cumming (ed). Wiley-Liss, Inc. New York. pp. 1–15.
- Anderegg, W. R. L. y E. S. Callaway (2012). Infestation and hydraulic consequences of induced carbon starvation. *Plant Physiology*, 159 (4), 1866–1874.

- Arroyo-Mora, J. P., G. A. Sánchez-Azofeifa, M. E. Kalacska, B. Rivard, J. C. Calvo-Alvarado, y D. H. Janzen (2005). Secondary Forest Detection in a Neotropical Dry Forest Landscape Using Landsat 7 ETM+ and IKONOS Imagery. *Biotropica*, 37, 497–507.
- Bagousse-Pinguet, Y. L., N. Gross, F. T. Maestre, V. Maire, F. de Bello, C. R. Fonseca, J. Kattge, E. Valencia, J. Leps y P. Liancourt (2017). Testing the environmental filtering concept in global drylands. *Journal of Ecology*, 105, 1058–1069.
- Bakker, J. P., H. Olff, J. H. Willems y M. Zobel (1996). Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science*, 7, 147 - 156.
- Banda-R, K., A. Delgado-Salinas, K. G. Dexter, R. Linares-Palomino, A. Oliveira-Filho, D. Prado, M. Pullan, C. Quintana, R. Riina, G. M. Rodríguez M., J. Weintritt, P. Acevedo-Rodríguez, J. Adarve, E. Álvarez, A. Aranguren B., J. C. Arteaga, G. Aymard, A. Castaño, N. Ceballos-Mago, Á. Cogollo, H. Cuadros, F. Delgado, W. Devia, H. Dueñas, L. Fajardo, Á. Fernández, M. Á. Fernández, J. Franklin, E. H. Freid, L. A. Galetti, R. Gonto, R. González-M., R. Graveson, E. H. Helmer, Á. Idárraga, R. López, H. Marcano-Vega, O. G. Martínez, H. M. Maturo, M. McDonald, K. McLaren, O. Melo, F. Mijares, V. Moggi, D. Molina, N. d. P. Moreno, J. M. Nassar, D. M. Neves, L. J. Oakley, M. Oatham, A. R. Olvera-Luna, F. F. Pezzini, O. J. R. Dominguez, M. E. Ríos, O. Rivera, N. Rodríguez, A. Rojas, T. Särkinen, R. Sánchez, M. Smith, C. Vargas, B. Villanueva y R. T. Pennington (2016). Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*, 353 (6306), 1383-1387.
- Bartoń K. (2018). Mumin: Multi-model inference. R package version 1.40.4
- Bates, D., M. Mächler, B. Bolker y S. Walker (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67 (1), 48.
- Bazzaz, F. A. y S. T. A. Pickett (1980). Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11 (1), 287-310.

- Becknell, J. M., L. K. Kucek y J. S. Powers (2012). Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: A literature review and global synthesis. *Forest Ecology and Management*, 276, 88–95.
- Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper. (2006). *Ecology: From individuals to ecosystems*. Blackwell, Oxford, Reino Unido. 738 p.
- Benavides-Rosales, G. (2007). Diversidad, estructura, composición y dinámica anual de la vegetación en tres etapas sucesionales de selva mediana subcaducifolia, en Yucatán, México. Informe Final de Residencia Profesional. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. 43 p.
- Bhaskar, R., T. E. Dawson y P. Balvanera (2014). Community assembly and functional diversity along succession post-management. *Functional Ecology*, 28 (5), 1256-1265.
- Blake, J. G. y B. A. Loiselle (2001). Bird assemblages in second-growth and old-growth forests, Costa Rica: Perspectives from mist nets and point counts. *The Auk*, 118 (2), 304-326.
- Bonan, G. B. (2002). *Ecological climatology: Concepts and applications*. Cambridge University press, Cambridge, Reino Unido. 690 p.
- Bretfeld, M., B. E. Ewers y J. S. Hall (2018). Plant water use responses along secondary forest succession during the 2015–2016 El Niño drought in Panama. *New Phytologist*, 219 (3), 885-899.
- Brown, S. y A. E. Lugo (1990). Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology*, 6 (01), 1-32.
- Brum, M., M. A. Vadeboncoeur, V. Ivanov, H. Asbjornsen, S. Saleska, L. F. Alves, D. Penha, J. D. Dias, L. E. O. C. Aragão, F. Barros, P. Bittencourt, L. Pereira y R. S. Oliveira (2019). Hydrological niche segregation defines forest structure and drought tolerance strategies in a seasonal amazon forest. *Journal of Ecology*, 107 (1), 318–333.

- Buzzard, V., C. M. Hulshof, T. Birt, C. Violle y B. J. Enquist (2016). Re-growing a tropical dry forest: Functional plant trait composition and community assembly during succession. *Functional Ecology*, 30 (6), 1006-1013.
- Cach-Pérez, M. J., J. L. Andrade y C. Reyes-García (2018). Morphophysiological plasticity in epiphytic bromeliads across a precipitation gradient in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Tropical Conservation Science*, 11,
- Cadotte, M. W. y C. M. Tucker (2017). Should environmental filtering be abandoned? *Trends in Ecology & Evolution*, 32 (6), 429-437.
- Callaway, R. M. (1997). Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. *Oecologia*, 112 (2), 143–149.
- Campos, S., K. R. Mendes, L. L. da Silva, P. R. Mutti, S. S. Medeiros, L. B. Amorim, C. A. C. dos Santos, A. M. Perez-Marin, T. M. Ramos, T. V. Marques, P. S. Lucio, G. B. Costa, C. M. S. e Silva y B. G. Bezerra (2019). Closure and partitioning of the energy balance in a preserved area of a Brazilian seasonally dry tropical forest, *Agricultural and Forest Meteorology* 271, 398–412.
- Capers, R. S., R. L. Chazdon, A. R. Brenes y B. V. Alvarado (2005). Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. *Journal of Ecology*, 93, 1071–1084.
- Ceccon, E., P. Huante y E. Rincón (2006). Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49 (2), 305–312.
- Collantes Chávez-Costa, A. L. (2009). Estructura, disponibilidad y dinámica comunitaria de semillas y plántulas arbóreas en una selva estacional al sur de Yucatán. Tesis de Doctorado. Centro de Investigación Científica de Yucatán. 165 p.
- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199 (4335), 1302-1310.
- Connell, J. H. y R. O. Slatyer (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111 (982), 1119 - 1144.

- Cuevas-Reyes, P., M. Quesada y K. Oyama (2006). Abundance and leaf damage caused by gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest. *Biotropica*, 38 (1), 107–115.
- Challenger, A. y J. Caballero. (1998). Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F, 847 p.
- Chazdon, R. L. (2003). Tropical forest recovery: Legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6 (1-2), 5171.
- Chazdon, R. L. (2008). Chance and determinism in tropical forest succession, in: *Tropical forest community ecology*, Carson W. y S. Schnitzer (ed). Wiley - Blackwell Publishing. Oxford, UK. pp. 385 - 408.
- Chazdon, R. L. (2014). *Second growth: The promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. University of Chicago Press, Chicago. 449 p.
- Chazdon, R. L., E. N. Broadbent, D. M. A. Rozendaal, F. Bongers, A. M. A. Zambrano, T. M. Aide, P. Balvanera, J. M. Becknell, V. Boukili, P. H. S. Brancalion, D. Craven, J. S. Almeida-Cortez, G. A. L. Cabral, B. de Jong, J. S. Denslow, D. H. Dent, S. J. DeWalt, J. M. Dupuy, S. M. Durán, M. M. Espírito-Santo, M. C. Fandino, R. G. César, J. S. Hall, J. L. Hernández-Stefanoni, C. C. Jakovac, A. B. Junqueira, D. Kennard, S. G. Letcher, M. Lohbeck, M. Martínez-Ramos, P. Massoca, J. A. Meave, R. Mesquita, F. Mora, R. Muñoz, R. Muscarella, Y. R. F. Nunes, S. Ochoa-Gaona, E. Orihuela-Belmonte, M. Peña-Claros, E. A. Pérez-García, D. Piotto, J. S. Powers, J. Rodríguez-Velazquez, I. E. Romero-Pérez, J. Ruíz, J. G. Saldarriaga, A. Sanchez-Azofeifa, N. B. Schwartz, M. K. Steininger, N. G. Swenson, M. Uriarte, M. van Breugel, H. van der Wal, M. D. M. Veloso, H. Vester, I. C. G. Vieira, T. V. Bentos, G. B. Williamson y L. Poorter (2016). Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the latin american tropics. *Science Advances*, 2 (5), e1501639.

- Chazdon, R. L., A. Chao, R. Colwell, S.-Y. Lin, N. Norden, S. Letcher, D. Clark, B. Finegan y P. Arroyo (2011a). A novel statistical method for classifying habitat generalists and specialists. *Ecology*, 92 (6), 1332-1343.
- Chazdon, R. L., C. a. Harvey, M. Martínez-Ramos, P. Balvanera, K. E. Stoner, J. E. Schondube, L. D. Avila-Cabadilla y M. Flores-Hidalgo (2011b). Seasonally dry tropical forests: Ecology and conservation, in: *Seasonally dry tropical forests ecology and conservation*, Dirzo R., H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (ed). Island Press. Washington, D. C. pp.
- Chazdon, R. L., S. G. Letcher, M. van Breugel, M. Martínez-Ramos, F. Bongers y B. Finegan (2007). Rates of change in tree communities of secondary neotropical forests following major disturbances. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 362 (1478), 273–289.
- Chazdon, R. L., C. A. Peres, D. Dent, D. Sheil, A. E. Lugo, L. A. David, N. E. Stork y S. E. Miller (2009). The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology*, 23 (6), 1406-1417.
- Chokkalingam, U. y W. de Jong (2001). Secondary forest: A working definition and typology. *International Forestry Review*, 3 (1), 19 - 26.
- Cuevas-Reyes, P., M. Quesada y K. Oyama (2006). Abundance and Leaf Damage Caused by Gall-Inducing Insects in a Mexican Tropical Dry Forest. *Biotropica*, 38, 107–115
- Dalmaso, C. A., M. C. M. Marques, P. Higuchi, V. P. Zwiener, R. Marques (2020). Spatial and temporal structure of diversity and demographic dynamics along a successional gradient of tropical forests in southern Brazil. *Ecology and Evolution*, 10, 3164–3177.
- Denslow, J. S. (1995). Disturbance and diversity in tropical rain forests: The density effect. *Ecological Applications*, 5 (4), 962–968.
- Denslow, J. S. y S. Guzman (2000). Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, panama. *Journal of Vegetation Science*, 11,

- Dent, D. H. y S. J. Wright (2009). The future of tropical species in secondary forests: A quantitative review. *Biological Conservation*, 142 (12), 2833–2843.
- Derroire, G., P. Balvanera, C. Castellanos-Castro, G. Decocq, D. K. Kennard, E. Lebrija-Trejos, J. A. Leiva, P.-C. Odén, J. S. Powers, V. Rico-Gray, M. Tigabu y J. R. Healey (2016). Resilience of tropical dry forests – a meta-analysis of changes in species diversity and composition during secondary succession. *Oikos*, 125 (10), 1386–1397.
- Dickinson, M.B., S.M. Hermann y D. Whigham. (2001). Low rates of background canopy-gap disturbance in a seasonally dry forest in the Yucatan Peninsula with a history of fires and hurricanes. *Journal of Tropical Ecology*, 17(6), 895–902.
- Dirzo, R., H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos. (2011). *Seasonally dry tropical forests: Ecology and conservation*. Island Press, Washington. 392 p.
- Dupuy, J. M., J. L. Hernández-Stefanoni, R. A. Hernandez-Juárez, E. Tetetla-Rangel, J. O. López-Martínez, E. Leyequién-Abarca, F. J. Tun-Dzul y F. May-Pat (2012). Patterns and correlates of tropical dry forest structure and composition in a highly replicated chronosequence in Yucatan, Mexico. *Biotropica*, 44 (2), 151–162.
- Espinosa, C. I., M. de la Cruz, A. Jara-Guerrero, E. Guzmán y A. Escudero (2016). The effects of individual tree species on species diversity in a tropical dry forest change throughout ontogeny. *Ecography*, 39 (3), 329–337.
- Esquivel-Muelbert, A., T. R. Baker, K. G. Dexter, S. L. Lewis, H. Steege, G. Lopez-Gonzalez, A. M. Mendoza, R. Brienen, T. R. Feldpausch, N. Pitman, A. Alonso, G. Heijden, M. Peña-Claros, M. Ahuite, M. Alexiades, E. Á. Dávila, A. A. Murakami, L. Arroyo, M. Aulestia, H. Balslev, J. Barroso, R. Boot, A. Cano, V. C. Moscoso, J. A. Comiskey, F. Cornejo, F. Dallmeier, D. C. Daly, N. Dávila, J. F. Duivenvoorden, A. J. D. Montoya, T. Erwin, A. Fiore, T. Fredericksen, A. Fuentes, R. García-Villacorta, T. Gonzales, J. E. G. Andino, E. N. H. Coronado, I. Huamantupa-Chuquimaco, T. J. Killeen, Y. Malhi, C. Mendoza, H. Mogollón, P. M. Jørgensen, J. C. Montero, B. Mostacedo, W. Nauray, D. Neill, P. N. Vargas, S. Palacios, W. P. Cuenca, N. C. P. Camacho, J. Peacock, J. F. Phillips, G. Pickavance, C. A. Quesada, H. Ramírez-Angulo, Z. Restrepo, C. R. Rodriguez,

- M. R. Paredes, R. Sierra, M. Silveira, P. Stevenson, J. Stropp, J. Terborgh, M. Tirado, M. Toledo, A. Torres-Lezama, M. N. Umaña, L. E. Urrego, R. V. Martinez, L. V. Gamarra, C. I. A. Vela, E. V. Torre, V. Vos, P. Hildebrand, C. Vriesendorp, O. Wang, K. R. Young, C. E. Zartman y O. L. Phillips (2016). Seasonal drought limits tree species across the Neotropics. *Ecography*, 40 (5), 618-629.
- Ewel, J. (1980). Tropical succession: Mainfolds routes to maturity. *Biotropica*, 12, 2 - 7.
- FAO. (2010). *Global forest resources assessment 2010: Main report*. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Roma, Italia. 340 p.
- FAO. (2015). *Global forest resources assessment 2015. How are the world's forests changing?* Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Rome, Italy. 49 p.
- Filip, V., R. Dirzo, J. M. Maass y J. Sarukhán (1995). Within- and among-year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a mexican tropical deciduous forest. *Biotropica*, 27 (1), 78–86.
- Finegan, B. (1996). Pattern and process in neotropical secondary rain forests: The first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution*, 11 (3), 119 - 123.
- Foster, B. L. y D. Tilman (2000). Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology*, 146, 1–10,.
- Gardner, T. A., J. Barlow, R. L. Chazdon, R. M. Ewers, C. A. Harvey, C. A. Peres y N. S. Sodhi (2009). Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters*, 12 (6), 561-582.
- Gaviria, J. y B. M. J. Engelbrecht (2015). Effects of drought, pest pressure and light availability on seedling establishment and growth: Their role for distribution of tree species across a tropical rainfall gradient. *Plos One*, 10 (11), e0143955.
- Gei, M., D. M. A. Rozendaal, L. Poorter, F. Bongers, J. I. Sprent, M. D. Garner, T. M. Aide, J. L. Andrade, P. Balvanera, J. M. Becknell, P. H. S. Brancalion, G. A. L. Cabral, R. G. César, R. L. Chazdon, R. J. Cole, G. D. Colletta, B. d. Jong, J. S. Denslow, D. H. Dent, S. J. DeWalt, J. M. Dupuy, S. M. Durán, M. M. d. E. Santo, G. W.

- Fernandes, Y. R. F. Nunes, B. Finegan, V. G. Moser, J. S. Hall, J. L. Hernández-Stefanoni, A. B. Junqueira, D. Kennard, E. Lebrija-Trejos, S. G. Letcher, M. Lohbeck, E. Marín-Spiotta, M. Martínez-Ramos, J. A. Meave, D. N. L. Menge, F. Mora, R. Muñoz, R. Muscarella, S. Ochoa-Gaona, E. Orihuela-Belmonte, R. Ostertag, M. Peña-Claros, E. A. Pérez-García, D. Piotto, P. B. Reich, C. Reyes-García, J. Rodríguez-Velázquez, I. E. Romero-Pérez, L. Sanaphre-Villanueva, A. Sanchez-Azofeifa, N. B. Schwartz, A. S. d. Almeida, J. S. Almeida-Cortez, W. Silver, V. d. S. Moreno, B. W. Sullivan, N. G. Swenson, M. Uriarte, M. v. Breugel, H. v. d. Wal, M. d. D. M. Veloso, H. F. M. Vester, I. C. G. Vieira, J. K. Zimmerman y J. S. Powers (2018). Legume abundance along successional and rainfall gradients in neotropical forests. *Nature Ecology & Evolution*, 2 (7), 1104-1111.
- Gentry, A. H. (1995). Diversity and floristic composition of neotropical dry forests., in: *Seasonally dry tropical forests*, Bullock S. H., H. A. Mooney y E. Medina (ed). Cambridge University Press, Cambridge. pp. 146-194.
- Gerhardt, K. (1993). Tree seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forest in costa rica. *Journal of Vegetation Science*, 4 (1), 95-102.
- Gerhardt, K. y H. Hytteborn (1992). Natural dynamics and regeneration methods in tropical dry forests - an introduction. *Journal of Vegetation Science*, 3 (3), 361-364.
- Gillespie, T. W., A. Grijalva y C. N. Farris (2000). Diversity, composition, and structure of tropical dry forest in central america. *Plant Ecology*, 147 (1), 37-47.
- Goldberg, D. y A. Novoplansky (1997). On the relative importance of competition in unproductive environments. *Journal of Ecology*, 85 (4), 409-418.
- Gómez-Pompa, A., M. F. Allen, S. L. Fedick y J. J. Jiménez-Osornio (2003). The lowland Maya area. Three millennia at the human-wildland interface. Food Products Press, Nueva York, EUA. p.
- González-Cruz, G., E. García-Frapolli, A. Casas Fernández, J. M. Dupuy-Rada (2015). Responding to disturbances: lessons from a Mayan social-ecological system. *International Journal of the Commons*, 9, 831-850.

- Granda, E., A. Escudero y F. Valladares (2014). More than just drought: Complexity of recruitment patterns in Mediterranean forests. *Oecologia*, 176, 997–1007.
- Grime, J. P., y S. Pierce (2012). *The evolutionary strategies that shape ecosystems*. John Wiley & Sons, Chichester. pp. 244.
- Guariguata, M. R. y R. Ostertag (2001). Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148, 185–206.
- Gunn, C. M. (2015). *Exchange mechanisms, consumption, and household provisioning strategies: Maya economy and political economy in the Kiuic polity, Yucatan, Mexico*. Doctor of Philosophy Thesis. University of Kentucky. 528 p.
- Hammond, D. S. (1995). Post-dispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees after shifting agriculture, Chiapas, México. *Journal of Tropical Ecology*, 11, 295 - 313.
- Hansen, M. C., P. V. Potapov, R. Moore, M. Hancher, S. A. Turubanova, A. Tyukavina, D. Thau, S. V. Stehman, S. J. Goetz, T. R. Loveland, A. Kommareddy, A. Egorov, L. Chini, C. O. Justice y J. R. G. Townshend (2013). High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*, 342 (6160), 850-853.
- Harms, K. E., S. J. Wright, O. Calderón, A. Hernández y E. A. Herre (2000). Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, 404 (6777), 493–495.
- Holbrook, N. M., J. L. Whitbeck y H. A. Mooney (1995). Drought responses of neotropical dry forest trees, in: *Seasonally dry tropical forests*, Bullock S. H., H. A. Mooney y E. Medina (ed). Cambridge University Press. Cambridge. pp. 243-270.
- Illsey, C. (1984). *Vegetación y producción de la milpa bajo roza-tumbaquema en el ejido Yaxcabá, Yucatán, México*. Tesis profesional. Universidad Michoacana de San Nicolas. México. pp. 156.
- ITTO. (2012). *Directrices de la organización internacional de las maderas tropicales para la restauración, ordenación y rehabilitación de bosques tropicales secundarios y*

degradados. International Tropical Timber Organization – Serie de Políticas Forestales no 13, Yokohama, Japón. 87 p.

Jackson, P., J. Andrade, C. Reyes-García, O. Hernández-González, T. McElroy, R. Us-Santamaría, J. Simá y J. Dupuy (2018). Physiological responses of species to microclimate help explain population dynamics along succession in a tropical dry forest of Yucatan, Mexico. *Forests*, 9 (7), 411.

Janzen, D. (1988). Tropical dry forests. The most endangered major tropical ecosystem., in: Biodiversity, Wilson E. O. (ed). National Academy of Sciences/Smithsonian Institution. Washington, D.C. pp. 130–137.

Johnson, E. A. y K. Miyanishi (2008). Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters*, 11, 419 - 431.

Kammesheidt, L. (1999). Forest recovery by root suckers and above-ground sprouts after slash-and- burn agriculture, fire and logging in Paraguay and Venezuela. *Journal of Tropical Ecology*, 15 (2), 143-157.

Kennard, D. K. (2002). Secondary forest succession in a tropical dry forest: Patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, 18 (1), 53–66.

Khurana, E. y J. S. Singh (2001). Ecology of tree seed and seedlings: Implications for tropical forest conservation and restoration. *Current Science*, 80 (6), 748–757.

Kitajima, K. y M. Fenner (2000). Ecology of seedling regeneration, in: *Seeds : The ecology of regeneration in plant communities*, Fenner M. (ed). Biddles Ltd, Guildford and King's Lynn. Londres. pp. 397.

Kitajima, K., A.-M. Llorens, C. Stefanescu, M. V. Timchenko, P. W. Lucas y S. J. Wright (2012). How cellulose-based leaf toughness and lamina density contribute to long leaf lifespans of shade-tolerant species. *New Phytologist*, 195 (3), 640-652.

Kuznetsova, A., P. B. Brockhoff y R. H. B. Christensen (2014). lmerTest: Tests for random and fixed effects for linear mixed effect models. R package version 2.0-11.

- Lambin, E. F., H. J. Geist y E. Lepers (2003). Dynamics of land-use and land-cover change in tropical regions. *Annual Review of Environmental Resources* 28, 205 - 241.
- Lara Ponce, E., L. Caso Barrera y M. Aliphath Fernández (2012). El sistema de milpa roza, tumba y quema de los maya itzá de San Andrés y San José, Petén Guatemala. *Ra Ximhai*, 8 (2), 71-92.
- Lebrija-Trejos, E., F. Bongers, E. A. Pérez-García y J. A. Meave (2008). Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*, 40 (4), 422-431.
- Lebrija-Trejos, E., J. A. Meave, L. Poorter, E. A. Pérez-García y F. Bongers (2010a). Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12, 267-275.
- Lebrija-Trejos, E., E. A. Pérez-García, J. A. Meave, F. Bongers y L. Poorter (2010b). Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, 91 (2), 386-398.
- Lebrija-Trejos, E., E. A. Pérez-García, J. A. Meave, L. Poorter y F. Bongers (2011). Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 27 (5), 477-489.
- Letcher, S. G. y R. L. Chazdon (2009). Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 41 (5), 608 - 617.
- Letcher, S. G., J. R. Lasky, R. L. Chazdon, N. Norden, S. J. Wright, J. A. Meave, E. A. Pérez-García, R. Muñoz, E. Romero-Pérez, A. Andrade, J. L. Andrade, P. Balvanera, J. M. Becknell, T. V. Bentos, R. Bhaskar, F. Bongers, V. Boukili, P. H. S. Brancalion, R. G. César, D. A. Clark, D. B. Clark, D. Craven, A. DeFrancesco, J. M. Dupuy, B. Finegan, E. González-Jiménez, J. S. Hall, K. E. Harms, J. L. Hernández-Stefanoni, P. Hietz, D. Kennard, T. J. Killeen, S. G. Laurance, E. E. Lebrija-Trejos, M. Lohbeck, M. Martínez-Ramos, P. E. S. Massoca, R. C. G. Mesquita, F. Mora, R. Muscarella, H. Paz, F. Pineda-García, J. S. Powers, R.

- Quesada-Monge, R. R. Rodrigues, M. E. Sandor, L. Sanaphre-Villanueva, E. Schüller, N. G. Swenson, A. Tauro, M. Uriarte, M. van Breugel, O. Vargas-Ramírez, R. A. G. Viani, A. L. Wendt y G. B. Williamson (2015). Environmental gradients and the evolution of successional habitat specialization: A test case with 14 neotropical forest sites. *Journal of Ecology*, 103 (5), 1276-1290.
- Lieberman, D. y M. Li (1992). Seedling recruitment patterns in a tropical dry forest in Ghana. *Journal of Vegetation Science*, 3, 375 - 382.
- Linares-Palomino, R., A. T. Oliveira-Filho y R. T. Pennington (2011). Neotropical seasonally dry forests: Diversity, endemism, and biogeography of woody plants, in: *Seasonally dry tropical forests: Ecology and conservation*, Dirzo R., H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (ed). Island Press. Washington D. C., EUA 392 pp.
- Lohbeck, M., E. Lebrija-Trejos, M. Martínez-Ramos, J. A. Meave, L. Poorter y F. Bongers (2015). Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are similar but differ in their consequences for succession. *Plos One*, 10 (4), e0123741.
- Lohbeck, M., L. Poorter, E. Lebrija-Trejos, M. Martínez-Ramos, J. A. Meave, H. Paz, E. A. Pérez-García, E. Romero-Pérez, A. Tauro y F. Bongers (2013). Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*, 94 (6), 1211 - 1216.
- Lüdecke, D. (2019). *Sjplot: Data visualization for statistics in social science. R package ver: 2.8.1.*
- Ma, L., J. Lian, G. Lin, H. Cao, Z. Huang y D. Guan (2016). Forest dynamics and its driving forces of sub-tropical forest in south china. *Scientific Reports*, 6, 22561.
- Maass, M. y A. Burgos (2011). Water dynamics at the ecosystem level in seasonally dry tropical forests, in: *Seasonally dry tropical forests: Ecology and conservation*, Dirzo R., H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (ed). Island Press. Washington D. C., EUA 392 pp.

- Marques T. V., K. Mendes, P. Mutti, S. Medeiros, L. Silva, A. M. Perez-Marin, S. Campos, P. S. Lúcio, K. Lima, J. dos Reis, T. M. Ramos, D. F. da Silva, C. P. Oliveira, G. B. Costa, A. C. D. Antonino, R. S. C. Menezes, C. M. Santos e Silva y B. Bezerra (2020). Environmental and biophysical controls of evapotranspiration from Seasonally Dry Tropical Forests (Caatinga) in the Brazilian Semiarid. *Agricultural and Forest Meteorology*, 287, 107957.
- Martin, P. A., A. C. Newton y J. M. Bullock (2013). Carbon pools recover more quickly than plant biodiversity in tropical secondary forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280 (1773),
- Martínez-Ramos, M. (1994). Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 54, 179-224.
- Martínez-Ramos, M., P. Balvanera, F. Arreola Villa, F. Mora, J. M. Maass y S. Maza-Villalobos Méndez (2018). Effects of long-term inter-annual rainfall variation on the dynamics of regenerative communities during the old-field succession of a Neotropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, 426 (15), 91–100.
- Martínez-Ramos, M. y X. García-Orth (2007). Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 80 (Suplemento), 69 - 84.
- Maza-Villalobos, S. (2012). Patrones, procesos y mecanismos de la comunidad regenerativa de un bosque tropical caducifolio en un gradiente sucesional. Tesis de Doctorado. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, Morelia, 137 p.
- Maza-Villalobos, S., P. Balvanera y M. Martínez-Ramos (2011). Early regeneration of tropical dry forest from abandoned pastures: Contrasting chronosequence and dynamic approaches. *Biotropica*, 43 (6), 666–675.
- Maza-Villalobos, S., L. Poorter y M. Martínez-Ramos (2013). Effects of ENSO and temporal rainfall variation on the dynamics of successional communities in old-field succession of a tropical dry forest. *Plos One*, 8 (12), 1–12.

- McLaren, K. P. y M. A. McDonald (2003). The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management*, 83, 61–75.
- Méndez-Alonzo, R., F. Pineda-García, H. Paz, J. A. Rosell y M. E. Olson (2013). Leaf phenology is associated with soil water availability and xylem traits in a tropical dry forest. *Trees*, 27 (3), 745–754.
- Méndez-Toribio, M., G. Ibarra-Manríquez, A. Navarrete-Segueda y H. Paz (2017). Topographic position, but not slope aspect, drives the dominance of functional strategies of tropical dry forest trees. *Environmental Research Letters*, 12 (8), 085002.
- Méndez-Toribio, M., G. Ibarra-Manríquez, H. Paz, y E. Lebrija-Trejos (2020). Atmospheric and soil drought risks combined shape community assembly of trees in a tropical dry forest. *Journal of Ecology* 00, 1–11.
- Mesquita, R. C. G., K. Ickes, G. Ganade y G. B. Williamson (2001). Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology*, 89 (4), 528-537.
- Mesquita, R. d. C. G., P. E. d. S. Massoca, C. C. Jakovac, T. V. Bentos y G. B. Williamson (2015). Amazon rain forest succession: Stochasticity or land-use legacy? *BioScience*, 65 (9), 849–861.
- Miles, L., A. C. Newton, R. S. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos y J. E. Gordon (2006a). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33 (3), 491–505.
- Miles, L., A. C. Newton, R. S. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos y J. E. Gordon (2006b). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33, 491 - 505.
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005). *Ecosystems and human well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC. 137 p.
- Miranda, F. y E. Hernández-Xolocotzi. (1963). *Los tipos de vegetación de México y su clasificación*. Boletín de la Sociedad Botánica de México, 28: 1 - 178 p.

- Mora, F., M. Martínez-Ramos, G. Ibarra-Manríquez, A. Pérez-Jiménez, J. Trilleras y P. Balvanera (2015). Testing chronosequences through dynamic approaches: Time and site effects on tropical dry forest succession. *Biotropica*, 47 (1), 38-48.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17 (1), 67-88.
- Muscarella, R., M. Lohbeck, M. Martínez-Ramos, L. Poorter, J. E. Rodríguez-Velázquez, M. van Breugel y F. Bongers (2017). Demographic drivers of functional composition dynamics. *Ecology*, 98 (11), 2743-2750.
- Myers, J. A. y K. Kitajima (2007). Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. *Journal of Ecology*, 95 (2), 383-395.
- Nakagawa, S. y H. Schielzeth (2013). A general and simple method for obtaining r^2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4 (2), 133-142.
- Nepstad, D. C., C. Uhl, C. A. Pereira y J. M. Cardoso da Silva (1996). A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern amazonia. *Oikos*, 76 (1), 25-39.
- Newbold, T., L. N. Hudson, S. L. L. Hill, S. Contu, I. Lysenko, R. A. Senior, L. Borger, D. J. Bennett, A. Choimes, B. Collen, J. Day, A. De Palma, S. Diaz, S. Echeverria-Londono, M. J. Edgar, A. Feldman, M. Garon, M. L. K. Harrison, T. Alhusseini, D. J. Ingram, Y. Itescu, J. Kattge, V. Kemp, L. Kirkpatrick, M. Kleyer, D. L. P. Correia, C. D. Martin, S. Meiri, M. Novosolov, Y. Pan, H. R. P. Phillips, D. W. Purves, A. Robinson, J. Simpson, S. L. Tuck, E. Weiher, H. J. White, R. M. Ewers, G. M. Mace, J. P. W. Scharlemann y A. Purvis (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520 (7545), 45-50.
- Niinemets, Ü. (2010). Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management*, 260 (10), 1623-1639.

- Norden, N., H. A. Angarita, F. Bongers, M. Martínez-Ramos, I. Granzow-de la Cerda, M. van Breugel, E. Lebrija-Trejos, J. A. Meave, J. Vandermeer, G. B. Williamson, B. Finegan, R. Mesquita y R. L. Chazdon (2015). Successional dynamics in neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112 (26), 8013-8018.
- Norden, N., J. Chave, P. Belbenoit, A. Caubère, P. Châtelet, P.-M. Forget, B. Riéra, J. Viers y C. Thébaud (2009a). Interspecific variation in seedling responses to seed limitation and habitat conditions for 14 neotropical woody species. *Journal of Ecology*, 97 (1), 186-197.
- Norden, N., R. L. Chazdon, A. Chao, Y.-H. Jiang y B. Vélchez-Alvarado (2009b). Resilience of tropical rain forests: Tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters*, 12 (5), 385-394.
- Noy-Meir, I. (1974). Desert ecosystems: Higher trophic levels. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5 (1), 195–214.
- Oliver, C. D. y B. C. Larson. (1996). *Forest stand dynamics. Biological resource management series*. Mc Graw-Hill, Nueva York, EUA. 467 p.
- Orellana, R., M. Balam, I. Bañuelos, E. García, J. A. González-Iturbe, F. H. Cetina y J. V. López (1999). Evaluación climática, in: Atlas de procesos territoriales de Yucatán, García de Fuentes A., J. Córdoba y Ordoñez y P. Chico Ponce de León (ed). Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida. pp. 161–182.
- Orellana, R., G. Islebe y C. Espadas (2003). Presente, pasado y futuro de los climas de la Península de Yucatán, in: Naturaleza y sociedad en el área maya. Pasado, presente y futuro, Colunga-GarcíaMarín P. y A. Larqué-Saavedra (ed). Academia Mexicana de Ciencias. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. México. pp. 37 - 52.
- Osornio, J. J., R. D. García, J. M. Dupuy y J. A. González-Iturbe (2010). Uso del suelo y vegetación secundaria, in: Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán, Durán R. y M. Méndez (ed). CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA. Mérida, Yucatán. 496 pp.

- Pan, Y., R. A. Birdsey, J. Fang, R. Houghton, P. E. Kauppi, W. A. Kurz, O. L. Phillips, A. Shvidenko, S. L. Lewis, J. G. Canadell, P. Ciais, R. B. Jackson, S. W. Pacala, A. D. McGuire, S. Piao, A. Rautiainen, S. Sitch y D. Hayes (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333 (6045), 988–993.
- Paz, H., F. Pineda-García, y L. F. Pinzón-Pérez (2015). Root depth and morphology in response to soil drought: Comparing ecological groups along the secondary succession in a tropical dry forest. *Oecologia*, 179(2), 551–561.
- Peel, M. C., B. L. Finlayson y T. A. McMahon (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, 11 (5), 1633–1644.
- Pennington, R. T., M. Lavin y A. Oliveira-Filho (2009). Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: Perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 437–457.
- Pennington, R. T., D. E. Prado y C. A. Pendry (2000). Neotropical seasonally dry forests and quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27 (2), 261–273.
- Pérez-García, E. A., J. A. Meave y S. R. S. Cevallos-Ferriz (2012). Flora and vegetation of the seasonally dry tropics in Mexico: Origin and biogeographical implications. *Acta Botánica Mexicana*, 149–193.
- Pickett, S. T. A., S. L. Collins y J. J. Armesto (1987). Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review*, 53 (3), 335-371.
- Pickett, S. T. A. y P. S. White (1985). Patch dynamics: A synthesis, in: *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, Pickett S. T. A. y P. S. White (ed). Academic Press. San Diego, California, EUA. pp. 371 - 384.
- Pineda-García, F., H. Paz y F. C. Meinzer (2013). Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: The interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell and Environment*, 36, 405–418.

- Pinelo-Morales, G. I. (2000). *Manual para el establecimiento de parcelas permanentes de muestreo en la Reserva de la Biosfera Maya, Petén, Guatemala*. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), Turrialba, Costa Rica. 52 p.
- Poorter, L. (2007). Are species adapted to their regeneration niche, adult niche, or both? *The American Naturalist*, 169 (4), 433-442.
- Poorter, L., F. Bongers, M. T. Aide, A. M. Zambrano, P. Balvanera, J. M. Becknell, V. Boukili, P. H. S. Brancalion, E. N. Broadbent, R. L. Chazdon, D. Craven, J. S. de Almeida-Cortez, G. A. L. Cabral, B. H. J. de Jong, J. S. Denslow, D. H. Dent, S. J. DeWalt, J. M. Dupuy, S. M. Durán, M. M. Espírito-Santo, M. C. Fandino, R. G. César, J. S. Hall, J. Hernandez-Stefanoni, C. C. Jakovac, A. B. Junqueira, D. Kennard, S. G. Letcher, J.-C. Licona, M. Lohbeck, E. Marín-Spiotta, M. Martínez-Ramos, P. Massoca, J. A. Meave, R. Mesquita, F. Mora, R. Muñoz, R. Muscarella, Y. R. F. Nunes, S. Ochoa-Gaona, A. A. de Oliveira, E. Orihuela-Belmonte, M. Peña-Claros, E. A. Pérez-García, D. Piotto, J. S. Powers, J. Rodríguez-Velázquez, E. I. Romero-Pérez, J. Ruíz, J. G. Saldarriaga, A. Sanchez-Azofeifa, N. B. Schwartz, M. K. Steininger, N. G. Swenson, M. Toledo, M. Uriarte, M. van Breugel, H. van der Wal, M. D. M. Veloso, H. F. M. Vester, A. Vicentini, I. C. G. Vieira, T. Bents, B. G. Williamson y D. M. A. Rozendaal (2016). Biomass resilience of neotropical secondary forests. *Nature*, 530 (7589), 211–214.
- Poorter, L., K. Kitajima, P. Mercado, J. Chubiña, I. Melgar y H. H. T. Prins (2010). Resprouting as a persistence strategy of tropical forest trees: Relations with carbohydrate storage and shade tolerance. *Ecology*, 91 (9), 2613-2627.
- Poorter, L., D. M. A. Rozendaal, F. Bongers, J. S. de Almeida-Cortez, A. M. Almeyda Zambrano, F. S. Álvarez, J. L. Andrade, L. F. A. Villa, P. Balvanera, J. M. Becknell, T. V. Bents, R. Bhaskar, V. Boukili, P. H. S. Brancalion, E. N. Broadbent, R. G. César, J. Chave, R. L. Chazdon, G. D. Colletta, D. Craven, B. H. J. de Jong, J. S. Denslow, D. H. Dent, S. J. DeWalt, E. D. García, J. M. Dupuy, S. M. Durán, M. M. Espírito Santo, M. C. Fandiño, G. W. Fernandes, B. Finegan, V. G. Moser, J. S. Hall, J. L. Hernández-Stefanoni, C. C. Jakovac, A. B. Junqueira, D. Kennard, E. Lebrija-Trejos, S. G. Letcher, M. Lohbeck, O. R. Lopez, E. Marín-

- Spiotta, M. Martínez-Ramos, S. V. Martins, P. E. S. Massoca, J. A. Meave, R. Mesquita, F. Mora, V. de Souza Moreno, S. C. Müller, R. Muñoz, R. Muscarella, S. N. de Oliveira Neto, Y. R. F. Nunes, S. Ochoa-Gaona, H. Paz, M. Peña-Claros, D. Piotta, J. Ruíz, L. Sanaphre-Villanueva, A. Sanchez-Azofeifa, N. B. Schwartz, M. K. Steininger, W. W. Thomas, M. Toledo, M. Uriarte, L. P. Utrera, M. van Breugel, M. T. van der Sande, H. van der Wal, M. D. M. Veloso, H. F. M. Vester, I. C. G. Vieira, P. M. Villa, G. B. Williamson, S. J. Wright, K. J. Zanini, J. K. Zimmerman y M. Westoby (2019). Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. *Nature Ecology & Evolution*, 3 (6), 928-934.
- Portillo-Quintero, C. A. y G. A. Sánchez-Azofeifa (2010). Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation*, 143, 144–155.
- Quesada, M., G. A. Sanchez-Azofeifa, M. Alvarez-Añorve, K. E. Stoner, L. Avila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M. M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G. W. Fernandes, J. Gamon, M. Lopezaraiza-Mikel, D. Lawrence, L. P. C. Morellato, J. S. Powers, F. d. S. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago y G. Sanchez-Montoya (2009). Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, 258, 1014 - 1024.
- Quitete-Portela, R. D. C. y F. A. Maës dos Santos (2009). Mortality and mechanical damage of seedlings in different size fragments of the Brazilian Atlantic Forest. *Tropical Ecology*, 50 (2), 267–275.
- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing ver: version 3.4.1. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- R Development Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing ver: Vienna: R Foundation for Statistical Computing. *Available at* <http://www.R-project.org>.,
- Reich, P. B. y R. Borchert (1984). Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 72 (1), 61-74.

- Reyes-García, C. y H. Griffiths (2009). Ecophysiological studies of perennials of the bromeliaceae family in a dry forest: Strategies for survival, in: Perspectives in biophysical plant ecophysiology. A tribute to Park S. Nobel, De la Barrera E. (ed). Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. pp. 121–151.
- Rico-Gray, V. y J. G. García-Franco (1991). The maya and the vegetation of the Yucatan Peninsula. *Journal of Ethnobiology*, 11 (1), 135–142.
- Rodrigues, R. R., R. A. F. Lima, S. Gandolfi y A. G. Nave (2009). On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation*, 142, 1242 - 1251.
- Romero-Duque, L. P., V. J. Jaramillo y A. Pérez-Jiménez (2007). Structure and diversity of secondary tropical dry forests in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest Ecology and Management*, 253 (1), 38-47.
- Rozendaal, D. M. A., F. Bongers, T. M. Aide, E. Alvarez-Dávila, N. Ascarrunz, P. Balvanera, J. M. Becknell, T. V. Bentos, P. H. S. Brancalion, G. A. L. Cabral, S. Calvo-Rodriguez, J. Chave, R. G. César, R. L. Chazdon, R. Condit, J. S. Dallinga, J. S. de Almeida-Cortez, B. de Jong, A. de Oliveira, J. S. Denslow, D. H. Dent, S. J. DeWalt, J. M. Dupuy, S. M. Durán, L. P. Dutrieux, M. M. Espírito-Santo, M. C. Fandino, G. W. Fernandes, B. Finegan, H. García, N. Gonzalez, V. G. Moser, J. S. Hall, J. L. Hernández-Stefanoni, S. Hubbell, C. C. Jakovac, A. J. Hernández, A. B. Junqueira, D. Kennard, D. Larpin, S. G. Letcher, J.-C. Licona, E. Lebrija-Trejos, E. Marín-Spiotta, M. Martínez-Ramos, P. E. S. Massoca, J. A. Meave, R. C. G. Mesquita, F. Mora, S. C. Müller, R. Muñoz, S. N. de Oliveira Neto, N. Norden, Y. R. F. Nunes, S. Ochoa-Gaona, E. Ortiz-Malavassi, R. Ostertag, M. Peña-Claros, E. A. Pérez-García, D. Piotto, J. S. Powers, J. Aguilar-Cano, S. Rodriguez-Buritica, J. Rodríguez-Velázquez, M. A. Romero-Romero, J. Ruíz, A. Sanchez-Azofeifa, A. S. de Almeida, W. L. Silver, N. B. Schwartz, W. W. Thomas, M. Toledo, M. Uriarte, E. V. de Sá Sampaio, M. van Breugel, H. van der Wal, S. V. Martins, M. D. M. Veloso, H. F. M. Vester, A. Vicentini, I. C. G. Vieira, P. Villa, G. B. Williamson, K. J. Zanini, J. Zimmerman y L. Poorter (2019). Biodiversity recovery of neotropical secondary forests. *Science Advances*, 5 (3), eaau3114.

- Rozendaal, D. M. A. y R. L. Chazdon (2015). Demographic drivers of tree biomass change during secondary succession in northeastern Costa Rica. *Ecological Applications*, 25 (2), 506–516.
- Rozendaal, D. M. A., R. L. Chazdon, F. Arreola-Villa, P. Balvanera, T. V. Bentos, J. M. Dupuy, J. L. Hernández-Stefanoni, C. C. Jakovac, E. E. Lebrija-Trejos, M. Lohbeck, M. Martínez-Ramos, P. E. S. Massoca, J. A. Meave, R. C. G. Mesquita, F. Mora, E. A. Pérez-García, I. E. Romero-Pérez, I. Saenz-Pedroza, M. van Breugel, G. B. Williamson y F. Bongers (2017). Demographic drivers of aboveground biomass dynamics during secondary succession in neotropical dry and wet forests. *Ecosystems*, 20 (2), 340–353.
- Ruiz, J., M. C. Fandiño y R. L. Chazdon (2005). Vegetation structure, composition, and species richness across a 56-year chronosequence of dry tropical forest on Providencia Island, Colombia. *Biotropica*, 37 (4), 520–530.
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 504 p.
- Saatchi, S. S., N. L. Harris, S. Brown, M. Lefsky, E. T. A. Mitchard, W. Salas, B. R. Zutta, W. Buermann, S. L. Lewis, S. Hagen, S. Petrova, L. White, M. Silman y A. Morel (2011). Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108 (24), 9899–9904.
- Sanaphre-Villanueva, L., J. Dupuy, J. Andrade, C. Reyes, H. Paz y P. Jackson (2016). Functional diversity of small and large trees along secondary succession in a tropical dry forest. *Forests*, 7, 1–16.
- Sanaphre-Villanueva, L., J. M. Dupuy, J. L. Andrade, C. Reyes-García, P. C. Jackson y H. Paz (2017). Patterns of plant functional variation and specialization along secondary succession and topography in a tropical dry forest. *Environmental Research Letters*, 12 (5), 055004.
- Sánchez-Azofeifa, G. A. y C. Portillo-Quintero (2011). Extent and drivers of change of neotropical seasonally dry tropical forests, in: *Seasonally dry tropical forests:*

Ecology and conservation, Dirzo R., H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (ed). Island Press. Washington D.C., EUA pp. 45–57.

Sánchez-Azofeifa, G. A., M. Quesada, J. P. Rodríguez, J. M. Nassar, K. E. Stoner, A. Castillo, T. Garvin, E. L. Zent, J. C. Calvo-Alvarado, M. E. R. Kalacska, L. Fajardo, J. A. Gamon y P. Cuevas-Reyes (2005). Research priorities for Neotropical dry forests. *Biotropica*, 37 (4), 477-485.

Sánchez-Salas, J., V. M. Molina-Guerra, R. Pérez-Dominguez, F. M. Silva-Arredondo, E. S. Ortiz-Hernández y E. Jurado (2011). Cambio climático: ¿precursor de migración de especies vegetales en la montaña más alta del norte de México? *Ciencia UANL*, XIV (2), 137-143.

Santiago, L. S., G. Goldstein, F. C. Meinzer, J. B. Fisher, K. Machado, D. Woodruff y T. Jones (2004). Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia*, 140 (4), 543-550.

Schwinning, S. y J. Weiner (1998). Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia*, 113 (4), 447–455.

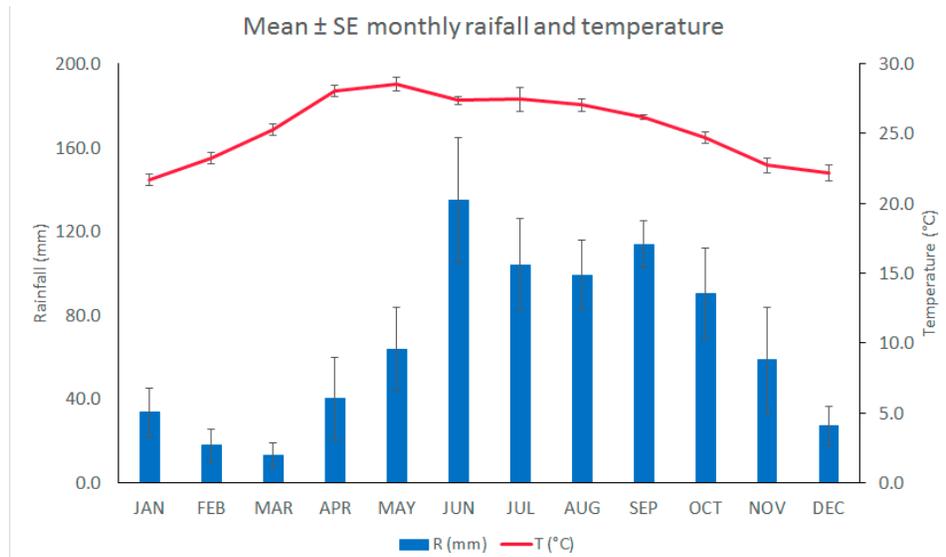
Slik, J. W. F., V. Arroyo-Rodríguez, S.-I. Aiba, P. Alvarez-Loayza, L. F. Alves, P. Ashton, P. Balvanera, M. L. Bastian, P. J. Bellingham, E. van den Berg, L. Bernacci, P. da Conceição Bispo, L. Blanc, K. Böhning-Gaese, P. Boeckx, F. Bongers, B. Boyle, M. Bradford, F. Q. Brearley, M. Breuer-Ndoundou Hockemba, S. Bunyavejchewin, D. Calderado Leal Matos, M. Castillo-Santiago, E. L. M. Catharino, S.-L. Chai, Y. Chen, R. K. Colwell, R. L. Chazdon, C. Clark, D. B. Clark, D. A. Clark, H. Culmsee, K. Damas, H. S. Dattaraja, G. Dauby, P. Davidar, S. J. DeWalt, J.-L. Doucet, A. Duque, G. Durigan, K. A. O. Eichhorn, P. V. Eisenlohr, E. Eler, C. Ewango, N. Farwig, K. J. Feeley, L. Ferreira, R. Field, A. T. de Oliveira Filho, C. Fletcher, O. Forshed, G. Franco, G. Fredriksson, T. Gillespie, J.-F. Gillet, G. Amarnath, D. M. Griffith, J. Grogan, N. Gunatilleke, D. Harris, R. Harrison, A. Hector, J. Homeier, N. Imai, A. Itoh, P. A. Jansen, C. A. Joly, B. H. J. de Jong, K. Kartawinata, E. Kearsley, D. L. Kelly, D. Kenfack, M. Kessler, K. Kitayama, R. Kooyman, E. Larney, Y. Laumonier, S. Laurance, W. F. Laurance, M. J. Lawes, I. L. d. Amaral, S. G. Letcher, J. Lindsell, X. Lu, A. Mansor, A. Marjokorpi, E. H. Martin, H. Meilby, F. P. L. Melo, D. J. Metcalfe, V. P. Medjibe, J. P. Metzger, J.

- Millet, D. Mohandass, J. C. Montero, M. de Morisson Valeriano, B. Mugerwa, H. Nagamasu, R. Nilus, S. Ochoa-Gaona, Onrizal, N. Page, P. Parolin, M. Parren, N. Parthasarathy, E. Paudel, A. Permana, M. T. F. Piedade, N. C. A. Pitman, L. Poorter, A. D. Poulsen, J. Poulsen, J. Powers, R. C. Prasad, J.-P. Puyravaud, J.-C. Razafimahaimodison, J. Reitsma, J. R. dos Santos, W. Roberto Spironello, H. Romero-Saltos, F. Rovero, A. H. Rozak, K. Ruokolainen, E. Rutishauser, F. Saiter, P. Saner, B. A. Santos, F. Santos, S. K. Sarker, M. Satdichanh, C. B. Schmitt, J. Schöngart, M. Schulze, M. S. Sukanuma, D. Sheil, E. da Silva Pinheiro, P. Sist, T. Stevart, R. Sukumar, I.-F. Sun, T. Sunderland, H. S. Suresh, E. Suzuki, M. Tabarelli, J. Tang, N. Targhetta, I. Theilade, D. W. Thomas, P. Tchouto, J. Hurtado, R. Valencia, J. L. C. H. van Valkenburg, T. Van Do, R. Vasquez, H. Verbeeck, V. Adekunle, S. A. Vieira, C. O. Webb, T. Whitfeld, S. A. Wich, J. Williams, F. Wittmann, H. Wöll, X. Yang, C. Y. Adou Yao, S. L. Yap, T. Yoneda, R. A. Zahawi, R. Zakaria, R. Zang, R. L. de Assis, B. Garcia Luize y E. M. Venticinque (2015). An estimate of the number of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112 (24), 7472–7477.
- Smith, J., C. Sabogal, W. d. Jong y D. Kaimowitz. (1997). *Bosques secundarios como recurso para el desarrollo rural y la conservación ambiental en los trópicos de América Latina*. Center for International Forestry Research (CIFOR), Bogor, Indonesia. 31 p.
- Sousa, W. P. (1984). The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, 353 - 391.
- Stan, K. y A. Sanchez-Azofeifa (2019). Tropical dry forest diversity, climatic response, and resilience in a changing climate. *Forests*, 10 (5), 443.
- Suazo-Ortuño, I., L. López-Toledo, J. Alvarado-Díaz y M. Martínez-Ramos (2015). Land-use change dynamics, soil type and species forming mono-dominant patches: The case of *Pteridium aquilinum* in a Neotropical rain forest region. *Biotropica*, 47 (1), 18-26.
- Subedi, S. C., M. S. Ross, J. P. Sah, J. Redwine y C. Baraloto (2019). Trait-based community assembly pattern along a forest succession gradient in a seasonally dry tropical forest. *Ecosphere*, 10, e02719.

- Swaine, M. D., D. Lieber Subedi SC, Ross MS, Sah JP, Redwine J, and Baraloto C. 2019. Trait-based community assembly pattern along a forest succession gradient in a seasonally dry tropical forest. *Ecosphere*, 10: e02719 man y J. B. Hall (1990). Structure and dynamics of a tropical dry forest in Ghana. *Vegetatio*, 88 (1), 31–51.
- Toledo, M., L. Poorter, M. Peña-Claros, A. Alarcón, J. Balcázar, C. Leñaño, J. C. Licona, O. Llanque, V. Vroomans, P. Zuidema y F. Bongers (2011). Climate is a stronger driver of tree and forest growth rates than soil and disturbance. *Journal of Ecology*, 99(1), 254–264.
- Trindade, D.P.F., J.C. Sfair, A.S. de Paula, M.F. Barros y M. Tabarelli (2020). Water availability mediates functional shifts across ontogenetic stages in a regenerating seasonally dry tropical forest. *Journal of Vegetation Science*, 00, 1–12.
- Uhl, C. (1987). Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in amazonia. *Journal of Ecology*, 75 (2), 377-407.
- van Breugel, M., F. Bongers y M. Martínez-Ramos (2007). Species dynamics during early secondary forest succession: Recruitment, mortality and species turnover. *Biotropica*, 35 (5), 610–619.
- van Breugel, M., M. Martínez-Ramos y F. Bongers (2006). Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 22 (6), 663–674.
- Vargas, G. G., L. K. Werden y J. S. Powers (2015). Explaining legume success in tropical dry forests based on seed germination niches: A new hypothesis. *Biotropica*, 47 (3), 277-280.
- Vieira, D. L. M. y A. Scariot (2006). Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology*, 14 (1), 11 - 20.
- Webb, C. O. y D. R. Peart (1999). Seedling density dependence promotes coexistence of bornean rain forest trees. *Ecology*, 80 (6), 2006–2017.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer, New York. pp. 213.

- Wright, S. J. (2010). The future of tropical forests. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1195 (1), 1–27.
- Wright, S. J. y H. C. Muller-Landau (2006). The future of tropical forest species. *Biotropica*, 38 (3), 287–301.
- Zellweger, F., P. De Frenne, J. Lenoir, P. Vangansbeke, K. Verheyen, M. Bernhardt-Römermann, L. Baeten, R. Hédli, I. Berki, J. Brunet, H. Van Calster, M. Chudomelová, G. Decocq, T. Dirnböck, T. Durak, T. Heinken, B. Jaroszewicz, M. Kopecký, F. Máliš, M. Macek, M. Malicki, T. Naaf, T. A. Nagel, A. Ortmann-Ajkai, P. Petřík, R. Pielech, K. Reczynska, W. Schmidt, T. Standovár, K. Swierkosz, B. Teleki, O. Vild, M. Wulf, D. Coomes (2020). Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming. *Science*, 368, 772–775

APÉNDICES



Variable		Dry	Wet
Rainfall (mm)	Mean	295.03	507.87
	Min-Max	47.8–728.2	398.6–676.6
	CV	0.75	0.20
Temperature (°C)	Mean	23.93	27.22
	Min-Max	5.40–42.2	15.1–42.3
	CV	0.14	0.07

Appendix 1 Monthly and seasonal patterns of precipitation and temperature in our study area over the period 2006-2016. The graph shows mean \pm SE monthly rainfall and temperature, while the table shows mean, minimum (Min), maximum (Max) and coefficient of variation (CV) values of each variable in the dry and wet seasons.

Appendix 2 Successional (forest stand) age and category of each study plot.

FOREST STAND AGE	PLOT	STAND AGE IN 2009 (YR)	STAND AGE IN 2015 (YR)
EARLY STAGE	A	3	9
	B	3	9
	C	5	11
INTERMEDIATE STAGE	A	20	26
	B	18	24
	C	19	25
OLD-GROWTH STAGE	A	60	66
	B	55	61
	C	65	71

Appendix 3 Estimates for mixed effects models of plant density and species density of large plants. Significant P values (≤ 0.05) are indicated in boldface. The standard errors (SE), conditional R^2 (R^2c , both fixed and random effects), and the marginal R^2 (R^2m , fixed effects only) as well as the relative (%) difference between them (indicating the importance of random effects) are shown.

FIXED EFFECTS		PLANT DENSITY			SPECIES DENSITY		
		$R^2M = 0.701; R^2C = 0.992$ (29%)			$R^2M = 0.735; R^2C = 0.901$ (26%)		
		Estimate	SE	P-value	Estimate	SE	P-value
EARLY STAGE	Dry	-1515.33	204.65	0.01	-12.18	1.76	2.62×10^{-4}
	Dry : Year	172.95	8.01	2.22×10^{-37}	1.40	0.23	3.21×10^{-8}
	Wet	95.33	44.09	0.03	1.44	1.27	0.26
INTERMEDIATE STAGE	Wet : Year	3.71	11.32	0.74	-0.14	0.33	0.66
	Dry	-198.0	254.85	0.48	-3.04	1.43	0.08
	Dry : Year	-4.38	8.01	0.59	0.17	0.23	0.46
ADVANCED STAGE	Wet	-58.89	44.09	0.19	-0.20	1.27	0.88
	Wet : Year	14.29	11.32	0.21	0.06	0.33	0.86
	Dry (Intercept)	1527.56	193.06	0.01	16.42	1.26	5.48×10^{-4}
ADVANCED STAGE	Dry : Year	2.76	5.66	0.63	0.18	0.16	0.27
	Wet	20.89	31.18	0.50	0.07	0.90	0.94
	Wet : Year	-5.33	8.01	0.51	-0.02	0.23	0.93

Appendix 4 Estimates for mixed effects models of plant density and species density of small plants. Significant P values (≤ 0.05) are indicated in boldface. The standard errors (SE), conditional R^2 (R^2c , both fixed and random effects), and the marginal R^2 (R^2m , fixed effects only) as well as the relative (%) difference between them (indicating the importance of random effects) are shown.

FIXED EFFECTS		PLANT DENSITY			SPECIES DENSITY		
		$R^2M = 0.557; R^2C = 0.991$ (44%)			$R^2M = 0.336; R^2C = 0.983$ (66%)		
		Estimate	SE	P-value	Estimate	SE	P-value
EARLY STAGE	Dry	5983.7	2139.2	0.10	-17.7	5.2	0.03
	Dry : Year	-81.6	58.8	0.17	1.4	0.3	4.59⁻⁷
	Wet	-103.7	323.9	0.75	-0.2	1.4	0.87
	Wet : Year	6.3	83.2	0.94	0.3	0.4	0.42
INTERMEDIATE STAGE	Dry	1298.5	548.2	0.08	-13.8	7.7	0.15
	Dry : Year	53.3	58.8	0.37	0.6	0.3	0.01
	Wet	-59.3	323.9	0.86	-0.2	1.4	0.91
	Wet : Year	17.5	83.2	0.83	0.1	0.4	0.83
ADVANCED STAGE	Dry (Intercept)	7443.7	240.5	1.49⁻⁷	43.4	4.4	0.01
	Dry : Year	-298.7	41.6	1.89⁻¹⁰	-0.9	0.2	5.36⁻⁶
	Wet	-132.6	229.0	0.56	0.1	1.0	0.93
	Wet : Year	1.9	58.8	0.97	-0.1	0.3	0.82

Appendix 5 Estimates or mixed effects models of recruitment rate and species gain rate of large plants. Significant P values (≤ 0.05) are indicated in boldface. The standard errors (SE), conditional R^2 (R^2c , both fixed and random effects), and the marginal R^2 (R^2m , fixed effects only) as well as the relative (%) difference between them (indicating the importance of random effects) are shown.

FIXED EFFECTS		RECRUITMENT RATE			SPECIES GAIN RATE		
		$R^2M = 0.682; R^2C = 0.701$ (3%)			$R^2M = 0.333; R^2C = 0.353$ (6%)		
		Estimate	SE	P-value	Estimate	SE	P-value
EARLY STAGE	Dry	-0.001	0.07	0.99	-0.021	0.07	0.77
	Dry : Year	0.015	0.02	0.36	0.014	0.02	0.44
	Wet	0.614	0.09	9.64 × 10⁻¹⁰	0.348	0.10	7.04 × 10⁻⁴
	Wet : Year	-0.105	0.02	1.85 × 10⁻⁵	-0.063	0.03	0.015
INTERMEDIATE STAGE	Dry	0.012	0.06	0.85	0.015	0.07	0.83
	Dry : Year	-0.001	0.02	0.96	0.000	0.02	0.99
	Wet	-0.011	0.09	0.91	-0.013	0.10	0.90
	Wet : Year	0.004	0.02	0.87	0.001	0.03	0.98
ADVANCED STAGE	Dry (Intercept)	0.009	0.05	0.85	0.002	0.05	0.96
	Dry : Year	-0.001	0.01	0.94	0.001	0.01	0.94
	Wet	0.008	0.06	0.91	0.006	0.07	0.93
	Wet : Year	-0.0002	0.02	0.99	-0.002	0.02	0.92

Appendix 6 Estimates for mixed effects models of recruitment rate and species gain rate of small plants. Significant P values (≤ 0.05) are indicated in boldface. The standard errors (SE), conditional R^2 (R^2c , both fixed and random effects), and the marginal R^2 (R^2m , fixed effects only) as well as the relative (%) difference between them (indicating the importance of random effects) are shown.

FIXED EFFECTS		RECRUITMENT RATE			SPECIES GAIN RATE		
		$R^2M = 0.143; R^2C = 0.188$ (24%)			$R^2M = 0.209; R^2C = 0.209$ (0%)		
		Estimate	SE	P-value	Estimate	SE	P-value
EARLY STAGE	Dry	0.001	0.014	0.94	-0.004	0.022	0.85
	Dry : Year	0.001	0.003	0.71	0.002	0.006	0.75
	Wet	0.017	0.019	0.35	0.015	0.030	0.62
INTERMEDIATE STAGE	Wet : Year	-0.004	0.005	0.38	0.004	0.008	0.59
	Dry	0.001	0.013	0.95	-0.003	0.021	0.91
	Dry : Year	0.001	0.003	0.87	0.002	0.006	0.69
ADVANCED STAGE	Wet	0.004	0.019	0.82	-0.003	0.030	0.93
	Wet : Year	-0.001	0.005	0.90	-0.001	0.008	0.87
	Dry (Intercept)	0.002	0.009	0.80	0.001	0.015	0.92
	Dry : Year	1.34×10^{-4}	0.002	0.96	-1.57×10^{-4}	0.004	0.97
	Wet	0.005	0.013	0.68	0.013	0.021	0.55
	Wet : Year	0.002	0.003	0.64	-0.001	0.006	0.86

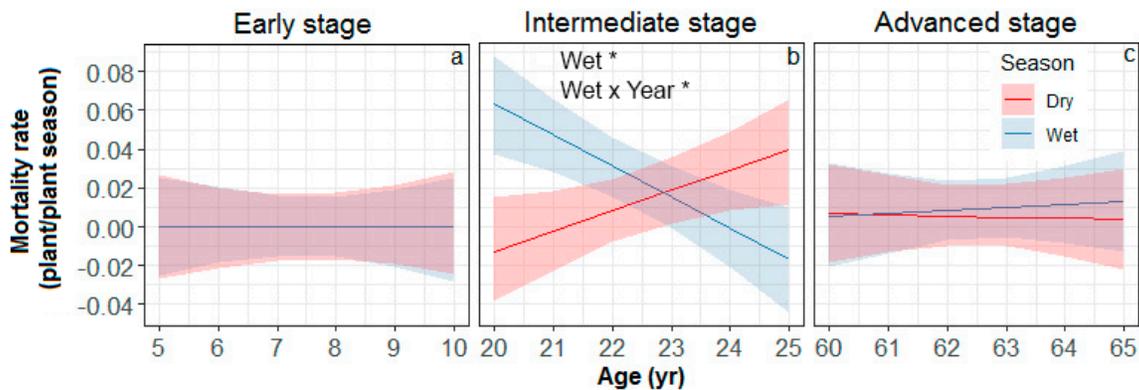
Appendix 7 Estimates for mixed effects models of mortality rate and species loss of large plants. Significant P values (≤ 0.05) are indicated in boldface. The standard errors (SE), conditional R^2 (R^2c , both fixed and random effects), and the marginal R^2 (R^2m , fixed effects only) as well as the relative (%) difference between them (indicating the importance of random effects) are shown.

FIXED EFFECTS		MORTALITY RATE			SPECIES LOSS RATE		
		$R^2M = 0.331; R^2C = 0.385$ (14%)			$R^2M = 0.086; R^2C = 0.133$ (35%)		
		Estimate	SE	P-value	Estimate	SE	P-value
EARLY STAGE	Dry	-0.006	0.009	0.523	1.62×10^{-17}	0.012	1.00
	Dry : Year	-1.17×10^{-4}	0.002	0.960	-4.68×10^{-18}	0.003	1.00
	Wet	7.35×10^{-5}	0.013	0.995	-1.98×10^{-3}	0.017	0.91
INTERMEDIATE STAGE	Wet : Year	-6.44×10^{-5}	0.003	0.984	-8.50×10^{-4}	0.004	0.85
	Dry	0.006	0.010	0.547	-6.99×10^{-3}	0.013	0.59
	Dry : Year	3.89×10^{-5}	0.002	0.987	2.99×10^{-3}	0.003	0.34
ADVANCED STAGE	Wet	0.034	0.013	0.010	2.81×10^{-2}	0.017	0.11
	Wet : Year	-0.007	0.003	0.031	-7.46×10^{-3}	0.004	0.10
	Dry (Intercept)	0.006	0.006	0.370	-1.12×10^{-17}	0.009	1.00
	Dry : Year	1.17×10^{-4}	0.002	0.943	3.38×10^{-18}	0.002	1.00
	Wet	-0.003	0.009	0.717	1.98×10^{-3}	0.012	0.87
	Wet : Year	0.002	0.002	0.432	8.50×10^{-4}	0.003	0.79

Appendix 8 Estimates for mixed effects models of mortality rate and species loss of small plants. Significant P values (≤ 0.05) are indicated in boldface. The standard errors (SE), conditional R^2 (R^2c , both fixed and random effects), and the marginal R^2 (R^2m , fixed effects only) as well as the relative (%) difference between them (indicating the importance of random effects) are shown.

FIXED EFFECTS		MORTALITY RATE			SPECIES LOSS RATE		
		$R^2M = 0.177; R^2C = 0.237$ (25%)			$R^2M = 0.042; R^2C = 0.061$ (31%)		
		Estimate	SE	P-value	Estimate	SE	P-value
EARLY STAGE	Dry	-0.006	0.011	0.58	0.002	0.016	0.93
	Dry : Year	-0.001	0.003	0.82	-0.002	0.004	0.58
	Wet	0.011	0.015	0.47	0.010	0.023	0.68
	Wet : Year	-2.14×10^{-4}	0.004	0.96	-0.002	0.006	0.76
INTERMEDIATE STAGE	Dry	1.17×10^{-4}	0.011	0.99	0.007	0.016	0.67
	Dry : Year	-0.002	0.003	0.48	-0.003	0.004	0.53
	Wet	3.85×10^{-4}	0.015	0.98	-0.017	0.023	0.47
	Wet : Year	0.002	0.004	0.63	0.004	0.006	0.52
ADVANCED STAGE	Dry (Intercept)	0.020	0.008	0.01	0.009	0.012	0.44
	Dry : Year	-0.001	0.002	0.79	0.002	0.003	0.53
	Wet	0.008	0.011	0.46	0.009	0.016	0.60
	Wet : Year	-0.001	0.003	0.79	-0.003	0.004	0.53

Appendix 9 Predicted temporal trends over the study period for mortality of large plants of perennial species in the dry and rainy seasons in each successional stage (early, intermediate and advanced). The shaded sections correspond to 95% confidence intervals. Capital letters in each graph represent significant ($p < 0.05$) effects of predictors based on the linear mixed effects models. W*: wet season, Wet x Year*: wet season x sampling year interaction.



Apéndice 10 Listado florístico de especies leñosas en una selva mediana subcaducifolia de la Península de Yucatán. Las especies se clasificaron en grupos de especies con diferentes estrategias de vida relacionadas con la sucesión.

Familia	Género	Epíteto específico	Grupo
ACANTHACEAE	<i>Aphelandra</i>	<i>scabra</i>	Tardías
ANACARDIACEAE	<i>Spondias</i>	<i>mombin</i>	Raras
	<i>Spondias</i>	<i>radlkoferi</i>	Tardías
APOCYNACEAE	<i>Cascabela</i>	<i>gaumeri</i>	Generalistas
	<i>Metastelma</i>	<i>schlechtendalii</i>	Tardías
ARECACEAE	<i>Chamaedorea</i>	<i>seifrizii</i>	Raras
ASTERACEAE	<i>Calea</i>	<i>urticifolia</i> var. <i>yucatanensis</i>	Generalistas
	<i>Montanoa</i>	<i>atriplicifolia</i>	Raras
	<i>Otopappus</i>	<i>scaber</i>	Tardías
BIGNONIACEAE	<i>Amphilophium</i>	<i>crucigerum</i>	Generalistas
	<i>Amphilophium</i>	<i>paniculatum</i> var. <i>molle</i>	Tardías
	<i>Amphilophium</i>	<i>paniculatum</i> var. <i>paniculatum</i>	Generalistas
	<i>Bignonia</i>	<i>diversifolia</i>	Tardías
	<i>Bignonia</i>	<i>neoheterophylla</i>	Tardías
	<i>Bignonia</i>	<i>potosina</i>	Tardías
	<i>Dolichandra</i>	<i>unguis-cati</i>	Generalistas
	<i>Fridericia</i>	<i>floribunda</i>	Pioneras
	<i>Fridericia</i>	<i>podopogon</i>	Raros
	<i>Fridericia</i>	<i>sp3</i>	Tardías
	<i>Mansoa</i>	<i>verrucifera</i>	Tardías
	<i>Stizophyllum</i>	<i>riparium</i>	Tardías
	<i>Tecoma</i>	<i>stans</i>	Raros
	<i>Xylophragma</i>	<i>seemannianum</i>	Tardías

Familia	Género	Epíteto específico	Grupo
BIXACEAE	<i>Cochlospermum</i>	<i>vitifolium</i>	Pioneras
BORAGINACEAE	<i>Bouyeria</i>	<i>pulchra</i>	Generalistas
	<i>Cordia</i>	<i>dodecandra</i>	Raros
	<i>Tournefortia</i>	<i>volubilis</i>	Generalistas
BURSERACEAE	<i>Bursera</i>	<i>simaruba</i>	Generalistas
CELASTRACEAE	<i>Crossopetalum</i>	<i>gaumeri</i>	Raros
CERATOPHYLLACEAE	<i>Tanaecium</i>	<i>tetragonolobum</i>	Generalistas
CHRYSOBALANACEAE	<i>Chrysobalanus</i>	<i>icaco</i>	Raros
CONVOLVULACEAE	<i>Convolvulus</i>	<i>nodiflorus</i>	Pioneras
EBENACEAE	<i>Diospyros</i>	<i>acapulcensis</i>	Pioneras
	<i>Diospyros</i>	<i>tetrasperma</i>	Pioneras
ERYTHROXYLACEAE	<i>Erythroxylum</i>	<i>rotundifolium</i>	Tardias
EUPHORBIACEAE	<i>Acalypha</i>	<i>villosa</i>	Tardias
	<i>Cnidioscolus</i>	<i>aconitifolius</i>	Generalistas
	<i>Croton</i>	<i>glabellus</i>	Generalistas
	<i>Jatropha</i>	<i>gaumeri</i>	Generalistas
FABACEAE	<i>Apoplanesia</i>	<i>paniculata</i>	Raros
	<i>Bauhinia</i>	<i>divaricata</i>	Generalistas
	<i>Bauhinia</i>	<i>ungulata</i>	Generalistas
	<i>Caesalpinia</i>	<i>gaumeri</i>	Generalistas
	<i>Caesalpinia</i>	<i>mollis</i>	Raros
	<i>Caesalpinia</i>	<i>yucatanensis</i>	Raros
	<i>Chaetocalyx</i>	<i>scandens</i>	Generalistas
	<i>Chloroleucon</i>	<i>mangense</i>	Tardias
	<i>Dalbergia</i>	<i>glabra</i>	Raros
	<i>Diphysa</i>	<i>carthagenensis</i>	Generalistas

Familia	Género	Epíteto específico	Grupo
FABACEAE	<i>Erythrina</i>	<i>standleyana</i>	Raros
	<i>Leucaena</i>	<i>leucocephala</i>	Pioneras
	<i>Lonchocarpus</i>	<i>rugosus</i>	Pioneras
	<i>Lysiloma</i>	<i>latisiliquum</i>	Pioneras
	<i>Mimosa</i>	<i>bahamensis</i>	Pioneras
	<i>Nissolia</i>	<i>fruticosa</i>	Raros
	<i>Piscidia</i>	<i>piscipula</i>	Generalistas
	<i>Pithecellobium</i>	<i>dulce</i>	Raros
	<i>Platymiscium</i>	<i>yucatanum</i>	Generalistas
	<i>Senna</i>	<i>atomaria</i>	Generalistas
	<i>Senegalia</i>	<i>gaumeri</i>	Tardias
	<i>Vachellia</i>	<i>collinsii</i>	Raros
	<i>Vachellia</i>	<i>pennatula</i>	Pioneras
	<i>Zapoteca</i>	<i>formosa</i>	Generalistas
HERNANDIACEAE	<i>Gyrocarpus</i>	<i>jatrophiifolius</i>	Raros
LAMIACEAE	<i>Callicarpa</i>	<i>acuminata</i>	Generalistas
	<i>Cornutia</i>	<i>pyramidata</i>	Raros
	<i>Vitex</i>	<i>gaumeri</i>	Generalistas
MALPIGHIACEAE	<i>Bunchosia</i>	<i>glandulosa</i>	Generalistas
	<i>Bunchosia</i>	<i>swartziana</i>	Tardias
	<i>Heteropterys</i>	<i>brachiata</i>	Generalistas
	<i>Heteropterys</i>	<i>laurifolia</i>	Generalistas
	<i>Hiraea</i>	<i>reclinata</i>	Generalistas
	<i>Malpighia</i>	<i>glabra</i>	Generalistas
MALVACEAE	<i>Ayenia</i>	<i>fasciculata</i>	Tardias
	<i>Guazuma</i>	<i>ulmifolia</i>	Raros
	<i>Helicteres</i>	<i>baruensis</i>	Pioneras

Familia	Género	Epíteto específico	Grupo
MALVACEAE	<i>Heliocarpus</i>	<i>donellsmithii</i>	Pioneras
	<i>Luehea</i>	<i>candida</i>	Tardias
	<i>Luehea</i>	<i>speciosa</i>	Tardias
MELIACEAE	<i>Trichilia</i>	<i>hirta</i>	Raros
MORACEAE	<i>Brosimum</i>	<i>alicastrum</i>	Raros
MYRTACEAE	<i>Eugenia</i>	<i>axillaris</i>	Tardias
	<i>Eugenia</i>	<i>foetida</i>	Generalistas
	<i>Psidium</i>	<i>sartorianum</i>	Tardias
NYCTAGINACEAE	<i>Neea</i>	<i>psychotrioides</i>	Generalistas
PHYLLANTHACEAE	<i>Phyllanthus</i>	<i>acuminatus</i>	Raros
POLYGONACEAE	<i>Coccoloba</i>	<i>acapulcensis</i>	Tardias
	<i>Coccoloba</i>	<i>spicata</i>	Pioneras
	<i>Gymnopodium</i>	<i>floribundum</i>	Generalistas
	<i>Neomillspaughia</i>	<i>emarginata</i>	Pioneras
RHAMNACEAE	<i>Colubrina</i>	<i>greggii</i>	Pioneras
RUBIACEAE	<i>Asemnantha</i>	<i>pubescens</i>	Tardias
	<i>Chiococca</i>	<i>alba</i>	Generalistas
	<i>Exostema</i>	<i>caribaeum</i>	Pioneras
	<i>Exostema</i>	<i>mexicanum</i>	Raros
	<i>Guettarda</i>	<i>combsii</i>	Generalistas
	<i>Guettarda</i>	<i>elliptica</i>	Generalistas
	<i>Guettarda</i>	<i>gaumeri</i>	Tardias
	<i>Machaonia</i>	<i>lindeniana</i>	Generalistas
	<i>Margaritopsis</i>	<i>microdon</i>	Raros
	<i>Morinda</i>	<i>royoc</i>	Generalistas
	<i>Randia</i>	<i>longiloba</i>	Raros
	<i>Randia</i>	<i>obcordata</i>	Generalistas
	<i>Randia</i>	<i>truncata</i>	Generalistas

Familia	Género	Epíteto específico	Grupo
SALICACEAE	<i>Casearia</i>	<i>sylvestris</i>	Raros
	<i>Laetia</i>	<i>thamnia</i>	Raros
	<i>Zuelania</i>	<i>guidonia</i>	Tardias
SAPINDACEAE	<i>Cardiospermum</i>	<i>halicacabum</i>	Generalistas
	<i>Melicoccus</i>	<i>oliviformis</i>	Raros
	<i>Paullinia</i>	<i>cururu</i>	Tardias
	<i>Serjania</i>	<i>adiantoides</i>	Generalistas
	<i>Serjania</i>	<i>goniocarpa</i>	Tardias
	<i>Thouinia</i>	<i>paucidentata</i>	Generalistas
VERBENACEAE	<i>Duranta</i>	<i>erecta</i>	Raros
	<i>Lantana</i>	<i>canescens</i>	Raros
	<i>Petrea</i>	<i>volubilis</i>	Tardias
VIOLACEAE	<i>Hybanthus</i>	<i>yucatanensis</i>	Tardias
VITACEAE	<i>Cissus</i>	<i>gossypifolia</i>	Generalistas
	<i>Cissus</i>	<i>microcarpa</i>	Generalistas