



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C

Posgrado en Ciencias Biológicas

**ESTIMACIÓN DE LA PRODUCCIÓN DE
HOJARASCA Y LA DESCOMPOSICIÓN FOLIAR EN
UN BOSQUE TROPICAL SECO EN LA RESERVA
BIOCULTURAL KAXIL KIUIC, YUCATÁN, MÉXICO.**

Tesis que presenta

HERNÁN MORFFI MESTRE

En opción al título de

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México

2021

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 **Hernán Morffi Mestre** titulado “**Estimación de la producción de hojarasca y la descomposición foliar en un bosque tropical seco en la Reserva Biocultural Kaxil Kiuic, Yucatán, México**” fue realizado en el laboratorio de Ecología de la Unidad de Recursos Naturales, en la línea Servicios Ambientales de la Biodiversidad, 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 13 de enero de 2021

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 periodo 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.



Hernán Morffi Mestre

Este trabajo se llevó a cabo en la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, y forma parte del proyecto titulado: Establecimiento y funcionamiento de sitios de monitoreo intensivo de carbono REDD+ del proyecto: Fortalecimiento de la preparación para REDD+ en México y fomento de la cooperación Sur-Sur.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para realizar los estudios de Doctorado (CVU: 740035).

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY) por acogerme como estudiante y brindarme el apoyo académico, así como su infraestructura.

Al Dr. Manuel Martínez Estévez por su ayuda incondicional en todos los trámites de ingreso al posgrado.

A mi asesor Dr. Juan Manuel Dupuy Rada y el comité tutorial conformado por Dra. Jennifer S Powers, Dr. Gregorio Ángeles y Dr. José Luis Andrade por sus invaluable recomendaciones, paciencia, dedicación y el buen trato.

A los técnicos Filogonio May Pat y Francisco Chi por su labor incansable en el trabajo de campo; Robert Us y Celene Espadas por sus conocimientos y experiencia en el empleo de equipos de medición.

A Dr. José Luis Hernández Stefanoni y Casandra Reyes por el aporte de sus conocimientos y el apoyo con equipos de medición.

A James Callaghan y por proporcionar apoyo logístico en la reserva Kaxil Kiuic.

A la Dra. Maricela Gamboa Angulo y la Dra Katia Ojito por el apoyo en la cuantificación de fenoles, y a Javier Iván Cauich Cupul por el apoyo en la determinación de la dureza de las hojas.

A mi esposa e hijo por darme fuerzas y apoyo incondicional para dar este importante paso en mi vida.

DEDICATORIAS

A mi madre, esposa, hijo, hermana y hermano por su apoyo incondicional y el derroche de amor y cariño en cada momento.

A mis suegros por cuidar de mi hijo durante el comienzo del doctorado y darle el apoyo que necesitaba.

A mis cuñadas por dar el paso al frente siempre que las necesité.

A Santos, Erick, por protegernos en la Reserva Kaxil Kiuic y su humilde amistad.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	1
CAPÍTULO I.....	3
1.1 ANTECEDENTES.....	3
1.1.1 Cambio Climático	3
1.1.2 Metas y Acciones Para Afrontar el Cambio Climático: en el Planeta y en México	4
1.1.3 Ciclo Global del C y el Papel de los Bosques en Dicho Ciclo.....	5
1.1.4 Papel de los Bosques en la Mitigación del Cambio climático	7
1.1.5 Dinámica del C en los Bosques: Principales Reservorios y Flujos	9
1.1.6 Fenología	10
1.1.7 Producción de hojarasca	11
1.1.8 Descomposición de la Hojarasca.....	13
1.1.9 Factores que Afectan la Descomposición de la Hojarasca.....	15
1.1.10 Papel de los Descomponedores: Hongos Saprófitos y Micorrízicos.....	17
1.1.11 Métodos de Estudio de la Descomposición de Hojarasca.....	19
1.1.12 Influencia de la Topografía en la Producción y Descomposición de la Hojarasca	22
1.1.13 Sucesión y su Relación con la Producción y la Descomposición de Hojarasca	24
1.1.14 Estrategias de vida de las plantas en BTS con relación a la sucesión	27
1.2 JUSTIFICACION	29
1.3 PREGUNTAS DE INVESTIGACION.....	31
1.4 HIPÓTESIS	32

1.5	OBJETIVO GENERAL.....	34
1.6	OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	34
CAPÍTULO II.....		36
INFLUENCIA DE MÚLTIPLES FACTORES EN LA PRODUCCIÓN ESTACIONAL E INTERANUAL DE LA HOJARASCA EN UN BOSQUE TROPICAL SECO EN MÉXICO		36
2.1	INTRODUCTION	38
2.2	MATERIALS AND METHODS	40
2.2.1	Study Area.....	40
2.2.2	Selection of Sampling Sites	42
2.2.3	Estimation of Litterfall Production.....	42
2.2.4	Climatic Variables.....	43
2.2.5	Measurement and Estimation of Vegetation Variables.....	43
2.2.6	Data Analysis.....	44
2.3	RESULTS	45
2.3.1	Total Annual Litterfall Production	45
2.3.2	Influence of Successional Age and Topography on Inter-annual Litterfall Production	45
2.3.3	Relationships between Litterfall Production and Vegetation Variables	48
2.3.4	Seasonal Dynamics of Litterfall Production.....	49
2.3.5	Temporal Variation in Litterfall Production and its Relationship with Climatic Variables.....	50
2.4	DISCUSSION	53
2.1	Annual Litterfall Production	54
2.2	Influence of Successional Age and Vegetation Structure on Litterfall Production 54	
2.3	Influence of Topography and Vegetation Structure on Litterfall Production.....	56

2.4	Temporal Variation in Litterfall Production and its Relationship with Climatic Variables.....	57
2.5	CONCLUSIONS.....	59
	ACKNOWLEDGMENTS.....	59
	CAPITULO III.....	61
	DESCOMPOSICIÓN DE HOJARASCA: EFECTOS DE LA EDAD SUCESIONAL, LA TOPOGRAFÍA, VARIABLES AMBIENTALES Y FOLIARES EN SEIS ESPECIES ARBÓREAS EN UN BOSQUE TROPICAL SECO EN MÉXICO.	61
	RESUMEN	61
3.1	INTRODUCCIÓN.....	63
3.2	METODOLOGÍA.....	66
3.2.1	Área de Estudio	66
3.2.2	Selección de los Sitios de Muestreo	67
3.2.3	Selección de Especies.....	68
3.2.4	Colecta e Incubación de las Hojas.....	68
3.2.5	Estimación de la Tasa de Descomposición.....	69
3.2.6	Determinación de las Propiedades Física de las Hojas	70
3.2.7	Determinación de la Composición Química de las Hojas.....	70
3.2.8	Variables Climáticas	71
3.2.9	Medición y Estimación de Variables Dasométricas.....	71
3.2.10	Medición y Estimación de Variables Microambientales.....	72
3.2.11	Análisis de los Datos	72
3.3	RESULTADOS	73
3.3.1	Tasas Anuales de Descomposición	73
3.3.2	Dinámica Temporal de la Pérdida de la Masa Foliar por Especie	75
3.3.3	Modelos Ajustados a la Pérdida de Masa Foliar en el Tiempo.....	76

3.3.4	Efectos de las Variables Ambientales en las Tasas de Descomposición Foliar de las Especies.....	78
3.3.5	Diferencias Específicas en la Composición Química y la Dureza de las Hojas y sus Efectos en las Tasas de Descomposición.....	78
3.3.6	Efecto de la Edad Sucesional en las Tasas de Descomposición Foliar y su Relación con Variables Microambientales.....	80
3.3.7	Efectos de la Topografía en las Tasas de Descomposición Foliar y su Relación con Variables (Micro) ambientales	83
3.4	DISCUSION.....	85
3.4.1	Tasa Anual de Descomposición de Hojas de las Especies	86
3.4.2	Influencia de la Edad de Sucesión en la Tasa de Descomposición de las Hojas	88
3.4.3	Efecto de la Topografía en la Tasa de Descomposición	90
3.4.4	Pérdida de Masa Foliar y su Relación con Variables Ambientales.....	91
3.5	CONCLUSIONES	93
CAPÍTULO IV		95
DISCUSION GENERAL.....		95
4.1	DISCUSIÓN GENERAL.....	95
4.1.1	Influencia de los Factores Climáticos en la Producción de Hojarasca y en la Descomposición Foliar.....	96
4.1.2	Efecto de la Edad Sucesional y la Estructura de la Vegetación en la Producción de Hojarasca y en la Descomposición Foliar	97
4.1.3	Efecto de la Topografía y la Estructura de la Vegetación en la Producción de Hojarasca y en la Descomposición Foliar	99
4.1.4	Efecto de las Características de la Hojas en la Tasa de Descomposición de las Especies	100
4.2	CONCLUSIONES	101
4.3	PERSPECTIVAS	102

BIBIOGRAFIA.....	105
ANEXOS.....	152

LISTADO DE ABREVIATURAS

AB: Área Basal	NEO: <i>Neomillspaughia emarginata</i>
ACP: Acumulado de Precipitación anual	P: Fósforo
ACTmax: Acumulado de Temperatura máxima	PIS: <i>Piscidia piscipula</i>
ACTmin: Acumulado de temperatura mínima	PY: Península de Yucatán
BTS: Bosque Tropical Seco	RV: Ráfagas de viento
BTH: Bosque Tropical Húmedo	V: Velocidad del viento
BUR: <i>Bursera simaruba</i>	Tmax: Temperatura máxima
C: Carbono	Tmin: Temperatura mínima
C/N: Relación carbono/nitrógeno	Tmed: Temperatura media
DAP: Diámetro altura del pecho de la planta	HR: Humedad relativa
DPV: Déficit de Presión de Vapor	HS: Humedad del suelo
CES: <i>Caesalpinia gaumeri</i>	N: Nitrógeno
C/P: Relación carbono/fósforo	
GYM: <i>Gimnopodium floribundum</i>	
k: Tasa anual de descomposición	
LYS: <i>Lysiloma latisiliquum</i>	

LISTADO DE FIGURAS

Figura 1. 1. Niveles de CO ₂ en la atmósfera (tomado de NOAA, 2020).	4
Figura 1. 2. Figura del ciclo global de carbono. Los números amarillos representan los flujos naturales, los rojos son contribuciones humanas y los blancos indican el C almacenado. Adaptado de: U.S. DOE, Biological and Environmental Research Information System.....	6
Figura 1. 3. Reservorios de C en el bosque y en el suelo (Tomado de: app.mapfre.com)..	9
Figura 2. 1. a) Map showing the location of the study area, b) distribution of the sampling clusters following the design of the National Forest and Soil Inventory of Mexico, c) arrangement of the four 400 m ² plots (green circles) within each sampling cluster and of the three litterfall traps (black dots) within each plot. Red dots denote the sampling clusters that were used in this study. The inset square is a 3 x 3 km area where the late successional sampling clusters were established following a stratified systematic design; early successional sampling clusters were established outside the reserve following a chronosequence design (see Appendix 2.1).	41
Figura 2. 2. Annual litterfall production in forests of different successional age classes over the study period. The X-axis numbers indicate the successional age classes (see Table 2.2); vertical lines are ± 1 SE. Different letters denote significant differences among successional age classes in each year.	46
Figura 2. 3. Seasonal (dry vs rainy season) dynamics of litterfall production in forests of different successional age classes (a), and in contrasting topographic positions (b) over the study period. Numbers along the X-axis in (a) indicate successional age classes; vertical lines are $\pm 95\%$ confidence interval. F: flat sites, S: sloping sites. Different letters denote significant differences between seasons and age classes or between seasons and topographic positions in each year.....	50
Figura 2. 4. Average monthly litterfall production in each study year and average monthly precipitation over the study period. The blue shading corresponds to the rainy season and the peach shading to the dry season. Vertical bars lines denote $\pm 95\%$ confidence intervals.	51

Figura 3. 1. Distribución de los conglomerados en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono (SMIC) Yucatán-México. Los puntos rojos indican los conglomerados muestreados en el presente estudio. El cuadro indica área de 3 x 3 km donde se encuentran los conglomerados de mayor edad sucesional distribuidos de manera sistemática estratificada; los de menor edad se establecieron fuera de la reserva en una cronosecuencia.....	67
Figura 3. 2. Tasa anual de descomposición de hojas de las especies: <i>L. latisiliquum</i> (LYS), <i>C. gaumeri</i> (CAE), <i>P. piscipula</i> (PIS), <i>N. emarginata</i> (NEO) y <i>G. floribundum</i> (GYM) en el SMIC-Yucatán. Las líneas verticales indican ± 1 error estándar y las letras diferentes representan diferencias significativas entre las especies.	74
Figura 3. 3. Dinámica de: a) la pérdida de materia seca foliar en el tiempo (días), de las especies <i>L. latisiliquum</i> (LYS), <i>C. gaumeri</i> (CAE), <i>P. piscipula</i> (PIS), <i>N. emarginata</i> (NEO), <i>G. floribundum</i> (GYM) y <i>B. simaruba</i> (BUR) y b) la precipitación total mensual en el periodo de estudio en el SMIC-Yucatán.....	76
Figura 3. 4. Modelos exponenciales negativos con el tiempo (t), para las especies: a) <i>L. latisiliquum</i> (LYS), b) <i>C. gaumeri</i> (CAE), c) <i>P. piscipula</i> (PIS), d) <i>B. simaruba</i> (BUR), e) <i>N. emarginata</i> (NEO), y f) <i>G. floribundum</i> (GYM), MR=Masa foliar seca remanente.	77
Figura 3. 5. Tasa anual total de descomposición en las categorías de edad de sucesión (a) y tasa anual de descomposición por especie en las categorías de edad de sucesión (b,c,d,e,f,g,h). Líneas verticales representan ± 1 error estándar, y letras diferentes indican diferencias significativas entre categorías de edad.	81
Figura 3. 6. Tasa anual de descomposición foliar en sitios planos y en pendiente (a) y tasa anual de descomposición por especie en las diferentes condiciones topográficas (b). PL = plano, PD = pendiente. Las líneas verticales representan ± 1 error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las posiciones topográficas. LYS = <i>Lysiloma latisiliquum</i> , CAE = <i>Caesalpinia gaumeri</i> , PIS = <i>Piscidia piscipula</i> , BUR = <i>Bursera simaruba</i> , NEO = <i>Neomillspaughia emarginata</i> , GYM = <i>Gymnopodium floribundum</i>	84

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1. 1 Producción de hojarasca reportada en la literatura para diferentes BTS.	13
Cuadro 2.1 Producción anual de hojarasca (\pm 95% CI) y precipitación anual durante los cinco años de estudio. Letras diferentes denotan diferencias significativas...45	
Cuadro 2.2 Producción total de hojarasca (\pm 95% CI) durante todo el período de estudio en bosques de diferentes categorías de edad sucesional. Letras diferentes denotan diferencias significativas.....46	
Cuadro 2.3 Modelos de regresión lineal múltiples que relacionan la producción de hojarasca con las variables de la vegetación, ya sea para cada año o durante todo el período de estudio.....47	
Cuadro 3. 1 Tiempo estimado en años para la pérdida del 50% y el 99% de la masa foliar seca de las especies en el sitio de estudio.	74
Cuadro 3. 2 Resumen de las estadísticas de los modelos exponenciales que relacionan la pérdida de masa seca de las especies en el tiempo. Las especies son: <i>L. latisiliquum</i> (LYS), <i>C. gaumeri</i> (CAE), <i>P. piscipula</i> (PIS), <i>B. simaruba</i> (BUR), <i>N. emarginata</i> (NEO), <i>G. floribundum</i> (GYM), en el SMIC-Yucatán.	76
Cuadro 3. 3 Resumen de los modelos de regresión no lineal que relacionan la pérdida de masa foliar y factores macro y microambientales. <i>L. latisiliquum</i> (LYS), <i>C. gaumeri</i> (CAE), <i>P. piscipula</i> (PIS), <i>B. simaruba</i> (BUR), <i>N. emarginata</i> (NEO), <i>G. floribundum</i> (GYM).	78
Cuadro 3. 4 Características de la composición química y la dureza iniciales de las hojas de las especies de estudio. C (carbono), N (nitrógeno). Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies.	79
Cuadro 3. 5 Resumen de los modelos candidatos de la regresión múltiple entre la tasa anual de descomposición y la composición química y dureza iniciales de las hojas.	79
Cuadro 3. 6 Variables microambientales \pm EE en las diferentes categorías de edad sucesional.....	81
Cuadro 3. 7 Modelos de regresión múltiple entre la tasa anual total de descomposición y de las especies con las variables microambientales en las categorías de edad sucesional.	82
Cuadro 3. 8 Modelos de regresión múltiple entre la tasa anual de descomposición y las variables microambientales en las posiciones topográficas.	85

RESUMEN GENERAL

Los bosques tropicales secos son uno de los ecosistemas terrestres más amenazados del mundo, debido a las altas tasas de deforestación y cambios de uso del suelo que han sufrido. Además, han sido menos estudiados que los bosques tropicales húmedos. En particular, persisten vacíos del conocimiento sobre procesos ecológicos claves, como la producción y descomposición de la hojarasca. Estos procesos están relacionados con los ciclos biogeoquímicos de bioelementos y la transferencia de energía, y repercuten en el desarrollo y mantenimiento de la vegetación, la fertilidad de los suelos, y en los servicios ambientales que proveen. Este trabajo se enfocó en estimar la producción de hojarasca y la descomposición foliar en rodales de diferentes edades de sucesión (3-100 años) y en diferentes condiciones topográficas del terreno (sitios planos y con pendiente), y en determinar su relación con variables climáticas y de la vegetación en un bosque subcaducifolio en la Reserva Biocultural Kaxil-Kiuic, Yucatán, México. La dinámica de la producción de hojarasca se evaluó durante cinco años, y mostró una alta variación entre años, estaciones y meses, asociada con diferentes variables climáticas (*i.e.*, la precipitación, la velocidad del viento y el déficit de presión de vapor). La tasa anual de descomposición se evaluó durante 230 días en seis especies dominantes de árboles. Se encontraron diferencias entre las especies, y al igual que la producción de hojarasca, la tasa de descomposición varió entre categorías de edad sucesional y condiciones topográficas. Se encontró un efecto diferencial de la fenología foliar (especies deciduas *versus* perennifolias) sobre la producción de hojarasca, mientras que el índice de área foliar y la humedad del mantillo fueron determinantes en la descomposición foliar. Los sitios planos y de mayor edad sucesional presentaron mayor producción de hojarasca y descomposición foliar que los sitios con pendiente y más jóvenes, debido al mayor desarrollo del área basal, la biomasa aérea, y la densidad de especies deciduas, así como condiciones microambientales (mayor humedad del suelo y del mantillo) más favorables. Las características de las hojas (dureza, contenido de carbono y nitrógeno) influyeron significativamente en la variación en las tasas de descomposición entre especies, aunque la relación C/N no. Teniendo en cuenta las proyecciones de modelos de cambio climático para la región y las relaciones con las variables climáticas, principalmente la temperatura y la precipitación, los resultados sugieren un aumento en la producción de hojarasca y

una disminución en las tasas de descomposición foliar, afectando los ciclos biogeoquímicos y la productividad de estos ecosistemas.

ABSTRACT

Tropical dry forests are one of the most threatened terrestrial ecosystems in the world, due to the high rates of deforestation and changes in land use they have suffered. Furthermore, they have been less studied than humid tropical forests. In particular, knowledge gaps persist about key ecological processes, such as litter production and decomposition. These processes are related to the biogeochemical cycles of bioelements and energy flow, and affect the development and maintenance of vegetation, soil fertility, and the environmental services they provide. This work focused on estimating litter production and foliar decomposition in stands of different ages of succession (3-100 years) and in different topographic conditions (flat and sloping sites), as well as in determining its relationship with climatic and vegetation variables in a semideciduous forest in Kaxil-Kiuic Biocultural Reserve, Yucatán, México. The dynamics of litter production was evaluated during five years, and showed high variation between years, seasons and months, associated with different climatic variables (i.e., precipitation, wind speed and vapor pressure deficit). The annual decomposition rate was evaluated for 230 days in six dominant tree species. Differences were found between species, and like litter production, the decomposition rate varied between successional age categories and topographic conditions. A differential effect of foliar phenology (deciduous versus evergreen species) on litter production was found, while the leaf area index and the litter production were determining factors in leaf decomposition. The flat and older successional sites presented higher litter production and foliar decomposition than the sloping and younger sites, due to the greater development of basal area, above ground biomass, and the density of deciduous species, as well as microenvironmental conditions (higher soil and litter moisture) of the former. Leaves characteristics (hardness, carbon and nitrogen content) significantly influenced the variation in decomposition rates between species, although the C/N ratio did not. Taking into account the projections of climate change models for the region and the relationships with climate variables observed (mainly temperature and precipitation), the results suggest an increase in litter production and a decrease in leaf decomposition, affecting the cycles biogeochemicals and the productivity of these ecosystems.

INTRODUCCIÓN

Las evidencias científicas demuestran cambios en el clima global asociados con el aumento de la temperatura y cambios en los patrones de precipitación. Se reconoce que los ecosistemas forestales juegan un papel importante en las estrategias de mitigación y adaptación a las distintas manifestaciones de dicho fenómeno global (IPCC, 2014; Turner *et al.*, 2010; PNUMA *et al.*, 2004) y además, brindan una gran cantidad y variedad de bienes y servicios ambientales a la sociedad, incluyendo la provisión de alimentos, materiales y medicinas, la regulación de los ciclos biogeoquímicos, la fertilidad del suelo, la polinización de cultivos y el control de enfermedades (FAO, 2009; OIMT, 2002). Se pronostica cambios en diferentes variables climáticas (precipitación, temperatura, evaporación) que a su vez tendrán impactos considerables pero muy variables en las comunidades vegetales (IPCC, 2014; Root *et al.*, 2005). Por lo tanto, se requiere contar con información de cómo estos ecosistemas forestales responderán ante estos eventos (Cuenca *et al.*, 2017; Nadal *et al.*, 2014).

Los bosques tropicales secos (BTS) son uno de los ecosistemas terrestres más amenazados del mundo (Banda-R *et al.*, 2016; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2013) y el mejor representado en México, sin embargo, su ubicación y accesibilidad hacen que este ecosistema sea más susceptible a actividades antrópicas, lo que ha provocado una dramática disminución de la cobertura vegetal (Hansen *et al.*, 2013; Cairns *et al.*, 2000; De Jong *et al.*, 2000). La acelerada pérdida de su cobertura vegetal ha ocasionado que se encuentren restringidos a una pequeña fracción de su área de distribución histórica, con consecuencias sobre el cambio climático, la pérdida de la biodiversidad, la degradación de los suelos y en la población que depende directamente de estos bosques (Kannien *et al.*, 2007). Conocer cuáles son los factores que controlan su funcionamiento y estructura, resulta prioritario para poder desarrollar acciones de conservación efectivas (Espinosa *et al.*, 2012). El funcionamiento de este tipo de bosque, al igual que el de otros ecosistemas terrestres, está regulado por la calidad y cantidad de hojarasca que se produce y por la velocidad con la que se descompone (Aryal *et al.*, 2015; Handa *et al.*, 2014; Berglund and Agren, 2012; Myster, 2004; Guariguata y Ostertag 2001). A pesar de los esfuerzos realizados por entender estos procesos ecológicos, aún quedan brechas del conocimiento

que deben ser atendidas para poder desarrollar estrategias de protección y conservación de estos bosques (Becknell y Powers, 2014; Erickson *et al.*, 2014; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2013, 2005). La mayoría de los estudios de producción de hojarasca han sido de corta duración (1-2 años) y se han enfocado en su relación con variables macroclimáticas, siendo pocos los que han evaluado el efecto de la sucesión, la topografía y variables de la vegetación (Schiling *et al.*, 2016; Ostertag *et al.*, 2008; Coleman y Crossley, 1996). Asimismo, varios estudios han relacionado la descomposición de la hojarasca con índices de la calidad de las hojas en diferentes tipos de bosques (Xuluc *et al.*, 2003; Sundarapandian y Swamy, 1999; Heat *et al.*, 1997; Álvarez y Becerra, 1996; Babbar y Ewel, 1989), pero pocos han abordado la influencia conjunta de variables micro y macroclimáticas, topográficas y de la vegetación en BTS (Anaya *et al.*, 2012; Lebrija-Trejos *et al.*, 2011; Ostertag *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2008).

Este trabajo se enfocó en la producción de hojarasca a lo largo de cinco años en un bosque tropical seco, abordando el efecto combinado de diferentes factores ambientales (*i.e.* variables macro y microambientales, la edad de sucesión, la estructura de la vegetación, la topografía). Asimismo, se estudió la descomposición de las hojas de seis especies de árboles dominantes durante casi 8 meses, y su relación con la dureza y la composición química inicial de las mismas en la tasa de descomposición foliar. El conocimiento derivado del estudio puede contribuir al entendimiento de los flujos y ciclos de nutrientes y carbono, de la recuperación de la fertilidad del suelo durante la sucesión, así como de las respuestas que tendrán estos ecosistemas forestales ante el cambio climático (Cuenca *et al.*, 2017; Nadal-Sala *et al.*, 2014; Fonseca *et al.*, 2009; Sayer, 2006).

CAPÍTULO I

1.1 ANTECEDENTES

1.1.1 Cambio Climático

El cambio climático es un cambio significativo y perdurable en la distribución estadística de los patrones climáticos durante un período prolongado (desde décadas a millones de años), el cual puede tratarse de cambios en el patrón de la variación de la temperatura, la humedad, la presión atmosférica y otras variables meteorológicas. Existe un consenso científico, en torno a las causas que lo originan, siendo el cambio en la composición química de la atmósfera asociado al modo de producción y el de consumo energético de la humanidad la principal causa que genera una alteración climática global, aunque varios procesos naturales también influyen (IPCC, 2014).

El clima de la tierra depende del equilibrio radiativo que a su vez está controlado por factores radiativos forzantes (radiación solar y la concentración atmosférica fundamentalmente de los gases de efecto invernadero (GEI), por factores determinantes (condiciones físicas y geográficas), así como la interacción entre los componentes del sistema climático (atmósfera, hidrosfera, litosfera, criósfera, biosfera y antropósfera). Estos factores radiativos varían tanto de forma natural como por la actividad humana, produciendo alteraciones en el clima (IPCC, 2011). Como consecuencia de la combustión de combustibles fósiles y la producción de electricidad se evidencia un incremento en la concentración de GEI en la atmósfera, de los cuales el CO₂ es el mayor contribuyente al calentamiento global, conjuntamente con otros gases como el metano, el vapor de agua y el ozono.

La concentración de CO₂ en la atmósfera de la era preindustrial (antes de 1750) era de 270 ppm, en el año 2011 fue de 391 ppm (IPCC, 2013), y desde 2014 contamos con niveles récord de 400 ppm o más (NOAA, 2020) (Fig.1.1). La concentración de CO₂ en 2020 en el aire oscila alrededor de 416 ppm aunque es un dato preliminar, pendientes de recalibraciones y otros controles de calidad. Una porción de estas emisiones es absorbida por los océanos y los ecosistemas terrestres, permaneciendo aproximadamente la otra

mitad en la atmósfera; lo cual provoca un incremento de la temperatura global (IPCC, 2014). Se prevé que para el periodo 2016-2035 comparado con el periodo 1986-2005, la alteración de la temperatura promedio del planeta incrementará entre 0.3-0,7 °C (IPCC, 2013), por lo que resulta necesario contar con información acerca de las respuestas que tendrán los ecosistemas ante este evento (Nadal-Sala *et al.*, 2014).

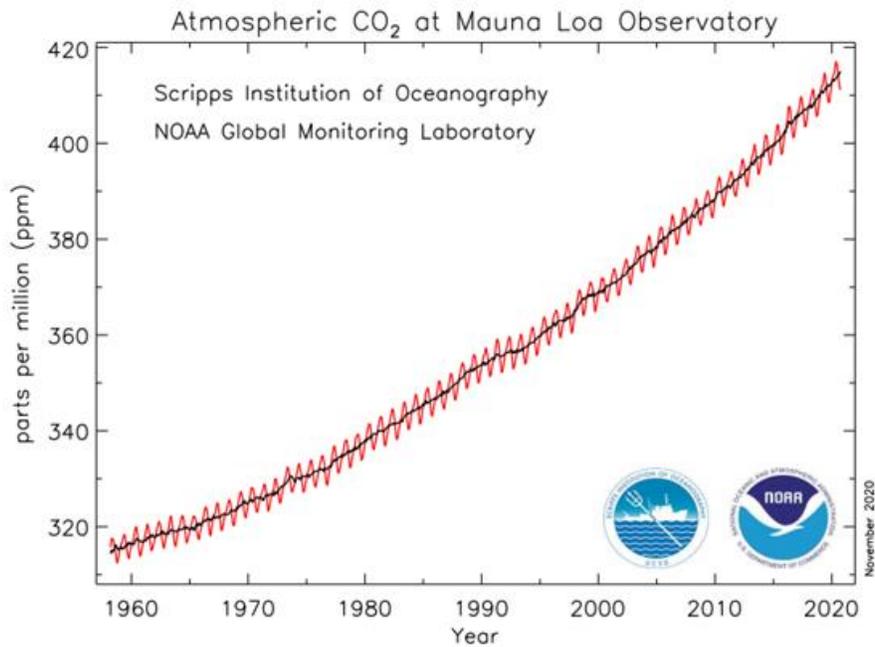


Figura 1. 1. Niveles de CO₂ en la atmósfera (tomado de NOAA, 2020).

1.1.2 Metas y Acciones Para Afrontar el Cambio Climático: en el Planeta y en México

Ante la preocupación mundial por la creciente concentración de CO₂ en la atmósfera y sus consecuencias, en 1997 las naciones asumieron el Protocolo de Kyoto, con el objetivo de reducir las emisiones de GEI de 2008 a 2012 en un 5.2% con respecto a 1990, mediante la implementación de proyectos en países en vía de desarrollo (IPCC, 2007). En el 2015, en París se tomaron acuerdos históricos para combatir el cambio climático, el objetivo central establece compromisos vinculantes de todas las partes ante la amenaza del aumento de la temperatura global, para un futuro sostenible con bajas emisiones de C (UNFCCC, 2015).

En México, para cumplir estos compromisos se han creado programas y sociedades científicas, que sirven de plataforma para integrar conocimientos y políticas a seguir, como por ejemplo: el Programa Mexicano del Carbono, la Red Mexicana de Sitios de Monitoreo Intensivo de carbono (Red MEX-SMIC), la Estrategia Nacional de Cambio Climático (Visión 10-20-40 años), y el Programa Especial de Cambio Climático 2014-2018, entre otros. Estos programas y estrategias pretenden obtener información para desarrollar modelos propios que se ajusten a la realidad de la información disponible, la cual es escasa e incompleta (IPCC, 2007). En este sentido, el gobierno federal llevó a cabo la actualización del Inventario Nacional de Emisiones de Gases y Compuestos de Efecto Invernadero, y a partir de este, se elaboró la contribución prevista y determinada a nivel Nacional que se presentó en la Cumbre del Clima celebrada en el 2015 en París.

Esta contribución prevista y determinada a nivel de México contiene dos componentes, uno de mitigación y otro de adaptación. En cuanto a la mitigación, las políticas van dirigidas a la reducción de emisiones, con gran interés en las emisiones de carbono (C) negro (uno de los contaminantes de vida corta más importante). Las metas establecidas contemplan reducir el 51% de las emisiones del C negro y el 22% de las emisiones de GEI para el año 2030 (Gallardo *et al.*, 2017). Una de las metas más destacada del periodo 2020-2030, es fortalecer acciones de protección y restauración de ecosistemas y alcanzar tasa cero de deforestación, mediante el cual también se atiende el tema de mitigación del cambio climático, a través del compromiso de conservar los ecosistemas forestales y los servicios que proveen. De esta forma, se reconoce el mantenimiento de los bosques como una manera rentable de reducir las emisiones de GEI. En estas emisiones se incluyen el CO₂ procedente de fuegos de turba y de la descomposición de turberas secas así como las derivadas de la deforestación y la descomposición de la biomasa, tras la tala y la deforestación (Gallardo *et al.*, 2017).

1.1.3 Ciclo Global del C y el Papel de los Bosques en Dicho Ciclo

El ciclo del C es un ciclo biogeoquímico donde el C circula entre la biosfera, la hidrosfera y la atmósfera de la Tierra. Es uno de los ciclos más complejos y es crucial para el equilibrio de la Tierra al ser el C el principal componente de la materia de los seres vivos. El CO₂ influye en el clima del planeta, ya que atrapa parte de la radiación del sol y así el calor se

mantiene relativamente constante e idóneo para la supervivencia (CONANP, 2015; IPCC, 2007).

El ciclo del C es el responsable de la cantidad de CO₂ contenido en la atmósfera, ya que es el mecanismo que equilibra las cantidades de C presentes en los diferentes reservorios o almacenes de carbono en el planeta (Figura 1.2). Como consecuencia se establece todo un balance de C a través de procesos fijadores/almacenadores de C y otros que a su vez lo emiten (Grace, 2004; Ordoñez, 1999).

La incorporación del C al ciclo biológico se da por medio de la fotosíntesis, que produce energía bioquímica para los procesos fisiológicos y de formación de materia biológica (biomasa) a partir del CO₂, energía radiante y agua, conocido como producción primaria bruta (Gower, 2003; Oliva y García-Oliva, 1998). Parte de la energía producida por la fotosíntesis se pierde debido al proceso de respiración; la energía resultante se conoce como producción primaria neta (PPN).

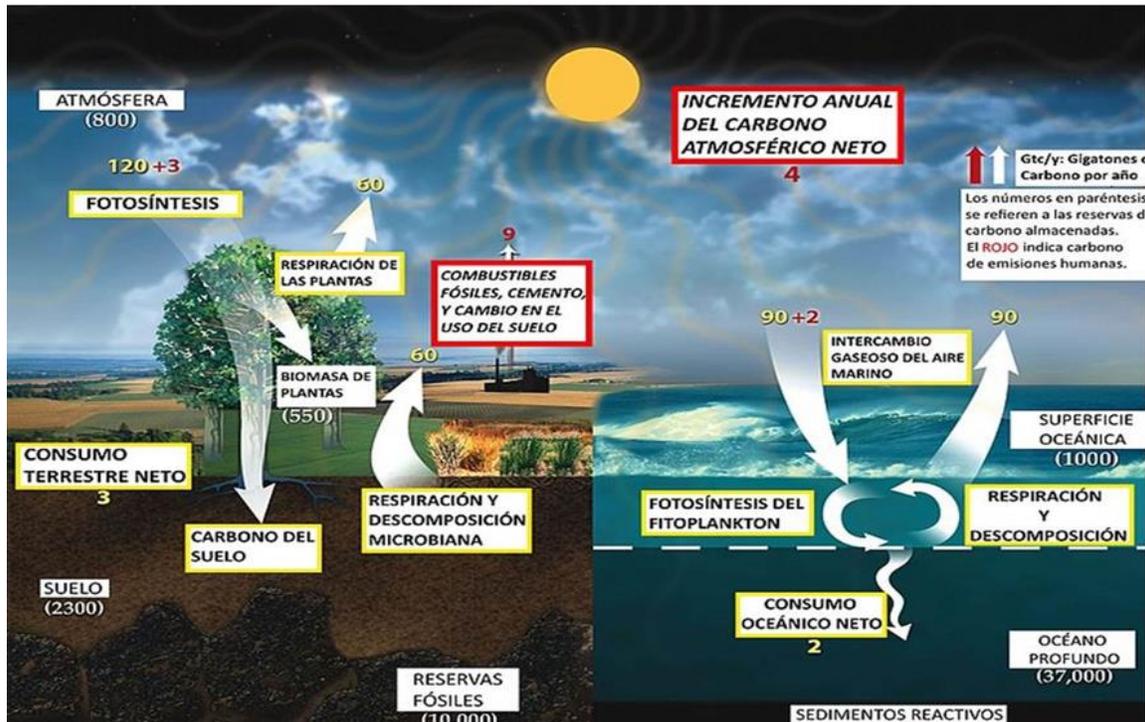


Figura 1. 2. Figura del ciclo global de carbono. Los números amarillos representan los flujos naturales, los rojos son contribuciones humanas y los blancos indican el C almacenado. Adaptado de: U.S. DOE, Biological and Environmental Research Information System.

La PPN se divide en Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) y Productividad Primaria Neta Subterránea (PPNS), que corresponden a las partes aéreas de las plantas y al sistema radicular respectivamente. Estos atributos ecosistémicos determinan la cantidad de energía disponible para los niveles tróficos subsiguientes (McNaughton *et al.*, 1989), siendo la PPNA la más fácil de estimar y por lo tanto la más usada para representar el funcionamiento de la vegetación, es decir, el intercambio de materia y energía con el ambiente (Knapp y Smith, 2001; Sala *et al.*, 1988). La PPNA, varía ampliamente a lo largo de la superficie terrestre siguiendo los cambios determinados por gradientes ambientales de: latitud, altitud, clima y suelo (Alves *et al.*, 2010; Laumonier *et al.*, 2010).

La entrada de C al suelo en los ecosistemas naturales se lleva a cabo mediante dos vías principales: por el mantillo (capa superficial del suelo formada principalmente por materia orgánica en descomposición) y por la biomasa radicular (Oliva y García-Oliva, 1998). Cuando el material vegetal llega al suelo, primero va a ser descompuesto en las formas más sencillas (e.g., carbohidratos) aumentando la actividad microbiana y posteriormente serán degradados los compuestos más complejos con una menor velocidad y actividad microbiana. Esto sugiere que la entrada de C al mantillo y al suelo es muy importante para mantener activas a las poblaciones microbianas. Esta incorporación de C es por medio de la vegetación, por lo que la fenología y la producción de hojarasca son otros mecanismos que controlan el flujo de C atmósfera-planta-suelo.

1.1.4 Papel de los Bosques en la Mitigación del Cambio climático

Los ecosistemas terrestres inciden notablemente en el balance del carbono global; se estima que el 80% del intercambio de este elemento entre la tierra y la atmósfera se debe a los bosques (Ordóñez y Maser, 2001), incidiendo en el mantenimiento de la estabilidad del clima global (IPCC, 2014; Turner *et al.*, 2010). En este sentido, la importancia de los bosques ha sido ampliamente documentada. Kanninen *et al.* (2007), argumentan que altas tasas de deforestación tienen consecuencias severas como son la contribución: al cambio climático, a la pérdida de biodiversidad, a la ocurrencia de inundaciones y a la degradación de los suelos. Además, amenaza las formas de vida y la integridad cultural de las personas que dependen directamente de los bosques. La destrucción de los bosques libera unos seis millones de toneladas de C al año, sin embargo, una correcta gestión de los mismos puede revertir esta situación. Como consecuencia de esta

reversión, los bosques pueden llegar a compensar un 15% de las emisiones de CO₂ producidas por el uso de combustibles fósiles (FAO, 2008).

El total de emisiones de C de los bosques disminuyó más del 25% entre 2001 y 2015, como consecuencia de la desaceleración de las tasas de deforestación mundial. Las emisiones mundiales debido al cambio de uso del suelo bajaron de 3.9 a 2.9 (Gt) de dióxido de C al año. A pesar de la reducción global de las emisiones de C de los bosques, las emisiones por la tala y los incendios forestales han aumentado significativamente entre 1990 y 2015, pasando de 0.4 Gt a 1.0 Gt al año (FAO, 2015). La degradación de los bosques es una reducción de la densidad de la biomasa de los ecosistemas por causas humanas o naturales (FAO, 2015).

Los bosques cumplen una gran variedad de funciones y beneficios naturales, conocidos como servicios ecosistémicos, entre los cuales se destacan la regulación del ciclo del agua y del carbono, la retención del agua resultante de la precipitación, servir como sumideros naturales de carbono, la purificación del aire, la protección de cuencas hidrográficas y la conservación de la biodiversidad, siendo a la vez, fuente de alimento, fibras y medicinas (Bezaury-Creel, 2009).

A través de la fotosíntesis las plantas absorben el CO₂ de la atmósfera, el cual es acumulado en los tejidos, facilitando la formación de estructuras (tronco, hojas, ramas y raíces) y su desarrollo (Brown *et al.*, 1996). El tiempo en que el C se encuentra formando parte de la biomasa aérea y subterránea, el mantillo, y la madera muerta se considera que se encuentra almacenado (IPCC, 2000); hasta que es liberado a la atmósfera por la respiración, la descomposición de la materia orgánica o por la quema de la biomasa. Los incendios forestales son uno de los agentes de alteración más significativos, que libera grandes cantidades de carbono, en forma de CO₂ (Ikkonen *et al.*, 2004), y ocasionan daños al arbolado y sus recursos asociados. Por lo anterior, las estrategias para la conservación y el manejo a largo plazo de estos bosques deben reconocer el papel histórico del disturbio causado por el fuego, así como el potencial de cambios en la intensidad de los mismos y sus efectos ecológicos (Fulé y Covington, 1997).

Se espera que las condiciones climáticas vayan cambiando de manera que algunas especies no encontrarán las condiciones propicias para su regeneración, cambiando así

la composición general de los bosques. Presumiblemente, las especies cambien espacialmente y la composición de su ensamblaje, pero tal efecto sobre las diferentes especies aún no es bien conocido (Körner *et al.*, 2005). No obstante, los bosques también experimentarán cambios, asociados con sequías más severas y prolongadas, una mayor ocurrencia de incendios forestales y una mayor duración e intensidad de las tormentas tropicales, y como consecuencia, pueden liberar grandes cantidades de C a la atmósfera (Ellis *et al.*, 2015; Fernández *et al.*, 2015). De esta forma, la velocidad a la que puede perderse C en momentos por la mortalidad forestal podría ser mayor que la velocidad a la que puede ganarse por el crecimiento hasta alcanzar la madurez. Por tanto, se pondría en riesgo el papel como sumidero de C que estos cumplen en la actualidad (FAO, 2015).

1.1.5 Dinámica del C en los Bosques: Principales Reservorios y Flujos

Los procesos de captura-emisión entre los bosques y la atmósfera son parte de un sistema formado por cuatro tipos generales de reservorios de C: 1) biomasa aérea y subterránea, 2) biomasa en descomposición, 3) suelos y 4) productos forestales (Figura 1.3). Estos reservorios se encuentran estrechamente interrelacionados lo que hace necesario un enfoque sistémico (Dixon *et al.*, 1994). En efecto, los bosques son los ecosistemas que albergan casi tres cuartas partes del total de C que hay en la atmósfera (FAO, 2015).

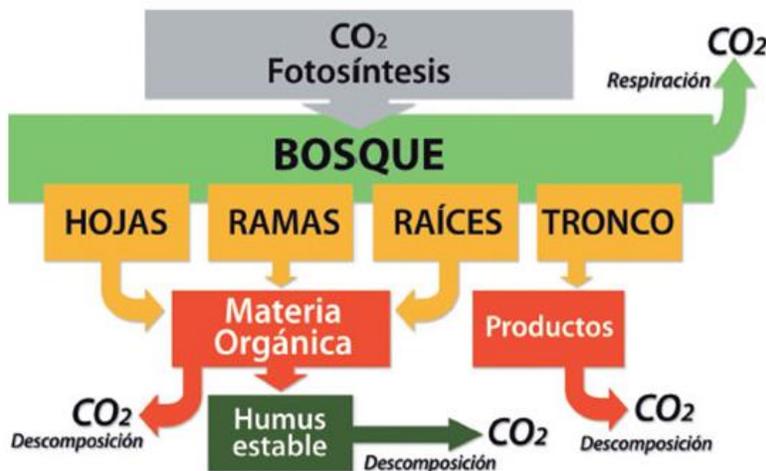


Figura 1.3 Reservorios de C en el bosque y en el suelo (Tomado de: app.mapfre.com)

De esta forma, el sumidero es un depósito natural o artificial de C, que absorbe el C de la atmósfera y contribuye a reducir la cantidad de CO₂ del aire, mientras que las fuentes contribuyen al incremento de C en la atmósfera, siendo la quema de combustible fósiles, la producción de cemento, y la acumulación de desechos sólidos los procesos de mayor emisión a la atmósfera, y en menor medida la respiración y la descomposición.

Las emisiones y absorciones de C pueden ser el resultado de cambios en la productividad del ecosistema o de cambios en el régimen de perturbación. En caso de que aumenten las tasas de perturbación existe la preocupación de que también cambien sus efectos. En este sentido, se estima que de 1990-2020 se han perdido 420 millones de ha de bosques en el mundo, a causa de la deforestación, pero la tasa de pérdida de bosques ha disminuido considerablemente. En el quinquenio más reciente (2015-2020), la tasa anual de deforestación se estimó en 10 millones de ha, lo cual supone una reducción con respecto a los 12 millones de ha en 2010-2015 (FAO, 2020).

Las estimaciones de productividad primaria son la base de un entendimiento sobre la capacidad de almacenamiento y secuestro del C orgánico en un ecosistema y sus correspondientes variaciones temporales. Por lo tanto, se requieren estudios sobre la productividad primaria y otros procesos funcionales de los bosques a largo plazo.

1.1.6 Fenología

La fenología se refiere a los eventos periódicos naturales involucrados en la vida de las plantas (Fournier y Charpantier, 1978) y los animales (Schwartz, 1999) y su variación temporal a lo largo del año (ICP-Forest, 2006, Preuhsler *et al.*, 2006; Mantonavi *et al.*, 2003). Comprende diferentes etapas como la foliación, la floración, la fructificación y su caída consecuente (Lott y Atkinson, 2002). El conocimiento fenológico contribuye al entendimiento de los patrones reproductivos y vegetativos de las plantas y de los animales que dependen de ellas (Justiniano y Fredericksen, 2000).

La fenología sienta bases para comprender la biología de la reproducción de las especies, la dinámica de las comunidades, las interacciones planta-animal y la evolución de la historia de vida de los animales que dependen de las plantas para su alimentación (Ochoa-Gaona *et al.*, 2008; Vílchez y Rocha, 2007). Este conocimiento proporciona información sobre la disponibilidad de recursos a lo largo del año y permite determinar las

estrategias de recolecta de frutos, lo que puede favorecer la calidad y cantidad de semillas para la producción de nuevas plántulas (Mantonavi *et al.*, 2003).

El conocimiento de los sistemas de reproducción de las especies es muy importante en los trópicos, donde hay muchas especies que presentan baja densidad natural, la cual se acentúa por actividades de extracción selectiva (Plana, 2000). Por otra parte, se sabe que los ritmos anuales diferenciados de los árboles responden a diferentes condiciones climáticas, incidiendo en varios aspectos de las plantas como: la morfología, la composición química, la anatomía y la persistencia de las diferentes estructuras.

Diversos estudios constatan una gran diversidad de estrategias fenológicas, que contribuyen al mantenimiento de una alta diversidad de las comunidades de plantas (Méndez-Alonzo *et al.*, 2013; Valdez-Hernández *et al.*, 2010; Kageyama, 1987).

En BTS, en las épocas con menos cantidad de lluvias, buena parte de sus especies dominantes pierden su follaje, comportamiento que ilustra la relación entre la fenología y las variables ambientales, principalmente la precipitación (Sandino y Castillo, 2014; Vico *et al.*, 2014; Rodríguez-B, 2009).

1.1.7 Producción de hojarasca

La producción de hojarasca se define como la sumatoria de los detritos vegetales aéreos aportados al suelo en un área y durante un periodo de tiempo, expresados en peso seco. Allí se incluyen hojas, flores, frutos, ramas, entre otros (Vitousek y Stanford, 1986), y se expresa en $\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ o en $\text{g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Del Valle-Arango, 2003). Este proceso regula la cantidad y el contenido bioquímico de la materia orgánica producida en un ecosistema (Aber y Melillo, 1991), y es responsable de la formación de sustancias húmicas que contribuyen a la fertilidad del suelo (Berg y Mc-Claugherty, 2008; Gaudinski *et al.*, 2000).

Se estima que aproximadamente entre el 70-80% del total de los bioelementos de los sistemas tropicales ingresan al mantillo y se derivan principalmente de la hojarasca (Zhou *et al.*, 2014). La composición química de las hojas, el clima y los microorganismos son factores importantes que inciden en el aporte de nutrientes al suelo forestal (Zhou *et al.*, 2014; Isaac y Nair, 2006; Del Valle-Arango, 2003; Gaudinski *et al.*, 2000; Lamberts *et al.*,

1998; Aerts, 1997) y por lo tanto, cumplen un papel primordial en la dinámica y estabilidad del ecosistema (Gonçalves *et al.*, 2014; França *et al.*, 2009).

Estudios en varios tipos ecosistemas forestales, evidencian patrones diferentes en la producción y naturaleza de la hojarasca, por tanto, es importante la cuantificación de su producción y composición (Villavicencio, 2012; Wang *et al.*, 2007; Lawrence, 2005). De esta forma se tiene una mejor aproximación para analizar e interpretar el funcionamiento del ciclo de nutrientes en los bosques (Facelli y Pickett, 2008; Gaudinski *et al.*, 2000). Además, conocer el flujo anual de hojas, flores y frutos contribuye al entendimiento de la productividad, la fenología, la dinámica del C y la capacidad de recuperación de los ecosistemas forestales (De Jong, 2013; Reyes-Carrera *et al.*, 2013).

La variación en la producción de hojarasca se debe a diferentes factores, siendo determinantes la edad del ecosistema, la densidad arbórea, la composición de las especies, características edáficas, la topografía y las condiciones ambientales (Clark *et al.*, 2001a). En este sentido, se considera a la temperatura, la precipitación y la humedad del aire como predictores importantes (Aryal *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2014; Caritat *et al.*, 2006; Liu *et al.*, 2004).

Estudios realizados en BTS indican que la producción de hojarasca muestra un patrón marcadamente estacional, con valores superiores de producción a finales de la temporada de sequía. Este proceso está determinado principalmente por la caída de hojas como estrategia de las plantas para evitar la pérdida de agua por transpiración y poder afrontar el estrés hídrico que caracteriza esta época (Huechacóna-Ruiz, 2016; Martins y Rodríguez, 1999). Entre tanto, las especies que se desarrollan en zonas con alta humedad edáfica, presentan mayor tasa de producción que aquellas especies de sitios con sequías estacionales y baja humedad (Poorter y Markesteijn, 2008).

Clark *et al.*, (2001b), plantean que el rango de valores de producción en diferentes BT es de 1.8 a 12.0 Mg ha⁻¹ año⁻¹. Sin embargo, en BTS se reportan valores de 2.5 a 8.65 Mg ha⁻¹ año⁻¹ (Cuadro 1.1).

Cuadro 1. 1 Producción de hojarasca reportada en la literatura para diferentes BTS.

Fuente	Rango de Producción (Mg/ha/año)	Ubicación
-Lugo <i>et al.</i> (1978)	2.50	Puerto Rico
-Martínez-Yrizar y Sarukhan (1990)	3.95-6.58	México
-Whigham <i>et al.</i> (1990)	5.00-7.70	México
-Maass <i>et al.</i> (1995)	3.50-4.50	México
-Sundarapandian y Swamy (1999)	5.76-8.65	India
-Lawrence (2005)	3.80-6.80	México
-Kalácska <i>et al.</i> (2005)	3.00-4.75	Costa Rica
-Aryal <i>et al.</i> (2015)	5.20-7.10	México
-Huechacona-Ruiz (2016)	4.22-6.82	México

Todos los estudios confirman, que las hojas representan la fracción que más aporta a la hojarasca seguido de las ramas, siendo el componente estructuras reproductivas el de menor aporte (Huechacona-Ruiz, 2016; Aryal *et al.*, 2015; Rivera-Vázquez *et al.*, 2013; Chave *et al.*, 2010).

Un estudio previo en el sitio de estudio (con una geomorfología compuesta por lomeríos dentro del paisaje, y una topografía que combina áreas planas y colinas en pendientes ligeras (10-25%), con elevaciones que van desde 60 hasta 190 msnm), no encontró diferencias significativas en la producción anual de hojarasca entre sitios ubicados en cerros y en planicie (Huechacona-Ruiz, 2016). Así mismo, no se encontraron diferencias en la producción promedio anual para ninguno de los componentes de la hojarasca entre posiciones topográficas.

1.1.8 Descomposición de la Hojarasca

La descomposición consiste en una serie de procesos físicos y químicos por medio de los cuales la hojarasca se reduce a sus constituyentes químicos elementales (Aerts, 1997). Constituye éste, uno de los procesos más importantes en los ecosistemas por su aporte de nutrientes al suelo (Aber y Melillo, 1991). Tiene una alta repercusión en el presupuesto

global de carbono, debido a la cantidad de este elemento que es regresada a la atmósfera como consecuencia de la respiración de los desintegradores (Aerts, 1997). Además, a través de la propia cadena de desintegradores fluye una cantidad importante de energía que, dependiendo del estado sucesional del sistema, puede acumularse en mayor o menor medida en el mantillo o en el suelo. Killham (1994), plantea que dos terceras partes de la biomasa se descompone por lo general en un año, después de lo cual el proceso se hace más lento debido a que algunos componentes de los residuos son descompuestos más lentamente que otros, y debido también, a que se forman sustancias estables que previenen subsecuentes ataques de los microorganismos del suelo.

Según, Singh y Gupta (1977), la descomposición consta de cuatro etapas 1) Trituración, que es el fraccionamiento de los tejidos. 2) Lixiviación, que se refiere a la pérdida de los compuestos más solubles por medio de corrientes de agua. 3) Catabolismo, proceso mediante el cual se transforman y se degradan moléculas orgánicas complejas en moléculas más sencillas (humificación) y en moléculas inorgánicas (mineralización). De ésta forma, los nutrientes pueden ser utilizados nuevamente por las plantas y se completa así, el ciclo de nutrientes (Swift y Anderson, 1989). 4), Neo formación de materia orgánica por los microorganismos. Por tanto, el producto final del rompimiento de la materia orgánica del suelo, si este está lo suficientemente aireado, es el dióxido de carbono, por lo que la producción de dióxido de carbono se puede utilizar como indicador de las tasas de descomposición (Killham, 1994).

Las tasas de descomposición de la hojarasca son afectadas por las condiciones ambientales, por la composición química de las hojas, por los organismos del suelo que desarrollan dicha función y por las condiciones fisicoquímicas del suelo (Keiser *et al.*, 2013; Cornwell *et al.*, 2008; Strickland *et al.*, 2008; Sullivan *et al.*, 1999; Zhang *et al.*, 1997).

A escala global, la composición química de la hojarasca y la temperatura son los controles dominantes en las tasas de descomposición (Zhang *et al.*, 2008). Sin embargo, en los bosques tropicales de tierras bajas con regímenes de temperatura isotérmicos, la disponibilidad de agua es reconocida como la principal limitación en las tasas de descomposición anuales (Powers *et al.*, 2009; Wieder *et al.*, 2009; Anaya *et al.*, 2007).

1.1.9 Factores que Afectan la Descomposición de la Hojarasca

La caída y descomposición de la hojarasca muestran patrones temporales que reflejan variaciones ambientales en los vientos, temperatura, y principalmente en la distribución de la precipitación. En los ecosistemas con una estación seca, la caída de hojarasca es máxima durante ese período (Álvarez-Sánchez y Guevara, 1993; Golley, 1983), y su descomposición es más rápida en el siguiente período húmedo (Anaya *et al.*, 2012), alcanzando tasas de descomposición hasta 30% más altas en estos períodos de alta humedad (Álvarez-Sánchez y Becerra, 1996).

El papel de la temperatura en el control de la descomposición es un tema de debate importante en la ciencia del cambio global contemporáneo. Si bien gran parte de la literatura sugiere que las tasas de descomposición aumentan predeciblemente con la temperatura (Kirschbaum, 2000,1995; Townsend *et al.*, 1997; Meentemeyer, 1984), algunos análisis recientes (Epstein *et al.*, 2002; Giardina y Ryan 2000; Liski *et al.*, 1999), sugieren que la descomposición puede ser menos sensible a la temperatura de lo que se pensaba.

Además de los factores abióticos las comunidades descomponedoras cumplen un rol importante en la descomposición de hojarasca (Schilling *et al.*, 2016). Evidencias recientes, muestran que los residuos vegetales se descomponen por consumidores especialistas (McGuire *et al.*, 2010; Scheu *et al.*, 2003), lo que sugiere que la relación planta-descomponedores es un proceso de gran especificidad, mucho más, de lo considerado previamente (Bezemer *et al.*, 2010; Strickland *et al.*, 2009). Varios estudios corroboran que la descomposición ocurre más rápidamente en los sitios cercanos a donde se produce la hojarasca con respecto a los lugares distantes, como consecuencia de la especialización de los descomponedores, lo cual se conoce como hipótesis de la “ventaja local” (Ayres *et al.*, 2009; Gholz *et al.*, 2000; Hunt *et al.*, 1988). Keiser *et al.* (2011), y Hansen (1999), encontraron que los descomponedores pudieron especializarse, acelerando la descomposición de la hojarasca, sin embargo, otros estudios han encontrado resultados muy diferentes (Gießelmann *et al.*, 2011; St. John *et al.*, 2011; McGuire *et al.*, 2010; Ayres *et al.*, 2006). Por consiguiente, para entender mejor las interacciones planta-descomponedores y sus efectos sobre la hipótesis de la ventaja local, es necesario estudiar de forma más profunda otros factores claves en esta

interacción como por ejemplo: calidad del sustrato, tipo de comunidad vegetal y condiciones de incubación de la hojarasca (Veen *et al.*, 2015).

Estudios realizados en BTS (Schilling *et al.*, 2016), encontraron que los suelos y la edad del bosque ejercen un fuerte control sobre la dinámica de la descomposición de la hojarasca. Este control puede ser directo a través de efectos sobre el microclima y los nutrientes, o indirecto a través de efectos sobre la “calidad” de la hojarasca, características intrínsecas de las especies y la estructura de la comunidad microbiana. También reportaron un aumento en la tasa de descomposición con el incremento de la edad del bosque, que puede estar mediado por diferencias en la biomasa aérea (Becknell y Powers, 2014).

Estudios realizados por Hu *et al.* (2006), Di Stefano y Fournier (2005), han demostrado que la descomposición de hojarasca podría generar anualmente entre el 69% y 87% de la energía para el crecimiento de los bosques y sistemas agrosilvopastoriles. La actividad biótica del suelo es la fuerza motriz para la transformación de la hojarasca en materia orgánica y el desarrollo y mantenimiento del ecosistema. Las fases de descomposición difieren en cada uno de los estratos del suelo y están influenciadas por factores abióticos como la temperatura, la humedad, la aireación y por la calidad de la hojarasca acumulada.

La relación C/N se ha considerado como un índice de la calidad de la hojarasca, que permite predecir la tasa de descomposición (Sánchez-Silva *et al.*, 2018; Erickson *et al.*, 2014; Xuluc *et al.*, 2003). Si la concentración de C en la hojarasca es alta y la de N muy baja habrá menos N disponible en el suelo que podrá ser inmovilizado por la microbiota desintegradora, y por lo tanto, habrá menos N para ser asimilado por las plantas. Jackson *et al.* (2013), observaron que la disponibilidad de N limita la descomposición. En las selvas tropicales, la amplia diversidad de especies y la variación interespecífica en la concentración de nutrientes, lignina y polifenoles, determinan el contenido de nutrientes. De esta forma, el tipo de materia orgánica en la hojarasca está fuertemente relacionado con la velocidad de su descomposición (Freschet *et al.*, 2012; Talbot y Treseder, 2012; Hattenschwiler y Jorgensen, 2010; Cuevas y Medina, 1988) lo cual influye en el crecimiento microbiano, el uso eficiente del C y las tasas de mineralización. Por tanto, la calidad de la composición química de la hoja se puede considerar como buen predictor del proceso de descomposición, a menor relación C/N y lignina/N, mayor calidad

(Scowcroft, 1997). Además los nutrientes más móviles (K, P) declinan rápidamente al inicio de la descomposición y el N se puede acumular (Cornejo *et al.*, 1994).

No se tienen resultados suficientes para la comprensión de los factores que controlan la renovación de C en ecosistemas limitados por el agua, además de algunos resultados contradictorios, que muestran poca correlación entre el proceso de descomposición y la precipitación. Amy and Vivanco (2006), demostraron que en ecosistemas semiáridos el control dominante se debe a la fotodegradación (control abiótico) y con menor incidencia, la baja disponibilidad de recursos en el suelo (control biótico). La radiación total y la atenuación de la radiación ultravioleta-B, causaron una reducción de la hojarasca del 60% y 33% respectivamente, como resultado de la descomposición.

1.1.10 Papel de los Descomponedores: Hongos Saprófitos y Micorrízicos

Después del clima y de la composición química de las hojas, la comunidad descomponedora representa el tercer factor más importante que influye sobre las tasas de descomposición (Schilling *et al.*, 2016). Diferentes estudios documentan que la actividad biológica de los descomponedores puede ser limitada por diferentes factores (*i.e.* la precipitación, la temperatura, y la capacidad de retención de agua de los suelos (Strickland *et al.*, 2015; Keiser *et al.*, 2013; Wall *et al.*, 2008). Estos factores producen cambios en la composición de las comunidades microbianas (bacterias y hongos micorrízicos) (Fernandez and Kennedy, 2015; Midgley *et al.*, 2015; Evans and Wallenstein, 2014; Phillips *et al.*, 2013).

La clasificación de las interacciones micorrízicas se utiliza para describir diversos tipos de simbiosis que se establecen entre las raíces de las plantas y ciertos grupos de hongos, y se conocen como: ectomicorrizas y endomicorrizas. Las ectomicorrizas es una simbiosis extracelular y las endomicorrizas es intercelular, esta última incluye la micorriza arbuscular (AM) (Bonfante y Género, 2010). Los hongos que establecen esta simbiosis reciben azúcares de las plantas hospederas y las plantas reciben principalmente fósforo (P) y nitrógeno (N) a través de las hifas asociadas, de esta forma, el principal beneficio para ambos actores es el intercambio de nutrientes (Read y Pérez-Moreno, 2003).

Estas asociaciones se encuentran distribuidas en ecosistemas naturales de regiones tropicales (Moyersoen *et al.*, 1998; Newbery *et al.*, 2000), templadas y boreales (Heijden

et al., 1998). En términos generales, el tipo de micorriza dominante en las regiones tropicales es la micorriza arbuscular (MA) la cual forma simbiosis con el 90% de las plantas terrestres (Bonfante y Género, 2010). Además, presenta una amplia distribución mundial aunque puede ser muy heterogénea en un mismo sitio en cuanto a variedad y cantidad, lo que es un requisito importante para que la planta obtenga el máximo beneficio de la asociación (Sieverding, 1986). Por otro lado, la simbiosis ectomicorriza (ECM), a pesar de no ser un elemento dominante en los trópicos como en las regiones templadas y boreales, cuando se encuentra presente generalmente lo es. Las ECMs también son abundantes en áreas tropicales, dominadas por especies, nativas o introducidas, de *Pinus*, *Eucalyptus*, *Casuarina* y *Acacia* (Pérez-Moreno y Read, 2004), en los cuatro géneros se establecen tanto ECM como MA (Tawarayaa *et al.*, 2003; Founoune *et al.*, 2002; Brundett *et al.*, 1996).

Esta estrecha relación entre simbiosis origina frecuentemente una dependencia de las plantas asociadas, siendo entonces la ectomicorriza usualmente una relación obligada. Géneros completos de árboles como *Abies*, *Betula*, *Pinus*, *Picea*, *Fagus* y *Quercus*, que cubren extensas áreas del planeta, no sobrevivirían en condiciones naturales en ausencia de la simbiosis ECM (Smith y Read, 1997). También hay géneros de distribución más tropical que presentan simbiosis con ECM, como por ejemplo de la familia Polygonaceae y Leguminosae (Pérez-Moreno y Read, 2004). Aparentemente, los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) no tienen especificidad en la elección de sus hospederos sin embargo, diferencias en los efectos que las especies de HMA causan sobre el crecimiento de los individuos de especies vegetales, indican que éstas responden a especies específicas de HMA (Smith y Read, 1997),

Los hongos saprófitos y micorrízicos juegan un papel importante en la biología de los suelos, al ser uno de los principales componentes de la comunidad microbiana y cumplir varias funciones, tales como: contribuyen a la descomposición de la materia orgánica y liberan nutrientes que son absorbidos por las plantas (Wilson *et al.*, 2009), aumentan la tolerancia a condiciones de estrés abiótico, mejoran la estructura del suelo, los balances de gases y los ciclos biogeoquímicos del suelo (Rilling *et al.*, 2015), aumentan la diversidad y la productividad de las plantas en un ecosistema determinado (Azcón-Aguilar y Barea, 1997), e influyen en la multifuncionalidad de los ecosistemas (Van der Heijden *et*

al., 2015). Por tanto, uno de los desafíos más grandes de la ecología es desentrañar el impacto relativo de las interacciones entre los factores locales bióticos y abióticos, sobre la descomposición de hojarasca (Schilling *et al.*, 2016; Garcia-Palacios *et al.*, 2013; Keiser *et al.*, 2013; Schimel y Schaeffer, 2012; Hattenschwiler y Gasser, 2005). Frecuentemente, estos factores covarían debido a la retroalimentación entre las plantas y las comunidades del suelo. Por ejemplo, sitios dominados por árboles asociados con ECM difieren de los dominados por árboles AM en términos de la calidad de la hojarasca, estructura y composición de las comunidades desintegradoras y disponibilidad de nutrientes inorgánicos (Midgley *et al.*, 2015). Por otro lado, las plantas que producen hojarasca con alta calidad (baja relación C/N y de lignina/N), a menudo promueven comunidades microbianas dominadas por bacterias que descomponen de forma más rápida la materia orgánica y como resultado una mayor disponibilidad de N en el suelo (Phillips *et al.*, 2013; van der Heijden *et al.*, 2008; Cornelissen *et al.*, 2001). Por el contrario, las plantas que producen hojas con poca calidad, están dominadas por hongos que descomponen más lentamente y se adaptan a la baja disponibilidad de N. Por lo tanto, las plantas pueden influir en la tasa de descomposición de hojarasca, que a su vez, están influenciadas por el fuerte efecto que tiene las características del terreno sobre la disponibilidad de recursos; sin embargo, la importancia relativa de estos factores es actualmente poco conocida.

1.1.11 Métodos de Estudio de la Descomposición de Hojarasca

Existen varios tipos de procedimientos para estimar la descomposición de hojarasca (e.g. el balance de masa o equilibrio de masa, las hojas atadas, las bolsas de hojas y el de bolsas de té (Karberg *et al.*, 2008).

El método del balance de masa se utiliza para estimar la descomposición en un ecosistema completo, y se emplea cuando las mediciones directas son demasiadas complicadas o costosas. Este método supone que la descomposición anual de la hojarasca (k) debe ser igual a la caída anual de hojarasca fresca ($\text{Mg C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) entre la masa de hojarasca detrítica; siempre y cuando la masa de hojarasca detrítica (Mg C ha^{-1}) almacenada en el ecosistema permanezca constante (Schlesinger, 1997). Por tanto, supone un estado estacionario de la masa detrítica del suelo, complicando la interpretación de las tasas de descomposición calculadas. Se realiza la colecta de la hojarasca mediante trampas y se recoge la masa de hojarasca acumulada en el suelo en

un área conocida (generalmente 1x1 m²). Las estimaciones por este método son imprecisas y no recomendables en periodos cortos de tiempo (Karberg *et al.*, 2008).

En el método de las hojas atadas las hojas individuales se atan juntas en paquetes mediante un hilo de nylon, y los paquetes se anclan en puntos fijos donde serán recogidas con una frecuencia determinada. Las muestras colectadas se secan al horno y se pesan de forma individual. Este método es muy útil para determinar la descomposición en sus primeras etapas, facilitando la actividad de macroinvertebrados que son generalmente excluidos por las bolsas de malla (McKee y Faulkner, 2000). Este procedimiento no es recomendable en estudios de larga duración, para evitar sobreestimaciones (Karberg *et al.*, 2008).

Otro método que es ampliamente utilizado para estimar la descomposición de hojarasca en la superficie del suelo, se conoce como bolsas de hojarasca. La hojarasca se coloca sobre el suelo dentro de bolsas de malla las cuales son recogidas a intervalos para la medición de la masa remanente. El tamaño de la malla, es decir el diámetro de los orificios de la malla depende de los objetivos de la investigación, de manera que el tamaño permita el acceso o la exclusión de grupos funcionales de descomponedores a las muestras incubadas (Karberg *et al.*, 2008). Una malla muy pequeña no sólo excluye a ciertos organismos, también impide la pérdida de muestras al suelo mineral. Harmon y Lajtha (1999), recomiendan el empleo de fibra de vidrio, en sitios donde la intensidad de la luz degradará el nylon y otros materiales. Si el objetivo es permitir el acceso de la macrofauna, varios autores sugieren utilizar un tamaño de malla de 2 mm (Coleman *et al.*, 1999; Robertson y Paul, 1999). El contenido de las bolsas o sacos es un aspecto importante en estos estudios, el tamaño de las bolsas en general, debe ser apropiado según el tipo de hojarasca, siendo las bolsas de 20 x 20 cm las más comunes.

El Índice de bolsa de té (TBI), es un método único, sencillo y multifuncional que requiere pocos recursos, un mínimo de conocimiento previo y se ajusta a las necesidades de mejorar el estado del conocimiento actual de la descomposición y su extrapolación a nivel mundial (Keuskamp *et al.*, 2013). Consiste en incubar bolsas de té verde Lipton (EAN: 87 22700 05552 5) y un té Lipton Rooibos (EAN: 87 22700 18843), a una profundidad de 8 cm. Las bosas se recogen cada 90 días para que sean limpiadas, secadas (durante 48 h

a 70 °C en una estufa) y pesadas, para determinar el peso restante. Este método innovador, rentable y estandarizado utiliza dos tipos de té comercialmente disponibles como kits de prueba, permite construir una curva de descomposición con una medición en el tiempo y la determinación de dos parámetros 1) velocidad de descomposición (K) y 2) la estabilidad del proceso de descomposición (factor S). De acuerdo con su sensibilidad y robustez en ecosistemas y biomas contrastantes, el método puede ser una excelente referencia con el potencial adecuado para aumentar la confiabilidad de las estimaciones del flujo de C (Keuskamp *et al.*, 2013; Wieder y Lang, 1982). Además, responde a diferencias en las condiciones abióticas, tales como, la temperatura del suelo y la humedad. Este último aspecto, es una de las limitantes del método conocido como balance de masa o enfoque de equilibrio de masas, muy utilizado para determinar la tasa de descomposición de la hojarasca (k) en ecosistemas enteros.

Algunos métodos tienen grandes incertidumbres, al no considerar el efecto que tienen las diversas interacciones que se establecen entre los factores climáticos y la descomposición (Fritz *et al.*, 2011). En este sentido Keuskamp *et al.* (2013), y Heimann y Reichstein (2008) plantean, que estas incertidumbres solo se resuelven mediante una evaluación más precisa de la descomposición del material vegetal en condiciones naturales.

La mayoría de las investigaciones emplean muestras pertenecientes a pocas especies y son incubadas en el suelo de forma independiente, de esta forma, se elimina el efecto de la composición química de las hojas (Schilling *et al.*, 2016). Sin embargo, cuando se desea un experimento más realista se pueden utilizar mezclas proporcionalmente representativas de las especies de interés (Karberg *et al.*, 2008).

En ecosistemas forestales donde las tasa de descomposición son rápidas y hay poca acumulación de hojarasca los valores de k son superiores a 1, mientras que en ecosistemas con tasa de descomposición lentas, los valores de k son inferiores a 1 (Alvarez *et al.*, 1992).

1.1.12 Influencia de la Topografía en la Producción y Descomposición de la Hojarasca

En México existen diferentes condiciones topográficas (sierras, llanuras y lomeríos), que surgieron por diferentes procesos geológicos que se desarrollaron en esta región. A nivel más local, las diferencias en la orientación de las laderas influyen sobre la distribución y composición de la vegetación. Las laderas pedregosas con fuertes pendientes, propician que parte del suelo o rocas se depositen por gravedad en las partes bajas de la misma, es decir, en piedemonte y en el fondo de los valles. De forma que, las zonas más elevadas presentan suelos más someros, a menudo, con afloramientos de la roca madre (Espinosa, 2012). Esto da lugar a una mayor diversidad de hábitats y a un mayor desarrollo de la vegetación en el piedemonte y en el fondo de los valles, en comparación con las partes elevadas (Markesteyn *et al.*, 2010; Valencia *et al.*, 2004). Varios estudios han documentado la importancia de la variación topográfica en la distribución de especies de plantas (Espinosa *et al.*, 2011; Balvanera y Aguirre, 2006), en la composición y riqueza de las comunidades vegetales (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2015; Dupuy *et al.*, 2012). Pocos estudios en distintos tipos de ecosistemas, muestran relaciones entre la composición de especies y la estructura de la vegetación con otros factores como: la altitud, la pendiente, y la orientación; siendo más escasos los estudios que describen procesos como la producción y la descomposición de hojarasca en sitios ubicados en cerros o pendientes (Huechacona-Ruiz, 2016; von Arx *et al.*, 2012).

La pendiente influye en la infiltración del agua, la escorrentía y la erosión, así como en los procesos de sedimentación, lo cual afecta la génesis del suelo y el desarrollo de la vegetación (Malhi, 2012). La pendiente y las características del suelo afectan profundamente la estructura de la vegetación, así como en la productividad en términos de crecimiento y la fenología de las especies (Lott *et al.*, 1987; Medina Klinge, 1983).

Otros estudios han documentado diferentes factores que son determinantes en la producción y descomposición de hojarasca. En este sentido, Gaspar *et al.* (2015), reportaron la densidad arbórea, el área basal, la orientación de la ladera y la fertilidad del suelo como factores fundamentales que afectan la producción de hojarasca. La materia orgánica incrementa la retención de humedad y el aporte de nutrientes (Lavelle *et al.*, 1993), y se ha señalado que los suelos con escasa materia orgánica o baja fertilidad

pueden acentuar el estrés hídrico y traer consigo una mayor abscisión de hojas, sobre todo en especies caducifolias, y así aumentar la producción de hojarasca (Kumar y Deepu, 1992; Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1990). Por otro lado, la altitud, la orientación de las laderas, la cobertura del dosel y la capacidad de retención de humedad del suelo inciden en la descomposición de la hojarasca (Schilling *et al.*, 2016; Vitousek *et al.*, 1994). Los efectos de la orientación sobre las características del suelo y de la vegetación serán más pronunciados en sitios donde la aridez, promueve variaciones extremas en la humedad del suelo (Malhi, 2012). Estudios como el de von Arx *et al.* (2012) y Sariyildiz *et al.* (2008), reportan un mayor déficit hídrico en las laderas expuestas al suroeste, por presentar mayor exposición al sol, con consecuencias negativas en la retención de humedad del suelo y en la actividad de los microorganismos descomponedores. Por lo tanto, la disponibilidad de agua es uno de los factores más importantes en los BTS, por su papel en el establecimiento, supervivencia y desarrollo de las plantas, que condiciona tanto los gradientes espaciales como las interacciones bióticas, que a su vez, influyen en la dinámica de las poblaciones y en el funcionamiento del ecosistema (Balvanera *et al.*, 2011, Espinosa *et al.*, 2011; Mooney *et al.*, 1993; Martínez-Yrizar *et al.*, 1992; Ruthenberg, 1980).

Por una parte, Méndez-Alonzo *et al.* (2013), reportan que en las zonas ubicadas en planicie hay una tendencia a una mayor abundancia de especies perennifolias, mientras que en zonas de cerro hay mayor abundancia de especies deciduas. Por otro lado, en la misma área del presente estudio, Sanaphre-Villanueva *et al.* (2017) encontraron el patrón opuesto. Estudios realizados por Hernández-Stefanoni *et al.* (2015) y Dupuy *et al.* (2012) en BTS en la Península de Yucatán, encontraron mayor área basal y altura de la vegetación en sitios ubicados en zonas planas así como, una mayor abundancia, cobertura vegetal, densidad de individuos y número de especies en las zonas correspondientes a cerros. En la misma zona de estudio, Huechacona-Ruiz (2016), no encontró diferencias significativas en la producción de hojarasca en diferentes categorías topográficas (zonas planas y de cerros), este último con pendientes menores de 35%. Otros resultados obtenidos por Martínez-Yrizar y Sarukhán (1990), muestran que la producción promedio anual de hojarasca, fue significativamente menor en sitios con pendientes pronunciadas (entre 35-85%) que en sitios planos (pendientes menores del 10%) atribuyendo dicho comportamiento al efecto de la pendiente y las características del

suelo, especialmente el contenido de humedad del suelo, en la distribución de la biomasa en los bosques.

En cualquier caso, es necesario indicar que los trabajos realizados se han restringido a la evaluación del efecto de la topografía, pero no está claro qué factores asociados a ésta son los que realmente estarían provocando esta variación de la diversidad y en los procesos biológicos (Balvanera *et al.*, 2011). Por tanto, es necesario realizar estudios más detallados que relacionen diferentes aspectos como: las características topográficas, la estructura del bosque, los atributos físicos del sitio, y los procesos de producción y descomposición de hojarasca (Gaspar *et al.*, 2015; Körner, 2007); y consideren cambios en la composición de especies de plantas durante la sucesión.

1.1.13 Sucesión y su Relación con la Producción y la Descomposición de Hojarasca

La mayor parte de los bosques tropicales primarios del mundo han sido afectados por actividades humanas, perdiéndose gran cantidad de la vegetación original; sin embargo, el abandono de terrenos agropecuarios ha permitido que los bosques tropicales se regeneren naturalmente, dando lugar a los bosques secundarios (FAO, 2010). Se espera que la cobertura e importancia de estos bosques siga aumentando por lo que resulta vital entender qué funciones y servicios pueden ser provistos por ellos, y hasta qué punto el funcionamiento del ecosistema se recupera durante la sucesión (Letcher y Chazdon, 2009). Esto contribuye a la comprensión de la sostenibilidad, el mantenimiento de sus funciones y los servicios en futuros paisajes (Melo *et al.*, 2013; Nadrowski *et al.*, 2010).

La sucesión es un fenómeno donde se produce un cambio (reemplazo) temporal en la composición de especies y estructura de la vegetación, después de la apertura o formación de sitios que son originados por un disturbio natural o antropogénico, que generalmente afecta superficies de al menos 1 ha (Pinto *et al.*, 2011; Chazdon, 2008; 2003; Martínez-Ramos y García-Orth, 2007; Capers *et al.*, 2005). Como consecuencia de la sucesión se producen diferentes cambios: poblacionales, en los ciclos biogeoquímicos, en la estructura y composición de las comunidades, y en la biodiversidad (Glenn-Lewin y van der Maarel, 1992). Los cambios temporales en la composición de la comunidad son

consecuencia natural de las interacciones entre las especies con diferentes estrategias de historia de vida (Morin, 2011; van Breugel *et al.*, 2007).

Los ecólogos distinguen dos tipos de sucesión: primaria y secundaria. La sucesión primaria, es un proceso lento que ocurre en sitios en donde no había vegetación previamente (Morin, 2011; Zimmerman *et al.*, 2008; Begon *et al.*, 2005) y las especies colonizadoras arriban desde sitios distantes, transformando el ambiente antes de que se establezcan otras especies. Por otro lado, la sucesión secundaria, se produce en sustratos que han mantenido vegetación anteriormente, de forma que subsiste un legado biológico (Morin, 2011; Chazdon, 2008; Begon *et al.*, 2005). Según Glenn-Lewin y van der Maarel, (1992), existen otros tipos de sucesión, como la sucesión autogénica (controlada por procesos que ocurren dentro de un sitio particular) y la sucesión alogénica (ocurre por procesos externos al sitio). Por otro lado, también se distingue entre sucesión estacional (referida a la fenología regular anual de abundancia o actividad que ocurre sin la pérdida permanente o adición de especies de la comunidad) y la sucesión cíclica (ocurre en circunstancias especiales en las que un pequeño número de especies tiende a sustituirse de manera cíclica a lo largo del tiempo).

Teniendo en cuenta que la sucesión es un proceso ordenado de auto-organización de un sistema complejo, se considera que existe una secuencia de fases. La secuencia y la duración de las fases sucesionales pueden variar sustancialmente entre bosques tropicales y otros tipos de bosques, dependiendo de la naturaleza de la perturbación inicial, la capacidad de colonización de las especies, la estructura del bosque y la calidad del suelo (Chazdon, 2014). En bosques tropicales húmedos y templados se describen cuatro fases de sucesión: 1) etapa inicial (0-10 años), 2) etapa intermedia (10-25 años) y 3) etapa tardía (25-200 años) y 4) bosque maduro, cada fase tiene sus particularidades. La primera fase de la sucesión secundaria es a menudo, dominada por especies herbáceas, arbustos y lianas (Gómez y Yanes, 1981; Toky and Ramakrishnan, 1983; Ewel, 1983; Finegan, 1996). Cambios dramáticos ocurren en la estructura y composición de la vegetación, donde las especies leñosas rápidamente colonizan los campos abandonados (Guariguata y Osterberg, 2001; Brown and Lugo, 1990). El rápido crecimiento de árboles colonizadores (pioneros) puede provocar el cierre del dosel en solo 5-10 años después del abandono. La regeneración leñosa temprana consiste en nuevos

reclutas de plántulas que se originan a partir de la lluvia de semillas y del banco de semillas (Benitez *et al.*, 2001), así como rebrotes; estos últimos en ocasiones dominan la comunidad leñosa temprana (Kammesheidt, 1998; Uhl *et al.*, 1981).

Oliver y Larson, (1990), plantean que el cierre del dosel señala el comienzo de la segunda fase, denominada fase de exclusión de tallos, dominada por árboles pioneros de vida corta). Estos árboles, aumentan rápidamente en área basal y altura, por lo que la disponibilidad de luz del sotobosque comienza a disminuir drásticamente. Estos cambios, se deben a la disminución de la densidad de semillas de especies leñosas y la alta mortalidad de especies intolerantes a la sombra (Capers *et al.*, 2005), de esta forma se afecta la productividad del ecosistema. La baja disponibilidad de luz en el sotobosque favorece el establecimiento de árboles tolerantes a la sombra, así como especies de palmas que fueron dispersadas desde la vegetación circundante.

La tercera fase de la sucesión, corresponde con la etapa de reiniciación del sotobosque se caracteriza por un cambio gradual en la composición de especies, fundamentalmente en el dosel, donde los árboles pioneros de corta vida son reemplazados por árboles pioneros de larga vida. El avance de la regeneración en el soto-bosque a menudo presenta especies de bosques maduros (Chazdon *et al.*, 1998; Denslow and Guzman 2000). Eventualmente la muerte de árboles longevos crea espacios que incrementan la disponibilidad de recursos para nuevos reclutas. Finalmente, la última fase, la de bosque maduro, se caracteriza por una compleja estructura vertical y horizontal debido a la presencia de árboles grandes, viejos, y arquitectura del dosel y vegetación del sotobosque diversa (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). La estructura del bosque facilita condiciones microambientales que favorecen el establecimiento de la fauna descomponedora y por consiguiente la descomposición de la hojarasca.

La sucesión en BTS puede ser diferente de la reportada en los BTH. En BTS puede haber un menor número de fases, al estar ausentes los árboles pioneros de vida larga como reportan Lebrija-Trejos *et al.* (2008), aunque otros estudios en BTS (e.g. Saenz-Pedroza *et al.*, 2020; Kennard, 2002), reportan la existencia y dominancia de este grupo de especies. Por otra parte, también hay diferencias en el reemplazo de estrategias de vida para la adquisición y conservación de recursos. En BTS, generalmente se produce un reemplazo de las especies de sucesión temprana con estrategias conservadoras para

poder enfrentar el ambiente seco y caluroso, por las especies de sucesión tardía con rasgos adquisitivos que se benefician de un ambiente más fresco y una mayor disponibilidad de agua (Buzzard *et al.*, 2015; Lohbeck *et al.*, 2013; Alvarez-Añorve *et al.*, 2012; Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). Se ha documentado que las altas tasas de reemplazo de las especies tienen lugar en etapas sucesivas tempranas, es decir, en las primeras dos décadas (Lohbeck *et al.*, 2012; van Breugel *et al.*, 2007). Las raíces profundas de las especies tempranas ayudan a entender por qué las especies con hojas grandes y baratas pueden prosperar en ambientes más secos (Pineda-García *et al.*, 2013). Adicionalmente, las especies de edades tempranas invierten en grandes cantidades de semillas pequeñas que puedan viajar grandes distancias, por el contrario, las especies tardías invierten en semillas más grandes que se dispersan a través de dispersores bióticos (Lohbeck *et al.*, 2013; Hammond y Brown, 1995).

Algunos estudios en BTS reportan patrones de reemplazo de especies diferentes en la sucesión (Villanueva-Sanaphre *et al.*, 2017). La interpretación del proceso aún no está clara, teniendo en cuenta que la recuperación de la riqueza de especies y la composición dependen de los cambios en la estructura. Algunos investigadores, documentaron una recuperación lenta de la estructura del bosque (Murphy y Lugo 1986; Ewel, 1977) y otros reportan una recuperación más rápida con respecto a otros bosques tropicales (Vieira y Scariot, 2006; Ruiz *et al.*, 2005; Ceccon *et al.*, 2002). Este último resultado se atribuye a la menor complejidad en la estructura y en la composición de las especies en los BTS (Chazdon *et al.*, 2007).

Los cambios drásticos que se producen en las condiciones biológicas y ambientales a lo largo del tiempo durante la sucesión, no solo representan una oportunidad ideal para analizar el ensamblaje de las comunidades (Lasky *et al.*, 2014), sino que también ayudan a entender las estrategias que mantienen a las poblaciones e inferir algunos aspectos relacionados con la funcionalidad del ecosistema, basados en los procesos de producción y descomposición de la hojarasca.

1.1.14 Estrategias de vida de las plantas en BTS con relación a la sucesión

La sucesión secundaria contribuye en la distribución y diversidad ecológica de las especies vegetales (Toledo *et al.*, 2012), debido a que producen cambios en la

disponibilidad de agua y por lo tanto de nutrientes así como en las condiciones microambientales (Lasky *et al.*, 2014). Diferentes estudios en BTS describen condiciones ambientales estresantes en edades sucesionales tempranas, como son: ambiente seco, soleado y con elevadas temperaturas del aire y el suelo (Lohbeck *et al.*, 2015; Paz *et al.*, 2015; Lebrija-Trejos *et al.*, 2011;). Teniendo en cuenta estas condiciones ambientales, podrán establecerse con éxito, las especies con caracteres asociados a estrategias conservadoras de recursos (eg. raíces profundas, hojas con pulvinos y bajo índice de área foliar (Williams-Linera *et al.*, 2011). Mientras que dentro de las características fundamentales de las especies tardías con estrategias adquisitivas se tienen: hojas predominantemente enteras y perennes y semillas grandes dispersadas por animales (Lohbeck *et al.*, 2015). Sin embargo, Lebrija-Trejos *et al.* (2010), Lohbeck *et al.* (2013) y Sanaphre-Villanueva *et al.* (2017), documentaron inconsistencias en los patrones de rasgos adquisitivos y conservadores, con patrones mixtos durante la sucesión en bosques secos de México.

Chave *et al.* (2009), describen la disyuntiva entre la asignación de biomasa a fibras, paredes celulares de vasos y traqueidas, o el favorecer el almacenamiento y conducción de agua, conocida como disyuntiva entre la eficiencia hidráulica del tallo vs la seguridad hidráulica. Generalmente, las especies deciduas son más eficientes en la conducción de agua, pueden sostener altas tasas fotosintéticas, sin embargo, son susceptibles a la cavitación. Por el contrario, las perennifolias tienen una capacidad más reducida de transporte de agua y de fotosíntesis, pueden funcionar con potenciales hídricos del suelo mucho más bajos antes de que ocurra la formación de émbolos que obstruyan el movimiento del agua en el xilema, por tanto, son más resistentes a la cavitación (Méndez-Alonzo *et al.*, 2012).

Por otro lado, se plantea la disyuntiva entre profundidad de raíces vs capacidad de almacenamiento de agua en la albura (Paz *et al.*, 2015). En BTS, las especies de fases tempranas de la sucesión, sometidas a condiciones más rigurosas de sequía, y que en general presentan baja capacidad de almacenar agua en la albura, muestran un sistema de raíces de mayor longitud y de mayor profundidad. Por el contrario, el almacenamiento de agua en la albura, está asociado principalmente con especies de fases tardías de la sucesión, y a la vez, con la presencia de raíces someras (Paz *et al.*, 2015).

Para comprender mejor el recambio de especies a través de gradientes ambientales, como respuesta a la disponibilidad de recursos, es necesario tener conocimiento de las posibles respuestas de las plantas. Cuando hay limitaciones de los recursos, predomina la estrategia lenta, conservadora o tolerante al estrés, con especies que retienen los recursos por más tiempo. Por otro lado, la estrategia rápida (adquisitiva o productiva) con especies que usan los recursos de forma acelerada mediante órganos de bajo costo, es favorecida en ambientes con alta disponibilidad de recursos (Sanaphre-Villanueva, 2016).

Mediante el análisis de los caracteres funcionales se puede entender la dinámica de las comunidades de plantas que se establecen en diferentes fases de la sucesión (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). Este enfoque, a su vez, ayuda a entender el comportamiento de la producción y la descomposición de hojarasca como consecuencia del desarrollo y establecimiento de especies con diferentes estrategias de vida.

1.2 JUSTIFICACION

La deforestación y la degradación son las principales amenazas que afrontan los bosques tropicales, poniendo el riesgo hasta el 80 % del intercambio de carbono con la atmósfera e incidiendo en el mantenimiento y estabilidad del clima global (IPCC, 2014; Turner *et al.*, 2010) y en la biodiversidad (MEA, 2005). Aproximadamente el 42% de los bosques tropicales del mundo son bosques estacionalmente secos (BTS) y su estado de conservación es crítico ya que han experimentado tasas de deforestación muy altas, incluso mayores a las de los bosques tropicales húmedos, llegando a destruirse hasta un 60% de estos ecosistemas en el Neotrópico (Hansen *et al.*, 2013; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2013; Cairns *et al.*, 2000;). Quizás por estas razones, los BTS son considerados uno de los ecosistemas más amenazados en el Neotrópico y en el mundo (Banda-R *et al.*, 2016; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2013; Balvanera, 2012). Asimismo, han sido considerados como vulnerables, ya que la fenología predominante de las especies los hace más sensibles a los cambios en la temperatura ambiental y del CO₂ atmosférico (IPCC, 2001). Los BTS tienen una estructura vertical, diversidad de especies, e interacciones entre las especies menores que los BTH (Chazdon y Arroyo, 2013), además de las condiciones climáticas cambiantes que amenazan con hacer más extremas las condiciones de aridez y desertificación (OMM, 2015). Por otra parte, Sánchez- Azofeifa *et al.* (2013, 2005), plantearon la comprensión limitada que se tiene de los procesos ecológicos en los BTS,

aspecto fundamental en las políticas para la protección y conservación de estos ecosistemas.

En este sentido, varias investigaciones apuntan hacia la necesidad del estudio de diferentes procesos ecológicos, como la producción y descomposición de hojarasca, los cuales contribuyen a la comprensión y el entendimiento de la funcionalidad de estos ecosistemas. La caída de hojarasca y su descomposición son procesos relacionados con la transferencia de energía y los ciclos biogeoquímicos (Aceñolaza *et al.*, 2009), la materia orgánica (Liu *et al.*, 2004) y representan el mayor flujo de nutrientes de la vegetación al suelo. Por esto, la medición de la producción de hojarasca ha sido utilizada como una medida de la productividad primaria neta (Vargas y Varela, 2007), que contribuye al mantenimiento de la biodiversidad biológica (Zamboni y Aceñolaza, 2004; Carnevale y Lewis, 2001). Por ende, estimar la producción y descomposición de hojarasca contribuye a conocer los procesos que determinan la productividad del ecosistema y el papel que juegan estos ecosistemas como fuentes o sumideros de carbono (IPCC, 2014).

Aunque existen numerosas investigaciones en ecosistemas forestales tropicales que se han enfocado en la producción de hojarasca (Huechacona-Ruiz, 2016; Lawrence, 2005; Epstein *et al.*, 2002; Sundarapandian y Swamy, 1999; Babbar y Ewel, 1989), y en su descomposición (Sánchez-Silva *et al.*, 2018; Schilling *et al.*, 2016; Keiser *et al.*, 2013; Zhang *et al.*, 2008; Del Valle-Arango, 2003), el conocimiento del efecto de diferentes factores climáticos y de la vegetación sobre ellos es aún limitado. Además, Negrete (2004), plantea, la relevancia de hacer estudios que evalúen simultáneamente la producción y descomposición de la hojarasca a lo largo de gradientes sucesionales. Así estos procesos se pueden evaluar en las diferentes fases de recuperación del ecosistema.

1.3 PREGUNTAS DE INVESTIGACION

1-¿Cuál es la producción promedio anual, estacional y mensual de hojarasca en el bosque tropical seco subcaducifolio de Kaxil-Kiuic?

2-¿Cómo varía la producción anual de hojarasca y la tasa anual de descomposición foliar de especies dominantes en rodales con diferente edad sucesional, y entre zonas con diferente posición topográfica?

3-¿Cómo varía la producción estacional y mensual de hojarasca en este bosque?

4-¿Cómo se relacionan las variables climáticas (humedad del aire, temperatura, precipitación, velocidad del viento) con la producción de hojarasca en este bosque?

5-¿Cómo se relacionan las variables macro y microclimáticas con la tasa anual de descomposición foliar?

1.4 HIPÓTESIS

1. En los BTS, a medida que avanza el proceso de sucesión aumenta la altura, la biomasa aérea, el índice de área foliar, con cambios en la composición de especies. Considerando, que la biomasa aérea y la proporción de especies deciduas aumentan con la edad de sucesión, esperamos que la producción de hojarasca también aumente con la edad, y se asocie positivamente con la biomasa aérea y el área basal, especialmente de especies deciduas.
2. Los sitios con pendiente presentan limitaciones en la disponibilidad de agua y nutrientes minerales, por lo que esperamos el predominio de especies tolerantes a la sequía (de hojas longevas y mayor biomasa radical para obtener agua). De esta forma, esperamos una menor producción de hojarasca en sitios en pendiente comparado con sitios planos.
3. La producción de hojarasca en BTS se asocia con periodos de estrés hídrico, por lo que esperamos que se asocie negativamente con la precipitación mensual, estacional y anual y positivamente con la temperatura máxima y el déficit de presión de vapor.
4. La composición química de las hojas (cantidad de N, C, la relación C/N y la dureza de las hojas) son determinantes en la descomposición de la hojarasca (Keiser *et al.*, 2013; Zhang *et al.*, 2008). Por lo que esperamos que el contenido foliar de nutrientes de las especies determine el ranking en la tasa de descomposición, asociada positivamente con el contenido de N, y negativamente con la relación C/N y la dureza de las hojas.
5. La cobertura del dosel induce y modera cambios microambientales, fundamentalmente en la temperatura, la humedad del aire y el suelo (von Arx *et al.*, 2012). Durante la sucesión de BTS, el dosel se va cerrando y produce ambientes menos secos en el sotobosque, con menor radiación solar y temperatura en la superficie del suelo, y mayor humedad relativa y del suelo. Por lo tanto, se esperaría un aumento en la tasa de descomposición de la hojarasca con la sucesión, ya que las condiciones microambientales favorecen el establecimiento y la actividad de los descomponedores.
6. La inclinación de la pendiente propicia el escurrimiento del agua desde las partes altas a las más bajas, con arrastre de partículas orgánicas y de suelo. De esta forma, las zonas

CAPÍTULO I

más elevadas presentan suelos más someros con menor capacidad de retención de humedad, condiciones desfavorables para los descomponedores. Por tanto, se esperaría que en zonas en pendiente dominen las especies perennifolias, que presentan menor concentraciones de nutrientes foliares que las deciduas, por ende, menor tasa de descomposición que en los sitios planos.

OBJETIVOS

1.5 OBJETIVO GENERAL

-Analizar la dinámica temporal de la producción anual de hojarasca en BTS de Yucatán y la tasa de descomposición del material foliar de especies dominantes, así como el posible efecto de la edad de sucesión, la posición topográfica y variables climáticas.

1.6 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1-Estimar la dinámica temporal (inter-anual, estacional y mensual) de la producción de hojarasca.
- 2-Comparar la producción anual de hojarasca entre cinco categorías de edad sucesional (3-5, 10-17, 18-25, 60-79 y >80 años).
- 3-Comparar la producción anual de hojarasca entre dos condiciones topográficas (sitios planos y sitios en pendiente) en rodales de edades avanzadas (> 60 años).
- 4-Identificar las relaciones existentes entre los patrones temporales de producción de hojarasca con variables climáticas (precipitación, humedad relativa del aire, temperatura, velocidad del viento).
- 5-Comparar la tasa anual de descomposición foliar entre especies dominantes, entre categorías de edad sucesional (8-10, 15-22, 23-30, 65-84, y >85 años) y entre posiciones topográficas (plano y en pendiente).
- 6-Analizar el patrón temporal de pérdida de masa foliar seca de las especies dominantes.
- 7-Evaluar las relaciones existentes entre la tasa de descomposición foliar de las especies dominantes y variables macro y micro ambientales.

CAPÍTULO II

**INFLUENCIA DE MÚLTIPLES FACTORES EN LA PRODUCCIÓN ESTACIONAL
E INTERANUAL DE LA HOJARASCA EN UN BOSQUE TROPICAL SECO EN
MÉXICO**

**MULTIPLE FACTORS INFLUENCE SEASONAL AND INTERANNUAL
LITTERFALL PRODUCTION IN A TROPICAL DRY FOREST IN MEXICO**

Hernán Morffi-Mestre¹, Gregorio Ángeles-Pérez², Jennifer S. Powers³, José Luis Andrade¹, Astrid Helena Huechacona-Ruiz¹, Filogonio May-Pat¹, Francisco Chi-May¹, Juan Manuel Dupuy^{1*}

1 Unidad de Recursos Naturales, Centro de Investigación Científica de Yucatán, Calle 43 # 130 x 32 y 34. Colonia Chuburná de Hidalgo, Mérida, Yucatán 97205, Mexico

2 Colegio de Post Graduados, Campus Montecillo, Carretera México-Texcoco Km. 36.5, Montecillo, Texcoco, Estado de México 56230, Mexico

3 Department of Ecology, Evolution and Behavior, University of Minnesota, 140 Gortner Lab, 1479 Gortner Avenue, Saint Paul, MN 55108, USA

* Author to whom correspondence should be addressed: jmdupuy@cicy.mx

[Forests] Manuscript ID: forests-975639 - Forests 2020, 11(12), 1241-1245;

doi:10.3390/f11121241

ABSTRACT

Litterfall production plays a fundamental role in the dynamics and function of tropical forest ecosystems, as it supplies 70-80% of nutrients entering the soil. This process varies annually and seasonally, depending on multiple environmental factors. However, few studies spanning several years have addressed the combined effect of climate variables, successional age, topography, and vegetation structure in tropical dry forests. In this study we evaluated monthly, seasonal, and annual litterfall production over a five-year period in semideciduous dry forests of different successional ages growing on contrasting topographic conditions (sloping or flat terrain) in Yucatan, Mexico. Its relationship with climate and vegetation structural variables were also analyzed using multiple linear regression and generalized linear models. Litterfall was measured monthly in 12 litterfall traps of 0.5 m² in three sampling clusters (sets of four 400 m² sampling plots) established in forests of five successional age classes: 3-5, 10-17, 18-25, 60-79, and >80 years (in the latter two classes either on sloping or on flat terrain), for a total of 15 sampling clusters and 180 litterfall traps. Litterfall production varied between years (negatively correlated with precipitation), seasons (positively correlated with wind speed and maximum temperature), and months (negatively correlated with relative humidity), and was higher in flat than in sloping sites. Litterfall production also increased with successional age until 18-25 years after abandonment, when it attained values similar to those of mature forests. It was positively correlated with the aboveground biomass of deciduous species but negatively correlated with the basal area of evergreen species, indicating a strong influence of leaf phenology. Our results show a rapid recovery of litterfall production with successional age of these forests, which may increase with climate changes such as less precipitation, higher temperatures, and higher incidence of hurricanes.

Keywords: Leaf litter; seasonality; interannual variation; successional age; topographic position; vegetation structure; precipitation; temperature; wind speed.

2.1 INTRODUCTION

Litterfall production (amount of plant material that falls to the ground per unit area and time) is a key process of the carbon cycle in terrestrial ecosystems (Negash and Starr, 2013; Facelli and Pickett, 2008; Dent *et al.*, 2006; Takyu *et al.*, 2003; Martínez-Yrizar *et al.*, 1992). It is the main source of reincorporation of organic nutrients to the soil where they can be mineralized for plant uptake (González *et al.*, 2008; Bosco *et al.*, 2004; Prause *et al.*, 2003), as well as an important component of net primary production [9]. Quantifying litterfall production is a necessary step to estimate productivity and evaluate phenology, carbon dynamics, biogeochemical cycles, and the capacity of forests to recover from natural and human disturbances (De Jong, 2013). Moreover, identifying the factors that govern litterfall production can help to better understand the response of forest ecosystems to climate change (Scheer *et al.*, 2011; Thuille and Schulze, 2006). Most studies on litterfall production in tropical forests have been conducted in humid forests, while fewer have addressed tropical dry forests (TDF) (Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2013), although the latter cover a greater extent and are more threatened by human activities (Banda-R *et al.*, 2016; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2014).

Litterfall production in TDF occurs mostly in the dry season, as a strategy to avoid water loss by transpiration and cope with water stress low soil water availability and high vapor-pressure deficit (Huechacona-Ruiz-Ruiz, 2016; Aryal *et al.*, 2015; Ndakara *et al.*, 2011; Valentini *et al.*, 2008; Martins and Rodríguez, 1999). Therefore, litterfall production in TDF is negatively correlated with annual, seasonal, and monthly precipitation (Aryal *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2014; Cuba *et al.*, 2013; Lawrence, 2005; Kelly *et al.*, 1988; Murphy and Lugo, 1986). However, most studies conducted to date on litterfall production in TDF have been short-term (Parsons *et al.*, 2014, Sundarapandian *et al.*, 1999; but see Sánchez-Silva *et al.*, 2018; Martínez-Yrizar and Sarukhán, 1990; Whigham *et al.*, 1990), which limits the possibility of evaluating, modeling, and predicting the effects of climate change. The few multi-year studies of litterfall production in TDF and its relationship with precipitation (Tang *et al.*, 2010) have documented several patterns of monthly litterfall production: unimodal, bimodal, and irregular, peaking at different times of the year (Aryal *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2014), mostly associated with scarce or nil precipitation (Wagner *et al.*, 2016; Aryal *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2014).

Other climatic factors shown to be (positively) correlated with litterfall production in tropical forests include temperature (Parsons *et al.*, 2014; Barlow *et al.*, 2007), wind speed (Huang *et al.*, 2017; Huechacona-Ruiz-Ruíz, 2016), and solar radiation (Zalamea and González, 2008), which, together with drought, are closely related to the abscission of leaves the main component of plant litter. Therefore, the temporal patterns of leaf abscission govern the variations in litterfall production both between and within ecosystems (Zhang *et al.*, 2014; Holbrook *et al.*, 1995).

Litterfall production is also related to species composition and vegetation structure (Gaspar-Santos *et al.*, 2015; Celentano *et al.*, 2011; Chave *et al.*, 2009), which change over the course of forest succession (Norden *et al.*, 2015; Nunes *et al.*, 2014; Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). Litterfall production increases during succession as tree size, aboveground biomass and leaf area index increase as a result of changes in microenvironmental conditions (Huechacona-Ruiz-Ruíz 2016; Lohbeck *et al.*, 2015; Lebrija-Trejos *et al.*, 2011) and the life history strategies of species (Schilling *et al.*, 2016; Lasky *et al.*, 2014; Becknell and Powers, 2014; Quesada *et al.*, 2009; Guariguata and Osterberg, 2001). Environmental conditions such as high solar radiation, high temperature, and low water availability in the uppermost layers of the soil prevail during the early successional stages in TDFs. Species with conservative strategies (evergreen, long-lived leaves) tend to predominate under such conditions, while species with acquisitive strategies (deciduous, short-lived leaves) tend to predominate in later successional stages, when environmental conditions become less restrictive (Buzzard *et al.*, 2015; Lohbeck *et al.*, 2015, 2013; Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). However, some authors have reported an inverse successional pattern in TDF: predominance of plants with acquisitive strategies in early successional stages, which are then replaced by species with conservative strategies in later stages (Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2017; Pineda-García *et al.*, 2013; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010). Such conflicting behaviors suggest that plant species in TDF possess a wide range of strategies to cope with drought.

Litterfall production is also influenced by landscape topography, as it affects incident solar radiation and soil water availability and, thus, plant phenology (Gaspar-Santos *et al.*, 2015; Méndez-Alonzo *et al.*, 2013; Gallardo-Cruz *et al.*, 2009; Pierce *et al.*, 2005; Suzuki *et al.*, 2005; Becker *et al.*, 1998). For instance, sites located on hilltops or hill slopes have shallower soils with lower water retention capacity, compared with sites located on flat

areas (Markesteijn *et al.*, 2010; Gallardo-Cruz *et al.*, 2009; Daws *et al.*, 2002). Accordingly, species with conservative strategies (evergreen, slow-growing, with long-lived leaves) have been reported to predominate in sites located on hill slopes (Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2017), where litterfall production is lower than on flat sites (Martínez-Yrizar and Sarukhán, 1990). However, other studies (Méndez-Alonso *et al.*, 2013; Borchert, 1994) have reported the opposite pattern: a higher abundance of evergreen species on flat vs sloping sites, which would lead to an opposite pattern of litterfall.

To the best of our knowledge, this is the first study that evaluates the influence of multiple factors (successional age, vegetation structure, topography, and climatic variables) on monthly, seasonal, and interannual litterfall production patterns in a TDF. We had three objectives: a) to analyze the temporal (interannual, seasonal, and monthly) dynamics of litterfall production; b) to evaluate the effects of successional age and topography on annual and seasonal litterfall production; and c) to examine the relationships of seasonal and annual litterfall production with vegetation structure and climatic variables. We posit three hypotheses: 1) given that aboveground biomass and, likely, the proportion of deciduous species in TDF increase with successional age, we expect litterfall production to also increase with successional age, and to be positively correlated with aboveground biomass or basal area (particularly of deciduous species); 2) since lower water availability in sloping sites leads to a predominance of drought-tolerant species (evergreen species with long-lived leaves and long roots), we expect litterfall production to be lower on sloping versus flat sites; 3) since litterfall production in TDF is correlated with periods of water stress, we expect a negative correlation with monthly, seasonal, and annual precipitation and a positive correlation with maximum temperature and vapor-pressure deficit.

2.2 MATERIALS AND METHODS

2.2.1 Study Area

The study area is located in Kaxil Kiuic Biocultural Reserve and its surroundings (20° 5' 20" 7' N; 89° 32' 89° 34' W), at the central part of the Yucatán Peninsula (Figure 2.1a). The reserve stretches across 1800 ha, mostly covered by semi-deciduous tropical dry forest.

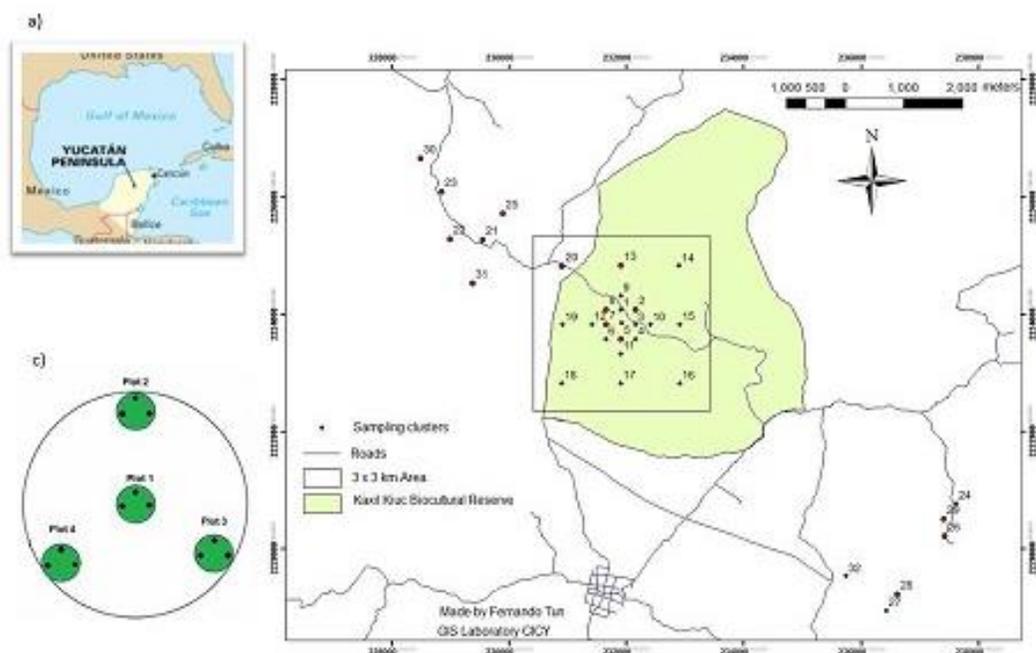


Figura 2.1 a) Map showing the location of the study area, b) distribution of the sampling clusters following the design of the National Forest and Soil Inventory of Mexico, c) arrangement of the four 400 m² plots (green circles) within each sampling cluster and of the three litterfall traps (black dots) within each plot. Red dots denote the sampling clusters that were used in this study. The inset square is a 3 x 3 km area where the late successional sampling clusters were established following a stratified systematic design; early successional sampling clusters were established outside the reserve following a chronosequence design (see Appendix 2.1).

The local climate is warm subhumid (Aw), with mean annual temperature of 26 °C and mean annual precipitation of 1000-1200 mm (Orellana *et al.*, 2003). The rainy season lasts from May to October and the dry season from November to April. The geomorphology of the region consists of karstic limestone, with flat areas alternating with gently sloping hills (10-25%). Cambisol and luvisol soils predominate in flat areas, and leptosol soils on hills and sites with rocky outcrops (Bautista-Zúñiga *et al.*, 2003). Secondary vegetation of different ages since abandonment predominates in the region as a result of the long-standing use of slash-and-burn subsistence agriculture (Dupuy *et al.*, 2012, Hernández-

Stefanoni *et al.*, 2011). The dominant vegetation is a medium-stature semideciduous tropical forest, in which 50-75% of the trees shed their leaves during the dry season and canopy height is 13-18 m in late successional forests.

2.2.2 Selection of Sampling Sites

The sampling design was based on the one used by the National Forest and Soil Inventory of Mexico (CONAFOR, 2013), which consists of 1-ha sampling clusters of four 0.04 ha (400 m²) plots arranged in an inverted-Y shape (Figure 2.1b and 2.1c). Three sampling clusters were established in forests of five successional age classes (years since abandonment from cultivation at the beginning of this study): I: 3-5, II: 10-17, III: 18-25, IV: 60-79, and V: ≥ 80 years, for a total of 15 sampling clusters and 60 plots (Appendix 2.1). Sampling clusters in age classes I-III were selected to form a chronosequence of stands of different successional age on predominantly flat terrain (the prime land for farming activities). Sampling clusters in age classes IV and V were established following a stratified systematic design irrespective of topographic position, which varied among plots in each cluster. Thus, the effect of topography was assessed only in clusters in age classes IV and V. From these clusters, we used only those plots located on the predominant topographic position (flat [0-9% slope] or sloping [10-20% slope] terrain), including three plots from each of three clusters for each topographic position (Appendix 2.1).

2.2.3 Estimation of Litterfall Production

Litterfall production was measured over five years in a total of 180 litterfall traps (12 per sampling cluster). Three litterfall traps were established in each sampling plot, 6 m from the center along three compass directions (North, East, and West) (Figure 1c). We used 80 cm diameter (0.503 m²) circular traps made of fine, 1mm mesh plastic net to allow rainwater to escape while retaining fine plant material; the traps were placed 80 cm above the ground. Plant litter was collected monthly, as recommended by Aceñolaza *et al.* (2009), from October 2013 to September 2018. The litter samples were dried at 70 °C to constant weight and weighed using an analytical balance. The monthly litterfall production rate (P ; Mg/ha/month) was estimated using the following equation (modified from Honorio and Baker, 2010):

$$P = \frac{\text{Total dry weight in each litterfall trap (g)} \times 10^8 \text{ cm}^2 \times 30 \text{ days} \times 1 \text{ Mg}}{\text{Area of the litterfall trap (503.56 cm}^2) \times \text{collection duration (days)} \times 1 \text{ ha} \times 1 \text{ month} \times 10^6 \text{g}}$$

2.2.4 Climatic Variables

Climatic data were obtained from the weather station of the nearest town, Oxkutzcab, located 27.4 km from the study site, and operated by the Comisión Nacional del Agua (National Water Commission). Data on monthly precipitation (mm), mean, maximum, and minimum air temperature (°C), relative air humidity (%), wind speed (km/h), and wind gusts (km/h) were recorded every 10 minutes over the entire study period by the automatic weather station. Cumulative temperature values were calculated from daily maximum and minimum temperature values recorded by a conventional weather station at the same site; the daily values were added up to obtain monthly cumulative maximum and minimum temperatures (ACTmax and ACTmin, respectively). Vapor-pressure deficit (δe) was estimated after the equations proposed by Jones (1992).

2.2.5 Measurement and Estimation of Vegetation Variables

All woody plants (trees, shrubs, lianas and palms) with DBH (diameter at breast height, measured at 1.3 m above the ground) ≥ 7.5 cm present in all the plots where litterfall production was monitored were censused from 2013 to 2016 and in 2018 (2465 plants in total). Plants with DBH ≥ 2.5 cm were sampled in 80 m² subplots nested in the center of each 400 m² plot. Each plant was identified to species, and the diameter and height of each stem were measured. Sample specimens of those plants that could not be identified in the field were collected and taken to the herbarium of the Centro de Investigación Científica de Yucatán for identification.

Aboveground biomass was estimated using allometric equations either developed or used in previous studies on forests of the Yucatán Peninsula. We used the equation of Ramírez-Ramírez et al. (2019) for trees with DBH <10 cm, and the equation of Chave et al. (2005) for larger trees. All plant species recorded in each plot were classified according to their leaf phenology (deciduous vs evergreen) based on specialized literature (Duno de Stefano *et al.*, 2010; Pennington and Sarukhán, 2005) as well as on the knowledge of local

inhabitants and one of the co-authors (F May-Pat). Basal area, aboveground biomass, and stem density in each plot were calculated for all species as well as for evergreen and deciduous species separately.

2.2.6 Data Analysis

Each cluster was regarded as a sampling unit; the litterfall production values of the 12 litterfall traps in each sampling cluster (three traps \times four 400 m² plots) were averaged. As indicated above, the effect of topographic position was evaluated based on the mean value of the three plots located on the predominant topographic position in the cluster. All sampling clusters were separated by at least 250 m; the spatial independence of the data was tested separately for each study year using Moran's Index (I) (I; Anselin, 1995) implemented in the spatial autocorrelation tool of ArcMap 10.2 or Qgis 3.0 (ESRI, 2020; QGIS Development Team 2020). No spatial autocorrelation was found in any year ($I \geq -0.216$, $Z \geq -0.725$, $p \geq 0.468$).

Generalized Linear Mixed Models (GLMM) were used, followed by Bonferroni *post-hoc* multiple comparison tests, to test for significant differences in the temporal (annual, seasonal, and monthly) litterfall production patterns between successional age classes or topographic positions. These analyses were carried out using the software SPSS v.17.0 (SPSS, 2008).

The relationships between litterfall production and climatic or vegetation variables were examined by fitting multiple linear regression models using the regsubsets procedure in the 'leaps' package in R (R Development Core Team, 2012). Annual (over the entire study period) and monthly averages of the climatic variables (over the entire study period) were used for these analyses except for precipitation, for which the cumulative value was used. As vegetation variables were recorded only annually (except for 2017), climatic and vegetation variables (including successional age) were analyzed separately.

For each multiple regression analysis, the three best models identified by the regsubset procedure were considered and the best model was selected based on the Akaike information criterion (AIC). Akaike delta scores (Δ AIC, relative difference between the AIC of the best model and that of each other model) and Akaike weights (ω_i) (Burnham and Anderson, 2002) were calculated for the three selected models. We checked for

multicollinearity among the explanatory variables based on the variance inflation factor (VIF). The best model for each case was the one yielding the lowest Δ AIC and the highest ω_i (Caballero, 2011; Ichikawa, 1988), provided it included neither non-significant explanatory variables nor high multicollinearity ($VIF \geq 2$).

2.3 RESULTS

2.3.1 Total Annual Litterfall Production

Average annual litterfall production \pm 95% confidence interval was 5.651 ± 0.266 Mg/ha/year; annual production varied among the study years ($F = 43.047$; $p < 0.001$), with the highest value recorded in 2016 (6.173 ± 0.654 Mg/ha/year) and the lowest in 2017 (4.941 ± 0.502 Mg/ha/year) (Table 2.1). The highest annual production (2016) coincided with the lowest annual precipitation of the study period; however, the lowest annual production (observed in 2017) coincided with a similarly low annual precipitation (the second lowest of the study period).

Table 2.1 Annual litterfall production (\pm 95% confidence interval) and annual precipitation during the 5-yr study period. Different superscript letters denote significant differences among study years.

Year	Annual litterfall production (Mg/ha/yr)	Annual precipitation (mm)
2014	5.963 ± 0.955 ab	1148.0
2015	5.071 ± 0.603 ab	1098.8
2016	6.173 ± 0.654 a	885.2
2017	4.941 ± 0.502 b	906.5
2018	6.109 ± 0.508 a	945.2

2.3.2 Influence of Successional Age and Topography on Inter-annual Litterfall Production

Litterfall production varied significantly among successional age classes over the entire study period ($F = 49.863$, $p < 0.001$) (Table 2.2), as well as within years ($F \geq 12.595$, $p < 0.001$ in all study years) (Figure 2). Although litterfall production varied widely among years, the lowest values were consistently recorded in forest age-class I (3-5 years),

whereas the highest values were observed in forest age-class III (18-25 years) and/or V (≥ 80 years) (Figure 2.2).

Table 2.2 Total litterfall production ($\pm 95\%$ confidence interval) over the entire study period in forests of different successional age classes. Different superscript letters denote significant differences among successional age classes.

Successional age class	Total litterfall production (Mg/ha/yr)
I (3-5 years)	4.070 \pm 0.502 a
II (10-17 years)	5.674 \pm 0.274 b
III (18-25 years)	6.460 \pm 0.173 c
IV (60-79 years)	5.604 \pm 0.502 b
V (≥ 80 years)	6.440 \pm 0.281 c

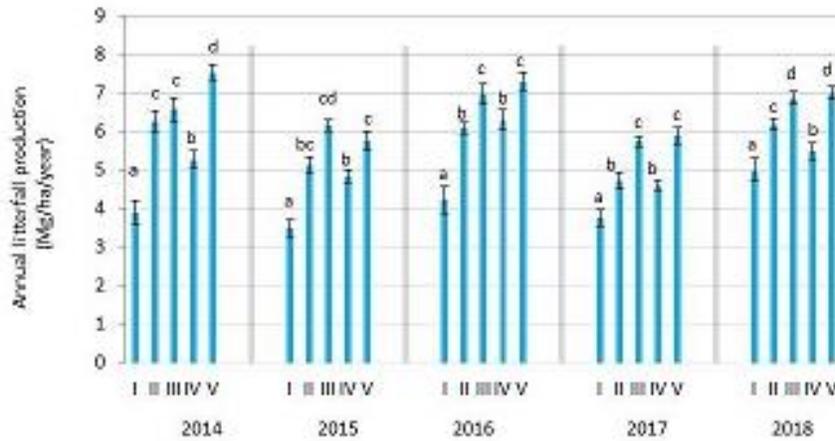


Figura 2.2 Annual litterfall production in forests of different successional age classes over the study period. The X-axis numbers indicate the successional age classes (see Table 2.2); vertical lines are $\pm 95\%$ confidence intervals. Different letters denote significant differences among successional age classes in each year.

Litterfall production also differed between topographic positions over the entire study period ($F = 4.660$, $p = 0.042$), as well as in 2015 ($F = 22.39$, $p < 0.001$), but not in other years ($F \geq 0.277$; $p \geq 0.067$). Over the study period (and in 2015), litterfall production was higher (mean $\pm 95\%$ CI) in flat (2.634 ± 0.321 Mg/ha/year) than in sloping sites (2.196 ± 0.244 Mg/ha/year).

2.3.3 Relationships between Litterfall Production and Vegetation Variables

The best multiple linear regression model over the study period explained 60.8% of the variation in total litterfall production. Litterfall production over the study period was positively correlated with aboveground biomass of deciduous species and negatively correlated with basal area of evergreen species ($F = 11.87$, $p = 0.0014$) (Table 2.3). The vegetation variables most closely related to annual litterfall production varied among years and included average tree height (positive correlation), biomass of evergreen species (negative correlation), basal area of deciduous species (positive), successional age (positive), and mean tree diameter (positive) (Table 2.3).

Table 2.3 Multiple linear regression models relating litterfall production to vegetation variables, either for each year or over the entire study period.

Year	Models	R_{aj}^2	AIC	Δ AIC	ω_i
2014	1) $Y = 0.885 \cdot Ht$	0.379	13.77	2.690	0.004
	2) $Y = 1.371 \cdot Ht - 0.044 \cdot Be$	0.491	11.54	0.460	0.666
	3) $Y = 0.02 \cdot E - 0.054 \cdot Be + 1.16 \cdot Ht$	0.529	11.08	0.000	0.003
2015	1) $Y = 1.604 + 0.532 \cdot Ht$	0.424	-1.156	0.642	0.079
	2) $Y = 0.141 \cdot BAd$	0.464	-1.424	0.374	0.255
	3) $Y^* = -0.037 + 0.966 \cdot Ht + 0.019 \cdot Bd$	0.500	-1.798	0.000	0.666
2016	1) $Y = 1.812 + 0.684 \cdot Ht$	0.624	-5.179	0.000	0.079
	2) $Y^* = 1.437 - 0.04 \cdot BAe + 0.793 \cdot Ht$	0.608	-3.734	1.445	0.255
	3) $Y = 1.74 + 0.009 \cdot Age$	0.607	-3.007	2.172	0.666
2018	1) $Y = 3.819 + 0.718 \cdot Ht$	0.243	-2.260	4.270	0.079
	2) $Y = 2.09 + 0.224 \cdot DBH$	0.320	-3.054	1.913	0.255
	3) $Y'' = 1.053 + 0.292 \cdot DBH + 0.01 \cdot BAd$	0.322	-2.408	0.000	0.000
Total	1) $Y = 3.772 + 0.115 \cdot BAd$	0.516	-2.670	4.270	0.124
	2) $Y = 4.204 + 0.034 \cdot Bd - 0.158 \cdot BAe$	0.608	-5.027	1.920	0.452
	3) $Y^* = 3.761 + 0.061 \cdot ABd + 0.024 \cdot Bd - 0.141 \cdot BAe$	0.607	-6.940	0.000	0.424

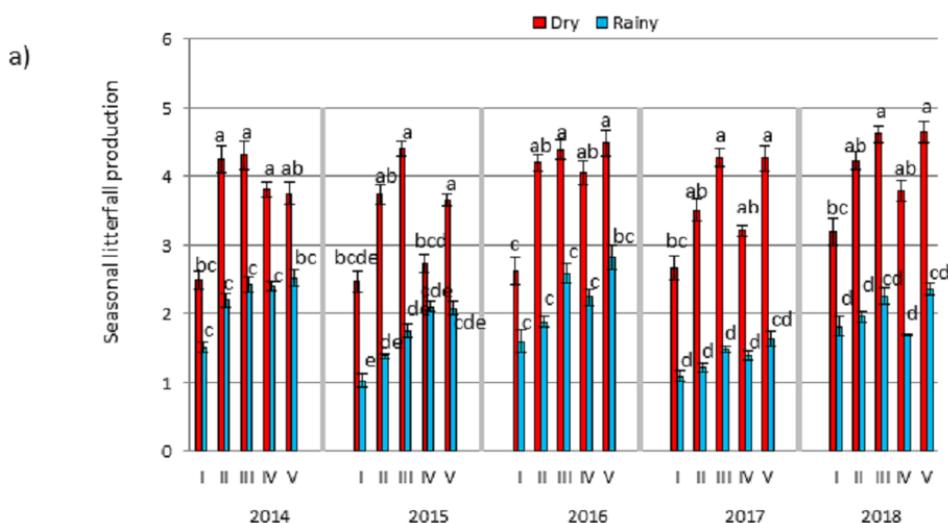
Y: litterfall production; Y* indicates multicollinearity between explanatory variables ($VIF \geq 2$); Y'': model including non-significant parameters. The best model for each case is shown in boldface. BAd: Basal area of deciduous species; Bd: aboveground biomass of deciduous

species; BAe: basal area of evergreen species; Be: aboveground biomass of evergreen species; Ht: average tree height; DBH: average stem diameter; Age: successional age; R^2_{aj} : adjusted coefficient of determination; AIC: Akaike's information criterion, Δ AIC: Akaike delta score, w_i : Akaike weight. Vegetation was not censused in 2017.

2.3.4 Seasonal Dynamics of Litterfall Production

Litterfall production was significantly higher (mean \pm 95% CI) in the dry (3.036 \pm 0.387 Mg/ha/year) than in the rainy season (1.794 \pm 0.209 Mg/ha/year) over the entire study period ($F = 28.55$, $p < 0.001$), as well as in most years ($F \geq 10.209$, $p \leq 0.004$), except for 2014 ($F = 3.769$, $p = 0.06$). Litterfall production in the dry season accounted for between a low of 57.5% (in 2014) and to a high of 77.5% (in 2018) of total annual litterfall production.

Litterfall production was consistently higher in the dry than in the rainy season in the five years across the different successional age classes (Fig. 2.3 a), and in the two topographic positions considered except for sloping sites in 2015 (Fig. 2.3 b). There were significant interaction effects between seasons and age classes ($F \geq 5.906$; $p < 0.001$ in all study years) as successional patterns differed between seasons (Figure 2.3 a), but not between seasons and topographic positions ($F = 0.336$; $p \geq 0.173$ in all years) except for 2015 ($F = 30.975$; $p < 0.001$) (Figure 2.3 b).



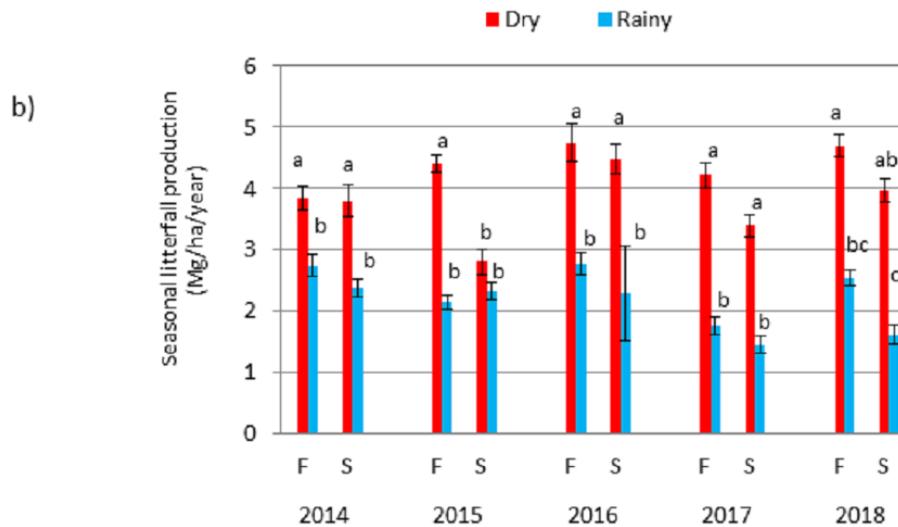


Figura 2.3 Seasonal (dry vs rainy season) dynamics of litterfall production in forests of different successional age classes (a), and in contrasting topographic positions (b) over the study period. Numbers along the X-axis in (a) indicate successional age classes; vertical lines are \pm 95% confidence interval. F: flat sites, S: sloping sites. Different letters denote significant differences between seasons and age classes or between seasons and topographic positions in each year.

2.3.5 Temporal Variation in Litterfall Production and its Relationship with Climatic Variables

Average monthly litterfall production varied significantly among years ($F = 13.64$; $p < 0.001$ in all cases) (Figure 2.4). The highest average monthly production (mean \pm 95% CI) was recorded in 2018 (0.509 ± 0.174 Mg/ha/month) and the lowest in 2017 (0.410 ± 0.172 Mg/ha/month). The overall pattern of monthly litterfall production varied among years, being unimodal in 2014 and 2017, and bimodal in 2015, 2016, and 2018. Peak values were recorded in April 2014, January and March 2015, February and April 2016, January 2017, and March 2018 (Figure 2.4).

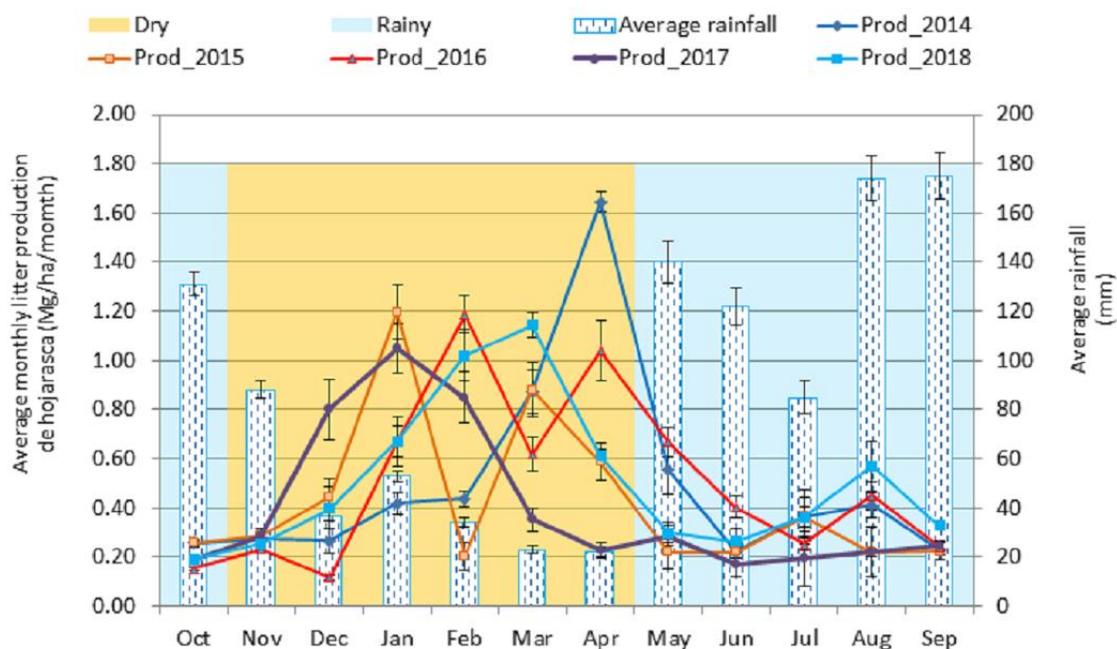


Figura 2.4. Average monthly litterfall production in each study year and average monthly precipitation over the study period. The blue shading corresponds to the rainy season and the peach shading to the dry season. Vertical bars lines denote \pm 95% confidence intervals.

Over the whole study period, annual litterfall production was negatively related to annual precipitation (which accounted for 94.4% of the total variation), whereas seasonal litterfall production was positively related to wind speed and the cumulative maximum temperature which jointly accounted for 87.4% of the total variation (Table 2.4).

Table 2.4 Models relating annual or seasonal litterfall production to climatic variables over the entire study period.

Model	R^2_{aj}	AIC	Δ AIC	ω_i
<i>annual</i>				
1) $Y = 9.328 - 0.003 \cdot P$	0.944	-18.17	33.41	0.124
2) $Y^* = 5.18 + 0.067 \cdot RH - 0.04 \cdot P$	0.981	-24.81	26.77	0.452
3) $Y^* = -0.0015 \cdot P + 0.001 \cdot W + 0.00009 \cdot ACT_{min}$	0.990	-51.58	0.000	0.424
<i>seasonal</i>				
1) $Y = -7.345 + 2.071 \cdot V$	0.629	5.758	9.744	0.009

CAPÍTULO II

2) $Y''=1.88+1.87*V-0.32*T_{mean}$	0.692	4.549	8.535	0.452
3) $Y=2.16*W+0.0019*ACT_{max}$	0.874	-3.986	0.000	0.105

Y: litterfall production; Y* indicates multicollinearity between explanatory variables ($VIF \geq 2$); Y'': model including non-significant parameters. The best model for each case is shown in boldface. P: Precipitation, RH: relative humidity, W: wind speed, Tmean: mean temperature, ACTmax: cumulative maximum temperature, ACTmin: cumulative minimum temperature, R^2_{aj} : adjusted coefficient of determination; AIC: Akaike information criterion, Δ AIC: Akaike delta score, ω_i : Akaike weight.

The model that best described monthly litterfall production over the entire study period included relative humidity as the only explanatory variable, which was negatively related to the response variable (Table 2.5). The climatic variables most closely related to monthly litterfall production varied between years, but often included maximum, minimum, or mean temperature. No significant relationships were found between monthly litterfall production in 2015 and any of the climatic variables analyzed.

Table 2.5 Multiple linear regression models relating average monthly litterfall production to climatic variables either for each year or over the entire study period.

Año	Modelo	R ² _{aj}	AIC	Δ AIC	ω _i
2014	1) $Y=4.215-0.045*RH$	0.77	-37.96	0.37	0.332
	2) $Y=1.625-0.06*T_{max}+1.63*DPV$	0.79	-38.33	0.00	0.399
	3) $Y^*=0.17*HR-0.21*T+6.81*DPV$	0.79	-37.54	0.79	0.269
2015	1) $Y''=0.81-0.032*WG$	0.11	-30.54	0.34	0.303
	2) $Y''=0.24-0.054*T_{min}+0.0009*ACT_{max}$	0.18	-30.75	0.13	0.337
	3) $Y''=-0.02*WG-0.05*T_{min}+0.001*ACT_{max}$	0.23	-30.88	0.00	0.360
2016	1) $Y=1.31-0.059*T_{min}$	0.45	-30.83	10.83	0.003
	2) $Y=-0.023*RH-0.003*ACT_{min}$	0.75	-39.87	1.79	0.289
	3) $Y=0.076*T_{max}-0.003*ACT_{min}$	0.80	-41.66	0.00	0.720
2017	1) $Y=3.95-0.131*T_{med}$	0.43	-38.56	4.63	0.133
	2) $Y=3.391-0.094*T_{mean}-0.035*T_{min}$	0.76	-43.05	0.14	0.433
	3) $Y^*=-0.37+0.13*HR-0.37*T_{mean}+4.08*DPV$	0.77	-43.19	0.00	0.433

CAPÍTULO II

2018	1) $Y=1.606-0.014 \cdot RH$	0.45	-33.60	3.12	0.049
	2) $Y=1.533-0.011 \cdot RH-0.001 \cdot P$	0.55	-35.36	1.36	0.459
	3) $Y^*=0.07 \cdot HR+0.05 \cdot T_{min}-1.79 \cdot DPV$	0.61	-36.72	0.00	0.492
Total	1) $Y = 4.087 - 0.037 \cdot RH$	0.24	-150.00	8.13	0.079
	2) $Y^* = 5.195 - 0.051 \cdot RH - 0.995 \cdot DPV$	0.34	-158.13	0.00	0.256
	3) $Y^* = 4.087 - 0.037 \cdot RH - 0.01 \cdot T_{min} - 0.67 \cdot DPV$	0.35	-158.09	0.04	0.666

Y: litterfall production; Y* indicates multicollinearity between explanatory variables ($VIF \geq 2$); Y": model including non-significant parameters. The best model for each case is shown in boldface. P: Precipitation, RH: relative humidity, Tmean: mean temperature, Tmin: minimum temperature, ACTmax: cumulative maximum temperature, ACTmin: cumulative minimum temperature, WG: wind gusts, DPV: vapor-pressure deficit, R^2_{aj} : adjusted coefficient of determination; AIC: Akaike's information criterion, Δ AIC: Akaike delta score, w_i : Akaike weight.

2.4 DISCUSSION

The goal of this study was to assess how forest successional age, topography, vegetation structure, and climatic variables influence seasonal and interannual variations in litterfall production over a five-year period in a tropical dry forest (TDF). We expected litterfall production (1) to increase with successional age associated with basal area or aboveground biomass of deciduous species; (2) to be higher on flat than on sloping sites; and (3) to be negatively associated with precipitation and positively with maximum temperature and vapor-pressure deficit across months, seasons and years. Our results showed large annual, seasonal and monthly variations in litterfall production, which were related to various environmental factors including precipitation (negative correlation), wind speed (positive correlation), and maximum temperature (mostly positive correlation). As expected, litter production was higher in the dry versus rainy season and on flat versus sloping sites (overall, but not in most years); also, litter production increased with successional age and was positively correlated with aboveground biomass of deciduous species, but negatively correlated with basal area of evergreen species. Below, we discuss our results in detail in the light of the proposed hypotheses and relate them to previous findings as well as to predicted trends of climate change.

2.1 Annual Litterfall Production

Annual litterfall production ranged between 4.94 and 6.17 Mg/ha/year, with an average value of 5.65 Mg/ha/year. These values are well within the range (3.8-7.70 Mg/ha/year) reported by previous studies in TDF (Appendix 2.2). Souza et al. (2019) studied TDFs of different successional ages in Brazil and reported litterfall production values lower (4.0-4.5 Mg/ha/year) than those found in our study. In contrast, Martínez-Yrizar and Sarukhan (1990) reported higher values (6.5 Mg/ha/year) for a mature dry forest in Jalisco, Mexico.

2.2 Influence of Successional Age and Vegetation Structure on Litterfall Production

Our results partially supported hypothesis 1. As expected, litterfall production increased with successional age, being lower in the youngest age class, where vegetation structure is still poorly developed. However, and contrary to our expectations, litterfall production in age class IV (60-79 years) was lower than in age classes III (18-25 years) and V (≥ 80 years), which generally did not differ from each other. Average values of total aboveground biomass (14.5 Mg/ha), tree height (4.59 m), stem diameter (5.85 cm), and total basal area (6.21 m²/ha) were also lower in age class I (3-5 years) than in the older classes ($F \geq 6.816$; $p \leq 0.006$ in all cases), and most of these variables did not differ between age classes III to V (≥ 18 years) see also (Ramírez-Guardado, 2015).

Lawrence (2005) found no significant differences in litterfall production between 12 to 25 year-old and mature tropical forests in the Yucatan Peninsula. These results evidence a rapid increase in structural variables and litterfall production during the first 25 years of succession. This is consistent with findings from previous studies (e.g., Quesada *et al.*, 2009; Ruiz *et al.*, 2005; Ceccon *et al.*, 2004) and suggests that the structure of TDF can recover rapidly, likely due to the low structural complexity of these forests (Quesada *et al.*, 2009). These results also indicate that successional age has a marked effect on litterfall production, as reported in other studies on tropical forests (Feng *et al.*, 2019; Souza *et al.*, 2019; Aryal *et al.*, 2014; Lawrence, 2005). Other factors that might also explain the rapid recovery of litterfall production in our study site include its high soil fertility (Dupuy *et al.*, 2012, Guariguata and Ostertag, 2001) and low-intensity of land use associated with traditional slash-and-burn agriculture.

Annual litterfall production was positively related to the aboveground biomass of deciduous species (which account for 57.3-83.8% of the total basal area) and negatively related to the basal area of evergreen species. This indicates that the phenological strategy of plants in this seasonally dry tropical forest had a major and differential effect on litterfall production. Deciduous species characteristically exhibit a water-stress avoidance strategy consisting of shedding their leaves during the dry season (and, in some cases, storing water in stems and roots) to reduce water loss by transpiration and to avoid cavitation (Pineda-García *et al.*, 2011, 2015; Markjestein and Poorter, 2009; Méndez-Alonso *et al.*, 2012). The leaves of these species generally show photosynthetic rates and nitrogen contents higher than those of evergreen species (Pineda-García *et al.*, 2013, 2015; Markjestein and Poorter, 2009; Méndez-Alonso *et al.*, 2012). Thus, our results suggest that the rapid recovery of litterfall production during secondary succession in these forests might have a synergistic effect on the recovery of soil fertility through the supply of litter from deciduous species (especially legume species), which have high foliar nitrogen contents and low C/N ratios that favor rapid litter decomposition (Gei *et al.*, 2018; Sánchez-Silva *et al.*, 2018; Erickson *et al.*, 2014).

On the other hand, the low litterfall production values recorded in successional age class IV (60-79 years) compared to those in age classes III (18-25 years) and V (≥ 80 years) were unexpected, especially since vegetation structure did not differ substantially among age classes III-V, as mentioned above. This unexpected result suggests a lower net primary productivity in age class IV compared to that in classes III and V, likely related to a negative net balance in the demographic processes underlying the gain (recruitment and growth) and loss (mortality) of biomass. Estimating demographic rates is beyond the scope of our study; however, we obtained preliminary estimates of the net balance between the number of plants that recruited and those that died over the entire study period in age classes III, IV, and V. Although the net balance was negative (deaths > recruits) in the three age classes, there were significant differences between them ($F = 3.572$; $p = 0.037$), being more negative in age class IV (-236 plants) than in age classes III and V (-178 and -112 plants, respectively). Future studies should address the demographic processes as well as the plant life-history strategies and functional traits underpinning these patterns.

2.3 Influence of Topography and Vegetation Structure on Litterfall Production

Our results partially supported hypothesis 2. As expected, litterfall production was significantly higher on flat than on sloping sites over the entire study period. However, significant differences between topographic positions were found only in one of the five years of the study. These results demonstrate the importance of conducting multi-year studies to identify overall patterns beyond the interannual variations that are common in seasonally dry tropical forests. In another multi-year study of a TDF on the Pacific coast of Mexico, Martínez-Yrizar and Sarukhán (1990) also found litterfall production to be higher on flat than on sloping sites.

Previous studies on TDFs in the Yucatán Peninsula (Ramírez-Guardado, 2015; López-Martínez *et al.*, 2013; Dupuy *et al.*, 2012; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2012) reported higher tree height, aboveground biomass, and basal area, but lower tree density, on flat versus sloping sites. Exploratory analyses carried out as part of our study showed that biomass, basal area, and stem density of deciduous species were higher on flat than on sloping sites ($F \geq 9.509$, $p \leq 0.037$). Flat sites provide more favorable conditions for vegetation development since they have deeper soils than sloping sites (Bautista-Zúñiga *et al.*, 2003). Besides, runoff and erosion take away water, mineral nutrients, and soil particles from sloping sites and deposit them on flat sites at the bottom. More favorable microenvironmental conditions on flat sites would favor the establishment of deciduous species, which often show acquisitive strategies that require a high availability of soil resources. Sanaphre-Villanueva (2016) found a higher proportion of deciduous species on flat areas and of evergreen species on sloping sites, within the same study area. A higher proportion of evergreen species may entail a lower litterfall production on sloping sites. However, Nafarrate-Hecht *et al.* (2017) and Huechacona-Ruiz-Ruíz (2016) found no significant effects of topography on leaf area index or litterfall production, respectively, in the same study area. More detailed studies would be necessary to elucidate the causes underlying these contrasting litterfall production patterns in flat vs sloping sites. Such studies should examine the factors that co-vary with slope, such as water availability and soil properties, as well as other key factors such as slope aspect and the proportion of deciduous/evergreen species.

2.4 Temporal Variation in Litterfall Production and its Relationship with Climatic Variables

Our results partially supported hypothesis 3: that temporal variations in litterfall production would be negatively correlated with precipitation and positively with maximum temperature and vapor-pressure deficit (VPD). Annual litterfall production was indeed negatively correlated with precipitation, while seasonal production was positively related to maximum temperature. However, seasonal and monthly litterfall production were also related to other climatic variables. For instance, seasonal litterfall production was positively correlated with wind speed (Table 2.4), while monthly litterfall production was related overall to relative humidity (negative correlation), and in some years to minimum or mean temperature negative correlations (Table 2.5).

As expected, litterfall production was higher in the dry season and was related to low values of precipitation and high values of VPD and maximum temperature, i.e., to limiting conditions for photosynthesis and other metabolic processes. Under those circumstances, most plants in this type of forest respond by shedding their leaves to avoid water loss by transpiration and cope with water stress (Méndez-Alonzo *et al.*, 2013; Valdez-Hernández *et al.*, 2010; Portillo-Quintero and Sánchez-Azofeifa, 2010; Martins and Rodrigues, 1999). Moreover, wind causes additional shedding of leaves and branches, reduces relative humidity, and causes the soil to dry out (especially at high temperatures), leading to a high VPD (Smith and Ennos, 2003, Van Gardingen and Grace, 1991). Previous studies have documented that litterfall production during the dry season may account for 25 to 100% of total annual production (Feng *et al.*, 2019, Yazaki *et al.*, 2016, Lopes *et al.*, 2015, Pezzini *et al.*, 2014, Cuba *et al.*, 2013). In our study, litterfall production during the dry season accounted for 67.5% of the total production (over the entire study period), with annual values ranging between 57.5% and 77.5%. These values are similar to those reported by Aryal *et al.* (2015), who documented that dry season production accounted for 70% of the total annual litterfall production in Calakmul, south of the Yucatán Peninsula, Mexico.

Average monthly litterfall production over the study period was 0.460 Mg/ha/month and was negatively related to relative humidity. However, the influence of climatic factors varied among years, with maximum (positive or negative correlation) and minimum temperature (negative correlation) being the variables most closely related to average

monthly litterfall production. These results show that monthly litterfall production is influenced by small variations in temperature, precipitation, and other climatic variables including VPD (and possibly solar radiation), as reported in previous studies (Wagner *et al.*, 2016, Aryal *et al.*, 2015, Zhang *et al.*, 2014, Tang *et al.*, 2010, Sundarapandian and Swamy, 1999, Martínez-Yrizar *et al.*, 1990).

Climate change models for the period 2010 to 2039 project a >2 °C increase in mean annual temperature, more intense and longer droughts, a slight decrease in annual precipitation, and more frequent and intense tropical storms and hurricanes for Mexico under the A2 emissions scenario which assumes large regional differences in economic and population growth (Fernández *et al.*, 2015). Based on the relationships between litterfall production and climatic variables considered in our study, under this climate change scenario an increase in both the proportion of deciduous species and litterfall production would be expected in the TDF we examined, but not necessarily in the rate of litter decomposition due to the likely adverse effects of the altered environmental conditions on decomposers.

On the other hand, increased rates of forest disturbance due to logging, land-use change, extractive activities, and forest fires are also projected (Ellis *et al.*, 2015; Esparza and Martínez, 2011; Ramírez and Lorca, 2010; Sohn *et al.*, 1999). This would lead to forest cover loss, especially of older successional forests (which are commonly targeted by human activities), and an increase in the proportion of young secondary or disturbed forests, all of which would lead to lower litterfall production and decomposition likely overriding potential climate-change driven increases in litterfall production. Given these scenarios, there is an urgent need to document the temporal changes in the various components of primary productivity and in the biogeochemical cycles related to litterfall production and decomposition, as well as their relationships with climatic variables and environmental conditions.

2.5 CONCLUSIONS

As we expected, successional age, seasonality, and topography (slope) are drivers of litterfall production. This production was higher in the dry season, increased with successional age (recovering in just 18-25 years), and was positively correlated with the aboveground biomass of deciduous species and negatively with the basal area of evergreen species. This suggests that the nutrients contained in litter are recycled rapidly in this landscape, which consists of a matrix of TDF interspersed with low-intensity land uses.

Litterfall production over the entire study period was higher on flat versus sloping sites, as environmental conditions in the latter are less favorable for vegetation development. Protecting and conserving forests on sloping areas should be prioritized in order to reduce erosion and soil degradation.

The temporal patterns of litterfall production were related to several climatic variables including precipitation (negative correlation), maximum temperature, wind speed and VPD (positive correlations). This suggests that litterfall production (but not necessarily its decomposition rate) might increase with climate change. However, land-use changes would reduce litterfall production and decomposition, impairing the capability of TDF to sequester and store carbon and compromising the biogeochemical cycles that regulate the long-term sustainability of these ecosystems and the services they provide to human societies. Further multi-year studies such as the one reported here are necessary to broaden our understanding of the dynamics and functioning of tropical dry forests, and to inform the design of more effective strategies for their conservation, restoration, and sustainable management.

ACKNOWLEDGMENTS

The study reported in this paper is part of the Ph. D. dissertation of the first author at the Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. The first author thanks the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología-Mexico for the scholarship to pursue his doctoral studies. We thank the local community of Xkobenhaltun for kindly granting access to their forested land, Fernando Tun Dzul for his help with Figure 1, and Antonio Pool Chan and

CAPÍTULO II

Cristina Moreno for their assistance with field work. María Elena Sánchez-Salazar translated a first draft of the manuscript into English.

CAPITULO III

DESCOMPOSICIÓN DE HOJARASCA: EFECTOS DE LA EDAD SUCESIONAL, LA TOPOGRAFÍA, VARIABLES AMBIENTALES Y FOLIARES EN SEIS ESPECIES ARBÓREAS EN UN BOSQUE TROPICAL SECO EN MÉXICO.

RESUMEN

La descomposición de la hojarasca es un proceso importante en el funcionamiento de los ecosistemas forestales, relacionado con el reciclaje de carbono, nutrientes y el mantenimiento de la fertilidad del suelo. Aunque diferentes factores globales y locales afectan este proceso, los efectos de la edad sucesional y la topografía en la descomposición de la hojarasca en bosques tropicales secos (BTS) y su relación con variables (micro)climáticas, con la dureza y composición química de las hojas han sido poco explorados. Este trabajo tuvo como objetivo comparar la tasa de descomposición (k) entre seis especies de árboles dominantes, en cinco categorías de edad sucesional y dos posiciones topográficas, y determinar su asociación con variables foliares y (micro)climáticas en un BTS de Yucatán, México. Se usaron muestras de 2.5 g de hojas colocadas en bolsas de malla de nylon de 15 x 15 cm y 3 mm de haz de luz en 32 parcelas circulares de 400 m² distribuidas en las diferentes categorías de edad sucesional y posiciones topográficas; se realizaron seis colectas en un lapso de 230 días (tres réplicas por colecta, 576 muestras por especie). Los datos se analizaron mediante modelos lineales generales, regresiones lineales y no lineales. Los mayores valores de la tasa anual de descomposición (k) se registraron en *Lysiloma latisiliquum* y *Caesalpinia gaumeri* y el menor en *Gymnopodium floribundum*. La dureza de las hojas y su contenido de carbono y nitrógeno contribuyeron a explicar las diferencias entre especies. El valor de k varió con la edad de sucesión, aunque presentó valores similares a partir de 22 años de sucesión y se asoció positivamente con el índice de área foliar y la humedad del mantillo. Además, fue mayor en sitios planos que en pendiente, asociándose positivamente con la

altura de los árboles, la humedad del suelo y del mantillo. El rápido incremento de k y su posterior estabilización con la edad sucesional sugieren una rápida recuperación de la fertilidad del suelo por el aporte de nutrientes de la hojarasca. Dada la descomposición foliar más lenta en sitios en pendiente que en zonas planas, se espera que el impacto de la deforestación sobre la fertilidad del suelo también sea mayor en zonas con pendiente. Asimismo, se esperaría una reducción en las tasas de descomposición con el cambio climático (menor precipitación y mayor temperatura) y con los cambios de uso del suelo.

Palabras claves: dureza y composición química de las hojas; especies arbóreas dominantes; humedad del mantillo; índice de área foliar; pendiente; sucesión secundaria; tasa anual de descomposición

3.1 INTRODUCCIÓN

Alrededor del 90% de la producción primaria neta de los ecosistemas terrestres es reciclado a través de la descomposición de la hojarasca-residuos vegetales que incluyen hojas, ramas, raíces y estructuras reproductivas de las plantas (Graça *et al.*, 2007). El retorno continuo de la materia orgánica y los nutrientes almacenados en ésta al suelo a través de la hojarasca es un proceso importante en los ciclos biogeoquímicos dentro de los ecosistemas forestales, así como en el mantenimiento de la fertilidad del suelo y es fuente de energía para los microorganismos que habitan en él (Aryal *et al.*, 2015; Lu y Liu, 2012; Prause *et al.*, 2002). La descomposición de la hojarasca reduce la acumulación de residuos vegetales y favorece el reciclaje de nutrientes, de ahí el interés por estudiar este proceso y los factores que lo controlan (Cotrufo *et al.*, 2013; Domisch *et al.*, 2008; Zhongling *et al.*, 2007). La descomposición está influenciada por diferentes factores regionales como la precipitación y la temperatura (Schilling *et al.*, 2016; Zhang *et al.*, 2008; Epstein *et al.*, 2002; Kirschbaum, 2000, 1995), y locales como la humedad del suelo (Evans y Wallestein, 2014; Lennon *et al.*, 2012), la composición química de las hojas (Zanne *et al.*, 2015; Jackson *et al.*, 2013; Talbot y Treseder, 2012; Ostertag *et al.*, 2008; Xuluc *et al.*, 2003), la edad sucesional del bosque (Bakker *et al.*, 2011; Matsuki y Koike, 2006), la topografía (von Arx *et al.*, 2012; Sariyildiz *et al.*, 2008) y la actividad de los organismos descomponedores (Da Silva *et al.*, 2018; Schilling *et al.*, 2016; Strickland *et al.*, 2015; Handa *et al.*, 2014; Keiser *et al.*, 2013). Sin embargo, aún persisten brechas en la comprensión de los indicadores de calidad de las hojas (basados en la composición química inicial) en bosques secos, así como vacíos del conocimiento acerca de los efectos de las variables microclimáticas, de la vegetación, la edad de sucesión y la topografía (von Arx *et al.*, 2012; Xuluc *et al.*, 2003).

Algunos estudios sugieren que la tasa de descomposición aumenta predeciblemente con la temperatura (Kirschbaum, 2000,1995; Townsend *et al.*, 1997; Meentemeyer, 1984), sin embargo, en bosques tropicales ubicados en tierras bajas isotérmicas, la descomposición puede ser menos sensible a la temperatura y puede estar más influenciada por la disponibilidad de agua (Schilling *et al.*, 2016; Epstein *et al.*, 2002). En bosques tropicales secos (BTS) la descomposición de la hojarasca puede ser inhibida durante la estación seca, produciendo un aumento temporal en la acumulación del material foliar y detritos

leñosos en el suelo, y se reanuda en cuanto comienzan las primeras lluvias (Schilling *et al.*, 2016; Anaya *et al.*, 2012).

La descomposición también está relacionada con la composición química de las hojas, dado por las concentraciones y proporciones de C, N, lignina y fósforo (Talbot y Treseder, 2012; Ostertag *et al.*, 2008; Xuluc *et al.*, 2003; Heal *et al.*, 1997). La tasa de descomposición es mayor en especies con mayor “calidad” de hojas, que se caracterizan por tener baja relación C/N, alta concentración de N y P, y menor cantidad de compuestos recalcitrantes como la lignina y polifenoles (Sánchez-Silva *et al.*, 2018; Erickson *et al.*, 2014; Xuluc *et al.*, 2003). La composición química de las hojas está relacionada con la simbiosis que se establece entre bacterias del género *Rhizobium* y plantas leguminosas, lo cual le permite a las plantas prosperar en suelos con pocos nutrientes (Villalobos, 2006). Sin embargo, Barro *et al.* (2001), documentaron que la simbiosis entre plantas y bacterias fijadoras de N puede ser facultativa, ya que el proceso de nodulación puede ser afectado por factores microambientales como altas temperaturas y baja disponibilidad de agua y luz (Villalobos, 2006). La dureza de las hojas se considera un buen indicador de la descomposición y la inversión de C para la protección estructural de los tejidos. De esta forma, las hojas más duras o resistentes (mayor concentración de lignina, celulosa y hemicelulosa), se descomponen más lentamente (Freschet *et al.*, 2012; Talbot y Treseder, 2012).

Otro aspecto importante es el control que ejerce la edad de sucesión del bosque sobre la dinámica de la descomposición, y por tanto, sobre el ciclo de nutrientes (Sánchez-Silva *et al.* 2018; Chazdon, 2014). En este sentido, estudios realizados en diferentes ecosistemas terrestres (Erickson, 2014; Kazakou *et al.*, 2009, 2006; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2000), incluyendo BTS (Xuluc *et al.*, 2003; Toky y Ramakrishnan, 1983), describen que las especies pioneras tienden a ser más palatables (con altas concentraciones de N y baja relación C/N) y son reemplazadas por especies más tolerantes a la sombra que son características de bosques maduros (menor concentración de N y alta relación C/N). Algunos estudios sugieren que en los BTS se produce un reemplazo de especies con una estrategia conservadora o lenta al comienzo de la sucesión, por especies con una estrategia adquisitiva o rápida en edades avanzadas (Poorter *et al.*, 2019; Lohbeck *et al.*, 2014, 2013); mientras que otros, reportan patrones sucesionales inversos (Sanaphre-

Villanueva *et al.*, 2017; Pineda-García *et al.*, 2013; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010). Considerando que las especies pioneras presentan mayor contenido foliar de nutrientes, se puede esperar una mayor tasa de descomposición en etapas tempranas de la sucesión, que en etapas más avanzadas, dominadas por especies tardías. Gei *et al.* (2018), documentaron que las leguminosas son más importantes en BTS que en los bosques tropicales húmedos, especialmente en las primeras etapas de la sucesión. Por otra parte, durante la sucesión se incrementa la biomasa aérea, la cual facilita el establecimiento de condiciones microambientales que contribuyen a una mayor actividad de los descomponedores en comparación con las edades más jóvenes (Becknell y Powers, 2014, Lasky *et al.*, 2014). Basado en los resultados descritos, la calidad de las hojas y las condiciones microambientales parecen influir en direcciones opuestas a lo largo de la sucesión, por tanto, producen predicciones contrastantes sobre cómo la tasa de descomposición puede variar con la sucesión (Schilling *et al.*, 2016; Xuluc *et al.*, 2003).

Pocos estudios han documentado la tasa de descomposición en diferentes condiciones topográficas (Xuluc *et al.*, 2003). La topografía afecta el proceso de descomposición a través de sus efectos en la disponibilidad de agua, la composición de especies y la estructura de la vegetación (Vitousek *et al.*, 1994). Parte del suelo de sitios ubicados en pendientes se deposita por gravedad en las partes bajas, por lo que las pendientes presentan suelos más someros, menos fértiles, con menor capacidad de retención de agua (Espinosa, 2012), lo cual limita el establecimiento y la actividad de la comunidad descomponedora (Strickland *et al.*, 2009; Schimel *et al.*, 1999) en comparación con sitios ubicados en zonas planas.

Los resultados reportados en bosques tropicales evidencian una comprensión limitada de los efectos de los diferentes factores en la descomposición de material foliar. Para contribuir a entender los diversos factores que afectan la tasa de descomposición de la hojarasca en un BTS, en el presente estudio comparamos dicha tasa entre seis especies dominantes, cinco categorías de edad sucesional (8-10, 15-22, 23-30, 65-84 >85 años) y dos condiciones topográficas (planicie y pendiente), y exploramos las relaciones existentes entre la tasa de descomposición y algunas variables microambientales. Planteamos que la tasa de descomposición foliar varía entre las especies dominantes en función de la calidad de sus hojas, entre categorías de edad sucesional y entre posiciones

topográficas, reflejando cambios en las estrategias de vida de las especies y las condiciones microambientales. En particular, se hipotetiza que la tasa de descomposición de la hojarasca será: 1) mayor en las especies con mayor calidad en la composición química inicial de sus hojas, por lo que se relacionará positivamente con el contenido foliar de nitrógeno y negativamente con el cociente C/N y la dureza de las hojas; 2) mayor en edades de sucesión avanzada, debido a las condiciones microambientales más favorables para la descomposición (mayor biomasa, humedad relativa y del suelo, menor radiación), comparado con edades tempranas; 3) mayor en sitios planos con suelos más profundos y con mayor capacidad de retención de agua, que en sitios en pendiente.

3.2 METODOLOGÍA

3.2.1 Área de Estudio

El estudio se realizó en la Reserva Biocultural Kaxil Kiuc y sus alrededores ($20^{\circ} 5' 20''$ 7' de latitud N, $89^{\circ} 32' 89''$ 34' de longitud W), en el suroeste del Estado de Yucatán (Figura 3.1). La reserva cuenta con una extensión de 1800 ha de bosque tropical seco subcaducifolio.

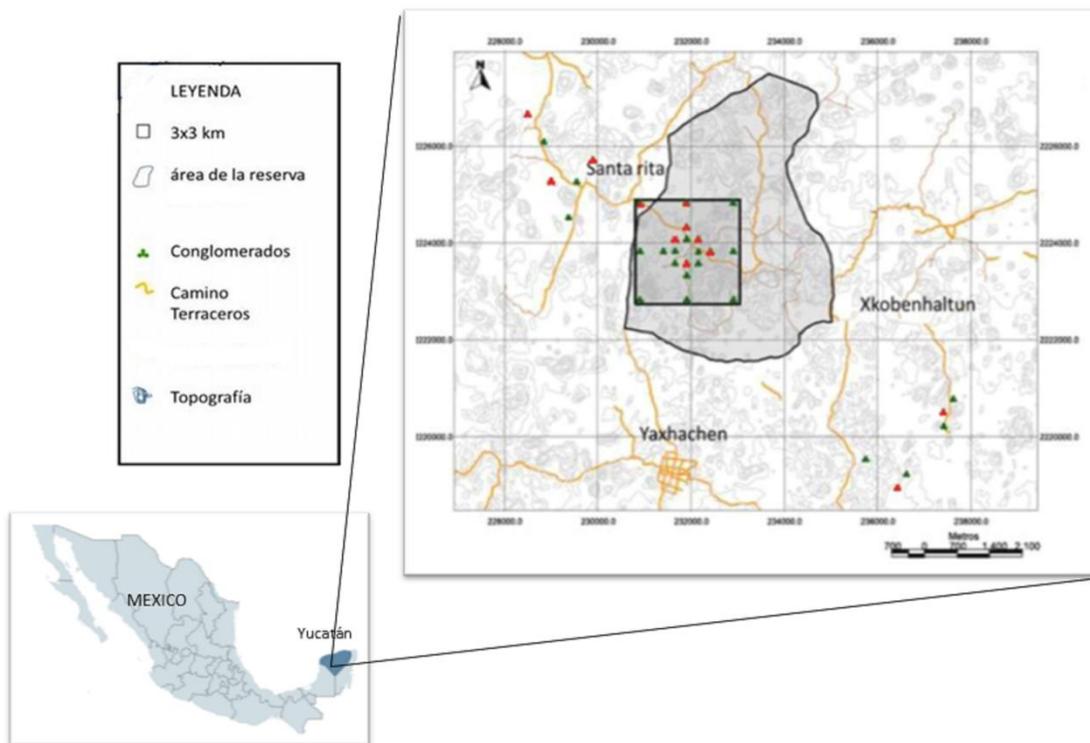


Figura 3.1. Distribución de los conglomerados en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono (SMIC) Yucatán-México. Los puntos rojos indican los conglomerados muestreados en el presente estudio. El cuadro indica área de 3 x 3 km donde se encuentran los conglomerados de mayor edad sucesional distribuidos de manera sistemática estratificada; los de menor edad se establecieron fuera de la reserva en una cronosecuencia.

El clima es cálido subhúmedo (Aw), con una temperatura media anual de 26 °C y una precipitación media anual que oscila entre de 900-1100 mm (Orellana *et al.*, 2003). La mayor parte de precipitación ocurre entre mayo y octubre, seguido de una estación de seca de noviembre a abril. Debido al uso milenario para agricultura de subsistencia (bajo el sistema de roza-tumba-quema), predomina la vegetación secundaria de diferente edad de abandono (Dupuy *et al.*, 2012, Hernández-Stefanoni *et al.*, 2012). El tipo de vegetación predominante se clasifica como bosque mediano subcaducifolio, donde el 50-75% de los árboles dejan caer sus hojas durante la temporada seca. La altura del dosel varía entre 11 y 13 m en edades sucesionales avanzadas.

La geomorfología está constituida por roca caliza, y alterna zonas planas con lomeríos con pendientes ligeras (10-25%). Existen diferentes tipos de suelos, asociados a las condiciones topográficas, los cambisoles y luvisoles (más profundos) se encuentran en zonas planas, mientras que los leptosoles predominan en cerros y en pendientes, generalmente asociados con afloramientos rocosos (Bautista *et al.*, 2003).

3.2.2 Selección de los Sitios de Muestreo

Como parte de un proyecto general sobre dinámica del carbono forestal, se establecieron 32 conglomerados de 1ha, consisten en cuatro parcelas circulares de 400 m² dispuestas en forma de Y invertida, siguiendo el diseño del Inventario Nacional Forestal y de Suelos (CONAFOR, 2013). Para este estudio se seleccionaron 32 parcelas distribuidas en 15 conglomerados en cinco categorías de edad sucesional (años desde el último uso no forestal al comienzo de este estudio): I: 8-10 años, II: 15-22 años, III: 23-30 años, IV: 65-84 años y V: >85 años. Se seleccionaron 6 parcelas por categoría de edad sucesional y por condición topográfica (sitios planos 0-9% de pendiente y con pendiente 10-20%) (Anexo 3.1). El efecto de la topografía se evaluó solamente en las categorías de edad (>65 años), teniendo en cuenta que las demás categorías de edad sucesional no presentaron suficientes sitios de muestreo ubicados en pendiente. Se emplearon

diferentes criterios para la selección de los sitios de estudio, como: 1) parcelas empleadas en el estudio de la caída de hojarasca (Capítulo II), 2) de fácil acceso, 3) sin impactos antrópicos ni efectos de borde.

3.2.3 Selección de Especies

Para la selección de las especies se realizó un análisis de la composición florística de las comunidades de plantas, según estudios previos realizados recientemente por Dupuy y colaboradores (datos sin publicar) en el área de estudio. Se determinó el ranking de las especies por categoría de edad de sucesión y posición topográfica, mediante el empleo del índice de valor de importancia (IVI) (Mateucci y Colma, 1982). EL IVI se calculó mediante la sumatoria de la densidad relativa, el área basal relativa y la frecuencia relativa, tratando que las especies estuvieran presentes en la mayor cantidad de parcelas (Anexo 3.2). Posteriormente, se seleccionaron 6 especies dominantes: *Piscidia piscipula*, *Caesalpinia gaumeri*, *Lysiloma latisiliquum* (Fabaceae), *Neomillspaughia emarginata*, *Gymnopodium floribundum* (Polygonaceae) y *Bursera simaruba* (Burseraceae).

3.2.4 Colecta e Incubación de las Hojas

Las hojas se colectaron en febrero y marzo de 2018, directamente de los árboles, como recomiendan Montagnini et al. (1991), sacudiendo las ramas de individuos seleccionados al azar, hasta que cayeron las más senescentes y se recogieron las que no estuvieran afectadas por insectos. Las hojas de cada especie se esterilizaron en autoclave (Felisa) para eliminar la posible contaminación por comunidades microbianas que podrían estar presentes en las hojas, y así descartar esta posible fuente de variación en las tasa de descomposición. Posteriormente fueron almacenadas en frío hasta el momento de su incubación en campo.

Las muestras de hojas colectadas se incubaron desde finales de mayo de 2018 hasta enero de 2019, abarcando toda la temporada de lluvias y el comienzo de la sequía, cuando la descomposición es mayor. Las muestras fueron colocadas en bolsas de malla de nylon de 15 x 15 cm y 3 mm de luz de malla, como recomiendan Karberg et al (2008) y Coleman et al (1999). El tamaño de la malla limita el acceso de algunos organismos, pero a la vez, evita la pérdida de muestras al suelo. Cada bolsa se llenó con 2.5 g de hojas y se selló con grapas resistentes a la corrosión.

Las bolsas se colocaron en campo a finales de mayo (antes del comienzo de la temporada de lluvia): 3 réplicas x 32 parcelas x 6 colectas (576 bolsas por especie). Las bolsas se desplegaron en grupos de tres después de quitar la hojarasca acumulada en el suelo, aproximadamente en el centro de las parcelas bajo la cubierta forestal. Las muestras fueron recolectadas a los 32, 67, 98, 127, 159, 230 días después del establecimiento inicial (en julio, agosto, septiembre, octubre, noviembre de 2018 y enero de 2019). Las muestras recogidas se limpiaron para eliminar los residuos de suelo u otro material diferente a la hojarasca. El contenido de las bolsas individuales fue colocado en sobres de papel y se secaron a 70 °C hasta alcanzar un peso constante (normalmente a los tres días), y posteriormente se determinó el peso seco usando una balanza analítica de precisión (± 0.001 g).

3.2.5 Estimación de la Tasa de Descomposición

La constante de velocidad de descomposición (k) se determinó mediante el modelo exponencial negativo (Karberg *et al.*, 2008; Harmon *et al.*, 1999):

$$X_t/X_0 = e^{-kt}$$

Donde:

X_t/X_0 : proporción de masa original restante en el tiempo,

k : constante de descomposición,

t : tiempo transcurrido en días.

Con los valores de k se estimó el tiempo requerido para alcanzar el 50 y el 99 % de la descomposición del material foliar, mediante las siguientes ecuaciones (Arunachalam y Singh, 2002; Olson, 1963):

$$1) t_{(0.5)} = -0.693/k$$

$$2) t_{(0.99)} = -4.605/k$$

Donde

$t_{0.5}$: Tiempo de descomposición del 50 % del material foliar (años)

$t_{0.99}$: Tiempo de descomposición del 99 % del material foliar (años)

k: Tasa anual de descomposición (año^{-1})

3.2.6 Determinación de las Propiedades Física de las Hojas

La dureza de las hojas se determinó en función de la resistencia, mediante pruebas de resistencia por penetración [expresada en Newton (N)], para lo cual se utilizó un equipo de pruebas universales Shimadzu AG-100KN, del laboratorio de la Unidad de Materiales Poliméricos del CICY. Se tomaron 10 hojas de diferentes individuos por especie y se punzaron con una punta de 0.5 mm, empleando una celda de carga de 100 newton, tratando de evitar las nervaduras de las hojas. A partir de las curvas obtenidas se determinó el valor de dureza de la hoja de cada especie.

3.2.7 Determinación de la Composición Química de las Hojas

Para evaluar la calidad de las hojas de cada especie se realizaron análisis químicos y se determinaron los contenidos porcentuales iniciales de C, N, y las concentraciones totales de fenoles este último considerado un componente recalcitrante que puede limitar la velocidad de la descomposición. Para determinar el contenido de C y N para cada especie se emplearon cinco individuos por especie, seis hojas por individuo que fueron mezcladas y molidas en un molinillo de café, y se pesaron 7 mg en tazas de hojalata; luego se analizaron en un Analizador Elemental CN COSTECH. Las muestras fueron analizadas en el laboratorio Jess Gutknecht de la Universidad de Minnesota, Estados Unidos.

La determinación de fenoles totales se realizó en 9 muestras por especie (3 hojas de 3 individuos), para obtener 1g de polvo y hacer un extracto, al que se adicionaron 10 mL de etanol (95%). A 500 μL de extracto crudo diluido en 1 mL de agua destilada estéril se adicionaron 80 μL de Folin-Ciocalteu 1N (fabricante), se dejó reposar 5 min y se añadió 800 μL de Na_2CO_3 al 7%. La mezcla se agitó y se diluyó con agua destilada estéril hasta un volumen final de 2 mL y se dejó reposar durante 90 min a 25 °C. Posteriormente, se midió la absorbancia a 750 nm en un espectrofotómetro (Génesys 10). La concentración

de fenoles totales se determinó mediante extrapolación en una curva de calibración con ácido gálico (Sigma) como patrón y se expresó en mg de equivalentes a ácido gálico.mL⁻¹ (mg EAG.mL⁻¹).

3.2.8 Variables Climáticas

Los datos climáticos fueron proporcionados por la estación meteorológica más cercana de la Comisión Nacional del Agua que se encuentra en Oxkutzcab a 27.4 km de la Reserva. Los datos proporcionados fueron: precipitación mensual (mm), temperatura media del aire (°C), temperatura mínima y máxima del aire (°C), humedad relativa del aire (%), velocidad del viento (km/h) y ráfagas de viento (km/h). Las mediciones se realizaron cada 10 minutos mediante una Estación Meteorológica Automatizada. Mediante la estación convencional del mismo sitio se obtuvo el acumulado de temperaturas máximas y mínimas (ACTmax y ACTmin); se registró un valor diario de cada variable y posteriormente fueron sumados y se calculó el acumulado mensual (Ramón Crespo Arjona, comunicación personal). Adicionalmente se calculó el déficit de presión de vapor mediante el empleo de las ecuaciones de Jones (1992).

3.2.9 Medición y Estimación de Variables Dasométricas

Se realizó un muestro en octubre de 2018 para determinar las variables dasométricas de la vegetación en cada parcela de 400 m². En cada parcela se censaron las plantas leñosas (árboles, palmas, lianas y arbustos) ≥ 7.5 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP, medido a 1.3 m de altura sobre el nivel del suelo). Adicionalmente, se censaron las plantas ≥ 2.5 cm de DAP en subparcelas anidadas de 80 m² en el centro de cada parcela. Se identificaron las plantas a nivel de especie y se midió el diámetro, la altura y la longitud de cada tallo y su condición (vivo o muerto) para el cálculo de la biomasa aérea y el área basal.

Para la estimación de la biomasa aérea se emplearon ecuaciones alométricas desarrolladas o usadas en estudios previos en bosques secos de la península de Yucatán; se empleó la ecuación por Ramírez et al. (2019) para plantas < 10 cm de DAP y la de Chave et al. (2005) para árboles ≥ 10 cm de DAP. Adicionalmente, se identificaron las leguminosas con base en el conocimiento de un para taxónomo experto (Filogonio May-Pat) y la consulta de literatura especializada (Duno *et al.*, 2010).

Para estimar el índice de área foliar (IAF) se empleó el analizador de área foliar LAI-2200C. Se seleccionaron cinco puntos en cada parcela: en los límites norte, este, oeste y sur, y otro en el centro (Anexo 3.3 b). Los datos se colectaron mediante el empleo de un sensor óptico LAI-2250 y la unidad de control (consola LAI-2270) (Anexo 3.3 a). El procesamiento de los datos (cálculo del IAF) en cada parcela se realizó mediante el programa File Viewer (FV2200) versión 2.1.1.

3.2.10 Medición y Estimación de Variables Microambientales

Para estimar la humedad del mantillo y del suelo se colectaron al azar un total de 576 muestras de hojas y de suelo (3 réplicas x 32 parcelas x 6 colectas). Las muestras de hojas colectadas se encontraban encima de las muestras incubadas en el suelo y se colocaron en bolsas plásticas herméticas, posteriormente se pesaron hasta 2 g. Las muestras de hojas frescas fueron primeramente pesadas y posteriormente fueron secadas a 70 °C durante 72 horas, y se determinó el peso seco (± 0.001 g). Se determinó la humedad de cada muestra mediante la diferencia entre el peso fresco y el peso seco, dividida el peso seco; y posteriormente se calculó el valor de humedad promedio de cada parcela. Las muestras de suelo fueron colectadas en puntos muy cercanos a las muestras incubadas (una muestra de suelo por cada muestra incubada) mediante un nucleador de 16 cm de profundidad y 9 cm de diámetro y posteriormente se tomó una submuestra de 10 g de cada muestra. Se calculó la humedad del suelo promediando las tres réplicas, mediante el mismo procedimiento utilizado en la humedad del mantillo.

3.2.11 Análisis de los Datos

Para evaluar si existían diferencias significativas en la variable respuesta (tasa de descomposición foliar de las especies) en función de los factores (edad sucesional y condición topográfica), y su posible interacción con las especies, se emplearon modelos lineales generales de medidas repetidas (GLMM). En los casos donde se encontraron diferencias significativas, se realizaron pruebas *post-hoc* de Tuckey para determinar los grupos que diferían entre sí, mediante el programa SPSS (V.17.0)(SPSS, 2008).

Las diferencias en la cantidad de fenoles totales y la dureza de las hojas entre especies se determinaron mediante análisis de varianza (ANOVA simple), y se realizaron pruebas *post-hoc* de Tukey para determinar qué grupos diferían entre sí. Las diferencias en los

contenidos foliares de N y C y en la proporción C/N no pudieron evaluarse estadísticamente porque solamente se obtuvo un valor de cada variable por especie.

Para determinar la relación entre la pérdida de masa foliar seca y el tiempo se ajustaron a modelos exponenciales mediante la regresión no lineal (SPSS). Además, se empleó la regresión lineal múltiple mediante la función `regsubsets` en el paquete 'leaps' del software R (3.5.0) (R Development Core Team, 2012), para determinar la relación entre la tasa de descomposición de las especies y la composición química inicial de las hojas, así como entre la tasa de descomposición y las variables ambientales. Los modelos candidatos fueron seleccionados con base en el Criterio de Información de Akaike (AIC). Se calculó el delta de Akaike (Δ AIC), dado por la diferencia entre el valor de AIC de cada modelo y el valor de AIC del candidato a mejor modelo (menor AIC). Posteriormente los valores de AIC de cada modelo se transformaron en los pesos de Akaike (w_i); donde a mayor w_i mayor probabilidad de ser el mejor modelo (Burnham y Anderson, 2002). Se verificó que las variables explicativas significativas no estuvieran correlacionadas (factor de inflación de la varianza, $FIV < 2$). Finalmente, se seleccionaron los mejores modelos con base al valor mínimo de Δ AIC y máximo de w_i (Caballero, 2011).

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Tasas Anuales de Descomposición

La tasa anual promedio de descomposición de hojas en el sitio de estudio fue de 1.60 año⁻¹. Sin embargo, la tasa de descomposición varió entre especies ($F = 68.092$; $p \leq 0.001$) (Figura 2). Las mayores tasas de descomposición anual (k) se registraron en *Lysiloma latisiliquum* (LYS) y *Caesalpinia gaumeri* (CAE) ($K_{LYS}=2.856\pm 0.183$ año⁻¹, $K_{CES}=2.768\pm 0.170$ año⁻¹), seguido de *Piscidia piscipula* (PIS), *Neomillspaughia emarginata* (NEO) y *Bursera simaruba* (BUR) ($K_{PIS}=1.186 \pm 0.102$ año⁻¹, $K_{NEO}=1.125 \pm 0.094$ año⁻¹, $K_{BUR}=1.004 \pm 0.079$ año⁻¹) y el menor valor correspondió a *Gymnopodium floribundum* (GYM, $K_{GIM}=0.730 \pm 0.045$ año⁻¹) (Figura 3.2).

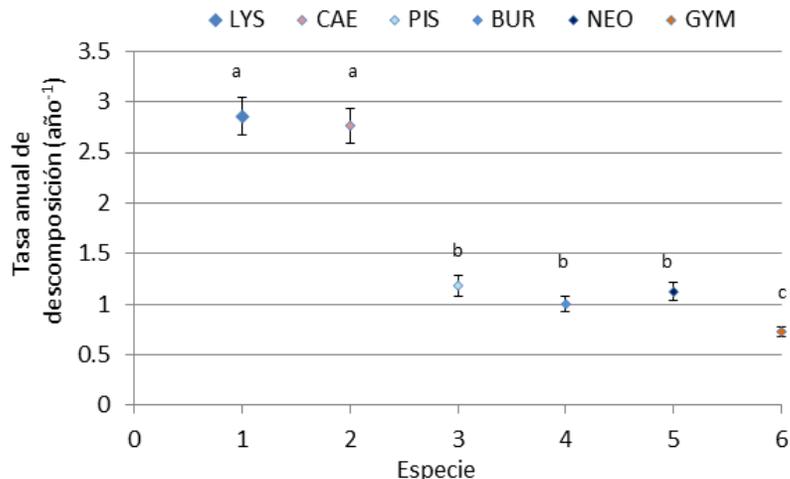


Figura 3.2. Tasa anual de descomposición de hojas de las especies: *L. latisiliquum* (LYS), *C. gaumeri* (CAE), *P. piscipula* (PIS), *N. emarginata* (NEO) y *G. floribundum* (GYM) en el SMIC-Yucatán. Las líneas verticales indican ± 1 error estándar y las letras diferentes representan diferencias significativas entre las especies.

El intervalo de tiempo estimado para la descomposición del 99% de la biomasa foliar de las especies fue de 1.6 a 6.3 años. LYS y CAE presentaron el menor tiempo de pérdida de la biomasa foliar, mientras que BUR y GYM presentaron el mayor tiempo estimado (Cuadro 3.1).

Cuadro 3.1 Tiempo estimado en años para la pérdida del 50% y el 99% de la masa foliar seca de las especies en el sitio de estudio.

Especie	t _(50%)	t _(99%)
-LYS	0.24	1.61
-CAE	0.25	1.66
-PIS	0.58	3.88
-NEO	0.62	4.09
-BUR	0.69	4.59
-GYM	0.95	6.31

LYS=*Lysiloma latisiliquum*, CAE=*Caesalpinia gaumeri*, PIS=*Piscidia piscipula*, NEO=*Neomillspaughia emarginata*, BUR=*Bursera simaruba* y GYM=*Gymnopodium floribundum*.

3.3.2 Dinámica Temporal de la Pérdida de la Masa Foliar por Especie

LYS y CAE mostraron patrones temporales de pérdida de masa foliar casi constantes, muy similares entre sí y diferentes de los de las demás especies (Figura 3.3a). Por su parte, PIS, BUR, NEO y GYM mostraron un patrón de pérdida en tres fases. Para todas las especies, las mayores tasas de descomposición (i.e. las pérdidas más rápidas de biomasa foliar) ocurrieron en los primeros 32 días de incubación. Posteriormente, LYS y CAE mostraron tasas casi constantes, mientras que las demás especies presentaron tasas de descomposición bajas entre los 32 y los 98 días. Finalmente, en una tercera etapa (98-230 días) estas cuatro especies presentaron tasas de descomposición intermedias. Al cabo de 230 días, la mayoría de las especies (BUR, LYS, PIS, NEO) aún conservaban alrededor del 50% de su masa foliar inicial, mientras que GYM y CAE conservaban alrededor del 20% (Figura 3.3a).

La precipitación total mensual varió entre los meses, con valores máximos en julio y octubre (113 mm y 149.5 mm respectivamente), y mínimos en noviembre y enero (24.5 mm y 14.8 mm respectivamente)(Figura 3.3b).

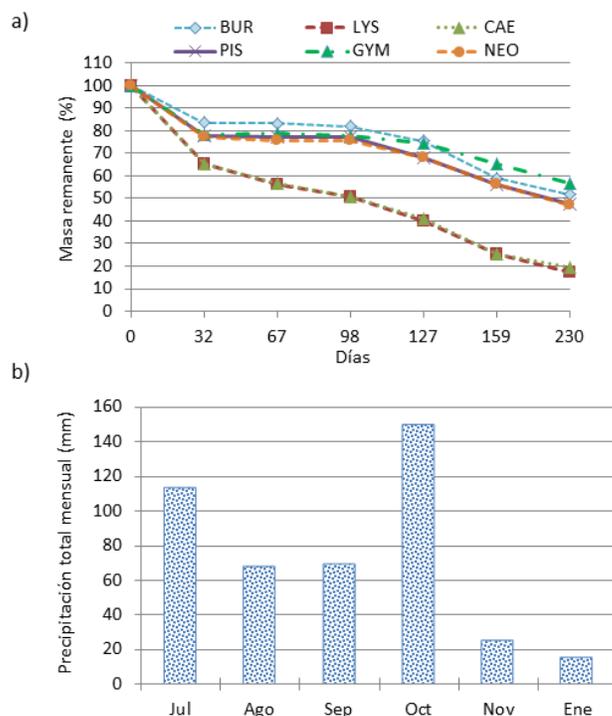


Figura 3.3. Dinámica de: a) la pérdida de materia seca foliar en el tiempo (días), de las especies *L. latisiliquum* (LYS), *C. gaumeri* (CAE), *P. piscipula* (PIS), *N. emarginata* (NEO), *G. floribundum* (GYM) y *B. simaruba* (BUR) y b) la precipitación total mensual en el periodo de estudio en el SMIC-Yucatán. Las muestras a incubar se colocaron a finales de mayo de 2018.

3.3.3 Modelos Ajustados a la Pérdida de Masa Foliar en el Tiempo

Todos los modelos de regresión exponencial negativa ajustados a la pérdida de masa foliar fueron altamente significativos ($p < 0.001$) (Cuadro 2). Los coeficientes de determinación ajustados (R^2_{aj}) presentaron valores de entre 0.54 (NEO) y 0.72 (CAE). Los mejores ajustes correspondieron a las especies que mostraron un patrón constante de pérdida de masa foliar CAE y LYS (Cuadro 3.2; Figuras 3.3a y 3.4).

Cuadro 3. 2 Resumen de las estadísticas de los modelos exponenciales que relacionan la pérdida de masa seca de las especies en el tiempo. Las especies son: *L. latisiliquum* (LYS), *C. gaumeri* (CAE), *P. piscipula* (PIS), *B. simaruba* (BUR), *N. emarginata* (NEO), *G. floribundum* (GYM), en el SMIC-Yucatán.

Especie	Resumen del modelo		ANOVA		Ecuación
	R^2_{aj} (%)	Error típico	F	p	
-LYS	63.3	0.481	1157.54	0.000	$Y=99.393 \cdot e^{-0.0078(t)}$
-CAE	72.8	0.334	1798.04	0.000	$Y=93.983 \cdot e^{-0.0075(t)}$
-PIS	58.3	0.199	936.399	0.000	$Y=96.471 \cdot e^{-0.0032(t)}$
-BUR	57.9	0.181	924.840	0.000	$Y=99.782 \cdot e^{-0.0027(t)}$
-NEO	54.6	0.215	808.580	0.000	$Y=95.353 \cdot e^{-0.003(t)}$
-GYM	56.9	0.138	886.285	0.000	$Y=93.043 \cdot e^{-0.002(t)}$

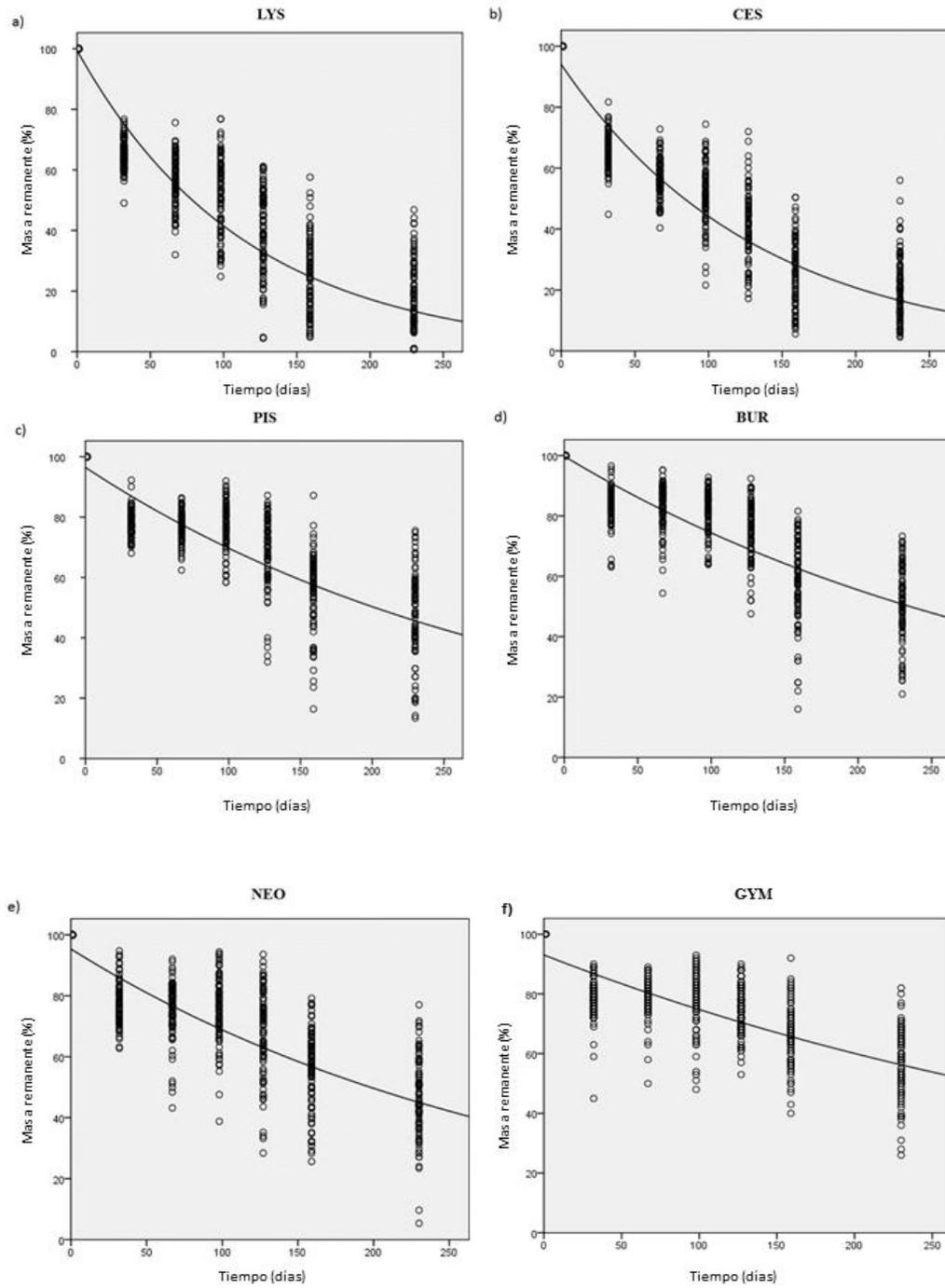


Figura 3.4. Modelos exponenciales negativos con el tiempo (t), para las especies: a) *L. latisiliquum* (LYS), b) *C. gaumeri* (CAE), c) *P. piscipula* (PIS), d) *B. simaruba* (BUR), e) *N. emarginata* (NEO), y f) *G. floribundum* (GYM), MR=Masa foliar seca remanente.

3.3.4 Efectos de las Variables Ambientales en las Tasas de Descomposición Foliar de las Especies

Considerando las seis especies de manera conjunta, la pérdida de masa foliar se relacionó de manera positiva y no lineal con la humedad del suelo (HS), la cual explicó el 95.3% de la variación en la variable de respuesta (Cuadro 3.3). La pérdida de masa foliar también se asoció de manera positiva y no lineal con la humedad del suelo para tres especies (PIS, NEO y GYM) y con la precipitación acumulada (PAC) para las otras tres especies (LYS, CAE y BUR). Los coeficientes de determinación de los modelos fueron altos (0.91-0.99), lo cual indica que la humedad del suelo y la precipitación explicaron una alta proporción de la variación en la tasa de descomposición foliar (Cuadro 3.3).

Cuadro 3. 3 Resumen de los modelos de regresión no lineal que relacionan la pérdida de masa foliar y factores macro y microambientales. *L. latifolium* (LYS), *C. gaumeri* (CAE), *P. piscipula* (PIS), *B. simaruba* (BUR), *N. emarginata* (NEO), *G. floribundum* (GYM).

Especie	Ecuación	R ²	F	p
-LYS	$Y=1404*PAC-0.008*PAC^2$	0.927	19.120	0.020
-CAE	$Y=1353*PAC-0.007*PAC^2$	0.916	16.254	0.025
-PIS	$Y= -1516.1+167.72*HS-4.412*HS^2$	0.981	77.70	0.003
-BUR	$Y=33.35+1.05*PAC-0.006*PAC^2$	0.925	18.51	0.021
-NEO	$Y=-1471.33+162.69*HS-4.275*HS^2$	0.981	77.66	0.003
-GYM	$Y=-999.34+112.82*HS-2.951*HS^2$	0.994	248.17	0.000
TOTAL	$Y=-1631.55+179.37*HS-4.723*HS^2$	0.953	30.44	0.010

R² = coeficiente de determinación, PAC = precipitación acumulada, HS = humedad del suelo.

3.3.5 Diferencias Específicas en la Composición Química y la Dureza de las Hojas y sus Efectos en las Tasas de Descomposición

Las especies de estudio difirieron significativamente en los valores iniciales de concentración foliar de polifenoles totales ($F = 8.107$; $p = 0.002$) y dureza de las hojas ($F = 7.611$; $p = 0.047$), mientras que las diferencias en los contenidos foliares de N y C, y en la proporción C/N no pudieron ser evaluadas estadísticamente, al no contar con réplicas por especie (Cuadro 3.4). CAE presentó la mayor cantidad de fenoles, seguida de PIS,

mientras que GYM, LYS y NEO mostraron valores intermedios y BUR el valor menor. Las especies difirieron considerablemente en la dureza en sus hojas, PIS presentó el mayor valor, seguida de NEO, mientras que los menores valores correspondieron a CAE, y por último LYS (Cuadro 3.4).

Cuadro 3.4 Características de la composición química y la dureza iniciales de las hojas de las especies de estudio. C (carbono), N (nitrógeno). Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies.

Especie	C (%)	N (%)	C/N	Polifenoles Totales (mg EAG.mL ⁻¹)	Dureza de la Hoja (N)
-LYS	46.4911	2.9466	15.7778	0.716 b	0.2979 a
-CAE	51.0385	2.7984	18.2544	1.109 d	0.4099 b
-PIS	51.6504	2.5211	20.4868	0.850 c	1.0267 e
-BUR	47.5768	1.8724	25.4095	0.620 a	0.6213 c
-NEO	46.1261	2.7668	16.6712	0.681 ab	0.7478 d
-GYM	43.7241	2.5347	17.2502	0.751 b	0.5913 c

Considerando todas las especies juntas, la tasa de descomposición foliar se relacionó positivamente con los contenidos foliares de N y C, y negativamente con la dureza de las hojas; estas tres variables explicaron, de manera conjunta, el 95.5% de la variación en la tasa de descomposición foliar (Cuadro 3.5).

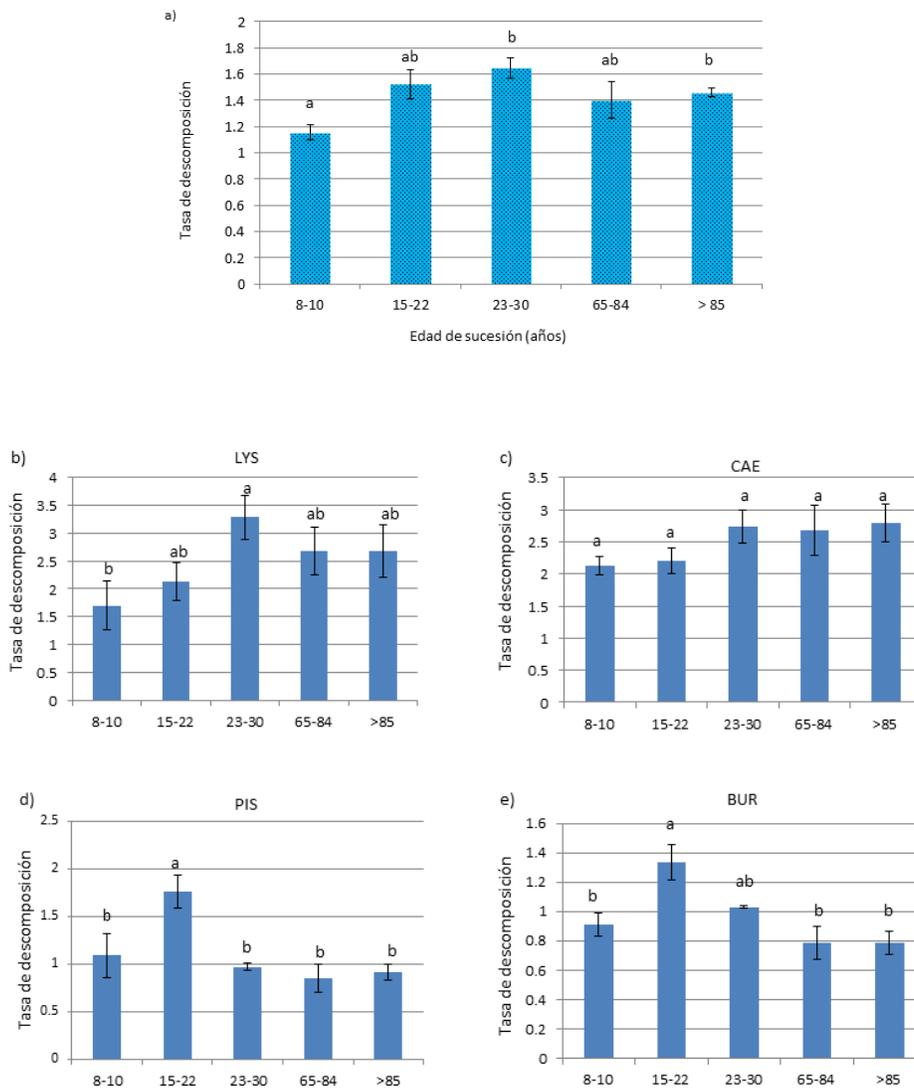
Cuadro 3. 5 Resumen de los modelos candidatos de la regresión múltiple entre la tasa anual de descomposición y la composición química y dureza iniciales de las hojas.

Ecuación	R ² _{aj}	AIC	Δ AIC	ω _i
1) Y= - 2.995 +1.79*N	0.400	-2.205	15.763	0.001
2) Y'= - 4.456+0.168*C-3.223*D	0.628	-4.802	13.166	0.003
3) Y= - 7.095+1.20*N+0.15*C-2.56*D	0.955	-17.968	0.000	0.996

Y' indica modelo no significativo, en negrita se indica el mejor modelo, N = Nitrógeno (%), C = Carbono (%), D = dureza de la hoja, R²_{aj} = coeficiente de determinación ajustado, AIC =Criterio de Información de Akaike, Δ AIC = delta de Akaike, ω_i = valor del peso de Akaike.

3.3.6 Efecto de la Edad Sucesional en las Tasas de Descomposición Foliar y su Relación con Variables Microambientales

La tasa anual total de descomposición varió significativamente entre las categorías de edad sucesional ($F = 3.398$; $p = 0.028$). La tasa anual de descomposición fue menor en la categoría de edad I (8-10 años) que en las categorías III (23-30 años) y V (> 85 años) (Figura 3.5 a). Las tasas de descomposición de LYS, PIS y BUR variaron entre categorías de edad ($F \geq 3.648$; $p \leq 0.027$), no así en CAE, NEO y GYM ($F \geq 2.919$; $p \geq 0.052$), por lo que, se encontró una interacción significativa entre especies y categorías de edad sucesional ($F = 2.919$; $p = 0.006$).



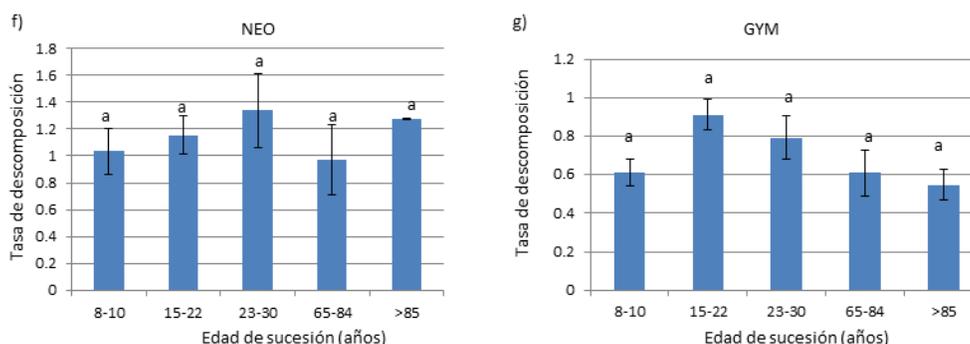


Figura 3.5. Tasa anual total de descomposición en las categorías de edad de sucesión (a) y tasa anual de descomposición por especie en las categorías de edad de sucesión (b,c,d,e,f,g,h). Líneas verticales representan ± 1 error estándar, y letras diferentes indican diferencias significativas entre categorías de edad.

Se encontraron diferencias significativas en las variables microambientales analizadas en el gradiente de edad sucesional del bosque ($F \geq 3.12$; $p \leq 0.033$), siendo generalmente menor en la categoría de edad I y similar entre las categorías III, IV y V (Cuadro 3.6).

Cuadro 3.6 Variables microambientales \pm EE en las diferentes categorías de edad sucesional

Categ edad	IAF	Hs (%)	Hm (%)	H (m)	DAP (cm)	Área basal (m ² /ha)	Biomasa (Ton/ha)
I	1.3 \pm 0.05 b	19.6 \pm 0.29 b	24.1 \pm 1.13 c	4.1 \pm 0.27 b	4.5 \pm 0.52 b	8.1 \pm 0.87 b	9.7 \pm 1.72 d
II	1.6 \pm 0.16 ab	20.1 \pm 0.24 b	28.6 \pm 1.76 a	6.2 \pm 0.39 a	7.0 \pm 0.77 b	15.4 \pm 1.91 b	31.1 \pm 6.29 c
III	2.4 \pm 0.09 a	21.9 \pm 0.59 a	31.2 \pm 0.77 a	6.8 \pm 0.28 a	10.0 \pm 0.53 a	25.7 \pm 2.10 a	87.8 \pm 13.07 a
IV	2.2 \pm 0.34 ab	22.5 \pm 0.30 a	27.1 \pm 2.42 a	6.9 \pm 0.30 a	9.7 \pm 0.61 a	24.5 \pm 2.25 a	67.0 \pm 6.19 b
V	2.1 \pm 0.39 ab	22.5 \pm 0.36 a	26.2 \pm 1.42 ab	6.6 \pm 0.55 a	10.6 \pm 0.61 a	24.6 \pm 0.92 a	88.1 \pm 14.64 a

Categ edad= categoría de edad, IAF= Índice de área foliar, Hs=humedad del suelo, Hm=humedad del mantillo, H=altura, DAP=diámetro a la altura del pecho. Letras diferentes indican diferencias significativas entre categorías de edad.

CAPÍTULO III

Las diferencias en la tasa anual total de descomposición foliar entre las categorías de edad sucesional se asociaron principalmente y de manera positiva con el índice de área foliar y la humedad del mantillo (Cuadro 3.7). Estas dos variables explicaron, de manera conjunta, el 42.9 % de la variación en la variable respuesta.

Las variables microambientales que más estrechamente se asociaron con la tasa de descomposición variaron de una especie a otra, e incluyeron el área basal, la humedad del mantillo, la edad de sucesión y la altura promedio (Cuadro 3.7). Las tasas de descomposición de CAE y NEO no se asociaron significativamente con ninguna de las variables explicativas (Cuadro 3.7).

Cuadro 3. 7 Modelos de regresión múltiple entre la tasa anual total de descomposición y de las especies con las variables microambientales en las categorías de edad sucesional.

	Ecuación	Raj²	AIC	Δ AIC	ωi
<i>Tasa anual total de descomposición</i>					
	1) $Y=0.999+0.224*IAF$	0.335	-87.86	2.280	0.183
	2) $Y''= 0.61 +0.016*Hm+0.18*IAF$	0.381	-90.14	0.000	0.572
	3) $Y=0.017*Hm+0.159*IAF$	0.429	-88.44	1.700	0.245
<i>Tasa anual de descomposición por especie</i>					
LYS	1) $Y=1.273+0.063*AB$	0.299	0.795	0.863	0.255
	2) $Y''= 1.764+0.08*AB+ 0.488*IAF$	0.245	-0.068	0.000	0.393
	3) $Y''= 0.71+0.08+AB+Hm+0.607*IAF$	0.260	0.148	0.216	0.352
CAE	1) $Y''= 2.26+0.006*Ed$	0.108	-23.27	0.000	0.533
	2) $Y''= 1.59+0.006*Ed+0.02Hm$	0.130	-22.31	0.960	0.330
	3) $Y''= 1.57+0.005*Ed+0.02*Hm+0.001*B$	0.140	-20.56	2.710	0.137
PIS	1) $Y=-0.023+0.04*Hm$	0.156	-46.27	2.880	0.137
	2) $Y''=2.271+0.038*Hm-0.105Hs$	0.256	-49.15	0.000	0.578
	3) $Y''=1.75-0.002Ed+0.03*Hm-0.07*Hs$	0.243	-47.74	1.410	0.285
BUR	1) $Y=0.215+0.02*Hm$	0.198	-78.40	4.690	0.059
	2) $Y=0.42+0.02*Hm-0.003*Ed$	0.335	-83.09	0.000	0.615
	3) $Y''= -0.30-0.08*Ed+0.021Hm+0.036*H$	0.326	-81.82	0.326	0.326
NEO	1) $Y''= 0.558+0.02*Hm$	0.077	-44.23	0.000	0.418
	2) $Y''= -0.89 +0.0*Hs+ 0.02*Hm$	0.040	-43.96	0.270	0.365

CAPÍTULO III

	3) $Y'' = -1.49 + 0.1 * HS + 0.02Hm + 0.03 * DAP$	0.030	-42.91	1.320	0.216
GYM	1) $Y'' = 0.224 + 0.001 * Hm$	0.110	-81.37	3.610	0.093
	2) $Y'' = 0.229 - 0.004 * Ed + 0.10 * H$	0.260	-84.98	0.000	0.568
	3) $Y = 0.07 - 0.03 * Ed + 0.008Hm + 0.08 * H$	0.200	-83.95	1.030	0.339

Y = tasa anual de descomposición foliar, Y'' Indica modelo con parámetro/s no significativo/s, en negrita se indica el mejor modelo. Hm = humedad del mantillo, AB= área basal, Hs = humedad del suelo, IAF = índice de área foliar, B = Biomasa, Ed= Edad de sucesión, DAP= Diámetro a la altura del pecho, H = altura promedio, R_{aj}^2 = coeficiente de determinación ajustado, AIC = Criterio de Información de Akaike, Δ AIC = delta de Akaike, ω_i = valor de peso de Akaike.

3.3.7 Efectos de la Topografía en las Tasas de Descomposición Foliar y su Relación con Variables (Micro) ambientales

Considerando todas las especies de manera conjunta, la tasa anual de descomposición foliar varió significativamente entre posiciones topográficas ($F = 114.42$; $p = 0.004$), siendo mayor en sitios planos que en pendiente (Figura 3.6 a). Aunque todas las especies mostraron este mismo patrón (mayor tasa de descomposición en sitios planos que en pendiente), las diferencias no fueron significativa para algunas especies, por lo que se encontró una interacción significativa entre especies y condiciones topográficas ($F = 22.753$; $p = 0.01$) (Figura 3.6 b).

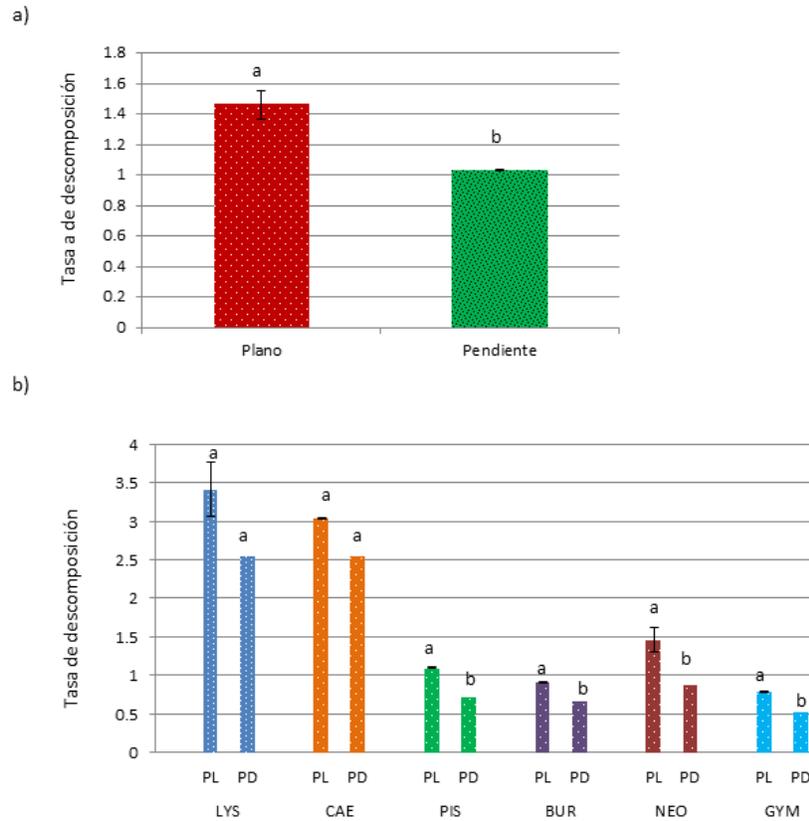


Figura 3.6. Tasa anual de descomposición foliar en sitios planos y en pendiente (a) y tasa anual de descomposición por especie en las diferentes condiciones topográficas (b). PL = plano, PD = pendiente. Las líneas verticales representan ± 1 error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las posiciones topográficas. LYS = *Lysiloma latisiliquum*, CAE = *Caesalpinia gaumeri*, PIS = *Piscidia piscipula*, BUR = *Bursera simaruba*, NEO = *Neomillspaughia emarginata*, GYM = *Gymnopodium floribundum*.

La altura de los árboles y la humedad del suelo y del mantillo se asociaron de manera positiva con la tasa anual de descomposición ($F = 18.68$; $p < 0.001$) y explicaron el 83.1% de la variación en la variable respuesta (Cuadro 3.8).

Cuadro 3. 8 Modelos de regresión múltiple entre la tasa anual de descomposición y las variables microambientales en las posiciones topográficas.

Ecuación	Raj ²	AIC	Δ AIC	ωi
1) $Y = 1.719 - 0.044 * Pd$	0.587	-34.47	11.73	0.002
2) $Y'' = -0.727 - 0.038 * Pd + 0.031 * Hs$	0.771	-40.84	5.360	0.049
3) $Y = -3.884 + 0.025 * H + 0.003 * Hs + 0.016 * Hm$	0.831	-43.93	2.270	0.231
4) $Y' = -2.46 + 0.15 * H + 0.017 * Pd + 0.02 * Hs + 0.01 * Hm$	0.865	-46.20	0.000	0.718

Y = tasa de descomposición foliar anual, Y' = Indica modelo con multicolinealidad, Y'' Indica modelo con parámetro/s no significativo/s, en negrita se indica el mejor modelo. Pd = pendiente, H = altura promedio, Hm = humedad del mantillo, Hs = humedad del suelo, Raj² = coeficiente de determinación ajustado, AIC = Criterio de Akaike, Δ AIC = delta de Akaike, ωi = valor del peso de Akaike.

3.4 DISCUSION

Este es uno de los primeros estudios en comparar la tasa anual de descomposición foliar de varias especies dominantes del bosque tropical seco (BTS) entre diferentes categorías de edad sucesional y entre sitios planos y en pendiente, y en evaluar su asociación con variables (micro)ambientales y foliares. Esperábamos encontrar una mayor tasa de descomposición en las especies con una mayor calidad en la composición química inicial de las hojas (asociadas con altos contenidos foliares de N, bajos cocientes C/N y baja dureza de las hojas), así como un aumento en la tasa de descomposición con la edad de sucesión y mayor descomposición en sitios planos, asociadas ambas con condiciones microambientales más favorables. Como esperábamos, la tasa anual de descomposición aumentó con la edad sucesional (asociada de manera positiva con el índice de área foliar y la humedad del mantillo) y fue mayor en sitios planos que en pendiente, asociada de manera positiva con la altura de las plantas, la humedad del suelo y del matillo. En general, la pérdida de masa foliar se asoció positivamente con la humedad del suelo. A continuación, se discuten en detalle los resultados y sus posibles implicaciones para el mantenimiento de la fertilidad del suelo y los ciclos biogeoquímicos en los BTS estudiados en el contexto de lo documentado por estudios previos.

3.4.1 Tasa Anual de Descomposición de Hojas de las Especies

La tasa anual de descomposición foliar (k) de las especies dominantes estudiadas varió entre 0.730 y 2.858 año⁻¹, con un promedio de 1.60 año⁻¹. Estos resultados se encuentran en el rango de valores reportados en estudios previos en bosques tropicales (0.5-2.7 año⁻¹) (Álvarez *et al.*, 1992; Xuluc *et al.*, 2003; Ostertag *et al.*, 2008; Schilling *et al.*, 2016). Schilling *et al.* 2016, en un BTS en Costa Rica encontraron valores menores de 0.7 año⁻¹, lo cual fue el reflejo de las propiedades del suelo (baja cantidad de nutrientes o baja humedad del mismo), así como el efecto inhibitorio de hongos micorrízicos sobre la descomposición. En este estudio, se encontraron concentraciones altas de N foliar de las especies, pero en un rango estrecho (1.87-2.94%), lo cual puede ayudar a explicar el bajo poder explicativo del N y el cociente C/N. Estos valores son más altos que los documentados en diferentes bosques tropicales (e.g Babbar y Ewel, 1989; Xuluc *et al.*, 2003 y Sánchez-Silva *et al.* 2018), que reportaron un rango entre 0.6-1.93%. Sin embargo, Schilling *et al.* (2016), en un BTS en Guanacaste, Costa Rica, reportaron un rango más amplio (0.99-3.1%), lo cual sugiere que los valores más bajos de N se relacionaron con sitios con suelos poco fértiles y una reducción severa de la precipitación mensual que pudo haber limitado la disponibilidad de agua y la absorción de nutrientes.

Nuestros resultados apoyan de manera parcial la hipótesis 1 (de mayores tasas de descomposición foliar en especies con mayor calidad en la composición química inicial de las hojas, asociada a un alto contenido foliar de N y negativamente con el cociente C/N y la dureza de las hojas). Los mayores valores de k se registraron en dos especies leguminosas *Lysiloma latisiliquum* (LYS) y *Caesalpinia gaumeri* (CAE), la otra leguminosa *Piscidia piscipula* (PIS) presentó valores intermedios, similares a los de *Bursera simaruba* (Burseraceae) y *Neomillspaughia emarginata* (Polygonaceae) (Figura 3.2). Valores altos de k se han asociado con una mejor calidad en la composición química inicial de las hojas, específicamente una mayor proporción de compuestos lábiles como el N, el P y cocientes C/N y C/P bajos, mientras que, valores bajos de k indican un material foliar más lignificado (Freschet *et al.*, 2012; Talbot y Treseder, 2012). Aunque las dos especies con los valores más altos de k también presentaron los valores más altos de N foliar, la especie con el valor más bajo de k mostró un valor de N intermedio. Sin embargo, considerando todas las especies juntas, como se esperaba, la tasa de descomposición se

relacionó de manera positiva con el contenido foliar de N y de manera negativa con la dureza. Inesperadamente, el cociente C/N no fue seleccionado como variable explicativa relevante en los modelos de regresión múltiple, mientras que, el contenido foliar de C se asoció de manera positiva con la tasa de descomposición (Cuadro 3.5). Para un mejor entendimiento del efecto del N, C y de la relación C/N sobre la tasa de descomposición foliar se deben realizar estudios que analicen los contenidos foliares por individuo y no por especie como en nuestro caso, y con un tamaño de muestra mayor, para de esta forma poder realizar pruebas estadísticas más confiables.

Estas tres variables (dureza, N y C) explicaron de manera conjunta el 95.5% de la variación en las tasas de descomposición foliar, sin embargo, ninguna de las tres variables, por sí sola, permite explicar el ranking de los valores de k de las especies. Los menores valores de dureza foliar correspondieron a los mayores valores de k (LYS, seguida de CAE), pero el mayor valor de dureza no correspondió a la especie con el menor valor de k (GYM), sino a una con un valor intermedio (PIS). Este resultado podría ayudar a entender por qué esta última especie (leguminosa de la subfamilia Papilionoideae) mostró un valor de k intermedio y similar al de otras especies no leguminosas. Se ha reportado que el 99% de las especies perteneciente a la subfamilia Papilionoideae tienen la capacidad de establecer simbiosis con bacterias fijadoras de N (Sprent, 2001), sin embargo, pudieran no ser capaces de utilizar todo su potencial debido a las condiciones del suelo (salinidad, minerales tóxicos, y deficiencia de agua). PIS presentó el segundo valor más bajo de N foliar, lo cual pudiera estar relacionado con condiciones microambientales que limitaron su absorción y/o se produjo una eficiente retranslocación de nutrientes antes de la abscisión de sus hojas. Barron et al. (2011) y Pearson y Vitousek (2001) plantean que la asociación simbiótica entre plantas y bacterias fijadoras de N puede ser un proceso facultativo que depende de las restricciones que imponga el microambiente. En este sentido Villalobos (2006), reportó que las altas temperaturas, la baja disponibilidad de agua y luz inciden de forma directa sobre la absorción e indirecta sobre la nodulación, debido a que se incrementa la respiración y se afecta la fotosíntesis, por tanto, disminuye la disponibilidad de C para la simbiosis y por ende la fijación de N. Quizás, otros mecanismos relacionados con la disponibilidad del N estén incidiendo en este resultado como por ejemplo: la inmovilización microbiana, la mineralización, lixiviación de nitrato, nitrificación (Menge *et al.*, 2014; Heal *et al.*, 1997;

Melillo *et al.*, 1982). Lo anterior, aunado a la mayor dureza de sus hojas, podría ayudar a explicar la menor tasa de descomposición foliar de PIS en comparación con las otras dos especies leguminosas analizadas. El valor más bajo de k , que correspondió a GYM, resulta intrigante, dado que esta especie mostró valores intermedios de todas las variables foliares analizadas excepto el C (tuvo el valor más bajo de C) (Cuadro 3.5). Por otro lado, las concentraciones de P, las relaciones C/P y lignina/P han sido utilizados como predictores de la descomposición (Xuluc *et al.*, 2003; Vitousek *et al.*, 1994). Sin embargo, en el presente estudio no se pudo cuantificar el contenido foliar de P ni lignina. Estudios futuros deberían considerar esta variable para determinar cuáles índices de la calidad de las hojas son determinantes de su descomposición en BTS.

Por otro lado, aunque CAE presentó la segunda tasa de descomposición más alta, también presentó la mayor cantidad de fenoles totales en sus hojas. Este resultado sugiere que los compuestos fenólicos determinados fueron sustancias químicamente sencillas y presumiblemente de alta solubilidad, por lo cual no limitaron la descomposición como se esperaba. Lattanzio *et al.* (2013, 2008), reportaron que las plantas sintetizan una gran variedad de metabolitos secundarios, dentro de los cuales se encuentran los compuestos fenólicos, los cuales son un grupo químicamente muy diverso que comprende desde moléculas sencillas (ácidos fenólicos) hasta polímeros complejos como los taninos condensados y la lignina, con funciones defensivas. La concentración de los compuestos fenólicos en los tejidos de las plantas varía considerablemente de acuerdo al tipo de compuesto químico que se trate, el estado de desarrollo de la planta y su función (Martin, 2018; Isaza, 2007). Se requiere investigar más a fondo cuáles son los compuestos fenólicos que limitan k de las hojas.

3.4.2 Influencia de la Edad de Sucesión en la Tasa de Descomposición de las Hojas

Considerando todas las especies de estudio, la tasa anual de descomposición en las diferentes categorías de edad sucesional varió entre 1.157 y 1.644 año⁻¹, un rango de relativamente estrecho de valores que se encuentran dentro del rango reportado por algunos estudios. Villavicencio (2012), reportó valores entre 0.1278 y 3.912 años⁻¹ en una selva mediana subperennifolia en Veracruz, México, mientras que Xuluc *et al.* (2003),

reportaron valores entre 1.46 y 2.54 año⁻¹, en un bosque tropical secundario en Campeche, México.

Nuestros resultados apoyan parcialmente la hipótesis 2; como se esperaba, la tasa anual de descomposición fue menor en la categoría de edad I (8-10 años) y aumentó ligeramente con la edad de sucesión; sin embargo, inesperadamente, la tasa de descomposición de la categoría de edad IV (65-84 años) no difirió significativamente de las demás categorías de edad, debido a la gran variación observada entre las parcelas de esta categoría al igual que la II (15-22 años) (ver las líneas de error en la Figura 3.3). La tasa anual de descomposición se asoció de manera positiva con el índice de área foliar y la humedad del mantillo. Este resultado sugiere que las copas de los árboles se desarrollan rápidamente durante la sucesión secundaria atenuando la demanda atmosférica de agua, al tiempo que se desarrolla una capa de mantillo capaz de mantener una mayor humedad en la superficie del suelo. Ambos factores promueven la actividad de los organismos descomponedores. Por otra parte, algunos de los sitios de las categorías de edad más avanzadas (IV y V) se encontraban en pendiente, con condiciones microambientales más restrictivas (afloramientos rocosos y suelos someros con baja capacidad de retención de agua), lo cual pudo haber limitado la tasa de descomposición. Estudios previos en la misma área de estudio (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2011, Dupuy *et al.*, 2012, Ramírez Guardado, 2015) reportan una estructura de la vegetación menos desarrollada, con valores menores de área basal y biomasa aérea, así como menor producción de hojarasca en cerros en comparación con zonas planas (Morffi-Mestre *et al.*, 2020). Todos estos resultados evidencian un rápido crecimiento de la cobertura vegetal así como un aumento en la descomposición foliar en los primeros 15-22 años de la sucesión. Resultados similares fueron documentados por Xuluc *et al.* (2003), quienes reportaron una recuperación de la tasa de descomposición transcurridos los primeros 13 años de desarrollo forestal, en un BTS en Campeche, México. Schilling *et al.* (2016), documentaron un incremento en la tasa de descomposición de la hojarasca con la edad de sucesión en un BTS en Costa Rica, asociada con un aumento en la biomasa aérea (Becknell y Powers, 2014) y sus efectos sobre el microambiente en la superficie del suelo (Lohbeck *et al.*, 2015), que promueven la actividad de los organismos descomponedores.

Las tasas anuales de descomposición de tres especies (LYS, PIS y BUR) cambiaron significativamente con la edad de sucesión, sin embargo, no fue así en CAE, NEO y GYM (Figura 3.5 b,c,d,e,f,g,h). La variación de la tasa de descomposición de LYS se asoció positivamente con el área basal, en PIS y BUR se asoció positivamente con la humedad del mantillo, y en GYM se asoció positivamente con la humedad del mantillo y la altura promedio. Inesperadamente, la descomposición foliar de BUR y GYM se asoció negativamente con la edad de sucesión. Sin embargo, la tasa de descomposición foliar de CAE y NEO no se asoció significativamente con ninguna de las variables explicativas. Como se había mencionado, las categorías de edad más avanzadas (IV y V) presentan sitios ubicados en pendiente, por lo tanto, condiciones más restrictivas para la actividad de los descomponedores que ayudan a entender este resultado. Esta interpretación también está acorde con que las mayores tasas de descomposición foliar en las especies que presentaron diferencias entre las categorías de edad sucesional correspondieran a categorías intermedias (II para PIS y BUR, III para LYS), mientras que, como se esperaba la categoría I presentara valores consistentemente más bajos. Los valores bajos de R^2 de la regresión lineal de estas especies (Cuadro 3.7), sugieren la influencia de otros factores en la tasa de descomposición, especialmente la composición de las comunidades de organismos descomponedores.

3.4.3 Efecto de la Topografía en la Tasa de Descomposición

Acorde con la hipótesis 3, la tasa anual de descomposición foliar fue mayor en sitios planos que en pendiente. Este resultado podría deberse en parte a condiciones microambientales más favorables (más húmedas, umbrosas y frescas) en los sitios planos, como sugiere la asociación positiva de la tasa de descomposición con la altura de los árboles, la humedad del mantillo y del suelo (Cuadro 3.8) y los valores significativamente mayores de estas variables y del IAF, encontrados en sitios planos que en pendiente ($F \geq 7.060$; $p \leq 0.021$ en todos los casos). Por otro lado, la mayor inclinación del terreno en los sitios en pendiente favorece el escurrimiento superficial y la erosión del suelo. Esto implica una pérdida de agua, materia orgánica y nutrientes (que se acumulan en los sitios más bajos al pie de la pendiente), generando condiciones menos favorables para el establecimiento y la actividad de los organismos descomponedores (Markesteyn *et al.*, 2010; Gallardo-Cruz *et al.*, 2009). Estudios previos en el mismo sitio han documentado

valores significativamente menores de área basal, biomasa aérea y altura del dosel, así como una composición de plantas leñosas diferente con un menor porcentaje de especies deciduas en cerros que en zonas planas (Sanaphre-Villanueva, 2016; Ramírez-Guardado, 2015; Dupuy *et al.*, 2012; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2011). Los resultados de estos estudios también sugieren condiciones microambientales en la superficie del suelo más favorables para la descomposición foliar, así como posibles diferencias en la composición de los organismos descomponedores (asociadas a las diferencias en la composición de las plantas) en sitios planos vs en pendiente.

3.4.4 Pérdida de Masa Foliar y su Relación con Variables Ambientales

Los ajustes de los modelos exponenciales negativos a la pérdida de biomasa foliar de cada especie mostraron valores no muy altos (R^2 aj: 0.55-0.73) comparados con los de Xuluc *et al.* (2003), que reportaron valores superiores a 0.91. Los mejores ajustes correspondieron a las especies con las mayores tasas de descomposición (LYS y CAE), las cuales presentaron patrones temporales casi lineales. Martínez (2013) también encontró una pérdida de material foliar de especies arbóreas casi constante en sistemas silvopastoriles de BTS en Colombia. En los patrones de descomposición foliar de las demás especies se pueden distinguir tres fases. La primera fase (0-32 días) mostró las pérdidas de biomasa foliar más rápidas, lo que sugiere un proceso de lixiviación de los compuestos orgánicos más solubles (Berg, 2000). Esta fase coincidió con el inicio de la temporada de lluvias, con una precipitación mensual de 113 mm. La segunda fase (32-98 días) presentó tasas de pérdida de biomasa foliar bajas y coincidió con los meses de mayor temperatura máxima acumulada y precipitaciones bajas (60 mm en los dos meses) lo cual pudo haber limitado la reducción de los compuestos lábiles (menos solubles pero fáciles de degradar) por parte de los organismos descomponedores. Finalmente, la tercera fase (98-230 días) presentó tasas de descomposición intermedias y coincidió con los meses de menor temperatura máxima acumulada, y un pico de precipitación total mensual en octubre (149.5 mm), lo cual podría haber favorecido la actividad de grupos de organismos descomponedores que pueden actuar con mayor eficiencia sobre los compuestos más recalcitrantes (celulosa, lignina y algunos fenoles) (Villavicencio, 2012; Xu *et al.*, 2004). Por otro lado, aunque los valores mínimos de precipitación en los últimos meses de noviembre a enero (24.5-14.8 mm) no correspondieron a las menores tasas de

descomposición, esto podría deberse en parte al aporte de humedad del rocío al mantillo en esos meses con esos valores mínimos de temperatura.

Las fases observadas en este estudio no coinciden del todo con las reportadas por otros autores (Xuluc *et al.*, 2003; Babbar y Ewel, 1989; Garay *et al.*, 1986), quienes describen solamente dos fases, una pérdida inicial rápida (3 a 5 semanas de duración), seguida por un período de pérdida más lenta, incluso constante. Estas diferencias en los patrones de descomposición podrían deberse en parte a diferencias en las características del suelo y las condiciones meteorológicas particulares de cada sitio de estudio, ya que las altas temperaturas y la ocurrencia de sequías y canículas podrían limitar la actividad microbiana, lo cual limitaría a su vez la descomposición. Schimel *et al.* (1999) encontraron que períodos cortos de sequía con una fuerte reducción de la humedad reducen hasta en un 25% la actividad microbiana. Otros autores como Bottner, (1985) y Kieft *et al.* (1987), reportaron que un proceso rápido de secado de los suelos puede afectar a gran parte de la comunidad microbiana y producir cambios en estas comunidades entre estaciones.

La estabilidad del ecosistema forestal depende entre otras cosas de la capacidad de recircular y acumular nutrientes. Las tasas de descomposición intermedias y bajas (de PIS, BUR, NEO y GIM) ralentiza la disponibilidad de nutrientes, caso contrario LYS y CAE, podrían originar un flujo rápido de elementos al suelo debido a su rápida descomposición. Estas últimas, son especies a tener en cuenta en sitios que requieran cantidades crecientes de nutrientes para el desarrollo de las especies, luego de haber experimentado pérdidas originadas por la tala, el cambio de uso del suelo o actividades de extractivas.

Los periodos de sequías más extremas y prolongadas y la posible disminución de la precipitación anual asociada al cambio climático (Fernández *et al.*, 2015) podrían limitar la actividad de la biota descomponedora y reducir la descomposición de la hojarasca. Además, se proyecta un aumento en la tasa de perturbación de los ecosistemas forestales, por tala, cambio de uso del suelo e incendios forestales (Ellis *et al.*, 2015; Esparza y Martínez, 2011), con la consecuente pérdida de la cobertura forestal, fundamentalmente en bosques maduros. Por lo tanto, se prevé que los BTS experimenten una reducción de la biodiversidad y actividad de los organismos descomponedores, del ciclado de nutrientes y C, y una degradación progresiva de la productividad primaria.

3.5 CONCLUSIONES

Los factores edad sucesional y topografía determinan en gran medida la descomposición foliar. La tasa anual de descomposición aumentó con la edad sucesional hasta los 22 años, y se mantuvo relativamente constante en edades más avanzadas, aunque disminuyó en algunas de las especies, posiblemente debido a la presencia de condiciones topográficas en pendiente y con afloramientos rocosos que imponen condiciones microambientales restrictivas para la actividad de los descomponedores. La tasa de descomposición se relacionó positivamente con el índice de área foliar y la humedad del mantillo, los cuales aumentaron con la edad sucesional. Esto sugiere un rápido reciclado de C y nutrientes minerales, el mejoramiento de las condiciones microambientales del suelo y el aporte de energía para los microorganismos que habitan en él, especialmente en sitios planos. Asimismo, la tasa de descomposición fue mayor en sitios planos que en pendiente, asociada con una mayor altura de los árboles, humedad del suelo y del mantillo en sitios planos. Es importante proteger los bosques en pendiente donde la erosión del suelo podría ser una amenaza para su funcionamiento y estabilidad.

La tasa anual de descomposición varió entre especies, siendo generalmente mayor en especies de la familia Fabaceae que en las de otras familias. La tasa anual de descomposición foliar del conjunto de especies se asoció positivamente con el contenido foliar de nitrógeno y C, y negativamente con la dureza de las hojas. Para un mejor entendimiento del efecto de la composición química de las hojas sobre la descomposición foliar es necesario considerar otros indicadores como por ejemplo: el contenido foliar de P, lignina, la relación lignina/P y los compuestos fenólicos. Las altas tasas de descomposición de LYS y CAE sugieren que estas especies podrían contribuir a mejorar las condiciones del suelo propiciando retroalimentaciones positivas para el funcionamiento de estos ecosistemas forestales.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a CONACYT por la beca otorgada, James Callaghan y Kaxil Kiuic por proporcionar apoyo logístico, a varios asistentes de campo en particular a Francisco Chi, Roberth US por el apoyo en el manejo de los equipos de medición, a la Dra. Maricela

CAPÍTULO III

Gamboa Angulo y la Dra Katia Ojito por el apoyo en la cuantificación de fenoles, y a Javier Ivan Cauich Cupu por el apoyo en la determinación de la dureza de las hojas.

CAPÍTULO IV

DISCUSION GENERAL

4.1 DISCUSIÓN GENERAL

La mayor parte de los bosques tropicales primarios del mundo han sido afectados por actividades humanas, gran parte de la vegetación original ha sido eliminada, mientras que el abandono de terrenos agropecuarios ha permitido un aumento de la cobertura de los bosques secundarios (FAO, 2010). En aras de contribuir al entendimiento de la funcionalidad de estos ecosistemas, es importante el análisis de procesos ecológicos como la producción y la descomposición de hojarasca, relacionados con la transferencia de energía y los ciclos biogeoquímicos y la materia orgánica, además, representan el mayor flujo de nutrientes minerales al suelo (Aceñolaza *et al.*, 2009; Liu *et al.*, 2004). Aunque existen numerosos estudios en ecosistemas forestales tropicales, escasos son los estudios que aborden la producción de hojarasca a largo plazo, la descomposición del material foliar de especies dominantes y evalúen el efecto de las variables ambientales, la edad de sucesión y la topografía (Huang *et al.*, 2017; Tang *et al.*, 2010; Xuluc *et al.*, 2003). Esto ha limitado el entendimiento de las complejas relaciones que se establecen entre los procesos de producción y descomposición de hojarasca y los factores ambientales, así como la capacidad de estos ecosistemas para recuperarse de los disturbios humanos y/o naturales (De Jong, 2013; Liski *et al.*, 2005), principalmente en los BTS, considerados los ecosistemas terrestres más amenazados del mundo (Banda-R *et al.*, 2016; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2014).

En este contexto, el presente trabajo tuvo la finalidad de a) evaluar el patrón temporal de la producción de hojarasca y la descomposición de las hojas; b) determinar las relaciones de ambos procesos con factores ambientales; y c) evaluar el efecto de la estructura de la vegetación, la edad de sucesión y la topografía en ambos procesos. De esta forma, partimos de varias predicciones que se analizan de forma integrada en los siguientes apartados.

4.1.1 Influencia de los Factores Climáticos en la Producción de Hojarasca y en la Descomposición Foliar

En este estudio, se analizó la asociación de varias variables climáticas con la dinámica temporal (anual, estacional y mensual) de la producción de hojarasca durante cinco años (Capítulo II), y se confirmó que la precipitación es un factor determinante. El análisis de la producción estacional mostró una asociación positiva con la velocidad del viento y la temperatura máxima, con valores máximos en diferentes meses en cada año, principalmente en la estación de seca, lo cual coincide en gran medida con lo reportado en otros estudios (Aryal *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2014; Scheer *et al.*, 2009; Sundarapandian y Swamy, 1999; Lowman, 1992; Martínez-Yrizar *et al.*, 1990). Estudios previos han reportado que la precipitación y la temperatura son los factores climáticos más importante que regulan la producción de hojarasca (Nakagawa *et al.*, 2019; Sousa *et al.*, 2019; Huechacona-Ruiz, 2016; Zhang *et al.*, 2014) y la descomposición de la misma (Powers *et al.*, 2009; Wieder *et al.*, 2009; Zhang *et al.*, 2008; Anaya *et al.*, 2007; Kirschbaum, 2000, 1995). En los bosques tropicales de tierras bajas con regímenes de temperatura isotérmica, la disponibilidad de agua es reconocida como el principal regulador climático de la descomposición (Schilling *et al.*, 2016; Epstein *et al.*, 2002). Otras variables ambientales como la radiación y la velocidad del viento también afectan los patrones estacionales de producción de hojarasca (Sousa *et al.*, 2019; Huechacona-Ruiz, 2016; Wagner *et al.*, 2016; Becker *et al.*, 2015; Lohbeck *et al.*, 2015; Paz *et al.*, 2015; Averti y Dominique, 2011; Hermansah *et al.*, 2002). Nuestros resultados resaltan la importancia de eventos esporádicos, tales como fuertes y/o recurrentes vientos, los cuales pueden tener efectos mecánicos sobre la vegetación, por ende, sobre la producción de hojarasca, y sobre el suelo, contribuyendo a su desecación.

Se confirmó parcialmente la hipótesis de que la producción anual de hojarasca se asocia negativamente con la precipitación y positivamente con el déficit de presión de vapor (hipótesis 3, Capítulo II). Los resultados muestran que la dinámica temporal de la producción de hojarasca también se asocia con la humedad relativa (negativamente), con la temperatura máxima (positivamente o negativamente), mínima y media (negativamente) (Cuadro 2.5, Capítulo II).

Las evidencias muestran que la producción estacional de hojarasca es un reflejo de cómo funcionan los bosques secos subcaducifolios, en condiciones hídricas temporalmente estresantes, debido al predominio de especies caducifolias en este tipo de bosque. En este estudio, se encontró que la producción de hojarasca se asoció positivamente con la biomasa aérea de las especies deciduas y negativamente con el área basal de las perennifolias.

Por otro lado, la tasa total anual de descomposición se asoció de manera positiva con la humedad del suelo (Cuadro 2.5, Capítulo III). Además, la precipitación se asoció positivamente con la descomposición de hojas en tres de las seis especies analizadas (Cuadro 5, Capítulo III). En los BTS la descomposición está limitada durante la temporada de sequía y es más rápida en la temporada de lluvia (Anaya *et al.*, 2012; 2007, Powers *et al.*, 2009; Wieder *et al.*, 2009). En conjunto, los resultados muestran que la disponibilidad de agua es el principal controlador de la producción (efecto negativo) y la descomposición de hojarasca (efecto positivo), ya sea por un factor macroclimático (precipitación), o un factor microambiental (humedad del suelo), este último debido a la capacidad de retención de agua del suelo, como lo documentan estudios como el de Lohbeck *et al.* (2015) y Sadeghi *et al.* (2015).

4.1.2 Efecto de la Edad Sucesional y la Estructura de la Vegetación en la Producción de Hojarasca y en la Descomposición Foliar

En este trabajo, se encontró un incremento de la producción de hojarasca con la edad de sucesión, asociada positivamente con la biomasa de especies deciduas y negativamente con el área basal de las especies perennifolias, lo cual resalta la importancia de considerar la influencia de la fenología foliar de las especies en estudios de producción de hojarasca. Además, las variables de la vegetación que más estrechamente se relacionaron con la producción anual de hojarasca variaron de un año a otro, como por ejemplo, la altura promedio, la biomasa de especies perennifolias, el área basal de las especies deciduas, la edad sucesional y el diámetro promedio de los árboles. Algunos estudios han establecido, que en bosques secos la estructura de la vegetación se recupera rápidamente con la sucesión, dado fundamentalmente, por el incremento en el tamaño de los árboles: la altura, el área basal y la biomasa aérea (Huechacona-Ruiz, 2016; Poorter *et al.*, 2016; Quesada *et al.*, 2009; Chazdon, 2007; Vieira y Scariot, 2006;

Lawrence, 2005; Ruiz *et al.*, 2005; Ceccon *et al.*, 2004; Nunes *et al.*, 2003). Estos mismos autores, describen condiciones restrictivas en edades tempranas de sucesión con poco desarrollo de la vegetación, contrario a lo que se reporta en edades avanzadas. Estudios previos en el sitio de estudio, reportan que la estructura de la vegetación, dada por la densidad, la cobertura vegetal, el área basal, presentan un aumento rápido después de una década de desarrollo forestal (Ramírez-Guardado, 2015; Dupuy *et al.*, 2012; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2012). Nuestros resultados apuntan a que en 25 años se alcanzan valores de producción de hojarasca similares al de los bosques maduros, lo cual podría estar relacionado con un rápido ciclado de nutrientes y una alta fertilidad del suelo, así como, una baja intensidad de uso del suelo asociada a la agricultura de subsistencia bajo el sistema de roza-tumba y quema.

Si bien la producción de hojarasca aumentó con la edad de sucesión (hipótesis 1 del Capítulo II), inesperadamente la categoría de edad de sucesión avanzada IV (60-79 años) presentó valores menores que la V (>80 años). El análisis del balance neto entre el número de plantas reclutadas y las que murieron durante el periodo de estudio, muestra que la categoría de edad IV (60-79 años) presentó un balance significativamente menor (más negativo), que indica una mayor mortalidad de las plantas en esta categoría de edad, lo cual podría ayudar a explicar este resultado inesperado.

En el presente estudio se encontró un ligero aumento en la tasa anual de descomposición (k) del material foliar con la edad de sucesión (Capítulo III). Inesperadamente, no se encontraron diferencias en la k entre las categorías de edad I y IV, además, k no se asoció con la humedad del suelo (hipótesis 2, Capítulo III) sino con el índice de área foliar y la humedad del mantillo (Cuadro 2, figura 4). Nuestros resultados indican que el desarrollo del dosel induce cambios rápidos en las condiciones microambientales, reflejado en la humedad del mantillo que al parecer también favorecen la actividad de diferentes grupos funcionales de descomponedores. Sin embargo, otros estudios como el de Sadeghi *et al.* (2015) y von Arx *et al.* (2012) documentan cambios en la disponibilidad de agua durante la sucesión, debido al aumento de la cobertura vegetal, con cambios fundamentalmente en la humedad del suelo. Este resultado contrastante podría deberse en parte al método de medición empleado en el presente estudio, el cual no contó con

equipos de medición que permitieran la toma de datos simultáneos en diferentes sitios de muestreo.

Por otro lado, los resultados muestran que k se recupera rápidamente en este bosque seco (transcurridos 15-22 años), resultado muy parecido a los descrito en un BTS en la Península de Yucatán, en donde se observó que k se recupera transcurridos 13 años de desarrollo forestal (Xuluc *et al.*, 2003). Este resultado, sugiere una alta resiliencia de este ecosistema.

4.1.3 Efecto de la Topografía y la Estructura de la Vegetación en la Producción de Hojarasca y en la Descomposición Foliar

Se esperaba encontrar mayor producción de hojarasca (hipótesis 2, Capítulo II) y tasas de descomposición de hojas más altas en sitios planos que en pendiente (hipótesis 3 del Capítulo III). Esto se debe a que los sitios en pendiente presentan menor disponibilidad de agua en el suelo que sitios ubicados en zonas planas, debido al escurrimiento y filtración de agua que arrastra consigo elementos del suelo y nutrientes hacia las partes más bajas (Markesteyn *et al.*, 2010; Gallardo-Cruz *et al.*, 2009). Esto a su vez conlleva a un predominio de especies perennifolias tolerantes a la sequía en zonas con pendiente y de especies caducifolias en zonas planas (Chazdon *et al.*, 2010; Hietel *et al.*, 2004; Vogiatzakis *et al.*, 2003; Martínez-Yrizar *et al.*, 2000). Los resultados apoyaron la hipótesis 2 del capítulo II e indicaron que la producción de hojarasca se asocia positivamente con el área basal. También se encontraron diferencias significativas en la biomasa, la densidad de especies caducifolias entre los sitios planos y en pendiente, siendo mayor en los sitios planos, lo cual también pudo haber incidido en los resultados. Estos resultados sugieren que los sitios planos presentan condiciones microambientales más favorables en cuanto a disponibilidad de agua y nutrientes minerales, debido al arrastre de agua y partículas de suelo desde los sitios más elevados hasta el pie de monte, que conlleva a una mayor biomasa aérea y la consecuente caída de hojarasca debido al predominio de especies caducifolias (con hojas menos longevas). Sin embargo, otros estudios realizados en el mismo sitio no encontraron un efecto significativo de la pendiente en el índice de área foliar (Nafarrate-Hecht, 2017) ni en la producción de hojarasca (Huechacona-Ruiz, 2016) y en el presente estudio sólo se encontró un efecto significativo en uno de los cinco años analizados (así como en todo el periodo de estudio). Nuestros resultados resaltan la

importancia de realizar estudios multianuales que permitan revelar la variación inherente a los bosques de estudio, así como patrones más generales.

La tasa de descomposición anual de hojas en el sitio de estudio también se vio afectada por la pendiente, de acuerdo con lo esperado: fue mayor en sitios planos que con pendiente en general y para todas las especies analizadas, aunque para dos de ellas las diferencias no fueron significativas. La altura promedio de los árboles, la humedad del suelo y el mantillo se asociaron positivamente con la tasa de descomposición. Este resultado sugiere que el escurrimiento y la infiltración de agua limitan el establecimiento y el desempeño de los grupos de descomponedores. Un estudio previo en el sitio de estudio (Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2017), encontró un predominio de especies perennifolias en sitios con pendiente, lo que indica condiciones microambientales más restrictivas con respecto a los sitios planos, como también lo describen Becker *et al.* (1988), Gallardo-Cruz *et al.* (2009) y Markesteijn *et al.* (2010) y podría ayudar a explicar la menor producción de hojarasca en dichos sitios.

4.1.4 Efecto de las Características de la Hojas en la Tasa de Descomposición de las Especies

Estudios realizados en bosques tropicales reportan que la tasa de descomposición foliar varía entre especies (Xuluc *et al.*, 2003; Sundarapandian y Swamy, 1999; Montañés, 1998; Álvarez y Becerra, 1996; Babbar y Ocho, 1989), asociada a índices de composición química inicial de la hoja como las concentraciones de N, P, lignina, las relaciones C/N, C/P, N/P. Hojas con altas concentraciones de N y P, bajas relaciones C/N, C/P, y baja cantidad de compuestos recalcitrantes como la lignina y polifenoles se consideran como de alta calidad y se espera que presenten altas tasas de descomposición (Sánchez-Silva *et al.*, 2018; Erickson *et al.*, 2014; Talbot y Treseder 2012; Hattenschwiler y Jorgensen 2010; Kazakou *et al.*, 2009; Ostertag *et al.*, 2008; Xuluc *et al.*, 2003; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2000; Heal *et al.*, 1997; Melillo *et al.*, 1992). En este estudio se encontró que las especies con mayor calidad en la composición química inicial de sus hojas (dos leguminosas) presentaron la mayor tasa de descomposición, sin embargo, la especie con menor k (GYM) presentó un valor intermedio en la dureza de sus hojas. Además, una de las especies de mayor k (CAE) presentó la mayor cantidad de fenoles totales, lo cual sugiere que se trata de compuestos fenólicos químicamente sencillos y de alta solubilidad.

Sin embargo, la tasa de descomposición del conjunto de especies se asoció positivamente con el contenido foliar de N y C, y negativamente con la dureza de las hojas. Por lo tanto, se cumplió parcialmente la hipótesis 1 del capítulo III, en la que se esperaba que la tasa de descomposición se asociara positivamente con el contenido foliar de N y negativamente en la relación C/N y la dureza de las hojas. Este resultado pudo estar influenciado por el tamaño de muestra, el cual posiblemente no fue lo suficientemente grande como para detectar diferencias significativas. Se requieren estudios con más réplicas de las variables explicativas (por ejemplo N, C y P foliares) a nivel de especie y que evalúen de manera más directa y precisa el efecto de los mismos sobre la tasa de descomposición foliar.

4.2 CONCLUSIONES

Los principales hallazgos del presente estudio son:

1) Se determinó la dinámica temporal de la producción de hojarasca (durante cinco años), y de la descomposición del material foliar de especies dominantes (por primera vez en el sitio). Los resultados muestran que la precipitación determina en gran medida la alta variación anual y estacional de la producción de hojarasca en el sitio de estudio, siendo también determinantes el déficit de presión de vapor y la velocidad del viento; mientras que la humedad del mantillo afecta la pérdida de masa foliar. Por lo tanto, la comprensión de los factores que determinan ambos procesos ecológicos contribuye al modelado de las respuestas de estos ecosistemas forestales al cambio climático, adicionalmente su cuantificación en rodales de diferentes edad sucesional es importante para entender la productividad primaria, la fenología, la dinámica de C y la capacidad de recuperarse de los disturbios humanos y naturales.

2) Como se ha descrito en BTS, la producción de hojarasca y la descomposición de hojas muestran un incremento con la edad de sucesión o periodo de abandono. Este estudio, muestra un claro efecto diferencial de la estrategia fenológica de las plantas sobre la producción de hojarasca (la cual se asoció positivamente con la biomasa aérea de especies deciduas, pero negativamente con el área basal de las especies perennifolias) y la asociación de la tasa de descomposición de hojas con la cobertura del dosel y la humedad del mantillo. La producción de hojarasca y la tasa de descomposición se

recuperaron transcurridos dos décadas, y sugieren por un lado, un rápido reciclaje de los nutrientes contenidos en las hojas y por otro lado, una alta resiliencia de este ecosistema. Por lo tanto, este bosque secundario tiene el potencial de brindar algunos de los servicios ambientales que proporcionan los bosques primarios como por ejemplo: la productividad (asociada con la producción de hojarasca) y la descomposición de la misma, que influyen en el reciclaje de nutrientes.

3) La topografía mostró un efecto significativo en la producción de hojarasca y en la tasa de descomposición foliar. La producción de hojarasca se asoció positivamente con el área basal, y la tasa anual de descomposición, se asoció positivamente con la altura, la humedad del suelo y del mantillo. Estos resultados indican, que las condiciones que predominan en los sitios planos (mayor disponibilidad de agua, predominio de especies caducifolias, y una estructura de la vegetación más desarrollada que en zonas con pendiente) favorecen ambos procesos ecológicos. Por otro lado, los resultados resaltan la importancia de desarrollar estrategias de conservación y manejo en los sitios con pendiente, con mayor atención sobre el efecto de la erosión del suelo, considerada una amenaza para el funcionamiento y estabilidad de estos bosques.

4) Contrario a lo documentado en estudios en su mayoría en bosques templados, la tasa de descomposición no se asoció con la relación C/N, siendo determinantes el N, C y la dureza de la hoja. Este resultado sugiere que la relación C/N no siempre es un buen indicador de la tasa de descomposición foliar en BTS, aunque, por otro lado, el tamaño de muestra de este estudio pudo haber limitado la capacidad de detectar relaciones significativas. Estudios futuros deberían considerar otros indicadores de la composición química de las hojas para lograr un mejor entendimiento del efecto que tienen sobre la descomposición.

4.3 PERSPECTIVAS

Con base en los resultados del presente estudio, considero la necesidad de incorporar los siguientes aspectos en investigaciones futuras que permitan comprender la dinámica temporal y espacial de la producción de hojarasca y de la descomposición de hojas en este y otros BTS:

Para un mejor entendimiento de la dinámica del carbono y de los bioelementos en BTS es importante realizar estudios simultáneos de la producción y descomposición de la hojarasca. Para ello, es necesario hacer una caracterización de la disponibilidad de agua y la composición de especies. Conocer cómo varía la disponibilidad de agua en el suelo (potencial hídrico y/o contenido volumétrico) entre diferentes edades de sucesión y posiciones topográficas, lo que podría aportar evidencias que ayuden a entender mejor la fenología de las plantas y sus implicaciones en los cambios que experimentan estos procesos.

Involucrar variables microambientales en estudios futuros es clave para entender el funcionamiento de este ecosistema. De este modo, se requieren mediciones más precisas de la temperatura, la humedad del suelo y la velocidad del viento. Por otro lado, el suelo es un factor importante, el cual se distribuye de forma heterogénea y determina la formación de parches de vegetación, y por ende, incide en la dinámica de ambos procesos. Por esto, es necesario realizar estudios detallados de las propiedades físicas y químicas de los suelos que ayuden a dilucidar su efecto sobre la descomposición de la hojarasca.

El análisis de los indicadores de la calidad de las hojas sugiere que la relación C/N no es un factor determinante de la tasa de descomposición en el BTS. Para confirmar este resultado, es necesario hacer un análisis de los mismos incluyendo otros indicadores que no fueron involucrados en este estudio como el P y la lignina, y así poder esclarecer patrones que se detectaron entre las especies. Otro aspecto importante, es evaluar la variación intraespecífica en cada especie y aumentar el tamaño de muestra, así como realizar estudios más profundos del contenido de los fenoles para mejorar el poder estadístico de las pruebas que se realicen. Adicionalmente, se requiere tener suficientes réplicas de todas las variables a nivel de especie (por ejemplo contenidos foliares de N, C y P).

Uno de los aspectos más importantes para el estudio de la descomposición de hojas consiste en evaluar cómo inciden las variables microambientales sobre diferentes taxas de descomponedores. Por lo tanto, sería de gran utilidad analizar la relación de estas variables con la diversidad funcional de los descomponedores para esclarecer el efecto

que tienen sobre la liberación de los nutrientes minerales y el mantenimiento del ecosistema.

También es importante contar con un diseño de muestreo que permita analizar los efectos de las diferentes variables explicativas de manera factorial, para poder así determinar el efecto de la topografía en las diferentes categorías de edad sucesional y no solamente en las más avanzadas.

Finalmente, sería ideal poder separar la hojarasca por especie, para comparar de manera más directa y específica los patrones de producción y de descomposición

BIBLIOGRAFIA

- Aber, J.D y J.M. Melillo (1991). *Terrestrial Ecosystems*, 2ª. Edition. Academic Press, San Diego, California. pp. 543.
- Aceñolaza, P.G., L.P. Zamboni y G.L. Fernando (2009). Aporte de hojarasca en bosques del predelta del río Paraná (Argentina). *Bosque (Valdivia)*, 3, 135-145. <https://dx.doi.org/10.4067/S0717-92002009000300003>.
- Aerts, R. (1997). Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*, 79, 439-449.
- Alvarez, S.F.J., G.R. Sánchez, I. Sánchez-Gallen, y J.A. González-Iturbe (1992). *Métodos para el Estudio de la Productividad Primaria y la Descomposición en Comunidades Terrestres*. Facultad de Ciencias, UNAM, 52 pp.
- Álvarez, S.J y E.R. Becerra (1996). Leaf decomposition in a Mexican tropical rain forest. *Biotropica*, 28, 657–667.
- Alvarez-Añorve, M.Y., M. Quesada, G.A. Sánchez-Azofeifa, L.D. Ávila-Cabadilla y J.A. Gamon (2012). Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *Am. J. of Bot.* 99, 816-826.
- Álvarez-Sánchez, J y R. Becerra (1996). Leaf decomposition in a mexican tropical rain forest. *Biotropica*, 28(4b), 657-667.
- Álvarez-Sánchez, J y S. Guevara (1993). Litterfall dynamics in a Mexican lowland tropical rain forest. *Trop. Ecol*, 34, 127-142.
- Alves, L.F., S. Vieira, M.A. Scaranello, P.B. Camargo, F.A. Santos, C.A. Joly y L. Martinelli (2010). Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest Ecology and Management*. 679-691.

- Amy, T.A y L. Vivanco (2006). Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature*, 442, 555-558.
- Anaya, C.A., F. García-Oliva y V.J. Jaramillo (2007). Rainfall and labile carbon availability control litter nitrogen dynamics in a tropical dry forest. *Oecología*, 150, 602-610.
- Anaya, C.A., V.J., Jaramillo, A. Martínez-Yrizar y F. García-Oliva (2012). Large rainfall pulses control litter decomposition in a tropical dry forest: evidence from an 8-year study. *Ecosystems*, 15, 652–663.
- Anselin, L. (2010). Local Indicators of Spatial Association-ISA. *Geographical Analysis*. 27 (2): 93 - 115. DOI: 10.1111/j.1538-4632.1995.tb00338.x.
- Arunachalam, A y N.D. Singh (2002). Leaf litter decomposition of evergreen and deciduous *Dillenia* species in humid tropics of north-east India. *Journal Tropical Forest Science*. 14(1), 105-115.
- Aryal, D.R., B.H.J. De Jong, S. Ochoa-Gaona, J. Mendoza-V y L. Esparza-Olguin (2015). Successional and seasonal variation in litterfall and associated nutrient transfer in semi-evergreen tropical forests of SE Mexico. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 103, 45–60.
- Ayres, E., H. Steltzer, B. Simmons, R. Simpson, J.M. Steinweg, M. Wallenstein, N. Mellor, W. Parton, J. Moore y D. Wall (2009). Home-field advantage accelerates leaf litter decomposition in forests. *Soil Biology & Biochemistry*, 41, 606-610.
- Ayres, E., K. Dromph y R. Bardgett (2006). Short communication Do plant species encourage soil biota that specialise in the rapid decomposition of their litter. *Soil Biology and Biochemistry*, 38. 183-186.
- Azcón-Aguilar, C y J.M. Barea (1997). Applying mycorrhiza biotechnology to horticulture: significance and potentials. *Scientia Horticulturae*, 68, 1-24.
- Babbar, I.L y J.J. Ewel (1989). Descomposición del follaje en diversos ecosistemas sucesionales tropicales. *Biotropica*, 21, 20-29.

- Bakker, M.A., R.G. Carreño y L. Poorter (2011). Leaf economics traits predict litter decomposition of tropical plants and differ among land use types. *Functional Ecology*, 25, 473–483.
- Balvanera, P y E. Aguirre (2006). Tree Diversity, Environmental Heterogeneity, and Productivity in a Mexican Tropical Dry Forest. *Biotropica*, 38, 479-491. 10.1111/j.1744-7429.2006.00161.x.
- Balvanera, P. (2012). Los servicios ecosistémicos que ofrecen los bosques tropicales. *Ecosistemas*, 21(1), 136-147.
- Balvanera, P., S. Quijas, A. Pe, D. Me, C. Universitaria y D. Federal (2011). Distribution patterns of tropical dry forest trees along a mesoscale water availability gradient. *Biotropica*, 43, 414-422.
- 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, J. Weintritt, P. Acevedo-Rodríguez, J. Adarve, E. Álvarez, A. Aranguren, J.C. Arteaga, G. Aymard, A. Castaño, N. Ceballos-Mago, A. Cogollo, F. Delgado, W. Devia, H. Dueñas, L. Fajardo, A. Fernández, M.A. Fernández, J. Franklin, E.H. Fred, L.A. Galetti, R. Gonto, R. González-M, R. Graverson, E.H. Helmer, A. Idárraga, R. López, O. Melo, F. Mijares, V. Mogri, D. Molina, N. 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. Sarkinen, 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, 1383–1387.
- Barlow, J., T.A. Gardner, L.V. Ferreira y C.A. Pérez (2007). Litter fall and decomposition in primary, secondary and plantation forest in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*, 247, 91–97.
- Barron, A.R., D.W. Purves y L.O. Hedin (2011). Facultative nitrogen fixation by canopy legumes in a lowland tropical forest. *Oecologia*, 165, 511–520.

- Barthold, F.K., R.F. Stallard y H. Elsenbeer (2008). Soil nutrient-landscape relationships in a lowland tropical rainforest in Panama. *Forest Ecology and Management* 255:1135–1148.
- Bautista-Zúñiga, F., E. Batllori-Sampedro, M.A. Ortiz-Pérez, G. Palacio-Aponte y M. Castillo-González (2003). Geformas, agua y suelo en la Península de Yucatán, en: *Naturaleza y sociedad en el área maya: Pasado, presente y futuro*, Colunga, P. y A. Larqué (eds). Academia Mexicana de Ciencias y Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. M.
- Becker, P., P.E. Rabenold, J.R. Idol y A.P. Smith (1988). Water potential gradients for gaps and slopes in a Panamanian tropical moist forest's dry season. *J. Trop. Ecol*, 4, 173–184.
- Becknell, J.M y J.S. Powers (2014). Stand age and soils as drivers of plant functional traits and aboveground biomass in secondary tropical dry forest. *Can J For Res.*, 44, 603–614.
- Begon, M., C.R. Townsend y J.L. Harper (2005). *Ecology from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing Ltd., Oxford, Reino Unido. pp. 738.
- Benitez, M.J., M. Martínez-Ramos y E. Ceccon (2001). Seed rain versus seed bank, and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedings in tropical successional vegetation. In: G. Gottsberger, S. Liede, and J. Cramer (eds). *Life Forms and Dynamics in Tropical Forest*. Stuttgart, pp.18.
- Berg, B y C. Mc-Claugherty (2008). *Plant litter: Decomposition, humus formation, Carbon sequestration*, 2a edición. Springer, Berlin. pp. 338.
- Berg, B. (2000). Initial rates and limit values for decomposition of Scots pine and Norway spruce needle litter, a synthesis for N-fertilized forest stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 122–135.
- Bezaury-Creel, J.E. (2009). El Valor de los Bienes y Servicios que las Áreas Naturales Protegidas Proveen a los Mexicanos. Programa México Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. México. *Biodiversidad y Biodiversidad*, 11, 2048-2063.

- Bezemer, T.M., M. Fountain, J. Barea, S. Christensen, S. Dekker, H. Duyts, R. Hal, J. Harvey, K. Hedlund, M. Maraun, J. Mikola, A. Mladenov, C. Robin, P. Rüter, S. Scheu, H. Setälä, P. Smilauer y W. Putten (2010). Divergent composition but similar function of soil food webs of individual plants: Plant species and community effects. *Ecology*, 91, 3027-36. 10.2307/20788127.
- Bolin, B., B.R. Döös, J. Jäger y R.A. Warrick (1986). The greenhouse effect, climate change and ecosystems. Ed. John Wiley & Sons. pp. 1-64.
- Bonfante, P y A. Genre (2010). Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nat Commun*, 1:48. <https://doi.org/10.1038/ncomms1046>
- Borchert, R. (1994). Soil and Stem Water Storage Determine Phenology and Distribution of Tropical Dry Forest Trees. *Ecology*, 75, 1437.
- Bosco, J. I., J.A. Blanco y F.J. Castillo (2004). Gestión forestal y ciclos de nutrientes en el marco del cambio global. In F. Valladares (Ed.), *Ecología de bosque mediterráneo en un mundo cambiante* Madrid, España. Ministerio del Medio Ambiente. pp. 479–506.
- Bottner, P. (1985). Response of microbial biomass to alternate moist and dry conditions in a soil incubated with ¹⁴C and ¹⁵N labeled plant material. *Soil Biology & Biochemistry*, 17, 329-337.
- Bradford, M.A., R.J. Warren, P. Baldrian, T.W. Crowther, D.S. Maynard, E.E. Oldfield, W.R. Wieder, S.A. Wood y J.R. King (2014). Climate fails to predict wood decomposition at regional scales. *Nature Climate Change*, 4, 625–630.
- Brearley, F., S. Prajadinata, P. Kidd, J. Proctor y Y Suriantata (2004). Structure and floristics of an old secondary rain forest in Central Kalimantan, Indonesia, and a comparison with adjacent primary forest. *Forest Ecology and Management*, 195, 385-397.
- Brito, L.F. (2004) (Inédito). Manifestación de Impacto ambiental del predio Micas Kiuc Venture A.C.

- Brown, S y A.E. Lugo (1990). Tropical secondary forest. *Journal of Tropical Ecology*, 6, 1-32.
- Brown, S., J. Jisayhaye, M. Cannell y P. Kauppi (1996). Mitigation of carbón emission in the atmosphere by forest management. *Commonwealth Forestry Review*, 75 (1), 80-91.
- Brundett, M., N. Bougher, B. Dell, T. Grove y N. Malajczuk (1996). Working with mycorrhizas in forestry and agriculture. Australian Center for International Agricultural Research. Canberra, Australia. pp. 374.
- Burnham, K.P y D.R. Anderson (2002). Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. New York. Springer-Verlag.
- Buzzard, V., C.M. Hulshof, T. Birt, C. Violle y B.J. Enquist (2015). Re-growing a tropical dry forest: functional plant trait composition and community assembly during succession. *Functional Ecology*, 30, 1006-1013.
- Caballero, D.F.F. (2011). Selección de modelos mediante criterios de información en análisis factorial. Aspectos teóricos y computacionales. Tesis de doctorado. Universidad de Granada. Departamento de Estadística. pp. 178.
- Cairns, M., P. Haggerty, R. Alvarez, B. De Jong y E I. Olmsted (2000). Tropical Mexico's recent land-use change: a region's contribution to the global carbon cycle. *Ecological Applications*, 10(5), 1426-1441.
- Capers, R.S., R.L. Chazdon, A. Redondo-Brenes y B. Vilchez-Alvarado (2005). Successional dynamics of woody seedling communities in tropical secondary forest. *Journal of Ecology*, 93, 1071-1084.
- Caritat, A., E. García-Berthou, R. Lapeña y L. Vilar (2006). Litter production in a *Quercus suber* forest of Montseny (NE Spain) and its relationship to meteorological conditions. *Annals of Forest Science*, 63, 791-800.
- Carnevale, N.J y J.P. Lewis (2001). Litterfall and organic matter decomposition in a seasonal forest of the eastern Chaco (Argentina). *Revista de Biología Tropical*, 49(1), 203-212.

- Caso-Barrera, L. (2002). Caminos en la selva. Migración, comercio y resistencia. Mayas Yucatecos e itzaes, siglos XVII-XIX. Ed. COLMEX/FCE, México.
- Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza y J. Bezaury-Creel (2010). Áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico mexicano En: Ceballos, G., García, A., Martínez, L., Espinoza, E., Bezaury, J. y Dirzo, R. (eds.) Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del oeste de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, UNAM, México. pp. 387-392.
- Ceccon, E., I. Omstead, C. Vázquez-Yanes y J.C. Alves (2002). Vegetation and soil properties in two tropical dry forests of differing regeneration status in Yucatán. *Agrociencia*, 36, 621-631.
- Ceccon, E., S. Sánchez y J. Campo (2004). Tree seedling dynamics in two abandoned tropical dry forest of differing successional status in Yucatan, México: a field experiment with N and P fertilization. *Plant Ecology*, 170, 277–285.
- Celentano, D., R.A. Zahawi, B. Finegan, R. Ostertag, R.J. Cole y K.D. Holl (2011). Litterfall dynamics under different tropical forest restoration strategies in Costa Rica. *Biotropica*, 43, 279–287.
- Chave, J., C. Andalo, S. Brown, M.A. Cairns, J.Q. Chambers, D. Eamus, H. Fölster, F. Fromard, N. Higuchi, T. Kira, J.P. Lescure, B.W. Nelson, H. Ogawa, H. Puig, B. Riéra y T. Yamakura (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stock and balance in tropical forests. *Oecología*, 145, 87-99.
- Chave, J., D. Coomes, S. Jansen, S.L. Lewis, N.G. Swenson y A.E. Zanne (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett*, 12, 351-366.
- Chave, J., D. Navarette, S. Almeida, E. Alvarez, LEOC. Aragao, D. Bonal, P. Chatelet, J.E. Silva Esperjo, J.Y. Goret, P. von Hildebrand, E. Jiménez, S. Patiño, M.C. Peñuela, P. Ol, P. Stevenson y Y. Malhi (2010). Regional and seasonal patterns of litterfall in tropical South America. *Biogeosciences*, 7, 43-55.

- Chave, J., S. Brown, M.A. Cairns, J.Q. Chambers, D. Eamus, H. Fölster, F. Fromard, N. Higuchi, T. Kira, J.P. Lescure, B.W. Nelson, H. Ogawa, H. Puig, B. Riéra y T. Yamakura (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stock and balance in tropical forests. *Oecología*, 145, 87-99.
- Chazdon, R.L y J.P. Arroyo (2013). Tropical forests as complex adaptive systems. *in* C. Messier, K. J. Puettmann, and K. D. Coates, eds. *Managing world forests as complex adaptive systems in the face of global change*. Routledge, New York. pp. 35–59.
- Chazdon, R.L y R.A. Montgomery (2001). Carbon acquisition by tropical forest plants, en: *Ecología de bosque lluvioso Neotropical*, Guariguata, M. y G. Kattan (eds). IICA, Costa Rica. pp. 225–250.
- Chazdon, R.L. (2003). Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology. Evolution and Systematics*, 6, 51-71.
- Chazdon, R.L. (2008). Chance and determinism in tropical forest succession. In: W. Carson and Stefan. A. Schnitzer (eds). *Tropical Forest Community Ecology*. pp. 367-380.
- Chazdon, R.L. (2014). *Second growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. The University of Chicago Press, Chicago. pp. 449.
- Chazdon, R.L. (2015). Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *PNAS*, 112, 803–818.
- Chazdon, R.L., B. Finegan, R.S. Capers, B. Salgado-Negret, F. Casanoves, V. Boukili, y N. Norden (2010). Composition and Dynamics of Functional Groups of Trees During Tropical Forest Succession in Northeastern Costa Rica: Functional Groups of Trees. *Biotropica*, 42, 31–40.
- Chazdon, R.L., R.K. Colwell, J.S. Denslow y M.R. Guariguata (1998). Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forest of NE Costa Rica. In: F. Dallmeier and J. Comiskey (eds). *Forest Biodiversity Research. Monitoring and modeling: Conceptual Background and Old World Case Studies*. Parthenon Publishing, Paris. pp. 285-309.

- Chazdon, R.L., S.G. Letcher, M. Van Breugek, M. Martínez-Ramos, F. Bongers, 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*, 362, 273-289. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1990>
- Clark, D.A., S. Brown, D.W. Kicklighter, J.Q. Chambers, J.R. Thomlinson, J. Ni y E.A. Holland (2001b). Net primary production in tropical forests: an evaluation and synthesis of existing field data. *Ecological Applications*, 11, 371-384.
- Clark, D.A., S. Brown, D.W. Kicklighter, J.Q. Chambers, J.R. Thomlinson, J. Ni y E.Ni. Holland (2001a). Measuring net primary production in forests: Concepts and field methods. *Ecological Applications*, 11, 356-370.
- Coleman, D.C., J.M. Blair, E.T. Elliott y D.W. Freckman (1999). Soil invertebrates. In: Robertson GP, Bledsoe CS, Coleman DC, Sollins P (Eds.) *Standard soil methods for long term ecological research*. Oxford University Press. New York. pp. 349-377.
- CONAFOR (Comisión Nacional Forestal). (2013). *Inventario Nacional y de Suelos. Manual y procedimiento para el muestreo de campo*. Zapopan, Jalisco. México.
- CONANP. (2015). *Estrategia de Cambio Climático desde las Áreas Naturales Protegidas: Una Convocatoria para la Resiliencia de México (2015-2020)*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México. pp. 62.
- Cornejo, F., A. Varela y J. Wright (1994). Tropical forest litter decomposition under seasonal drought: nutrient release, fungi and bacteria. *Oikos*, 70, 183-190.
- Cornelissen, J., R. Aerts, B. Cerabolini, M. Werger y M. van der Heijden (2001). Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy. *Oecologia*, 129, 611-619.
- Cornwell, W.K., J.H.C. Cornelissen, K. Amatangelo, E. Dorrepaa, V.T. Eviner, O. Godoy, S.E. Hobbie, B. Hoorens, H. Kurokawa, N.P. Harguindeguy, H.M. Quested, L.S. Santiago D.A. Wardle, I.J. Wright, R. Aerts, S.D. Allison, P. van Bodegom, Brovkin, V., A. Chatain, T.V. Callaghan, S. Díaz, E. Garnier, D.E. Gurvich, E. Kazakou, J.A. Klein, J. Read, P.B. Reich, N.A. Soudzilovskaia, M.V. Vaieretti y M. Westoby (2008). *Plant*

species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, 11, 1065-1071.

Cotrufo, M.F., M.D. Wallenstein, C.M. Boot, K. Deneff y E. Paul (2013). The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: do labile plant inputs form stable soil organic matter? *Global Change Biology*, 19, 988–995.

Cuba, N., J. Rogan, Z. Christman, C. Williams, L. Schneider, D. Lawrence y M. Millones (2013). Modelling dry season deciduousness in Mexican Yucatán forest using MODIS EVI data (2000–2011). *GIScience & Remote Sensing*. 50. 26.

Cuenca, M.E., O. Jadán, K. Cueva y C. Aguirre (2017). Carbono y ecuaciones alométricas para grupos de especies y bosque de tierras bajas, Amazonía Ecuatoriana. *Revista CEDAMAZ*, 4(1), 21-23.

Cuevas, E y E. Medina (1988). Nutrient dynamics within amazonian forests II. Fine root growth, nutrient availability and leaf litter decomposition. *Oecologia*, 76, 222-235.

Da Silva, L.S., T.G. Pinheiro, A. Chagas-JR, M.I. Marques y L.D. Battirola (2018). Temporal and spatial variation of Myriapoda (Diplopoda and Chilopoda) assemblages in a Neotropical floodplain. *Forest Ecology and Management*, 429, 189–197.

Daws, M.I., C.E. Mullins, D.F. Burslem, S.R. Paton y J.W. Dalling (2002). Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panama. *Plant and Soil*, 238, 79–89.

De Jong, B., S. Ochoa-Gaona, M. Castillo-Santiago, N. Ramírez-Marcial y M. Cairns. (2000). Carbon Flux and Patterns of Land-Use/Land-Cover Change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio.*, 29(8), 504-511.

De Jong, B.H.J. (2013). Spatial distribution of biomass and links to reported disturbances in tropical lowlands forests of southern Mexico. *Carbon Management*, 4, 601–615.

Del Valle-Arango, J.I. (2003). Descomposición de la hojarasca fina en bosques pantanosos del Pacífico Colombiano. *Interciencia*, 28 (3), 148-153.

- Denslow, J.S y G.S. Guzman (2000). Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panamá. *Journal of Vegetation Science*, 11, 201-212.
- Dent, D.H., R. Bagchi, D. Robinson, N. Majalap-Lee y D.F.R. Burslem (2006). Nutrient fluxes via litterfall and leaf litter decomposition vary across a gradient of soil nutrient supply in a lowland tropical rain forest. *Plant Soil*, 288, 197–215.
- Di Stefano, J y L. Fournier (2005). Caída de hojarasca y tasas de descomposición de las hojas de *Vochysia guatemalensis* en una plantación de 10 años, Tabarcia de Mora, Costa Rica. *Agronomía Costarricense*. 29 (1), 9-16.
- Dirzo, R y P.H. Raven (2003). Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environmental Resources*, 28, 137-167.
- Dixon, R.K., S. Brown, R.A. Houghton, A.M. Solomon, M.C. Trexler y J. Wisniewski (1994). Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, 263, 185-190.
- Domisch, T., F.L. Ohashi, A.C. Risch, L. Sundström, J. Kilpeläinen y P. Niemelä (2008). Decomposition of organic matter and nutrient mineralization in wood ant (*Formica rufa* group) mounds in boreal coniferous forests of different age. *Biology and Fertility Soils*. 44, 539–545.
- Duno, R., G. Carnevali, I.M. Ramírez, J.L.M. Tapia, L.C. Lorena; S.A. Hernández y T. Embray (2010) Flora ilustrada de la Península de Yucatán: listado florístico. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, México, p. 326. <https://doi.org/10.18387/polibotanica.44.3>
- Dupuy, J.M., J.L. Hernández-Stefanoni, R.A. Hernández-Juárez, E. Tetetla-Rangel, J.O. López-Martínez, E. Leyequién-Abarca, F. 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, 151-162.
- Ellis, E.A., R.A. Montero y I.U. Hernández (2015). Evaluación y mapeo de los determinantes de deforestación en la Península Yucatán. USAID-TNC-MREDD+, México, p. 160. <https://doi.org/10.13140/RG.2.24132.1682>

- Epstein H.E., I.C. Burke y W.K. Lauenroth (2002). Regional patterns of decomposition and primary production rates in the U.S. Great Plains. *Ecology*, 83, 320-327.
- Erickson, H.E., E.H. Helmer, T.J. Brandeis y A.E. Lugo (2014). Controls on fallen leaf chemistry and forest floor element masses in native and novel forests across a tropical island. *Ecosphere*, 5(4), 48.
- Esparza, O.L.G. y E.R. Martínez (2011). Deforestación en Campeche: Causas y Efectos. *Revista Fomix Campeche*, 3, 6-11.
- Espinosa, C.I. (2012). Estructura y funcionamiento de ecosistemas secos del Sur de Ecuador. Tesis de doctorado. Universidad Politécnica de Madrid. pp. 171.
- Espinosa, C.I., O. Cabrera, A. Escudero y A. Luzuriaga (2011). What Factors Affect Diversity and Species Composition of Endangered Tumbesian Dry Forests in Southern Ecuador. *Biotropica*, 43, 15–22.
- ESRI, 2020. R. ArcGIS desktop: release 10. Environmental Systems Research Institute, CA.
- Evans, S.E y M.D. Wallenstein (2014). Climate change alters ecological strategies of soil bacteria. *Ecol Lett* 17, 155–164.doi:10.1111/ele.12206.
- Ewel, J. (1977). Differences between wet and dry successional tropical ecosystems. *Geo-Eco-Trop*, 1, 103-117.
- Ewel, J.J. (1983). Succession. In F.B Golley (ed.). *Tropical Rain Forest Ecosystems*. Elsevier Scientific Publishing Co. Amsterdam. The Netherlands. pp. 217-223.
- Facelli, J.M y S.T.A. Pickett (2008). Plant litter: its dynamics and effects on plant community. *Botanical Review*, 57, 1–32.
- FAO (2020). *Global Forest Resources Assessment 2020: Main report*. Rome. Disponible en: <https://doi.org/10.4060/ca9825en> [Consultado el 17 de noviembre de 2020]
- FAO (Food and Agriculture Organization). (2010). *Global forest resources assessment 2010*. Chapter 2: Extent of forest resources. FAO, Rome, Italy.

- FAO. (2008). El estado de la inseguridad alimentaria en el mundo. Disponible en http://www.fao.org/SOF/sofi/index_es.htm. [Consultado el 22 de enero de 2017]
- FAO. (2015). FAO assessment of forests and carbón stock, 1990-2015. FAO Forestry Paper. pp. 1-4. Disponible en: <http://www.fao.org/3/a-i4470e.pdf>. [Consultado el 22 de enero de 2017]
- Feng. C., Z. Wang, Y. Ma, S. Fu y H.Y. Chen (2019). Increased litterfall contributes to carbon and nitrogen accumulation following cessation of anthropogenic disturbances in degraded forests. *Forest Ecol Managet*, 432, 832–839.
- Fernandez, C.W y P.G. Kennedy (2015). Revisiting the 'Gadgil effect': do inter-guild fungal interactions drive carbon cycling in forest soils? *New Phytol*.
- Fernández, E., T. Vázquez, J.Z. Hidalgo y R.R. Centeno (2015). Actualización de los escenarios de cambio climático para estudios de impactos, vulnerabilidad y adaptación. Unidad Informática para las Ciencias Atmosféricas y Ambientales, Centro de Ciencias de la Atmósfera. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático. Disponible en: <http://atlasclimático.unam.mx/ACM/> (Consultado el 19 de septiembre de 2020).
- Finegan, B. (1996). Pattern and process in neotropical secondary forest: the first 100 years of succession. *Nature*. pp. 109-114.
- Fonseca, W., F. Alice y J. Rey (2009). Models for biomass estimation in native forest tree plantations and secondary forests in the Costa Rican Caribbean Region. *Bosque (Valdivia)*, 30(1), 36-47.
- FORDA (Forestry & Estate Crops Research and Development Agency). (2000). Towards sustainable management and development of tropical secondary forest in Asia. Ministry of Forestry and Estate Crops, Indonesia. CIFOR - GTZ - LNV. pp. 26.
- Foster, D y B. Turnes (2004). The long view: human-environment relationships in the region, 1000 BC-AD 1900. En: B. Turner, J. Geoghegan y D. Foster (Eds.). *Integrated land-change science and tropical deforestation in the Southern Yucatán*. Oxford University Press. pp. 320.

- Founoune, H., R. Duponnois, A.M. Ba y F. El Bouami (2002). Influence of the dual arbuscular endomycorrhizal/ectomycorrhizal symbiosis on the growth of *Acacia holosericea* (A. Cunn. ex G. Don) in glasshouse conditions. *Ann. Forest Sci.*, 59, 93-98.
- Fournier, L., y C. Charpentier (1978). El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. *Cespedesia*, 2, 25-29.
- França, J.S., R.S. Gregório, J. D'arc, J.F. Paula, Jr. Gonçalves, F.A. Ferreira y M. Callisto (2009). Composition and dynamics of all ochthonous organic matter inputs and benthic standing stocks in a Brazilian stream. *Marine and Freshwater Research*, 60, 990–998.
- Freschet, G.T., R. Aerts y J.H.C. Cornelissen (2012). A plant economics spectrum of litter decomposability. *Functional Ecology*, 26, 56–65.
- Fritz, K.M., S. Fulton, B.R. Johnson, C.D. Barton, J.D. Jack, D.A. Word y R.A. Burke (2011). An assessment of cellulose filters as a standardized material for measuring litter breakdown in headwater streams. *Ecohydrology*, 4, 469–476.
- Fulé, P.Z y W.W. Covington (1997). Fire regimes and forest structure in the Sierra Madre Occidental, Durango, México. *Acta Botánica Mexicana*, 41, 43-79.
- Fundación Solar. (2000). Elementos técnicos para el inventario de carbono en uso del suelo. L. Marques, A. Roy y E. Castellanos. (eds). Fundación solar. Guatemala. pp. 36.
- Gallardo, A., R. Gallardo, Y. Torres, y A. López (2017). "Compromisos de mitigación y adaptación ante el cambio climático para el período 2020-2030–México". *Boletín Científico de las Ciencias Económico Administrativas del ICEA*. 5. 10.29057/icea.v5i9.2126.
- Gallardo-Cruz, J.A.; Pérez-García, E.A., y J.A. Meave. (2009). Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landsc. Ecol.*, 24, 473–482. <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9332-1>

- Garay, I., S. Nazoa y L. Abbadie (1986). Studies on the litter of an elm-oak mixed forest: I. Organic matter decomposition and nutrient dynamics. *Acta Oecol., Oecol. Gen.*, 7, 151-170.
- Garcia-Palacios, P., F.T. Maestre, J. Kattge y D.H. Wall (2013). Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes. *Ecol Lett*, 16, 1045–1053. doi:10.1111/ele.12137.
- Gaspar-Santos, E.S., M.G. Espinoza, N.R. Marcial y S.J.D. Álvarez (2015). Acumulación y descomposición de hojarasca en bosques secundarios del sur de la Sierra Madre de Chiapas, México. *Bosque (Valdivia)*, 36 (3), 467-480.
- Gaudinski, J., S. Trumbore, E. Davidson y S. Zheng (2000). Soil carbon cycling in a temperate forest: radiocarbon-based estimates of residence times, sequestration rates and partitioning of fluxes. *Biogeochemistry*, 51, 33-69.
- Gay, C y J. Martínez (1995). Mitigation of emissions of greenhouse gases in México. *Interciencia*, 20 (6), 336-342.
- Gei, M.G., D.M.A. Rozendaal, L. Poorter, F. Bongers, J. Sprent, G.D. Mira, T.M. Aide, J.L. Andrade, P. Balvanera, J.M. Becknell, P.H.S. Brancalion, G.A. Cabral, R.G. César, R.L. Chazdon, R.J. Cole, G.D. Colletta, B. de Jong, J.S. Denslow, D.H. Dent, S.J. DeWalt, J.M. Dupuy, S.M. Durán, M.M. do Espírito-Santo, G.W. Fernandes, Y.R. 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, S.E. Marín, R.M. Martínez, J.A. Meave, D.N.L. Menge, F. Mora, R. Muñoz, R. Muscarella, S. Ochoa-Gaona, B.E. Orihuela, R. Ostertag, C.M. Peña, E.A. Pérez, D. Piotta, P.B. Reich, G.C. Reyes, V.J. Rodríguez, I.E. Pérez, L. Sanaphre-Villanueva, A. Sánchez-Azofeifa, N.B. Schwartz, A.S. de Almeida, C.S. Almeida, W. Silver, M.V. de Souza, B.W. Sullivan, N.G. Swenson, M. Uriarte, M. van Breugel, H. van der Wal, M.M. Veloso, H.F. Vester, I.C. Vieira, J.K. Zimmerman, J.S. Powers .Legume Abundance Along Successional And Rainfall Gradients In Neotropical Forests. *Nat. Ecol. Evol.* 2018, 1-35. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0559-6>

- Gholz, H., D. Wedin, S. Smitherman, M. Harmon y W. Parton (2000). Long-term dynamics of pine and hardwood litter decomposition in contrasting environments: toward a global model of decomposition. *Global Change Biology*, 6, 751-765. 10.1046/j.1365-2486.2000.00349.x.
- Giardina, C.P y M.G. Ryan (2000). Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature*, 404, 858–861.
- Gießelmann, U., M.K. Geronazzo, M. Brändle, M. Schädler, R. Marques y R. Brandl (2011). Lack of home-field advantage in the decomposition of leaf litter in the Atlantic Rainforest of Brazil. *Applied Soil Ecology*, 49, 5-10. 10.1016/j.apsoil.2011.07.010.
- Glenn-Lewin, P y E. van der Maarel (1992). Patterns and processes of vegetation dynamics. In: David C. Glenn-Lewin, Robert, K. Peet. and Thomas, T. Veblen (eds). *Plant Succession*. Chapman & Hall. pp. 11-44.
- Golley, F. (1983). *Decomposition. Ecosystems*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, Netherlands. In: F. Golley (Ed.) *Tropical Rain Forest*. Biotropica. pp. 157-166.
- Gómez, P.A y C.V. Yanes (1981). Successional studies of rain forest in México. In: D.C. West, H.H. Shugart, and D.B. Botkin (eds), *Forest Succession: Concepts and Application*. Springer-Verlag, New York. pp. 246-266.
- Gonçalves, Jr.J.F., R. de Souza, R.S. Gregório y G.C. Valentín (2014). Relationship between dynamics of litterfall and riparian plant species in a tropical stream. *Limnologica*, 44, 40-48.
- González, R.H., I. Cantú, G.R. Ramírez, M.V. Gómez, T.G. Domínguez, J. Bravo y R.K. Maiti (2008). Spatial and seasonal litterfall deposition pattern in the Tamaulipan thorscrub, Northeastern Mexico. *International Journal of Agriculture Environmental and Biotechnology*, 1, 177–181.
- Gower, S.T. (2003). Patterns and mechanisms of the forest carbon cycle. *Annual Review Environmental Resources*, 28, 169-204.

- Graça, M.A., F. Bärlocher y M.O. Gessner (2007). Methods to study litter decomposition. A practical guide. pp. 313.
- Grace, J. (2004). Understanding and managing the global carbon cycle. *J. Ecol.*, 92, 189–202.
- Guariguata, M.R y R. Osterbag (2001). Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148, 185–206.
- Hammond, D.S y V.K. Brown (1995). Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet Neotropical forests. *Ecology*, 76, 2544–2561.
- Handa, I.T., R. Aerts, F. Berendse, M.P. Berg, A. Bruder, O. Butenschoen, E. Chauvet, M.O. Gessner, J. Jabiol, M. Makkonen, B.G. Mckie, B. Malmqvist, E.T.H.M. Peeters, S. Scheu, B. Schmid, J. Van Ruijven, V.C.A. Vos y S. Hättenschwiler (2014). Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. *Nature*, 509, 218-221.
- Hansen, M., P. Potapov, R. Moore, M. Hancher, S. Turubanova, A. Tyukavina, D. Thau, S.V. Stehman, S.J. Goetz, T.R. Loveland, A. Kommareddy, A. Egorov, L. Chini, CO. Justice y J.R.G. Townshend (2013). High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science*, 342, 850–853. doi: 10.1126 / science.1244693.
- Hansen, R.A. (1999). Red oak litter promotes a microarthropod functional group that accelerates its decomposition. *Plant Soil*, 209, 37-45.
- Harmon, M.E y K. Lajtha (1999). Analysis of detritus and organic horizons for mineral and organic constituents. In: Robertson GP, Bledsoe CS, Coleman DC, Sollins P (Eds.) *Standard soil methods for long-term ecological research*. Oxford University Press, New York. pp. 143-165.
- Harmon, M.E., K.J. Nadelhoffer y J.M. Blair (1999). Measuring decomposition, nutrient turnover, and stores in plant litter. In: Robertson GP, Bledsoe CS, Coleman, DC Sollins P (eds.) *Standard soil methods for long-term ecological research*. Oxford University Press, New York, pp. 202-240.

- Hasselquist, N.J., Allen, M.F., y L.S. Santiago (2010). Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence. *Oecologia*, 164, 881–890.
- Hattenschwiler, S y H.B. Jorgensen (2010). Carbon quality rather than stoichiometry controls litter decomposition in a tropical rain forest. *J Ecol.*, 98, 754-763.
- Hattenschwiler, S y P. Gasser (2005). Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102, 1519–1524. doi:10.1073/pnas.0404977102
- Heal, O.W., J.M. Anderson y M.J. Swift (1997). Plant litter quality and decomposition: an historical overview. In: Cadish, G., Giller, K.E. (Eds.), *Driven by Nature. Plant Litter Quality and Decomposition*. CAB International, Wallingford. pp. 3–30.
- Heijden, M.G.A., M. van der, J.N. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglis, R. Streitwolf-Engell, T. Boller, A. Wiemken y I.R. Sanders (1998). Mycorrhizal fungal diversity de-termines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396, 69-72.
- Heimann, M y M. Reichstein (2008). Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks. *Nature*, 451, 289-292.
- Hernández-Stefanoni, J.L., J.M. Dupuy, F. Tun Dzul y F. May (2012). Influencia de la estructura del paisaje y la edad de sucesión sobre la diversidad de especies y la biomasa aérea a diferentes escalas, en: *Planeación de uso del suelo a nivel de paisaje en el Sur de Yucatán*, Hernández-Stefanoni, J.L. y J.M. Dupuy (coords). Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. Mérida, Yucatán, México. pp. 51–64.
- Hernández-Stefanoni, J.L., J.M. Dupuy, F. Tun Dzul y F. May-Pat. (2011). Influence of landscape structure and stand age on species density and biomass of a tropical dry forest across spatial scales. *Landscape Ecology*. 26 (3): 355-370. DOI: 10.1007/s10980-010-9561-3.
- Hernández-Stefanoni, J.L., K.D. Johnson, B.D. Cook, J.M. Dupuy, R. Birdsey, A. Peduzzi, y F. Tun-Dzul (2015). Estimating species richness and biomass of tropical dry forests

- using LIDAR during leaf-on and leaf-off canopy conditions. *Applied Vegetation Science*, 18, 724-732.
- Holbrook, N.M., J.L. Whitbeck y H.A. Mooney (1995). Drought responses of Neotropical dry forest trees. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 243–276.
- Honorio, E.N. y T.R. Baker (2010). *Manual para el monitoreo del ciclo del carbono en bosques amazónicos*. Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana. Universidad de Leeds. Lima, Perú. pp. 54.
- Hu, Y.L., S.L. Wang y D.H. Zeng (2006). Effects of single Chinese fir and mixed leaf litter on soil chemical, microbial properties and soil enzyme activities. *Plant and soil*, 282, 379-386.
- Huang, Y., G.A. Sánchez–Azofoeifa, B. Rivard y M. Quesada (2013). Linkages between ecosystem structure, composition and leaf area index along a tropical dry forest chronosequence in Mexico, en: *Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation, and Management*, Sanchez-Azofoeifa, A., J.S. Powers, G.W. Fernandes y M. Quesada (eds). CRC Press. pp. 556.
- Huang, Y., Y. Ma, K. Zhao, P.A. Niklaus, B. Schmid y J. He (2017). Positive effects of tree species diversity on litterfall quantity and quality along a secondary successional chronosequence in a sub Huang, Y., G.A. Sánchez–Azofoeifa, B. Rivard y M. Quesada (2013). Linkages between ecosystem structure, composition and leaf area index along a tropical dry forest chronosequence in Mexico, en: *Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation, and Management*, Sanchez-Azofoeifa, A., J.S. Powers, G.W. Fernandes y M. Quesada (eds). CRC Press. pp. 556. *tropical forest. Journal of Plant Ecology*, 10, 28–35.
- Huechacona-Ruiz-Ruíz, A.H. (2016). *Dinámica de la producción de hojarasca y el índice de Área Foliar en un Bosque Tropical Seco en Yucatán*. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán. México. pp. 79.

- Hunt, H., E. Ingham, D. Coleman, E. Elliott y C. Reid (1988). Nitrogen Limitation of Production and Decomposition in Prairie, Mountain Meadow, and Pine Forest. *Ecology*. 69(4), 1009-1016. doi:10.2307/1941256.
- Ichikawa, M. (1988). Empirical assessments of AIC procedure for model selection in factor analysis. *Behavior metrika*, 24, 499-509.
- ICP-Forests. (2006). Forest phenology. International Cooperative Programme on Assessment and Monitoring of Air Pollution Effects on Forests.
- Ikkonen, E., E.C. Ángeles y N.E.C. García (2004). Producción de CO₂ en andosoles afectados por incendios forestales en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo. *Terra Latinoamericana*, 22(4), 425-431.
- IPCC .(2001). Climate change. The Scientific basis. Contribution of working group I to the Third Assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Houghton, J.T., Y. Ding, D. J. Griggs, M. Noguer, P. J. van der Linden, X. Dai, K. Maskell, and C. A. Johnson (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, N.Y, USA.
- IPCC. (1995). Climate Change 1995. The Supplementary Report to the IPCC Scientific Assessment. Cambridge University Press. Cambridge, Inglaterra.
- IPCC. (2000). Land use, landuse change, and forestry special report. Cambridge University Press. Cambridge. pp. 377.
- IPCC. (2007). Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. Equipo de redacción principal: Pachauri, R.K. y Reisinger, A. (directores de la publicación). IPCC, Ginebra, Suiza. pp. 104.
- IPCC. (2011). Intergovernmental Panel On Climate Change, United Nations Environment Programme (UNEP) and the World Meteorological Organization (WMO).

- IPCC. (2013). "Resumen para responsables de políticas. En: Cambio climático 2013: Bases físicas. Contribución del Grupo de trabajo I al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático". pp. 34.
- IPCC. (2014). Summary for policymakers. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. pp. 32.
- Isaac, S.R y M.A. Nair (2006). Litter dynamics of six multipurpose trees in a home garden in Southern Kerala, India. *Journal of Agroforestry System*, 67, 203-213.
- Isaza, M. (2007). Taninos o polifenoles vegetales. *Scientia et Technica*, 1(33), 13-18.
- Jackson, B.G., D.A. Peltzer y D.A. Wardle (2013). Are functional traits and litter decomposability coordinated across leaves, twigs and wood? A test using temperate rainforest tree species. *Oikos*, 122, 1131–1142.
- Janzen, D.H. (1988). Tropical dry forests, the most endangered major tropical ecosystem. En: Wilson, E.O. (ed.), *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D.C. pp. 130-137.
- Jones, H.G. (1992). *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 428.
- Justiniano, M.J y T.S. Fredericksen (2000). Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica*, 32, 276-281.
- Kageyama, P.Y. (1987). Conservação in-situ de recursos genéticos de plantas. *Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais*, 5, 7-37.
- Kalácska, M., J.C. Calvo-Alvarado y G.A. Sánchez-Azofeifa (2005). Calibration and assessment of seasonal changes in leaf area index of a tropical dry forest in different stages of sucesion. *Tree physiology*, 25, 733–744.

- Kammesheidt, L. (1998). The role of tree sprouts in the restorations of stand structure and species diversity in tropical moist forest after slash-and-burn agriculture in Eastern Paraguay. *Plant Ecology*, 139, 155-165.
- Kanninen, M., D. Murdiyarso, F. Seymour, A. Angelsen, S. Wunder y L. German (2007). Do trees grow on money. The implications of deforestation research for policies to promote REDD. CIFOR, Jakarta. pp. 73.
- Karberg, N.J., N.A. Scott y C.P. Giardina (2008). Methods for estimating litter decomposition. In: Hoover, C.M. (ed.). *Field measurements for forest carbon monitoring*. Springer Science-Business Media B.V. 8, 103-111.
- Kazakou, E., C. Violle, C. Roumet, C. Pintor, O. Gimenez, y E. Garnier (2009). Litter quality and decomposability of species from a Mediterranean succession depend on leaf traits but not on nitrogen supply. *Annals of Botany*, 104, 1151–1161.
- Kazakou, E., D. Vile, B. Shipley, C. Gallet y E. Garnier (2006). Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology*, 20, 21–30.
- Keiser, A.D., J.D. Knoepp y M.A. Bradford (2013). Microbial communities may modify how litter quality affects potential decomposition rates as tree species migrate. *Plant Soil*, 372, 167–176.
- Keiser, A.D., M.S. Strickland, N. Fierer y M.A. Bradford (2011). The effect of resource history on the functioning of soil microbial communities is maintained across time. *Biogeosciences*, 8, 1477-1486.
- Kelly, D.L., E.V. Tanner, V. Kapos, T.A. Dickinson, G.A. Goodfriend y Pi Fiarbairn (1988). Jamaican limestone forests: floristics, structure and environment of three examples along a rainfall gradient *Journal of Tropical Ecology*, 24, 121-156.
- Keuskamp, J.A., J.J.D. Bas, L. Taru, M.S. Judith y M.H. Mariel (2013). Tea bag Index: a novel approach to collect uniform decomposition data across ecosystems. *Methods in Ecology and Evolution*. British Ecological Society. pp. 6.

- Kieft, L.T., E. Soroker, y M.K. Firestone, (1987). Microbial biomass response to a rapid increase in water potential when a dry soil is wetted. *Soil Biology & Biochemistry*, 19, 119-126.
- Killham, K. (1994). *Soil Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press. *Annals of Botany*, 75 (1), 102-103.
- Kirschbaum, M.U.F. (1995). The temperature dependence of soil organic matter decomposition and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biology and Biochemistry*, 27, 753-760.
- Kirschbaum, M.U.F. (2000). Will changes in soil organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming? *Biogeochemistry*, 48, 21–51.
- Knapp, A y M. Smith (2001). Variation among biomass in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*. 291, 481–484.
- Koide, R.T. y T. Wu. (2003). Ectomycorrhizas and retarded decomposition in a *Pinus resinosa* plantation. *New Phytol*, 158, 401–407.
- Körner, C. (2007). The use of “altitude” in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 569-574.
- Körner, C., R. Asshoff, O. Bignucolo, S. Hättenschwiler, S.G. Keel, S. Peláez-Riedl, S. Pepin, R.T.W. Siegwolf y G. Zotz (2005). Carbon flux and growth in mature deciduous forest trees exposed to elevated CO₂. *Science*, 3, : 1360–1362.
- Kumar, B.M y J.K. Deepu (1992). Litter production and decomposition dynamics in moist deciduous forests of the Western Ghats in Peninsular India. *Forest Ecology and Management*, 50, 181-201.
- Lamberts, H., F.S. Chapin III y T.L. Pons (1998). *Physiological plant ecology*. Springer-Verlag. Berlin, Germany. pp. 540.

- Lara-Ponce, E., L.C. Barrera y A.F. Mario (2012). El sistema Milpa Roza, tumba y quema de los maya Itza de San Andrés y San José, Peten Guatemala. *Ra Ximhai: revista científica de sociedad, cultura y desarrollo sustentable*, 8(2),1-71.
- Lasky, J.R., M. Uriarte, V.K. Boukili y R.L. Chazdon (2014). Trait-mediated assembly processes predict successional changes in community diversity of tropical forests. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 5616-5621.
- Lattanzio, V. (2013). Phenolic compounds. *Natural Product*. 1543-1580.
- Lattanzio, V., P.A. Kroon, S. Quideau y D. Treutter (2008). Plant phenolics secondary metabolites with diverse functions. In: Daayf F, Lattanzio V (eds) *Recent advances in polyphenolresearch*, Wiley-Blackwell, Oxford. pp. 1–35.
- Laumonier, Y., A. Edin, M. Kanninen y A.W. Munandar (2010). Landscape-scale variation in the structure and biomass of the hill dipterocarp forest of Sumatra: Implications for carbon stock assessments. *Forest Ecology and Management*, 259, 505–513.
- Laurance, W.F. (1999). Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation*, 91, 109-117.
- Lavelle, P., E. Blanchart, A. Martin, S. Martin y A. Spain (1993). A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: Application to soils of the humid tropics. *Biotropica*, 25, 130-150.
- Lawrence, D. (2005). Regional-scale variation in litter production and seasonality in tropical dry forests of Southern Mexico¹. *Biotropica*, 37, 561–570.
- Lebrija-Trejos, E., E.A.P. Garcia, J.A. Meave, L. Poorter y F. Bongers (2011). Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *J. Trop. Ecol*, 27, 477-489.
- Lebrija-Trejos, E., J.A. Meave, L. Poorter, E.A. Pérez-García y F. Bongers (2010). Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12, 267–275.

- Lennon, J.T., Z.T. Aanderud, B.K. Lehmkuhl y D.R Schoolmaster (2012). Mapping the niche space of soil microorganisms using taxonomy and traits. *Ecology*, 93, 1867–1879
- 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, 608–617.
- Liski, J., H. Ilvesniemi, A. Makela y C.J. Westman (1999). CO₂ emissions from soil in response to climatic warming are overestimated: The decomposition of old soil organic matter is tolerant of temperature. *Ambio.*, 28, 171-174.
- Liu, C., C.J. Westman, B. Berg, W. Kutsch, G.Z. Wang, R. Man y H. Ilvesniemi (2004). Variation in litterfall-climate relationships between coniferous and broadleaf forest in Eurasia. *Global Ecology and Biogeography*. 13, 105-114.
- Lohbeck, M., E. Lebrija-Trejos, M. Martinez-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. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123741>
- Lohbeck, M., L. Poorter, E. Lebrija-Trejos, M. Martínez-Ramos, J.A. Meave, H. Paz, E.A. Pérez-García, I.E .Romero-Pérez, A. Tauro y F. Bongers (2013). Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*, 94, 1211–1216.
- Lohbeck, M., L. Poorter, H. Paz, L. Pla, M. van Breugel, M.M. Ramos y F. Bongers, (2012). Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology. Evolution and Systematics*, 14, 89–96.
- Lohbeck, M., L. Poorter, M. Martinez-Ramos y F. Bongers (2015). Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. *Ecology*, 96, 1242–1252.

- Lopes, M.C.A., V.F.P. Araújo y A. Vasconcellos (2015). The effects of rainfall and vegetation on litterfall production in the semiarid region of northeastern Brazil. *Braz J Biol.*, 75, 703–708.
- López-Martínez, J.O., L. Sanaphre-Villanueva, J.M. Dupuy, J.L. Hernández-Stefanoni, J.A. Meave y J.A. Gallardo-Cruz (2013). β -Diversity of Functional Groups of Woody Plants in a Tropical Dry Forest in Yucatan. *Plos One* 8, e73660.
- Lott, E.J y T.H. Atkinson (2002). Biodiversidad y fitogeografía de Chamelá-Cuixmala, Jalisco, en: *Historia Natural de Chamelá*, Noguera, F.A., J.H. Vega, A.N. García, y M. Quesada (eds). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. pp. 99-136.
- Lott, E.J., S.H. Bullock y J.A.S. Magallanes (1987). Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica*, 19, 228-235.
- Lu, S.W y C.P. Liu (2012). Patterns of litterfall and nutrient return at different altitudes in evergreen hardwood forests of Central Taiwan. *Annals of Forest Science*, 69, 877–886.
- Maass, J.M., J.M. Vose, W.T. Swank y A.M. Yrizar (1995). Seasonal changes in leaf area index (LAI) in a tropical deciduous forest in west Mexico. *Forest Ecology and Management*, 74, 171-180.
- Malhi, Y. (2012). The productivity, metabolism and carbón cycle of tropical forest vegetation. *Journal of Ecology*, 100, 65-75.
- Mantonavi, M., A.R. Ruschel, M. Sedrez dos Reis, A. Puchalski y R.O. Nodari (2003). Fenología reproductiva de especies arbóreas em uma formação secundária da floresta Atlântica. *Revista Árvore*, 27, 451-458.
- Markesteyn, L. y L. Poorter (2009). Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought-and shade-tolerance. *Journal of Ecology*, 97, 311-325.

- Markesteyn, L., Iraipi, J., Bongers, F., y Poorter, L. (2010). Seasonal variation in soil and plant water potentials in a Bolivian tropical moist and dry forest. *J. Trop. Ecol.* 26, 497–508.
- Markesteyn, L., L. Poorter, H. Paz, L. Sack y F. Bongers (2010). Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell & Environment*, 34, 137–148. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02231>.
- Martin, D.A. (2018). The phenolic compounds: An approach to their biosynthesis, synthesis and biological activity. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental*. 9, 1-24. <https://doi.org/10.22490/21456453.1968>
- Martínez, A.J.C. (2014). Producción y descomposición de hojarasca en sistemas silvopastoriles de estratos múltiples y su efecto sobre propiedades biogénicas del suelo en el valle medio del Río Sinú. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de Colombia. pp. 178.
- Martínez-Ramos, M., y X. García-Orth (2007). Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 80, 69-84.
- Martínez-Yrizar, A., A. Búrquez, y M. Maass (2000). Structure and functioning of tropical deciduous forest in Western Mexico. In: Robichaux RH, Yetman DA (eds) *The tropical deciduous forest of Alamos: biodiversity of a threatened ecosystem in Mexico*. The University of Arizona Press, Tucson, pp 19–35.
- Martínez-Yrizar, A y J. Sarukhán (1990). Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology*, 6, 137-154.
- Martínez-Yrizar, A., J. Sarukhan, A. Pérez-Jimenez, E. Rincon, J.M. Maass, A. Solis-Magallanes y L. Cervantes (1992). Aboveground phytomass of a tropical deciduous forest on the Coast of Jalisco, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 8, 87-96.
- Martínez-Yrizar, A., M. Mas, L.A. Pérez-Jiménez y J. Sarukhán (1992). Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 12, 169-175.

- Martins, S.V y R.R. Rodríguez (1999). Produção de serapilheira em clareiras de uma floresta estacional semidecidual no município de Campinas, SP. *Revista Brasileira Botânica*, 22 (3), 405-412.
- Masera, O.R. (1996). *Desforestación y Degradación Forestal en México*. Documento de Trabajo No. 19. GIRA, A.C. Pátzcuaro, México. pp. 52.
- Matteucci, S.D y A. Colma (1982). *Metodología para el estudio de la vegetación*. Secretaría General de la Organización de Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico Washington, EUA. pp.72.
- Matsuki, S y T. Koike (2006). Comparison of leaf life span, photosynthesis and defensive traits across seven species of deciduous broad-leaf tree seedlings. *Annals of Botany*, 97, 813–817.
- McKee, K.L y P.L. Faulkner (2000). Restoration of biogeochemical function in mangrove forests. *Restoration Ecology*, 8 (3), 247-259.
- McGuire, K., D. Zak, I. Edwards, C. Blackwood y R. Upchurch (2010). Slowed decomposition is biotically mediated in an ectomycorrhizal, tropical rain forest. *Oecologia*, 164, 785-95. 10.1007/s00442-010-1686-1.
- McNaughton, S., M. Oesterheld, D. Frank y K. Williams (1989). Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivore in terrestrial habitats. *Nature*, 341, 142-144.
- MEA. (2005). *Ecosystems and human well-being: Synthesis*. Millennium Ecosystem Assessment. Island Press, Washington, DC.
- Meave, J.A., M.A. Romero-Romero, S.H. Salas-Morales, E.A. Pérez-García y J.A. Gallardo-Cruz (2012). Diversidad, amenazas y oportunidades para la conservación del bosque tropical caducifolio en el estado de Oaxaca, México. *Ecosistemas*, 21(1), 85-100.
- Medina, E y H. Klinge (1983). Productivity of tropical forests and tropical woodlands. Pp. 281-303 in Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B. & Ziegler, H. (eds). *Physiological*

plant ecology IV. Encyclopedia of plant physiology. New series, Volume 12D. Springer-Verlag, Berlin. pp. 281-300.

Meentemeyer, V. (1984). The geography of organic decomposition rates. *Annals of the Association of American Geographers*, 74, 551-560.

Melillo, J.M., A.D. McGuire, D.W. Kicklighter, B. Moore, C.J. Vorosmarty y Schloss, A.L. (1993). Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature*, 363, 234–240.

Melo, F.P., V. Arroyo-Rodríguez, L. Fahrig, M. Martinez-Ramos y M. Tabarelli (2013). On the hope for biodiversity friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 462–468.

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, 745-754.

Méndez-Alonzo, R., H. Paz, R.C. Zuluaga, J.A. Rosell y M.E. Olson (2012). Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology*, 93, 2397–2406.

Menge, D.N.L., J.W. Lichstein, G.A. Pérez (2014). Nitrogen fixation strategies can explain the latitudinal shift in nitrogen-fixing tree abundance. *Ecology*, 95 (8), 2236-2245. <https://doi.org/10.1890/13-2124.1>

Midgley, M.G., E. Brzostek y R.P. Phillips (2015). Decay rates of leaf litters from arbuscular mycorrhizal trees are more sensitive to soil effects than litters from ectomycorrhizal trees. *J Ecol.*, 103, 1454–1463.

Millenium Ecosystem Assessment (2005). *Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis*. World Resources Institute, Washington D.C., USA.

Montagnini, F., F. Sancho, K. Ramstad y E. Stijfhoorn (1991). M, F. Chi-May, multipurpose trees for soil restoration in the humid lowlands of Costa Rica. In: Taylor,

- D. A. and K. G. Dicken (eds.). Research on multipurpose trees in Asia. Winrock International Institute for Agricultural Development. Bangkok, Thailand. pp. 41-58.
- Mooney, H.A., E.R. Fuentes y B.I. Kronberg (1993). Earth System Response to Global Change. Page (H.A. Mooney, E. R. Fuentes, and B. I. Kronberg, Eds.). Academic Press.
- Morffi-Mestre, H., G. Angeles, J. Powers, J.L. Andrade, A.H. Huechacona-Ruiz, F. May-Pat y JM. Dupuy (2020). Multiple Factors Influence Seasonal and Inter-annual Litterfall Production in a Tropical Dry Forest in Mexico. *Forests*, 11(12), 1241-1245; doi:10.3390/f11121241
- Morin, P.J. (2011). *Community Ecology*. 2 Ed. Willey Blackwell, Oxford. pp. 424.
- Moyersoen, B., A.H. Fitter y I.J. Alexander (1998). Spatial distribution of ectomycorrhizas and arbuscular mycorrhizas in Korup National Park rain forest, Cameroon, in relation to edaphic parameters. *New Phytol.* 139, 311-320.
- Murphy, P.G y A. Lugo (1986). Ecology of tropical dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 67-88.
- Murphy, P.G y A.E. Lugo (1986). Structure and biomass of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica*, 18, 89-96.
- Naciones Unidas UNFCCC (2015). Aprobación del Acuerdo de Paris. Disponible en <http://unfccc.int/resource/docs/2015/cop21/spa/l09s.pdf> (Consultado 20 de julio de 2020)
- Nadal-Sala, D., S. Sabaté y C. Gracia (2014). GOTILWA+: una herramienta para optimizar la gestión forestal adaptada al cambio climático. *Ambienta*. pp. 106-120.
- Nadrowski, K., C. Wirth y L.M. Scherer (2010). Is forest diversity driving ecosystem function and service? *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2, 75–79.

- Nafarrate-Hecht, A.C. (2017). Estimación directa e indirecta del índice de área foliar y su modelación con Lidar en un bosque tropical Seco de Yucatán. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán. Mérida. México. pp. 95.
- Negash, M y M. Starr (2013). Litterfall production and associated carbon and nitrogen fluxes of seven woody species grown in indigenous agroforestry systems in the south-eastern Rift Valley escarpment of Ethiopia. *Nutr Cycl Agroecosystems*, 97, 29–41.
- Negrete, Y.S. (2004). Integrating soil macroinvertebrate diversity, litter decomposition and secondary succession in a tropical montane cloud forest in Mexico. Tesis doctoral, Universidad de Edimburgo. Escocia. pp. 345.
- Newbery, D.M., I.J. Alexander y J.A. Rother (2000). Does proximity to conspecific adults influence the establishment of ectomycorrhizal trees in rain forest. *New Phytol.*, 147, 401-409.
- NOAA. (2015). National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA). Disponible en: <http://www.noaa.gov/> [Acceso en Mayo 5, 2016]
- Noble, I y R. Dirzo (1997). Forest as human-dominated ecosystems. *Science*, 277, 522-525.
- Norden N., H.A. Angarita, F. Bongers, M. Martínez-Ramos, I.G. 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. *PNAS*, 112, 803–818.
- Norden, N., H.A. Angarita, F. Bongers, M. Martínez-Ramos, I.G. La Cerda, M. Van Breugel, E. Lebrija-Trejos, J.A. Meave, J. Vandermeer, G.B. Williamson, B. Finegan, R. Mesquita, R. Ostertag, E. Marín-Spiotta, W.L. Silver y J. Schulten (2008). Litterfall and decomposition in relation to soil carbon pools along a secondary forest chronosequence in Puerto Rico. *Ecosystems*, 11:701–714.
- Nunes, Y.R.F., G.R. Luz y L.L. Braga (2012) Phenology of tree species populations in tropical dry forests of southeastern Brazil. In: Zhang X (ed) Phenology and climate change. IntechOpen, London, pp 125–142.

- Nunes, Y.R.F., G.R. Luz, S.R. Souza, D.L. Silva, M.D.M. Veloso, M.M. Espírito-Santo y R.M. Santos (2014) Floristic, structural, and functional group variations in tree assemblages in a Brazilian tropical dry Forest: effects of successional stage and soil properties. In: Sánchez-Azofeifa A, Powers JS, Fernandes GW, Quesada M (eds) Tropical dry forests in the Americas: ecology, conservation, and management. CRC Press, Boca Raton, Florida. pp. 329–353.
- Ochoa-Gaona, S., I.P. Hernández y B.H.J. de Jong (2008). Fenología reproductiva de las especies arbóreas del bosque tropical de Tenosique, Tabasco, México. *Revista de Biología Tropical*, 56 (2), 657-673.
- Oliva, M y F. García-Oliva (1998). Un nuevo campo de acción en la química biológica: Parte I. Generalidades sobre el cambio global. Educación Química. UNAM. México. pp. 7. doi: <http://dx.doi.org/10.22201/fq.18708404e.1998.3.66555>.
- Oliver, C.D y B.C. Larson (1990). *Forest Stand Dynamics*. McGraw-Hill, New York. pp. 467.
- Olson, D.M., E. Dinerstein, E.D. Wikramanayake, N.D. Burgess, G.V.N. Powell, E.C. Underwood, J.A. D'Amico, I. Itoua, H.E. Strand, J.C. Morrison, C.J. Loucks, T.F. Allnutt, T.H. Ricketts, Y. Kura, J.F. Lamoreux, W.W. Wettengel, P. Hedao y K.R. Kassem (2001). Terrestrial ecoregions of the World: a new map of life on Earth. *Bioscience*, 51, 933-938.
- Olson, J.S. (1963). Energy storage and balance of producers and decomposer in ecological systems. *Ecology*, 44, 322-331.
- OMM (Organización Meteorológica Mundial) (2015). Decimoséptimo Congreso Meteorológico Mundial (OMM-Nº 1157). Ginebra.
- Ordóñez, A y O. Masera (2001). La captura de carbono ante el cambio climático. *Madera y Bosques*, 7 (1), 3-12.
- Ordoñez, A. (1999). Captura de carbono en un bosque templado: El caso de San Juan Nuevo, Michoacán. Instituto Nacional de Ecología. SEMARNAP. México D.F. pp. 72.

- Orellana, R., G. Islebe y C. Espadas (2003). Presente, pasado y futuro de los climas de la Península de Yucatán, en: *Naturaleza y sociedad en el área maya. Pasado, presente y futuro*, Colunga-García Marín P. y A. Larqué-Saavedra (eds). Academia Mexicana de Ciencias. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. México. pp. 37-52.
- Ostertag, R., E. Marin-Spiotta, W.L. Silver y J. Schulten (2008). Litterfall and decomposition in relation to soil carbon pools along a secondary forest chronosequence in Puerto Rico. *Ecosystems*, 11, 701–714.
- Parsons, S.A., R.A. Congdon, L.P. Shoo, V. Valdez-Ramirez y S.E. Williams (2014). Spatial variability in litter fall, litter standing crop and litter quality in a tropical rain forest region. *Biotropica*, 46, 378–386.
- 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, 551-561.
- Pearson, H.L y P.M. Vitousek (2001). Stand dynamics, nitrogen accumulation, and symbiotic nitrogen fixation in regenerating stands of *Acacia koa*. *Ecological Applications*, 11, 1381–1394.
- Pennington, T.D y J. Sarukhán (2005). "Árboles tropicales de México". Manual para la identificación de las principales especies. 3a. ed. Ediciones científicas universitarias. UNAM. pp. 523
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Diaz, J.H.C. Cornelisen, F. Vendramini, M. Cabido y A. Castellanos (2000). Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil*, 218, 21–30.
- Pérez-Moreno, J y D.J. Read (2004). Los hongos ectomicorrízicos, lazos vivientes que conectan y nutren a los árboles en la naturaleza. *Interciencia*, 29(5), 239-247.
- Pezzini, F.F., B.D. Ranieri, D. Brandão, G.W. Fernandes, Quesada, M., Espírito-Santo, M.M., y C.M. Jacobi (2014) Changes in tree phenology along natural regeneration in a seasonally dry tropical forest. *Plant Biosyst*, 148, 965–974.

- Phillips, R.P., E. Brzostek y M.G. Midgley (2013). The mycorrhizal-associated nutrient economy: a new framework for predicting carbon-nutrient couplings in temperate forests. *New Phytologist*, 199, 41–51.
- Pierce, K.B.Jr., T. Lookingbill y D. Urban (2005). A simple method for estimating potential relative radiation (PRR) for landscape-scale vegetation analysis. *Landscape Ecol*, 20, 137–147.
- 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.
- Pineda-García, F., H. Paz, F.C. Meinzer y G. Angeles (2015). Exploiting water versus tolerating drought: water-use strategies of trees in a secondary successional tropical dry forest. *Tree Physiol*, 124.
- Pineda-García, F., H. Paz, y C. Tinoco-Ojanguren. (2011). Morphological and physiological differentiation of seedlings between dry and wet habitats in a tropical dry forest: Water-use strategies of TDF tree seedlings. *Plant Cell Environ*, 34, 1536–1547.
- Pinto, L.M., L. Quevedo y A. Arce, (2011). Efectos del aprovechamiento forestal sobre la regeneración natural en un bosque seco hiquitano, Santa cruz, Bolivia. CIMAR, Santa Cruz, Bolivia. pp. 76.
- Plana, E. (2000). Introducción a la ecología y dinámica del bosque tropical. Curso sobre gestión y conservación de bosques tropicales. Centro Tecnológico Forestal de Cataluña. 3, 533-542.
- PNUMA, ORDALC y SEMARNAT (2004). El Cambio Climático en América Latina y el Caribe. Universidad San Paulo Brasil, Unidad de Cambio Climático, Ministerio de Salud y Medio Ambiente de Argentina, GRID Arendal. Versión Preliminar. pp. 98.
- Poorter, H., U. Niinemets, N. Ntagkas, A. Siebenkäs, M. Mäenpää, S. Matsubara, T. Puente de Varolio. (2019). Un metanálisis de las respuestas de las plantas a la

intensidad de la luz para 70 rasgos que van desde moléculas hasta el rendimiento de toda la planta. *New Phytologist*, 23, 1073-1105. <https://doi.org/10.1111/nph.15754>

Poorter, L y L. Markesteijn (2008). Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica*, 40, 321 –331.

Poorter, L., S.J. Wright, H. Paz, D. Ackerly, R. Condit, G. Ibarra-Manríquez, K. Harms, J. Licona, M. Martinez-Ramos, S. Mazer, H. Muller-Landau, M. Peña-Claros, C. Webb y I. Wright (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates. Evidence from five Neotropical forests. *Ecology*, 89, 1908-20. 10.1890/07-0207.1.

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.

Powers, J.S., R.A. Montgomery, E.C. Adair, F.Q. Brearley, S.J. DeWalt, C.T. Castanho, J. Chave, E. Deinert, J.U. Ganzhorn, M.E. Gilbert, J. Antonio-Gonzalez, S. Bunyavejchewin, H.R. Grau, K.E. Harms, A. Hiremath, S. Iriarte-Vivar, E. Manzano, A.A. Oliveira, L. Poorter, J-B. Ramanamanjato, C. Salk, A. Varela, G.D Weiblen y M.T. Lerdau (2009). Decomposition in tropical forests: a pan-tropical study of the effects of litter type, litter placement and mesofaunal exclusion. *Journal of Ecology*, 97, 801-811.

Prause, J., A.P. Lifschitz, H.C. Dalurzo y D.E. Agudo (2002). Leaf litterfall and Decomposition in a Forest of the Chaco Argentino. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 33, 19-20.

Prause, J., Arce, De Caram G., y, P. N. Angeloni (2003). Variación mensual en el aporte de cuatro especies forestales nativas del Parque Chaqueño Humado (Argentina). *Quebracho*, 10, 39–45.

Preuhsler, T., A. Bastrup-Birk y E. Beuker (2006). Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests Part IX Phenological Observations. United Nations Economic Commission for Europe Convention on Long-Range Transboundary Air Pollution. International Cooperative Programme on Assessment and Monitoring of Air Pollution

Effects on Forests. Disponible en: <http://www.metla.fi/eu/icp/phenology/manual>. [Acceso 23 octubre 2016].

QGIS Development Team (2020). QGIS geographic information system. Open source geospatial foundation project.

Quesada, M., M. Alvarez-Añorve, L. Avila-Cabadilla, A. Castillo, S. Lopezaraiza-Mikel, M. Martén-Rodríguez, V. Rosas-Guerrero, R. Sáyago, G. Sánchez-Montoya, J.M. Contreras-Sánchez, F. Balvino-Olvera, S.R. Olvera-García, S. López-Valencia, y V.N. Valdespino (2009). Tropical dry Forest ecological succession in México: Synthesis of a long-term study. En: Tropical dry forest in the Americas. Ecology, Conservation and Management. ed. A.Sánchez-Azofeifa, J.S. Powers; G.W. Fernandes and M. Quesada Washington, DC: Island Press. pp. 17-33.

R Development Core Team. A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2012.

Ramírez, G., J.M. Dupuy, F.J. Solorio y L. Ramírez (2019). Ecuaciones alométricas de biomasa epigea en una selva mediana subcaducifolia de la península de Yucatán. Tesis de Doctorado. pp.119.

Ramírez, L.C, y L.J.A. Rivera (2010). La ganadería en el contexto de la biodiversidad. En: Durán, R., Méndez, M. (Eds). 2010. Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán. CICY, PPF-FMAM, Conabio, Seduma. Mérida, Yucatán, México. 496 p.

Ramírez-Guardado, M.A. (2015). Estimación del carbono retenido en la biomasa aérea en una selva tropical de Yucatán, México. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán. México. pp. 111.

Read, D.J y J. Pérez-Moreno (2003). Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems a journey towards relevance. *New Phytol*, 157, 475-492.

Read, L y D. Lawrence. (2003). Recovery of biomass following shifting cultivation in dry tropical forests of the Yucatan. *Ecological Applications*, 13(1), 85-97.

- Réjou-Méchain, M., A. Tanguy, C. Piponiot, J. Chave, y B. Hérault (2017). Biomass: An R package for estimating above-ground biomass and its uncertainty in tropical forests. *Methods in ecology and evolution*. <https://doi.org/10.1111/2041-20X.12753>.
- Reyes-Carrera, S.A., J. Méndez-González, A. Nájera-Luna y J. Cerano-Paredes (2013). Producción de hojarasca en un rodal de *Pinus cembroides* Zucc. En Arteaga, Coahuila, México y su relación con las variables climáticas. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 19(1), 147–155.
- Rilling, M., C. Aguilar-Trigueros, J. Bergman, E. Verbruggen, S. Veresoglou y A. Lehmann (2015). Plant root and mycorrhizal fungal traits for understanding soil aggregation. *New Phytol*, 205, 1385-1388.
- Rivera-Vázquez, R., S.P. Lorena, C.N. Colín, D-J Bernardus, M.G. Hernández y D.J. Ordoñez (2013). Production and litter decomposition rate in acahuales of deciduous tropical forest in Chiapas. *Rev. Ciencias Mexicanas*, 4, 20-30.
- Robertson, G.P y E.A. Paul (1999). Decomposition and soil organic matter dynamics In: Sala OE, Jackson RB, Mooney HA, Howarth RW (eds.). *Methods of ecosystem science*. Springer-Verlag. New York. pp. 104-116.
- Rodríguez-B, C. (2009). Fenología de *Quercus ilex* L. y *Quercus suber* L. en una dehesa del Centro Peninsular. *Ingeniería Técnica Forestal*. Madrid. Universidad politécnica de Madrid. pp. 100.
- Root, T.L., J.T. Price, R. Kimberly, H. Stephen, H. Schneider, C. Rosenzweig y J.A. Libras (2005). El impacto del cambio climático en animales y en plantas silvestres: un metaanálisis. En: Ralph, C. John; Rich, Terrell D., editores 2005. *Implementación e integración de conservación de aves en las Américas: Actas de la Tercera Conferencia Internacional de Socios en Vuelo*. Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, Servicio Forestal, Estación de Investigación del Sudoeste del Pacífico. pp. 1115-1118.
- Rueda, X. (2010). Understanding deforestation in the southern Yucatan: insights from a sub-regional, multi-temporal analysis. *Regional Environmental Change*, 10, 175–189.

- Ruiz, J., M.C. Fandino y R.L. Chazdon (2005). Vegetation structure, composition, and species richness across a 56 year chronosequence of dry tropical forest in Providence Island, Colombia. *Biotropica*, 37, 520-530.
- Ruthenberg, H. (1980). *Farming systems in the tropics*. Oxford University Press. New York. pp. 424.
- Sala, E., L. Parton, A. Joyce y K. Lauenroth (1988). Primary production of the central grassland region of the United States: spatial pattern and major controls. *Ecology*, 69, 40-45.
- Saenz-Pedroza, I., R. Feldman, C. Reyes-García, J.A. Meave, L.M. Calvo-Irabien, F. May-Pat, y J.M. Dupuy. (2020). Seasonal and successional dynamics of size-dependent plant demographic rates in a tropical dry forest. *PeerJ*. 2020 Sep 14;8:e9636. doi: 10.7717/peerj.9636. PMID: 32983631; PMCID: PMC7497611.
- 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 055004. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa6baa>
- Sanaphre-Villanueva.L. (2016). Variación sucesional y espacial de caracteres y grupos funcionales de plantas leñosas en un bosque tropical seco. Tesis de Doctorado. Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán. Mérida. México. pp. 207.
- Sánchez-Azofeifa, A., J.S, Powers, G.W. Fernandes y M. Quesada. (2013). Tropical dry forest in the Americas. *Ecology, Conservation and Management*. A.S. Azofeifa, J.S. Power, G.W. Fernandes, M. Quesada (Ed.). New York, CRC Press. pp. 1-556.
- Sánchez-Azofeifa, G y C. Portillo-Quintero (2011). Extent and drivers of change of neotropical seasonally dry tropical forests. En R. Dirzo, H. Young, H. Mooney y G. Ceballos (Eds.), *Seasonally dry tropical forest*. Ecology and Conservation. Washington, DC: Island Press. pp. 3–22.

- Sánchez-Azofeifa, G.A., M. Kalácska, M. Quesada, J.C. Calvo-Alvarado, J.M. Nassar y J.P. Rodríguez (2005). Need for integrated research for a sustainable future in tropical dry forests. *Conservation Biology*, 19(2), 285–286.
- Sánchez-Silva, S., Bernardus, H.J. De Jong, Deb R. Aryal y H.L. Esperanza (2018). Trends in leaf traits, litter dynamics and associated nutrient cycling along a secondary successional chronosequence of semi-evergreen tropical forest in South-Eastern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 34, 364-377.
- Sandino, M.T y D.M. Castillo (2014). Caracterización florística y estructural de las etapas sucesionales de la vegetación de bosque seco tropical con fines de restauración ecológica en la reserva natural Los Besotes, Valledupar, Cesar. (Trabajo de pregrado, Ingeniería Forestal). Bogotá: Universidad Distrital Francisco José de Caldas. pp.193.
- Sariyildiz T., J.M. Anderson y M. Küçkü (2008). Litter mass loss rates in deciduous and coniferous trees in Artvin, Northeast Turkey: Relationships with litter quality, microclimate and soil characteristics. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*.pp. 32.
- Sayer, E.J. (2006). Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biol. Rev.*, 81, 1–31.
- Scheer, M.B., G. Gatti y C. Wisniewski (2011). Nutrient fluxes in litterfall of a secondary successional alluvial rain forest in Southern Brazil. *Rev Biol Trop.*, 59, 1869–1882.
- Scheu, S., D. Albers, J. Alphei, R. Bury, U. Klages, S. Migge, C. Platner y J.A. Salamon (2003). The soil fauna community in pure and mixed stands of beech and spruce of different age: Trophic structure and structuring forces. *Oikos*, 101, 225-238. 10.1034/j.1600-0706.2003.12131.x.547-559.
- Schilling, J.S., A. Ayres, J.T. Kaffenberger y J.S. Powers (2016). Initial white rot type dominance of wood decomposition and its functional consequences in a regenerating tropical dry forest. *Soil Biology & Biochemistry*, 88, 58-68.
- Schimmel, J.P y S.M. Schaeffer (2012) Microbial control over carbon cycling in soil. *Front Microbiol.* 3, 348.doi:10.3389/fmicb.2012.00348.

- Schimel, J.P., J.M. Gullede, J.S. Clein-Curley, J.E. Lindstrom, y J.F. Braddock (1999). Moisture effects on microbial activity and community structure in decomposing birch litter in the Alaskan taiga. *Soil Biology and Biochemistry*, 31, 831-838.
- Schwartz, M.D. (1999). Advancing to full bloom: planning phonological research for the 21st century. 42, 113-118.
- Scowcroft, P. (1997). Mass and nutrient dynamics of decaying litter from *Passiflora mollissima* and selected native species in a Hawaiian montane rain forest. *J. Trop. Ecol.* 13, 407-426.
- Sieverding, E. (1986). El papel de las micorrizas en la agricultura. *Suelos ecuatoriales*. 16(1), 52-59.
- Singh, J.S y R.S. Gupta (1977). Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Bot. Rev.* 43, 499-528.
- Smith, S.E. y D.J. Read (1997). *Mycorrhizal symbiosis*. 2nd ed. Academic Press. Nueva York, EEUU. pp. 605.
- Smith, V.C y R. Ennos (2003). The effects of air flow and stem flexure on the mechanical and hydraulic properties of the stems of sunflowers *Helianthus annuus* L. *Journal of Experimental Botany*, 845-849.
- Sohn, Y., E. Moran y F. Gurri (1999). "Deforestation in north-central Yucatán (1985-1995): mapping secondary sucession of forest and agricultural land use in Sotuta using the cosine of the angle concept". *Photogrametric Engineering and Remote Sensing USA*, 65, 947-958.
- Souza, S.R., M.D.M. Veloso, M.M. Espírito-Santo, J.O. Silva, A. Sánchez-Azofeifa, B.G. Souza e Brito y G.W. Fernandez (2019). Litterfall dynamics along a successional gradient in a Brazilian tropical dry forest. *For. Ecosyst.*, 6, 35. doi:10.1186/s40663-019-0194-y
- Sprent, J.I. (2001). *Nodulation in legumes*. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.

- SPSS Inc. (2008). SPSS Statistics para Windows, versión 17.0. Chicago: SPSS Inc.
- St. John, M., K. Orwin y I. Dickie (2011). No 'home' versus 'away' effects of decomposition found in a grassland–forest reciprocal litter transplant study. *Soil Biology and Biochemistry*, 43, 1482-1489. 10.1016/j.soilbio.2011.03.022.
- Strickland, M.S, A.D. Keiser y M.A. Bradford (2015). Climate history shapes contemporary leaf litter decomposition. *Biogeochemistry*, 122, 165–174.
- Strickland, M.S, E. Osburn, C. Lauber, N. Fierer y M.A. Bradford (2008). Litter quality is in the eye of the beholder: initial decomposition rates as a function of inoculum characteristics. *Functional Ecology*, 23, 627-636. 10.1111/j.1365-2435.2008.01515.x.
- Strickland, M.S., C. Lauber, N. Fierer y M.A. Bradford (2009). Testing the functional significance of microbial community composition. *Ecology*, 90, 441-451.
- Sullivan, N.H., W.H. Bowden y W.H. McDowell (1999). Short term disappearance of foliar litter in three species before and after a hurricane. *Biotropica*, 31, 382-393.
- Sundarapandian, S.M y P.S. Swamy (1999). Litter production and leaf-litter ted tree species in tropical forests at Kodayar in the Western Ghats, India. *Forest Ecology and Management*, 123, 231-244.
- Suzaki,T., A. Kume y Y. Ino (2005). Effects of slope and canopy trees on light conditions and biomass of dwarf bamboo under acoppice canopy. *J For Res.*, 10, 151–156. doi:10.1007/s10310-004-0123-x
- Swift, M.J y J.M. Anderson (1989). Decomposition. In: Lieth, H., Werger, M.J.A. (Eds.), *Tropical Rain Forest Ecosystems. Biogeographical and Ecological Studies*. Elsevier, Amsterdam. pp. 547-569.
- Takyu, M., S-I. Aiba y K. Kitayama (2003). Changes in biomass, productivity and decomposition along topographical gradients under different geological conditions in tropical lower montane forests on Mount Kinabalu, Borneo. *Oecologia*, 134, 397–404.

- Talbot, J.M y K.K. Treseder (2012). Interactions among lignin, cellulose, and nitrogen drive litter chemistry-decay relationships. *Ecology*, 93, 345–354.
- Talbot, J.M., S.D. Allison, K.K. Treseder (2008). Decomposers in disguise: mycorrhizal fungi as regulators of soil C dynamics in ecosystems under global change. *Funct. Ecol.* 22:955–963.
- Tang, J., M. Cao, J. Zhang y M. Li (2010). Litterfall production, decomposition and nutrient use efficiency varies with tropical forest types in Xishuangbanna, SW China: A 10-year study. *Plant and Soil*, 335, 271–288.
- Tawarayaa, K., Takayaa, Y., Turjamanb, M., Tuahc, S.J., Liminc, S.H., Tamaid, Y., Chae, J.Y., Wagatsumaa, T., y Osakid, M. (2003). Arbuscular mycorrhizal colonization of tree species grown in peat swamp forests of Central Kalimantan, Indonesia. *Forest Ecol. Manag.* 182, 381-386.
- Thuille, A y E.D. Schulze (2006). Carbon dynamics in successional and afforested spruce stands in Thuringia and the Alps. *Glob Change Biol*, 12, 325–342.
- Toky, O.P. y P.S Ramakrishnan (1983). Secondary succession following slash and burn agriculture in North-Eastern India. II. Nutrient cycling. *J. Trop. Ecol.* 71, 747–757.
- Toledo, M., M. Pena-Claros, F. Bongers, A. Alarcón, J. Balcazar, J. Chuvina, C. Leano, Licona y J.C y L. Poorter (2012). Distribution patterns of tropical woody species in response to climatic and edaphic gradients: Environmental responses of tropical trees. *J. Ecol.*, 100, 253-263.
- Townsend, A.R., P.M. Vitousek, D.J. Desmarais y A. Tharpe (1997). Soil carbon pool structure and temperature sensitivity inferred using CO₂ and ¹³C CO₂ incubation fluxes from five Hawaiian soils. *Biogeochemistry*, 38, 1-17.
- Turner, W.R., B.A. Bradley, L.D. Estes, D.G. Hole, M. Oppenheimer, y D.S. Wilcove (2010). Climate change: helping nature survive the human response. *Conservation Letters*, 3, 304-312.

- Uhl, C., Clark, K., H. Clark y P. Murphy (1981). Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro of the Amazon Basin. *Journal of Ecology*, 69, 631-649.
- Valdez-Hernández, M., J.L. Andrade, P.C. Jackson y M. Rebolledo-Vieyra (2010). Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, México: Effects of environmental and physiological factors. *Plant Soil*, 329 (1–2), 155–171.
- Valencia, R., R.B. Foster, G. Villa, R. Condit, J.C. Svenning, C. Hernandez, K. Romoleroux, E. Losos, E. Magard y H. Balslev (2004). Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *J. Ecol.*, 92, 214-229.
- Valentini, C.M.A., L. Sanches, S.R. de Paula, G.L. Vourlitis, J.D. Nogueira, O.B.P. Pinto y F.D. Lobo (2008). Soil respiration and aboveground litter dynamics of a tropical transitional forest in northwest Mato Grosso, Brazil. *J. Geophys. Biogeosci. Res.* 113, G00B10, <http://dx.doi.org/10.1029/2007JG000619>
- 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 der Heijden, M., M. Martin, M. Selosse y I. Sanders (2015). Mycorrhizal Ecology and evolution: the past, the present and the future. *New Phytologist*, 205, 1406- 1423.
- Van der Heijden, M.G.A., R.D. Bardgett y N.M. van Straalen (2008). The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11, 296-310.
- Van Gardingen, P.R y J. Grace (1991). Plants and wind. *Botanical Research*, 18, 192–253.
- Vargas, P.L y A. Varela (2007). Producción de hojarasca de un bosque de niebla en la reserva natural la planada (Nariño, Colombia). *Univ. Scient. ed. Esp.*, 12, 35-49.
- Veen, G.F., G.T. Freschet, A. Ordoñez, y G.D.A. Wardle (2015). Litter quality and environmental controls of home-field advantage. *Oiko*, 124, 187-195.

- Vico, G., S.E. Thompson, S. Manzoni, A. Molini, J.D. Albertson, J.S. Almeida-Cortez, P.A. Fay, X. Feng, A.J. Guswa, H. Liu, T.G. Wilson y A. Porporato (2014). Climatic, ecophysiological, and phenological controls on plant ecohydrological strategies in seasonally dry ecosystems. *Ecohydrology*, 8(4), 660-681. <https://doi.org/10.1002/eco.1533>
- Vieira, D.L.M. y A. Scariot (2006). Principles of natural regeneration of tropical dry forest for restoration. *Restoration Ecology*, 14, 11-20.
- Vílchez, B.C. y R.A. Rocha (2007). Fenología reproductiva de cinco especies forestales del bosque secundario tropical. *Kurúl*, pp.10.
- Villalobos, R.E. (2006). Fijación simbiótica del Nitrógeno. San José (Costa Rica). pp. 52.
- Villavicencio, E.L. (2012). Producción, pérdida de peso y tasas de descomposición de hojarasca en cafetales tradicional y rústico, y selva mediana, en Veracruz, México. *Revista Chapingo serie ciencias forestales y del ambiente*, 18(2), 159-173.
- Vitousek, P., D. Turner, W. Parton y R. Sanford (1994). Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawai (I: patterns, mechanisms and models. *Ecology*, 75(2), 418-429.
- Vitousek, P.M., y R.L. Sanford (1986). Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 17, 137-167.
- von Arx, G., M. Dobbertin y M. Rebetez (2012). Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 167, 144-155.
- Wagner, F.H., B. Hérault, D. Bonal, C. Stahl, L.O. Anderson, T.R. Baker, G.S. Becker, H. Beeckman, D.B. Souza, P.C. Botosso, D.M.JS. Bowman, A. Bräuning, B. Brede, F.I. Brown, J.J. Camarero, P.B. Camargo, F.C.G. Cardoso, F.A. Carvalho, W. Castro, R.K. Chagas, J. Chave, E.N. Chidumayo, D.A. Clark, F.R.C. Costa, C. Couralet, P.H. da Silva Mauricio, H. Dalitz, V.R. de Castro, J.E. de Freitas, E.C. de Oliveira, L. de Souza Arruda, J.L. Devineau, D.M. Drew, O. Dünisch, G. Durigan, E. Elifuraha, M. Fedele, L.F. Fedele, A.F. Filho, C.A.G. Finger, A.C. Franco, , J.L. Freitas, F. Galvão, A.

Gebrekirostos, R. Gliniars, PMLDA Graça, A.D. Griffiths, J. Grogan, K. Guan, J. Homeier, M.R. Kanieski, L.K. J.K. Koenig, S.V. Kohler, J. Krepkowski, J.P. Lemos-Filho, D. Lieberman, M.E. Lieberman, C.S. Lisi, T. L. Santos, J.L. Ayala, E.E. Maeda, Y. Malhi, V.R.B. Maria, M.C.M. Marques, R. Marques, H. M. Chamba, L. Mbwambo, K.L.L. Melgaço, H.A. Mendivelso, B.P. Murphy, J.J. O'Brien, S.F. Oberbauer, N. Okada, R. Péliissier, L.D. Prior, F.A. Roig, M. Ross, D.R. Rossatto, V. Rossi, L. Rowland, E. Rutishauser, H. Santana, M. Schulze, D. Selhorst, W.R. Silva, M. Silveira, S. Spann, M.D. Swaine, J.J. Toledo, M.M. Toledo, M. Toledo, T. Toma, M.T. Filho, J.I.V. Hernández, J. Verbesselt, S.A. Vieira, G. Vincent, C.V de Castilho, F. Volland, M. Worbes, M.L.B. Zanon, y LEOC. Aragão (2016). La estacionalidad climática limita la asimilación del carbono de las hojas y la productividad de la madera en los bosques tropicales, *Biogeosciences*, 13, 2537–2562.

Wang, Q., S. Wang, B. Fan y X. Yu (2007). Litter production, leaf litter decomposition and nutrient return in *Cunninghamia lanceolata* plantations in south China: effect of planting conifers with broadleaved species. *Plant Soil*, 297, 201-211.

Waring, B.G. (2012). A meta-analysis of climatic and chemical controls on leaf litter decay rates in tropical forests. *Ecosystems*, 15, 999–1009.

Whigham, D.F., P. Zugastay-Towle, E. Cabrera-Cano, J. Oneill y E. Ley (1990). The effect of annual variation in precipitation on growth and litter production in a tropical dry forest in the Yucatan of Mexico. *Tropic Ecol.*, 32, 23–34.

Wieder, R.K., y G.E. Lang (1982). A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology*, 63, 1636-1642.

Wieder, W.R., C.C. Cleveland y A.R. Townsend (2009). Controls over leaf litter decomposition in wet tropical forests. *Ecology*, 90, 3333–3341.

Williams-Linera, G., C. Alvarez-Aquino, E. Hernandez-Ascencio y M. Toledo (2011). Early successional sites and the recovery of vegetation structure and tree species of the tropical dry forest in Veracruz, Mexico. *New For.*, 42, 131–148.

- Xu, X., E. Hirata, T. Enoki y Y. Tokashiki (2004). Leaf litter decomposition and nutrient dynamics in a subtropical forest after typhoon disturbance. *Plant Ecol.*, 173, 161-170.
- Xuluc, F.J., H.F.M. Vester, N. Ramírez-M, A.J. Castellanos y D. Lawrence (2003). Leaf litter decomposition of tree species in three successional phases of tropical dry secondary forest in Campeche, Mexico. *Forest Ecol. Manag.*, 174, 401-412. [http://dx.doi.org/10.1016/S03781127\(02\)00059-2](http://dx.doi.org/10.1016/S03781127(02)00059-2).
- Yazaki, T., T. Hirano y T. Sano (2016). Biomass accumulation and net primary production during the early stage of secondary succession after a severe forest disturbance in northern Japan. *Forests*, 7. pp. 287.
- Zalamea, M y G. González (2008). Leaf fall phenology in a subtropical we forest in Puerto Rico: From species to community patterns. *Biotropica*, 40, 295–304.
- Zamboni, P., y P. Aceñolaza (2004). Aporte al conocimiento de ciclo de materia orgánica en las formaciones boscosas de la llanura de inundación del río paraná. Serie Misc. INSUGEO. 12, 5–12.
- Zanne, A.E., B. Oberle, K.M. Dunham, A.M. Milo, M. L. Walton y D.F. Young (2015). A deteriorating state of affairs: how endogenous and exogenous factors determine plant decay rates. *Journal of Ecology*, 103, 1421–1431.
- Zhang, D., D. Hui, Y. Luo y G. Zhou (2008). Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *J Plant Ecol*, 1, 85–93.
- Zhang, D.W., J. Bengtsson y G.I. Agren (1997). Soil food webs and ecosystem processes: decomposition in donor control and Lotka-Volterra systems. *Am. Nat.*, 149, 125-148.
- Zhang, H., W. Yuan, W. Dong y S. Liu (2014). Seasonal patterns of litterfall in forest ecosystem worldwide. *Ecological Complexity*, 20, 240–247.
- Zhongling, G., L. Qingkang, Z. Jinping, L. Wandu, F. Chunnan, M. Yuandan, Y. Guirui y H. Shijie (2007). Leaf and twig litter decomposition of main species in different forests

along the north slope of Changbai Mountain, northeast China. *Frontier Forest China*, 2(1), 47-54.

Zhou, Y., J. Su, I.A. Janssens, G. Zhou y C. Xiao (2014). Fine root and litterfall dynamics of three Korean pine (*Pinus koraiensis*) forests along an altitudinal gradient. *Plant and Soil*, 374, 19–32.

Zimmerman, N., R.F. Hughes, S. Cordell, P. Hart, H.K. Chang, D. Perez, R.K. Like y R. Ostertag (2008). Patterns of primary succession of native and introduced plants in lowland wet forests in eastern Hawaii. *Biotropica*, 40(3), 277-284.

ANEXOS

2.1. Characteristics of the sampling clusters in which litterfall production was monitored. The effect of slope was evaluated only in age classes IV and V, using the average slope of the three plots of each cluster that fell in the predominant topographic position in the cluster (*).

Cluster #	Age as of 2013 (years)	Age class (years)	Predominant topographic position	Average slope (%)
21	3	I (3-5)	Flat	2.01
22	4	I (3-5)	Flat	1.22
23	3.5	I (3-5)	Flat	1.52
25	10	II (10-17)	Flat	0
26	17	II (10-17)	Flat	0
28	16	II (10-17)	Flat	5.01
29	18	III (18-25)	Flat	6.63
30	20	III (18-25)	Flat	0
31	24	III (18-25)	Flat	5.89
5	60	IV (60-79)	Slope*	13.41
7	65	IV (60-79)	Slope *	14.55
13	70	IV (60-79)	Flat*	3.42
2	100	V (≥80)	Slope *	15.1
8	80	V (≥80)	Flat *	5.49
20	100	V (≥80)	Flat *	3.00

2.2. Litterfall production values reported in the literature for different tropical dry forests.

Location	Forest type	Production (Mg/ha/yr)	Source
Mexico	Subdeciduous	4.94-6.17	This study
Mexico	Semi-evergreen	5.20-7.10	Aryal et al. 2016
Mexico	Semi-evergreen and subdeciduous	3.80-6.80	Lawrence 2009
India	Evergreen and deciduous	5.76-8.65	Sundarapandian and Swamy, 1989
Mexico	Deciduous	3.98-6.58	Martínez-Yrizar and Sarukhán, 1990
Mexico	Semi-evergreen	5.00-7.70	Whigham et al. 1990
Brazil	Deciduous	4.00-4.50	Souza et al. 2019

CAPÍTULO IV

3.1. Características de las parcelas seleccionadas para determinar la influencia de la edad de sucesión y las condiciones topográficas (*) en la descomposición de las hojas.

No	Conglomerado-Parcela	Condición terreno	Categoría		Coordenada E	Coordenada N	Pendiente Prom (G)
			Edad (años)				
1	CN22-p1	Plano	8-10		228993	2225271	0.75
2	CN22-p2	Plano			228994	2225315	0.88
3	CN22-p3	Plano			229031	2225249	2.25
4	CN22-p4	Plano			228956	2225251	1
5	CN24-p1	Plano	15-22		237626	2220765	0
6	CN24-p2	Plano			237625	2220818	0
7	CN25-p1	Plano			229897	2225707	0
8	CN25-p2	Plano			229896	2225753	0
9	CN25-p3	Plano	23-30		229935	2225688	0
10	CN25-p4	Plano			229857	2225687	0
11	CN27-p1	Plano			236425	2218940	0
12	CN27-p2	Plano			236425	2218983	0
13	CN15-p1	Plano	65-84		232904	2223818	0
14	CN15-p2	Plano			232906	2223865	0
15	CN30-p1	Plano			228496	2226651	0
16	CN30-p2	Plano			228495	2226701	0
17	CN30-p3	Plano	>85		228531	2226627	0
18	CN30-p4	Plano			228455	2226629	0
19	CN5-p1	Pendiente *			231906	2223568	12.41
20	CN5-p2	Pendiente *			231902	2223609	11.05
21	CN5-p3	Pendiente *	>85		231941	2223547	16.76
22	CN13-p1	Plano *			231905	2224817	1
23	CN13-p3	Plano *			231941	2224795	6.75
24	CN13-p4	Plano *			231864	2224795	2.52
25	CN2-p2	Pendiente *	>85		232154	2224113	15.65
26	CN2-p3	Pendiente *			232187	2224044	16.67
27	CN2-p4	Pendiente *			232121	2224055	12.97
28	CN8-p3	Plano *			231690	2224039	6.54
29	CN8-p4	Plano *	>85		231620	2224045	1.23
30	CN9-p1	Plano			231903	2224315	7
31	CN9-p2	Plano			231904	2224362	0
32	CN20-p2	Plano *			230909	2224859	0

3.2. Ranking de las especies en cuanto al Valor de importancia (IVI) en los conglomerados analizados en la Reserva Biocultural Kaxil Kiuic, Yucatán.

Especie	Familia	IVI (%)				
		Categoría de Edad			Condición topográfica	
		Sucesional			≥ 60	
		3-5	18-25	10-17	Plano	Cerro
- <i>Piscidia piscipula</i> (L.) Sarg.	Leguminosae	1	2	6	6	3
- <i>Caesalpinia gaumeri</i> Greenm.	Leguminosae	5	7	3	2	9
- <i>Lysiloma latisiliquum</i> (L.) Benth.	Leguminosae	6	2	8	3	8
- <i>Neomillspaughia</i> <i>emarginata</i> (Gross) Blake	Polygonaceae	2	3	15	10	22
- <i>Gymnopodium</i> <i>floribundum</i> Rolfe	Polygonaceae	7	6	6	4	6
- <i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Burseraceae	12	1	1	1	1

3.3. Equipo Li-Cor para la estimación del Índice de Área Foliar. b) Círculo azul límite de la parcela, círculos negros y rojos significan la tapa de vista utilizada y la dirección en que se toman los datos del dosel en cada punto, la parte roja está sin cubierta y mide la luz, la parte negra bloquea la entrada de luz.

