



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

# LICENCIATURA EN CIENCIAS AMBIENTALES

Escuela Nacional de Estudios Superiores,  
Unidad Morelia

OFERTA DE SERVICIOS  
ECOSISTÉMICOS E INTERACCIONES  
ENTRE ELLOS EN BOSQUES  
TROPICALES SECOS SECUNDARIOS.

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

**LICENCIADA EN CIENCIAS AMBIENTALES**

P R E S E N T A

SOFÍA VALERIA CORTÉS CALDERÓN

DIRECTORA DE TESIS: DRA. PATRICIA BALVANERA LEVY

MORELIA, MICHOACÁN

NOVIEMBRE, 2017



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MORELIA

H. CONSEJO TÉCNICO  
OFICIO: HCT/160/2017  
ASUNTO: Solicitud asignación jurado

Dra. Cynthia Armendáriz Arnez  
Dr. Hernando Alonso Rodríguez Correa  
Coordinación de Licenciatura en Ciencias Ambientales  
ENES, Unidad Morelia  
**P R E S E N T E**

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la **sesión ordinaria 03** del H. Consejo Técnico de la Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES) Unidad Morelia celebrada el día **15 de marzo del 2017**, acordó aprobar la **asignación de jurado** para el examen profesional de la alumna **Sofía Valeria Cortés Calderón** de la Licenciatura en **Ciencias Ambientales**, con número de cuenta **413081140**, con la tesis titulada: "Oferta de servicios ecosistémicos e interacciones entre ellos en bosques tropicales secos secundarios" bajo la dirección como **tutora** de la Dra. Patricia Balvanera Levy.

El jurado queda integrado de la siguiente manera:

**Presidente:** Dra. Tuyeni Heita Mwampamba  
**Vocal:** Dra. Mariana Yolotl Álvarez Añorve  
**Secretario:** Dra. Patricia Balvanera Levy  
**Suplente:** Dr. Francisco Mora Ardila  
**Suplente:** Dr. Carlos González Esquivel

Asimismo informo a usted y a los honorables miembros del jurado, que el Comité Académico aprobó un plazo de hasta 30 días hábiles para recibir la revisión del manuscrito de tesis, y en su caso, el voto aprobatorio.

Sin más por el momento me despido y aprovecho para enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"**

Morelia, Michoacán, a 16 de marzo de 2017.

**EL SECRETARIO DEL H. CONSEJO TÉCNICO**



**DR. FERNANDO ANTONIO ROSETE VERGÉS**

C.c.p. Alejandro Rebollar Villagómez. Servicios Escolares. ENES Unidad Morelia.

Alumno

Tutor

Archivo ENESM/HCT, Unidad Morelia.

FARV/mkmf

## Agradecimientos I

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México, mi querida casa de estudios, y a la licenciatura en Ciencias Ambientales por todas las herramientas, oportunidades y experiencias que me ha brindado. Por ser parte esencial en mi formación académica, profesional y personal a través de su compromiso con la educación pública y de alta calidad.

Quiero agradecer especialmente a Paty Balvanera, mi mentora, por la confianza que has depositado en mí, por guiarme en cada proceso, y darme la oportunidad de aprender de ti personal y académicamente. Por tu emprendimiento que inspira y tus consejos siempre constructivos.

A mis sinodales y maestros: Francisco Mora, Carlos González, Tuyeni Mwampamba, y Mariana Yolotl por sus muy acertadas observaciones en la redacción y elaboración de este escrito. Especialmente a Mora, “Pacho”, por su valiosa dedicación y asesoría en el análisis estadístico, y por estar siempre dispuesto a ayudar.

A todos mis maestros, por todo el cariño y dedicación al compartir su sabiduría, por su impulso y constante motivación, por crear esta hermosa carrera, por el enorme esfuerzo de transportarnos a otras realidades de nuestro país, y por las oportunidades de aplicar los conocimientos adquiridos. Especialmente a Ana Isabel Moreno Calles, Mariana Vallejo, Luis Daniel Ávila, Andrés Camou y Tamara Martínez por ser siempre un hombro para los estudiantes.

Al proyecto PAPIIT IN-211417 por su apoyo financiero, y al Laboratorio de Biodiversidad y Bienestar Humano en el Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad UNAM, especialmente a Felipe Arreola, por el constante apoyo y retroalimentación de este escrito.

Al equipo de servicios escolares y dirección por la enorme paciencia y todas las facilidades durante mi camino estudiantil.

## Agradecimientos II

A Elisa del Pilar Calderón Grajales, quien me ha dado todo y más. Gracias por siempre creer en mi potencial y en mis sueños, y ayudarme a desarrollarlo y alcanzarlos. Por demostrarme que el poder del querer es casi infinito, que la pasión es un factor de cambio, y que la constancia y disciplina son lo único que nos lleva a lograr las cosas que queremos. Por siempre darme el aliento necesario para seguir adelante. Por no ser indiferente ante las injusticias y luchar por aquellos que no pueden defenderse. Por cuidarme y apoyarme en cada aventura que comienzo, por las oportunidades de conocer y disfrutar otros mundos, y sobre todo por alentarme en las últimas batallas de este proceso. Te dedico este capítulo de mi vida porque sin ti hubiera sido muy difícil y no tendría ningún sentido.

A Ana Paola Cortés, mi consejera y guardián. Por equilibrar mi vida a través de su luz, comprensión y amor. Mi complemento guerrero, sensible, generoso, instintivo y fraternal.

A David Cortés, por su tierno amor, por inspirarme y descubrirme a través de él y su lucha social.

A Daniel Felipe, quien también me cuida y alienta en mi carrera y en mi vida. Por escucharme, entenderme y apoyarme sin importar la hora o el lugar. Por personificar la paciencia y disciplina en cada paso que emprendemos y permitirme aprender de ello.

A Laura Calderón, mujer y profesionalista ejemplar e inspiradora. Gracias por tus sabios consejos, amor y apoyo incondicional.

Al resto de mi familia, por hacerme sentir protegida, amada y orgullosa.

A mis amigos, acompañantes de vida, por aquellos momentos de solidaridad, comprensión, risas y cariño. Por compartir desveladas, sueños y luchar por ellos.

## Contenido

Resumen.....	6
Abstract.....	7
1. Introducción.....	8
2. Objetivos.....	13
3. Métodos.....	13
3.1 Sitio de estudio.....	14
3.2 Oferta potencial de servicios ecosistémicos.....	15
3.3 Análisis de datos y pruebas de hipótesis.....	19
3.4 Análisis de interacciones entre servicios ecosistémicos.....	20
4. Resultados.....	22
4.1 Cambios en la oferta de servicios ecosistémicos durante la sucesión.....	22
4.2 Interacciones entre servicios ecosistémicos durante la sucesión.....	24
5. Discusión.....	27
5.1 Implicaciones para los usuarios y beneficiarios en el manejo del bosque tropical seco secundario.....	32
5.2 Ventajas y limitaciones de la aproximación metodológica.....	34
6. Conclusión.....	35
Referencias.....	36

## Índice de Cuadros

1. Servicios ecosistémicos, beneficiarios, manejadores y mecanismos biofísicos y sociales asociados del bosque tropical secundario.....	12
2. Identificación de especies forrajeras para uso bovino y sus respectivas fuentes bibliográficas.....	16
3. Modelos mixtos lineales y no lineales puestos a prueba para cada servicio.....	24

## Índice de Figuras

1. Trayectorias de la oferta potencial de servicios ecosistémicos en función de la edad de abandono del bosque tropical seco secundario en Chamela-Cuixmala, México.....	22
2. Matriz general de correlaciones entre servicios ecosistémicos durante la sucesión y correlaciones entre servicios por edad sucesional en el bosque tropical seco secundario.	25
3. Cambios en la oferta potencial de cada servicio en relación a su máximo alcanzable a lo largo del gradiente sucesional.....	26

## Resumen

Los bosques secundarios serán los bosques dominantes en los trópicos y los servicios ecosistémicos que ofrezcan a la humanidad serán particularmente relevantes. Sin embargo, se carece de estudios cuantitativos sobre las dinámicas de recuperación de los servicios ecosistémicos a lo largo de la sucesión ecológica. Esto es patente para los bosques tropicales secos, a pesar de su amplia cobertura global y alto grado de perturbación. En este trabajo, se analizaron los cambios en la oferta potencial de servicios ecosistémicos, las interacciones entre éstos y las implicaciones para distintos tipos de usuarios durante la sucesión de un bosque tropical seco en la costa del Pacífico mexicano. Se utilizaron datos dinámicos de atributos estructurales de la vegetación a lo largo de 10 años para una cronosecuencia que abarca desde pastizales abandonados hasta bosques maduros. Se estimó la oferta potencial de cinco servicios: forraje, recursos múltiples, regulación microclimática, almacén y captura de carbono. Se modelaron las tendencias de oferta de cada servicio y se evaluaron las interacciones entre éstos durante la sucesión mediante correlaciones de Spearman. Se encontró que la oferta de forraje no muestra estadísticamente una tendencia a reducirse con la edad de abandono. Los recursos múltiples, la regulación microclimática y el almacén de carbono aumentaron, alcanzando valores similares a los de bosques maduros a partir de los 20 años de abandono. La captura de carbono fue máxima en pastizales y bosques intermedios. El almacén de carbono, la regulación microclimática y los recursos múltiples resultaron fuertemente correlacionados durante la sucesión, mientras que las correlaciones entre el forraje, la captura de carbono y la regulación microclimática variaron por etapa sucesional. Se discutió que el ejidatario, dueño de la parcela, se beneficia de la oferta máxima de forraje en las etapas tempranas de la sucesión mientras que en las etapas tardías pierde por reducciones de éste y gana por aumentos leves en la regulación microclimática y los recursos múltiples. La comunidad global se beneficia del aumento en la captura de carbono en las etapas tempranas y del incremento en el almacén durante las etapas tardías. La regeneración natural y sucesión ecológica de los bosques tropicales secundarios junto con un adecuado manejo forestal son mecanismos de bajo costo que pueden promover y mantener la oferta potencial de aquellos servicios ecosistémicos críticos para los actores locales como la obtención de recursos de autoconsumo al igual que para la comunidad global mediante la mitigación del cambio climático.



## Abstract

Secondary forests will likely dominate future tropical landscapes and the ecosystem services they provide to humanity will be particularly relevant. However, few empirical studies provide quantitative evidence of how ecosystem service supply change in the course of forest succession. This is evident from tropical dry forests despite their wide global coverage and high degree of disturbance. Here, I analyzed changes in the supply of ecosystem services, trade-offs and possible implications for stakeholders on a tropical dry secondary forest in the Mexican Pacific coast. Dynamic data of forest structural attributes over 10 years were used for a chronosequence that include from abandoned cattle pastures to mature forests. Five ecosystem services were examined: forage production for cattle ranching, multiple forest resources, microclimatic regulation, carbon stock and sequestration. Finally, I fit curves to characterize the long-term recovery trajectory and assessed trade-offs over different timeframes by using Spearman Correlations. The supply of forage does not show statistically a tendency to decrease with time. Multiple forest resources, microclimatic regulation and carbon storage increased, reaching values similar to those of mature forests after 20 years of abandonment. The carbon sequestration was maximum in pastures and secondary forests. Carbon storage, microclimatic regulation and multiple resources were strongly correlated during succession, while correlations between forage, carbon sequestration and microclimatic regulation varied by successional stage. The Ejidatario, who own most of the study region, benefits from the maximum supply of forage in the early stages of the succession, while in the late stages loses by its reduction and wins by increments in microclimatic regulation and multiple resources. The global community benefits from increased carbon sequestration in early stages of secondary forest succession and increased storage in the late stages. Natural regeneration and ecological succession of tropical secondary forests is a low-cost mechanism that can promote and maintain the supply of critical ecosystem services for local actors by meeting their livelihood needs as well as the global community by the mitigation of climate change.

## 1. Introducción

Los bosques secundarios, aquellos que surgen por regeneración posterior a un disturbio (chokkalingam *et al.*, 2001), serán probablemente los bosques dominantes del futuro en la regiones tropicales (Chazdon *et al.*, 2008; Wright, 2005). Los bosques maduros son aquellas áreas que se han desarrollado por un largo tiempo con reducido impacto de disturbios, por lo que no se ha modificado su estructura y funcionamiento significativamente (Putz & Redford, 2010). En el último siglo, los bosques tropicales maduros han sufrido un fuerte proceso de deforestación y degradación principalmente por la expansión de la agricultura y ganadería (Wright, 2005; Miles *et al.*, 2006; Lewis *et al.*, 2015). Con frecuencia, estos campos agropecuarios son abandonados debido a problemas de degradación del suelo (Quesada *et al.*, 2009) o por factores socioeconómicos tal como la migración de los trabajadores agrícolas (Chazdon *et al.*, 2008; Arroyo-rodríguez *et al.*, 2017). Resultando en el desarrollo de bosques tropicales secundarios a través de un proceso de regeneración natural (crecimiento de nuevas plantas a partir de semillas y rebrotes vegetativos) y sucesión secundaria (proceso de reemplazamiento de especies a través del tiempo posterior a un disturbio) (Guariguata & Ostertag, 2001).

Durante la sucesión ocurren cambios en la estructura y composición de la vegetación que permiten la recuperación de las funciones del ecosistema y de los servicios ecosistémicos que éstos proveen (Chazdon, 2003; Chazdon & Guariguata, 2016). Los servicios ecosistémicos (SE) son todos los beneficios coproducidos por las interacciones entre los ecosistemas y las sociedades humanas (MA, 2005; Balvanera *et al.*, en prensa). Se han identificado 4 tipos de servicios: 1) provisión, aquellos recursos naturales tangibles que consumimos, 2) regulación, se refiere a los procesos ecosistémicos que modulan las condiciones ambientales en que vivimos y realizamos nuestras actividades productivas, 3) culturales, aquellos beneficios no tangibles que resultan de la interacción entre humano y ecosistema como capacidades o experiencias, y los de 4) sustento, que incluyen todos los procesos ecológicos que permiten el flujo y funcionamiento de los servicios anteriores (Maass *et al.*, 2005; MA, 2005).

Las sociedades actuales y futuras dependerán de los servicios ecosistémicos brindados por los bosques secundarios (Chazdon *et al.*, 2009). El capital natural es definida como el conjunto de bienes y servicios que ofrecen los ecosistemas (De Groot *et al.* 2010). A la fecha son escasas las evaluaciones del capital natural aportado por los bosques tropicales secundarios (Balvanera *et al.*, 2011; Chazdon *et al.*, 2011). Estudios recientes han demostrado el enorme potencial de estos ecosistemas para regular procesos como la captura y el almacén de carbono (Chazdon *et al.*, 2016; Poorter *et al.*, 2016b). La mayor parte de estos estudios se han enfocado en servicios cuya escala espacial de mayor incidencia o uso es global y regional, por lo que sus beneficiarios o usuarios tienden a ser de tipo público. Los bosques tropicales secundarios también ofrecen servicios a escala local, que benefician principalmente a los propietarios del bosque o las comunidades que los manejan, tales como alimento, calidad de agua y recursos maderables (Chazdon *et al.*, 2009; Balvanera *et al.*, 2011; Sutherland *et al.*, 2016).

Muy poco se conoce sobre los servicios que ofrecen los bosques tropicales secos a pesar de su amplia distribución y cobertura global, y alto grado de perturbación. El bosque tropical seco (BTS) se caracteriza por presentar una larga temporada de sequía o en algunos casos de sequía extrema absoluta (Mooney *et al.* 1995). Se estima que cerca de la mitad del área total global de los BTS se ha modificado por el cambio de uso de suelo (Hoekstra *et al.*, 2005; Miles *et al.*, 2005), principalmente para uso agropecuario (Trejo, 2000; Burgo & Maass, 2004; Portillo-Quintero *et al.*, 2011). Algunos de los servicios que se han identificado en BTS secundarios son: forraje (Trilleras *et al.*, 2015; Balvanera *et al.*, 2011), productos maderables y no maderables (Godínez, 2011), captura y almacenamiento de carbono (Becknell *et al.*, 2012; Mora *et al.*, 2016), y regulación del clima global y microclima (Maass *et al.*, 2005; Sánchez, 2016). Si bien existen numerosos estudios que señalan la importancia de estos servicios desde la perspectiva ecológica (Balvanera *et al.*, 2011) y social (Portillo-Quintero *et al.*, 2015; Castillo *et al.*, 2005), aún falta por entender cómo su oferta cambia durante la sucesión de estos ecosistemas secos (Chazdon *et al.*, 2016).

Debido a que la estructura, composición y funciones de los bosques secundarios cambia a medida que avanza la sucesión, se esperan a la vez cambios en la oferta, variedad y magnitud de los servicios ecosistémicos asociados (Raudsepp-Hearne *et al.*, 2010, Cord

*et al.*, 2017). La oferta potencial es definida como la capacidad actual o futura del ecosistema para brindar un servicio, sin considerar si las sociedades humanas en efecto lo reconocen, usan y/o valoran (Tallis *et al.*, 2012). Los análisis de patrones de cambio en la vegetación durante la sucesión se han hecho con base en la relación entre la edad sucesional de los bosques y los atributos del mismo (Mora *et al.*, 2015). Dichos atributos pueden ser considerados como proxies para estimar la oferta potencial de servicios en los bosques secundarios ( Raudsepp-Hearne *et al.*, 2010; ; Trilleras *et al.*, 2015; Sutherland *et al.*, 2016).

Aunque los atributos estructurales, funcionales y composición tienden a incrementar con la edad sucesional, suelen existir diferencias en la velocidad y en la trayectoria del proceso asociadas al atributo en cuestión (Guariguata & Ostertag, 2001; Mora *et al.*, 2015; Peña-Claros, 2003). Los atributos estructurales de la vegetación, tales como área basal y la cobertura del dosel, tienden mostrar un rápida recuperación y modificar a la vez las condiciones ambientales en los sitios (Lohbeck & Martinez-Ramos, 2015; Urbano & Keeton, 2017). Atributos funcionales, como la productividad primaria neta (PPN), tienden a incrementar también con la sucesión (Poorter *et al.*, 2016a). La PPN es la cantidad de biomasa de la vegetación que se produce durante un año (Cao *et al.*, 2016). Considerando que el carbono es un componente importante de esta biomasa producida (Kauffman *et al.*, 2009; Cao *et al.*, 2016), los atributos pueden entonces relacionarse con los almacenes y captura de carbono.

Durante los procesos de sucesión no sólo se generan múltiples servicios sino también interacciones entre éstos. Las interacciones entre servicios se definen como aquellas “situaciones en donde la provisión de un servicio tiene un impacto directo en otro servicio” (Bennett *et al.*, 2009). Bennett *et al.*, (2009) propone que las interacciones entre servicios pueden derivarse ya sea de una respuesta simultánea ante un factor de cambio en común (e.g., cambio de uso de suelo o cambio climático) y/o de relaciones directas entre los propios servicios (dependencia en los mismos procesos ecosistémicos). El tipo de respuesta ante un factor de cambio compartido puede ser en direcciones opuestas o similares (Bennett *et al.*, 2009). Las relaciones directas entre servicios son clasificadas en negativas o disyuntivas, donde se incrementa un servicio a expensas o degradación de otro, y en positivas o sinergias, donde se incrementan o mejoran simultáneamente dos o más servicios (Bennett *et al.*, 2009; Raudsepp-Hearne *et al.*, 2010).

Las interacciones entre servicios ocurren y varían a diferentes escalas temporales y espaciales (Raudsepp-Hearne *et al.*, 2010), aumentando la incertidumbre al momento de su manejo (Rodríguez *et al.*, 2006; Deng *et al.*, 2016). Si solo se cuantifican disyuntivas y sinergias en un punto en el tiempo o solo se examinan la coocurrencia espacial entre múltiples servicios (paquete de servicios), uno se arriesga a hacer conjeturas incorrectas o incompletas sobre los mecanismos detrás de estas relaciones y por lo tanto manejarlos inefectivamente (Cord *et al.*, 2017). A la fecha, pocos estudios han analizado las interacciones entre servicios en el tiempo (Raudsepp-Hearne *et al.*, 2010; Renard *et al.*, 2015; Sutherland *et al.*, 2016; Mora *et al.*, 2016), muy probablemente por la falta de datos de monitoreo (Cord *et al.*, 2017). A partir de patrones temporales se puede estimar cuándo y cuales servicios pueden que interactúen en el tiempo e indicar el tipo de relación (Cord *et al.*, 2017).

Por lo anterior, se esperaría que la oferta potencial de los servicios ecosistémicos analizados cambie con la edad sucesional. Al inicio del proceso de regeneración se espera que todos los servicios respondan positivamente, en particular el forraje y la captura de C. De modo que la oferta potencial de forraje incrementa en las etapas tempranas y luego disminuya, mientras que los recursos múltiples y la regulación microclimática aumenten durante la sucesión. A medida que la biomasa aérea se recupera, es de esperar también que el almacén de C incremente. Al contrario de la captura de C, en donde se espera alcance su tasa máxima y posteriormente tienda a disminuir.

Cuadro 1. Servicios ecosistémicos, beneficiarios, manejadores, mecanismos biofísicos y sociales asociados al bosque tropical secundario.

Servicio ecosistémico	Tipo de Servicio ecosistémico	Mecanismo biológico que vincula la sucesión con el servicio	Escala/ Beneficiario	Manejador / guardián de servicios	Mecanismo a través del cual se beneficia el actor local	Mecanismo o a través del cual se beneficia el actor global	Mecanismos que fomentan el avance de la sucesión mientras se mantiene o promueve el servicio	Mecanismos que impiden el avance de la sucesión mientras se mantiene o promueve el servicio
<b>Forraje</b>	Provisión	Herbáceas-Consumibles por ganado.	Local / Privado-Ejidatario dueño de la parcela.	Local-Ejidatario, dueño de la parcela.	Lleva su ganado para alimentarlo.	-	Se promueve el crecimiento de especies forrajeras en etapas sucesionales avanzadas.	Impacto negativo del ramoneo del ganado sobre la sucesión secundaria.
<b>Recursos múltiples forestales</b>	Provisión	Al avanzar la sucesión aumenta la biomasa y el número de especies útiles.	Local/ Privado-Ejidatario dueño de la parcela.	Local-Ejidatario, dueño de la parcela.	Cosecha los recursos para ingreso por comercialización local o para autoconsumo.	Recursos potenciales-capital natural	Se promueve el avance de la sucesión para tener acceso a recursos exclusivos de etapas sucesionales avanzadas.	Impacto negativo de extracción excesiva de especies clave para regenerar y mantener la comunidad leñosa.
<b>Regulación Microclimática</b>	Regulación	Follaje absorbe radiación y disminuye temperatura.	Local/ Privado-Ejidatario dueño de la parcela.	Local-Ejidatario, dueño de la parcela.	Hace un uso activo de la sombra para él o para sus vacas.	-	Se promueve el mantenimiento y crecimiento de especies que dan mejor sombra y que pueden tener un impacto positivo sobre la sucesión.	Impacto negativo de hacer uso de la sombra para el ganado por sus efectos sobre la sucesión secundaria.
<b>Almacén de Carbono</b>	Regulación	Al avanzar la sucesión aumenta la biomasa y la capacidad de almacén por individuo.	Global / Público.	Local-Ejidatario, dueño de la parcela.	Pagos por servicios de almacenamiento de Carbono (No existen actualmente).	Mitigación del cambio climático.	Se promueve el avance de la sucesión favoreciendo la presencia de individuos arbóreos de gran tamaño y densidad.	La falta de incentivos para conservar estos almacenes y los incentivos para la producción agropecuaria favorecen la tala.
<b>Captura de carbono</b>	Regulación	Al inicio, la tasa de crecimiento es máxima, siendo máxima la tasa de captura; se reduce con el avance de la sucesión.	Global / Público.	Local-Ejidatario, dueño de la parcela.	Pagos asociados a mercados de captura de Carbono (No existen actualmente).	Mitigación cambio climático.	Se promueve el avance de las etapas tempranas manipulando la composición de especies para favorecer aquellas con elevadas tasas de captura.	-

## 2. Objetivos

Por lo tanto, el presente estudio tiene como finalidad analizar los cambios en la oferta potencial de servicios ecosistémicos, las interacciones entre éstos y sus implicaciones para los distintos tipos de usuarios y beneficiarios a lo largo de la sucesión del bosque tropical seco en la costa del pacífico mexicano. La generación de información cuantitativa acerca de las trayectorias sucesionales de los servicios ecosistémicos en bosques tropicales secos secundarios será crucial para monitorear y conservar el capital natural local y global, construir escenarios futuros e influir en la toma de decisiones con respecto al manejo de estos ecosistemas considerando la oferta potencial de aquellos servicios críticos para los actores involucrados.

## 3. Métodos

Para analizar los cambios en la oferta potencial de servicios ecosistémicos y las interacciones entre éstos durante la sucesión, se utilizaron datos dinámicos (i.e. mediciones repetidas a través del tiempo) de atributos estructurales de la vegetación a lo largo de 10 años para una cronosecuencia que abarca desde pastizales activos hasta bosques maduros. Estos bosques maduros fungen en el presente trabajo como un ecosistema de referencia o una posible referencia final de las distintas trayectorias sucesionales tanto para la oferta de servicios como las interacciones entre ellos.

La mayoría de los estudios sobre la sucesión secundaria de bosques tropicales se han llevado a cabo mediante el uso de cronosecuencias (Chazdon *et al.*, 2003, 2009; Johnson & Miyanishi, 2008). Las cronosecuencias, aquellas que hacen la sustitución de tiempo por espacio (Pickett, 1989), se han utilizado principalmente para analizar cambios en la estructura y composición de las comunidades vegetales así como evaluar trayectorias sucesionales (Chazdon *et al.*, 2007, 2009; Johnson & Miyanishi, 2008). Al complementar el uso de cronosecuencias con estudios de monitoreo a largo plazo fortalecemos la documentación sobre las trayectorias sucesionales de la oferta potencial de servicios ecosistémicos y sus interacciones en los bosques secundarios, aproximación que ha sido poco utilizada (Chazdon *et al.*, 2007; Mora *et al.*, 2015; Norden *et al.*, 2015).

Los servicios analizados fueron: forraje, recursos múltiples, regulación microclimática, almacén y captura de carbono. Se seleccionaron estos servicios por ser aquellos que se pueden estimar a partir de la información recolectada en los censos de vegetación y disponibles dentro del marco de los proyectos MABOTRO y ReSerBos (Martínez-Ramos *et al.*, 2012).

### **3.1 Sitio de estudio**

El presente trabajo se desarrolló en el bosque tropical seco localizado en los alrededores y dentro de la Reserva de la Biósfera Chamela Cuixmala (RBCC), en el estado de Jalisco, México. El clima es tropical cálido subhúmedo con una marcada estacionalidad: cuya estación de secas abarca de noviembre a mayo (García-Oliva *et al.*, 2002). La temperatura media anual es de 24.6 ° C y la precipitación media anual de 788 mm (García-Oliva *et al.*, 2002). Las áreas adyacentes a la RBCC han sido impactadas en las últimas cuatro décadas por el cambio de uso de suelo hacia campos agropecuarios (Maass *et al.*, 2005). Estas áreas suelen ser abandonadas, resultando en el desarrollo de bosques secundarios (Cohen, 2014; Sánchez, 2016). El tipo de propiedad predominante es ejidal (Maass *et al.*, 2005), por ello la gran relevancia de los ejidatarios en la toma de decisiones a escala local y en relación al manejo del ecosistema (Castillo *et al.*, 2005; Maass *et al.*, 2005).

La cronosecuencia y los datos dinámicos se obtuvieron de un sistema de 12 parcelas establecidas y monitoreadas desde el 2004 como parte del proyecto MABOTRO y RESERBOS. Estos sitios representan un gradiente de edades de abandono posteriores al uso agropecuario. Se clasificaron en cuatro categorías de edad de abandono: i) pastizales recién abandonados (0-3 años de abandono), ii) bosque sucesional temprano (4 - 8 años), iii) bosque sucesional avanzado (9 - en adelante) y iv) bosques maduros (>100 años de edad). Las edades de abandono al inicio del estudio se obtuvieron a través de entrevistas a los propietarios de los terrenos. Para cada una de estas categorías se cuentan con tres réplicas de estudio (parcelas) y para su selección se consideró una distancia mínima de 1 km entre sí. Todas las parcelas se ubicaron en una ladera con pendiente de entre 15° y 30° con exposición al sur para controlar los efectos de topografía y microclima sobre los



resultados (Balvanera *et al.* 2002, Cotler *et al.* 2002) y fueron cercadas para evitar la entrada de ganado (excepto en los bosques maduros).

Cada parcela tiene una 1 hectárea de extensión, pero el área de muestreo dependió del tipo de censo de vegetación. Los censos de vegetación del sotobosque (altura  $\leq 1$  m) se realizaron en cada parcela durante los meses de septiembre y octubre de cada año (2005-2014). En cada parcela se establecieron 12 cuadrantes de 1 m<sup>2</sup> cuya ubicación se seleccionó al azar. Los censos de la vegetación leñosa, incluyendo árboles, arbustos, trepadoras y lianas, se realizaron en cada parcela durante los meses de septiembre y octubre para el 2004, 2007, 2010, 2013, 2014 y 2015. Los individuos con diámetro a la altura del pecho (DAP)  $\geq 2.5$  cm se censaron en 10 cuadros de 10x10 m, mientras que los individuos con DAP  $\geq 1$  cm se midieron únicamente en la mitad de estos cuadros (nones), lo cual corresponde a un área muestreada de 0.1 ha.

### **3.2 Oferta potencial de servicios ecosistémicos**

*Forraje.* La oferta potencial de forraje, definida como aquella biomasa disponible para el consumo del ganado, se estimó a partir de datos de cobertura (%) de los censos de la vegetación del sotobosque. La cobertura o superficie ocupada por cada especie forrajera se considera como un indicador de la disponibilidad de forraje por su fuerte relación con la biomasa (Hernández & Benavides, 1995; Aguirre-Mendoza, 2013), ya que refleja la cantidad de luz solar, suelo, agua y nutrientes que la planta puede absorber y usarlo para producir biomasa (Elzinga *et al.*, 1998; Coulloudon *et al.*, 1999). La cobertura es expresada en porcentaje de área, haciéndola más fácil de estimar y útil para evaluar de manera conjunta especies con diferentes formas de vida o morfologías (Aguirre-Mendoza, 2013; Coulloudon *et al.*, 1999), a diferencias de otros atributos como densidad y frecuencia.

En los censos anuales se registró la identidad de las morfo-especies, su forma de vida (árbol, arbusto, liana, trepadora leñosa, trepadora, herbácea, epífita, parásita), y el porcentaje de cobertura observada para cada morfo-especie detectada por cuadrante. A partir de una revisión bibliográfica se identificaron aquellas especies con uso forrajero, particularmente bovino, incluyendo todas las formas de vida registradas en los censos (Cuadro 2).

Cuadro 2. Identificación de especies forrajeras para uso bovino y sus respectivas fuentes bibliográficas.

Especies forrajeras	Fuente
<i>Lasiacis ruscifolia</i>	Arellano, 2003; Mejía & Aranda, 1992
<i>Megathyrus maximus</i> (Jacq.) B.K. Simon & S.W.L. Jacobs (Antes conocido como <i>Panicum maximum</i> )	Arellano, 2003; Quero, A., <i>et al.</i> , 2007
<i>Desmodium tortuosum</i>	Arellano, 2003
<i>Aeschynomene americana</i>	Ann M. Thro <i>et al.</i> , 1990
<i>Senna obtusifolia</i>	Abaye, <i>et al.</i> , 2009
<i>Chamaecrista nictitans</i>	Cook <i>et al.</i> , 2005
<i>Acacia farnesiana</i>	Godínez, 2011
<i>Serjania brachycarpa</i> ;	Godínez, 2011
<i>Leucaena lanceolata</i> ;	Godínez, 2011
<i>Haematoxylum brasiletto</i> .	Godínez, 2011
<i>Rhynchelytrum repens</i>	Heike-Vibrans, 2009
<i>Elytraria imbricata</i>	Heike-Vibrans, 2010
<i>Mimosa quadrivalvis</i>	NRCS, 2005

Además, se utilizó conocimiento de un experto (médico veterinario zootecnista y Dr. en Agroecología, Carlos González Esquivel del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM) para revisar la lista de especies forrajeras. Los criterios considerados para la inclusión de especies en la lista de forrajeras fueron los siguientes: palatabilidad o aceptabilidad, digestibilidad, contenido de proteína y ausencia de espinas en su totalidad o al menos no en el tronco o tallo. Se omitieron aquellos individuos cuyo género y/o especie no eran específicos o se desconocían. Se reportó el promedio de la cobertura observada (%) de forraje por sitio y año, siguiendo la ecuación propia (1) basada en acercamientos previos para estimar cobertura y el potencial de especies forrajeras (Hernandez & Benavides, 1995; Coulloudon *et al.*, 1999; Aguirre-Mendoza, 2013).

$$F_{x,a} = \frac{(\sum_{c=1}^{NC_{x,a}} (\sum_{i=1}^{Ni_{c,x,a}} CTF_i)_c)}{NC_{x,a}} \quad (1)$$

Donde  $F$  es la oferta potencial de forraje (% de cobertura) por área y año muestreado,  $x$  es el sitio de estudio,  $a$  es el año en que se tomaron los datos,  $c$  es cuadrante,  $NC$  es el número total de cuadrantes muestreados,  $i$  se refiere a especies forrajeras,  $Ni$  es el número total de especies forrajeras,  $CTF_i$  es la cobertura observada (%) para cada especie forrajera.

*Recursos múltiples.* La oferta potencial de recursos múltiples, definida como el conjunto de recursos de origen vegetal derivados de especies con al menos un uso

disponible, se estimó a partir de los datos de área basal de los censos de vegetación leñosa. El área basal se considera como un *proxy* para estimar la cantidad de recursos forestales disponibles debido a su relación directa con la biomasa aérea (Chazdon & Coe 1999; Godínez, 2011).

Se identificaron aquellas especies útiles a través de la base de datos BADEPLAM que compila toda la información etnobotánica de México desde 1982 a la fecha (Caballero J, & L. Cortes, 1982-2016). Los usos identificados fueron: comestible, combustible, construcción, medicinal, artesanal, ornamental, agropecuario (e.g., cerca viva, barrera rompevientos, postes para cerca, control de erosión), y materiales de usos especializados (e.g., fibras, resinas, colorantes) (Godínez, 2011). El uso forrajero no se incluyó dentro de este servicio. La oferta de los recursos múltiples se analizó en su conjunto, por lo que no se hizo distinción por producto o uso. Se utilizó el acercamiento utilizado por el trabajo de Godínez (2011) para relacionar la identidad de especies útiles a partir de la información de BADEPLAM con los datos de área basal. Se reportó la suma del área basal de especies útiles ( $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$ ) por sitio y año, siguiendo la ecuación propia (2) basada en la aproximación realizada por Godínez (2011):

$$RM_{x,a} = \frac{\sum_{i=1}^{N_{i,x,a}} AB_i}{A_{x,a}} \quad (2)$$

Donde  $RM$  es oferta potencial de recursos múltiples ( $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$ ),  $x$  es el sitio de estudio,  $a$  es el año en que se tomaron los datos,  $i$  es especie útil,  $N_i$  es el número de especies útiles,  $AB$  es al área basal de especies útiles ( $\text{cm}^2$ ) y  $A$  es el área del sitio (ha).

*Regulación microclimática.* La oferta potencial de regulación microclimática se estimó a partir de los datos de cobertura del dosel (medida en %) de los censos de vegetación del sotobosque. La dinámica del sotobosque representará al dosel en el futuro (Martínez-Ramos 2007), modificando las condiciones micro-ambientales de los sitios tal como la temperatura y humedad relativa (Lebrija-trejos *et al.*, 2008; 2011), generando así sombra para los ejidatarios y su ganado (Castillo *et al.*, 2005; Maass *et al.*, 2005; Trilleras *et al.*, 2015). Por medio de un densiómetro (Lemmon, 1956) se estimó el porcentaje de cobertura del dosel por cuadrante para cada año (Factor: 1.04). Se reportó el promedió de la

cobertura del dosel (%) por sitio y año, siguiendo la ecuación propia (3) basada en acercamientos realizados por Lebrija-trejos *et al.* (2008) y Trilleras *et al.* (2015):

$$MC_{x,a} = \frac{\sum_{c=1}^{Nc_{x,a}} \overline{CD}_{c,x,a}}{Nc_{x,a}} \quad (3)$$

Donde  $MC$  es oferta potencial de regulación microclimática (%),  $c$  es cuadrante,  $Nc$  son los números de cuadrantes muestreados,  $x$  es el sitio,  $a$  es el año en que se tomaron los datos,  $\overline{CD}$  es el promedio de la cobertura de dosel (%).

*Potencial de almacén de carbono.* La oferta potencial de almacén se estimó a partir de la biomasa aérea de los censos de la vegetación leñosa. La biomasa aérea ( $Mg \text{ ha}^{-1}$ ) fue estimada a través de la ecuación (4) de Bojórquez (2014) donde  $Bs$  es la biomasa aérea estimada,  $x$  es el valor del DAP ( $\text{cm}^2$ ),  $\alpha$  es la ordenada al origen (0.919), y  $\beta$  el exponente (1.646). La ecuación del modelo alométrico (4) se aplicó a todos los tallos considerados de todas las especies, cuya expresión (potencial) simple es:

$$Bs = \alpha * x^\beta \quad (4)$$

La biomasa fue transformada en almacén de carbono ( $Mg \text{ C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ) usando los valores correspondientes de concentración de carbono ( $Cc$ ) en Chamela (Jaramillo *et al.* 2003), siguiendo la ecuación (5):

$$AC_{x,a} = \frac{(\sum_{i=1}^{Ni_{x,a}} Bs_{i,x,a})(Cc)}{A_{x,a}} \quad (5)$$

Donde  $AC$  es oferta de almacén de C ( $Mg \text{ C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ),  $x$  es el sitio,  $a$  es el año en que se tomaron los datos,  $i$  es cada tallo considerado de todas las especies censadas,  $Bs$  es la biomasa aérea estimada en la Ec. 4 (Mg),  $Cc$  es la concentración de carbono, y  $A$  es el área del sitio (ha).

*Potencial de captura de carbono.* La oferta potencial de captura de carbono se estimó a partir de las diferencias anuales de almacén de C (2004, 2007, 2010 y 2013), siguiendo la ecuación (6):

$$CC_{x,a+1} = \left( \frac{(\sum_{i=1}^{N_{i,x,a+1}} Bs_{i,x,a+1})(Cc)}{A_{x,a+1}} \right) - \left( \frac{(\sum_{i=1}^{N_{i,x,a}} Bs_{i,x,a})(Cc)}{A_{x,a}} \right) \quad (6)$$

Donde  $CC$  es la oferta de captura de C ( $\text{Mg C ha}^{-1}\text{año}^{-1}$ ),  $x$  es el sitio,  $a$  es el año en que se tomaron los datos,  $i$  es cada tallo considerado de todas las especies censadas, y  $Bs$  es la biomasa aérea estimada con la Ec. 4 (Mg). En este caso específico, las medidas del período 2004-2013 se tomaron cada tres años por lo que los valores se anualizaron a través de una división simple entre la tasa trianual y el número total de años censados, mientras que en el último período (2013-2015) se realizó el mismo procedimiento pero mediante una tasa bianual.

### 3.3 Análisis de datos y pruebas de hipótesis

Se emplearon modelos mixtos lineales y no lineales para modelar la trayectoria de cambio en la oferta potencial de los cinco servicios a lo largo de la sucesión. Los modelos mixtos permiten dividir la variación en la variable respuesta en dos fracciones: la que es explicada por los factores fijos, aquellos en los que tenemos particular interés en probar su efecto; y los factores aleatorios, aquellos que pueden tener un efecto importante en la variación de la respuesta pero cuyo efecto no es de particular interés (Pinheiro & Bates, 2000). Estos modelos son útiles para modelar situaciones en las que las observaciones no son independientes o están asociadas entre sí por algún factor, como por ejemplo, medidas tomadas en la misma unidad experimental o asociadas espacialmente por su cercanía, en cuyo caso dicho factor de agregación se incluye en el modelo como un factor aleatorio (Pinheiro & Bates, 2000). En este estudio, las medidas repetidas en el tiempo en un mismo sitio no son independientes entre sí, por lo que el sitio fue incluido como un efecto aleatorio en todos los modelos. Por el contrario, la edad de abandono de los sitios constituyó el predictor sobre el cual se pretendían hacer inferencias, por lo cual fue incluido como el efecto fijo en los modelos. Los cinco servicios constituyeron las variables de respuesta de los cinco diferentes modelos.

La inferencia estadística respecto al cambio en la oferta potencial de servicios a través de la sucesión se realizó empleando una aproximación basada en criterios de información. Para cada servicio se puso a prueba un modelo sin predictores (que corresponde a la hipótesis nula de no efecto de la edad de abandono), así como múltiples modelos alternativos que incluyeron a la edad en diferentes combinaciones de efectos lineales (Edad) y cuadráticos (Edad<sup>2</sup>). El efecto cuadrático de la edad de abandono fue incluido con el fin de modelar adecuadamente las posibles tendencias no lineales de recuperación de los servicios a través del tiempo. Se pusieron a prueba también modelos con efectos aleatorios del sitio tanto sobre el intercepto del modelo (1|Sitio), como sobre los otros parámetros de los modelos (Efecto fijo|Sitio).

La selección de los mejores modelos se realizó empleando el criterio de minimización del Criterio de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc). Para cada servicio se reportan los modelos cuyo peso de evidencia acumulado (una medida relativa de la probabilidad del modelo en relación a los datos) fuera al menos de 0.9 (Anderson, 2008). El ajuste del modelo a cada servicio dependió de la naturaleza de la variable respuesta y de la forma de su relación con la edad de abandono (Anderson, 2008). Algunas variables de respuesta fueron transformadas a función “logit” como el caso de la cobertura de forraje y del dosel (regulación microclimática).

Para todos los análisis se utilizó R software (R Development Core Team, 2017). Para ajustar los modelos, se emplearon las funciones “lmer” y “nlmer” del paquete “lme4” para R (Bates *et al.*, 2015) y para la selección de modelos se empleó la función “aictab” del paquete AICcmodavg para R (Mazerolle, 2016).

### **3.4 Análisis de interacciones entre servicios ecosistémicos**

Con fines del presente estudio, el término interacciones se entiende, *sensu lato*, como las exploraciones de relaciones negativas o disyuntivas y relaciones positivas o sinergias entre servicios (Bennett *et al.*, 2009; Raudsepp-Hearne *et al.*, 2010), más que como una interacción funcional. Estas interacciones se pueden analizar a través de correlaciones para medir el grado y dirección de las aparentes relaciones entre pares de

servicios asociados al cambio de uso de suelo y en este caso, a distintas etapas sucesionales (Cord *et al.*, 2017; Trilleras *et al.*, 2015).

Para evaluar las relaciones entre servicios a lo largo de la sucesión se emplearon correlaciones de Spearman. Las correlaciones de Spearman se consideran adecuadas en el caso en el que la asociación entre las variables es monótonica pero no lineal. Es decir, cuando las variables tienden a moverse en la misma dirección relativa pero no a un ritmo constante, como puede esperarse del comportamiento de algunas variables en relación al tiempo. Con el fin de incluir explícitamente la falta de independencia de las medidas repetidas en un mismo sitio, se emplearon correlaciones multinivel, calculadas empleando la función “statsBy” del paquete “Psych” para R (Ravelle, 2016). Se consideraron como significativas aquellas correlaciones cuyo valor de probabilidad asociado fuera menor a 0.05 y muy significativas menor a 0.001. Las correlaciones se analizaron a nivel general, en donde se evaluaron todos los datos a lo largo de la sucesión, y también por etapa sucesional, en donde se evaluaron aquellos datos correspondientes a las siguientes categorías de edad: 0 (0-3 años), 10 (8-12 años), 20 (18-22 años) y BM (Bosque maduro). Estos rangos corresponden a categorías reconocidas por los ejidatarios locales como estadios distintos (Mora *et al.*, 2015; Sánchez, 2016).

Aunado a lo anterior, se reportaron los valores de oferta potencial de cada servicio en relación a su máximo alcanzable a lo largo de la sucesión. Para estimar los valores en los bosques sucesionales, se calculó la mediana de los datos obtenidos de los censos anuales dentro de cada rango de edad de abandono (0, 10 y 20 años). En el caso de los bosques maduros (BM), los valores se obtuvieron a partir de la mediana de los datos de los censos anuales por parcela, y de la mediana de estos valores para las tres parcelas maduras por servicio. Para comparar los valores entre servicios, se identificó el valor máximo de oferta potencial a lo largo de la sucesión para cada servicio, y los demás valores se estandarizaron con respecto a ese valor (Cord *et al.*, 2017; Sutherland *et al.*, 2016; Raudsepp-hearne *et al.*, 2010). Lo anterior tiene la finalidad de complementar el análisis de correlaciones al fungir como referencia (visual) cualitativa y cuantitativa de las posibles disyuntivas y/o sinergias entre servicios que ocurran conforme avanza la sucesión. Facilitando a la vez la discusión de las posibles implicaciones de dichas interacciones con respecto a los distintos tipos de usuarios y beneficiarios.

## 4. Resultados

### 4.1 Cambios en la oferta potencial de servicios ecosistémicos durante la sucesión

La oferta potencial de los recursos múltiples, la regulación microclimática, el almacén y la captura de C incrementó a lo largo de la sucesión, mientras que la del forraje presentaron ligeras reducciones (Véase Fig. 1).

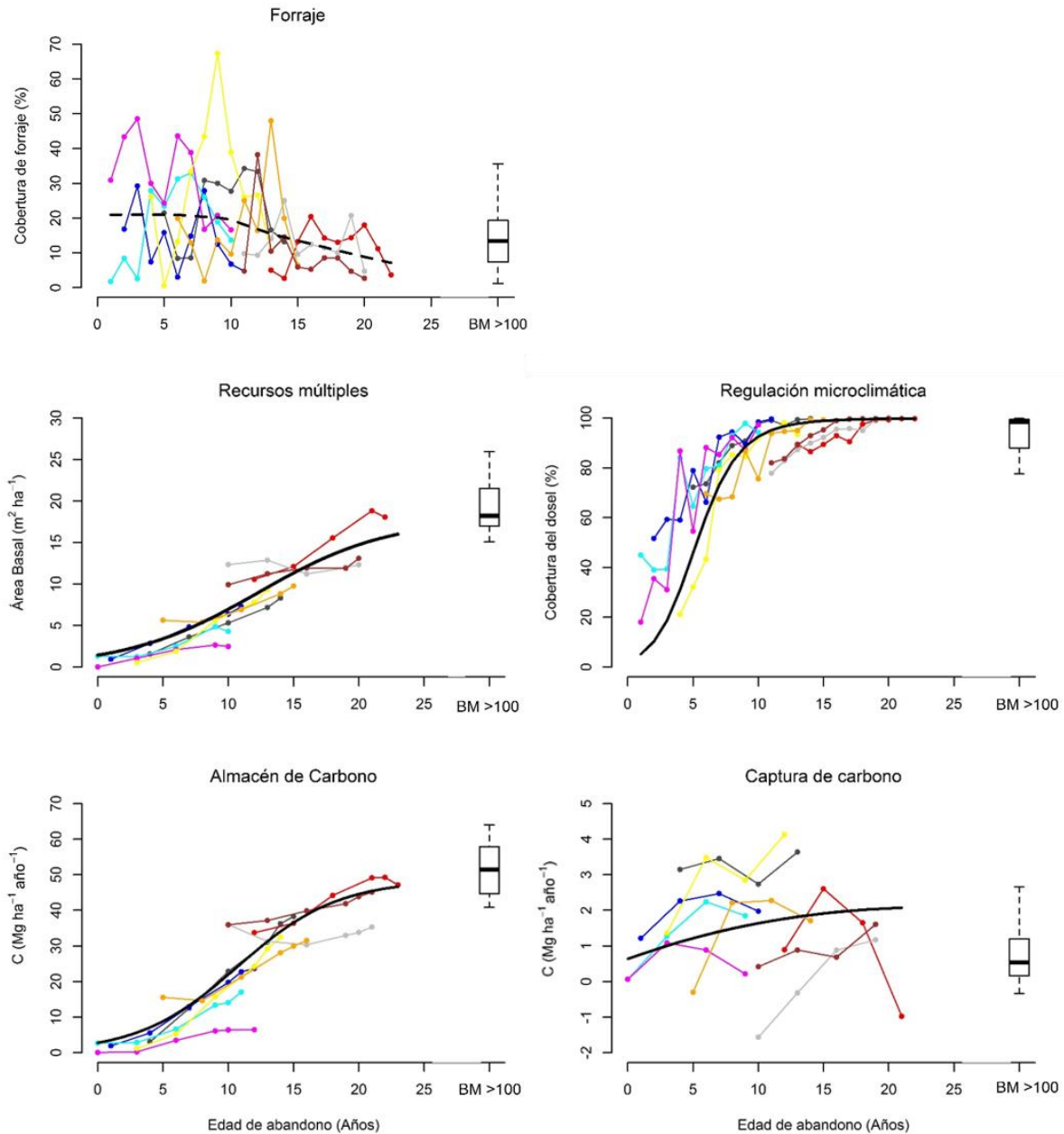


Figura 1. Trayectorias de la oferta potencial de servicios ecosistémicos en función de la edad de abandono del bosque tropical seco secundario en Chamela-Cuixmala, México. Los valores para el mismo sitio en diferentes años están vinculados con líneas sólidas y diferenciadas por sitio según el color de la línea. La tendencia ajustada al modelo de cada servicio se visualiza a través de líneas sólidas negras. La línea negra punteada indica una ligera tendencia a disminuir pero no es estadísticamente significativa con la edad. BM= Bosque maduro.



La oferta potencial de forraje presentó una gran variabilidad interanual en todos los sitios durante la sucesión (Fig. 1). La cobertura de especies forrajeras osciló entre 0 y 50% para los pastizales y bosques sucesionales tempranos, reduciéndose a un máximo de 20% para los bosques sucesionales tardíos. Aunque la oferta de forraje presenta una ligera tendencia a reducirse, la edad de abandono resultó no tener efecto estadísticamente significativo sobre la cobertura promedio de forraje (Cuadro 3).

La oferta potencial de recursos múltiples aumentó sustancialmente con la edad sucesional, obteniendo valores similares a los de bosques maduros a partir de los 20 años de abandono. El área basal de las especies útiles incrementó de 0 -18 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> durante la sucesión, mientras que en los bosques maduros (BM) la cobertura máxima osciló entre 15 y 25 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> (Fig. 1). Se seleccionó a un modelo no lineal logístico que incluye la edad (lineal) como efecto fijo y el efecto aleatorio del sitio sobre otros parámetros del modelo ((Asym+xmid)|Sitio) (Cuadro 3).

La oferta potencial de regulación microclimática tendió a aumentar rápidamente en las primeras etapas de la sucesión, alcanzando una cobertura mayor al 70% a partir de los 10 años de edad de abandono (Fig. 1). La cobertura del dosel presentó alta variabilidad en los primeros 5 años de la sucesión, pero mostró baja variabilidad alrededor del 100% a partir de los 15 años. Se seleccionó a un modelo lineal que incluye la edad (lineal y cuadrática) como efecto fijo y el efecto aleatorio del sitio la pendiente del efecto de la edad al cuadrado (Edad<sup>2</sup>|Sitio) (Cuadro 3).

La oferta potencial del almacén de carbono aumentó con la edad sucesional, alcanzando valores similares a los de bosques maduros a partir de los 20 años de abandono (Fig. 1). El almacén de carbono aumentó en los pastizales y bosques sucesionales tempranos ( $\bar{x}$ = 5.86 Mg C ha<sup>-1</sup>, ± 1.34 Error estándar) y rápidamente en las etapas avanzadas (BSA  $\bar{x}$ = 30 Mg C ha<sup>-1</sup>, ± 2.15). Se seleccionó a un modelo no lineal logístico que incluye a la edad (lineal) como efecto fijo y el efecto aleatorio del sitio sobre otros parámetros del modelo (Asym+xmid|Sitio) (Cuadro 3).

La tasa de captura de carbono incrementó en los pastizales y bosques sucesionales tempranos ( $\bar{x}$ = 1.65 Mg C ha<sup>-1</sup>año<sup>-1</sup>, ± 0.31 Error estándar) y se mantiene con una ligera

tendencia a disminuir en edades avanzadas ( $BSA \bar{x} = 1.39 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ,  $\pm 0.31$ ), mostrando variaciones entre sitios (Fig. 1). La captura en los bosques maduros fue la menor ( $\bar{x} = 0.75 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ,  $\pm 0.22$ ), mostrando menor variabilidad entre sitios pero mayor interanual. Se ajustó a un modelo lineal sin transformación de la variable de respuesta Este modelo incluye a la edad (lineal y cuadrática) como efecto fijo y el efecto aleatorio del sitio (1|Sitio) (Cuadro 3).

Los cambios en la oferta de servicios durante la sucesión fueron explicados en gran medida por la edad de abandono, con excepción de forraje que no mostró relación alguna. La oferta de almacén de carbono y recursos múltiples fue muy similar entre ellos, de naturaleza sigmoideal, pero con mayor varianza entre sitios para el caso de recursos múltiples. La trayectoria de recuperación de la regulación microclimática fue la más rápida, mientras que la de captura de carbono fue más lenta con la edad sucesional. La oferta de recursos múltiples, regulación microclimática y almacén de carbono alcanzaron valores similares a los bosques maduros a partir de los 20 años de abandono (Fig.1).

Cuadro 3. Modelos mixtos lineales y no lineales puestos a prueba para cada servicio. Para cada servicio se muestran en orden descendente de importancia los modelos que acumulan un peso (w) de al menos 0.9 en cada caso (Sombreado). AICc= criterio de información Akaike corregido, w=peso de evidencia, y w Acumulado= peso de evidencia acumulado.

Servicio	Variable respuesta	Efecto fijo	Efecto aleatorio	AICc	w	w Acumulado
Forraje	logit (Cobertura especies forrajeras)	-1.81	(1 Sitio)	333.6	0.54	0.536
		-1.72 - 2.64*10 <sup>-3</sup> *Edad	(1 Sitio)	335.1	0.25	0.786
		-1.49 + 2.80*10 <sup>-2</sup> *Edad + 2.22*10 <sup>-4</sup> *Edad <sup>2</sup>	(1 Sitio)	336.5	0.12	0.907
Recursos múltiples	Área basal	17.90/(1+exp((12.27-Edad)/5.03))	(Asym+xxmid) Sitio	245.5	1.00	1
R. Microclimática	logit (Cobertura dosel)	-2.24 + 2.55*10 <sup>-1</sup> *Edad + 7.74*10 <sup>-3</sup> *Edad <sup>2</sup> + 5.89*10 <sup>-5</sup> *Edad*Edad <sup>2</sup>	(Edad <sup>2</sup>  Sitio)	369.4	0.87	0.868
		-3.68 + 0.79*Edad - 1.77*10 <sup>-2</sup> *Edad <sup>2</sup> + 1.04*10 <sup>-4</sup> *Edad*Edad <sup>2</sup>	(1 Sitio)	373.8	0.10	0.966
Almacén de carbono	Almacén C	48.50/(1+exp((10.73-Edad)/3.81))	(Asym+xxmid) Sitio	415.0	1.00	1
		37.67/(1+exp((8.35-Edad)/2.79))	(Asym Sitio)	438.6	0.00	1
Captura de carbono	Captura C	6.33*10 <sup>-1</sup> + 1.35*10 <sup>-1</sup> *Edad - 3.62*10 <sup>-3</sup> *Edad <sup>2</sup> + .24*10 <sup>-5</sup> *Edad*Edad <sup>2</sup>	(1 Sitio)	92.1	0.41	0.407
		0.75	(1 Sitio)	92.9	0.28	0.687
		0.51 + 3.48*10 <sup>-2</sup> *Edad - 3.24*10 <sup>-4</sup> *Edad <sup>2</sup>	(1 Sitio)	94.7	0.11	0.801
		0.81 - 1.80*10 <sup>-3</sup> *Edad	(1 Sitio)	94.8	0.11	0.906

#### 4.2 Interacciones entre servicios ecosistémicos durante la sucesión

En el análisis general de interacciones durante la sucesión, se encontraron correlaciones significativas entre cuatro servicios (Fig. 2). Los servicios de almacén de C y recursos múltiples, mostraron una fuerte relación positiva durante la sucesión ( $r_s = 0.97$ ,  $P <$

0.001). Estos dos servicios a la vez respondieron positivamente con el incremento de la cobertura del dosel, el cual es indicador del servicio de regulación microclimática ( $AC\ r_s=0.95$ ,  $RM\ r_s=0.88$ ;  $P < 0.001$ ). Por el contrario, la regulación microclimática mostró una fuerte relación negativa con el forraje donde a mayor cobertura del dosel conforme avanza la sucesión, menor entrada de luz para las especies forrajeras ( $r_s=- 0.78$ ,  $P < 0.001$ ). Asimismo, el forraje presentó una correlación negativa con el almacén de C ( $r_s= - 0.64$ ,  $P < 0.05$ ) y los recursos múltiples ( $r_s= - 0.57$ ,  $P < 0.05$ ). Aunque la captura de C no presentó ninguna correlación significativa con otros servicios durante el análisis general de la sucesión, sí presentó en el análisis por etapa sucesional (Fig. 2). 3).

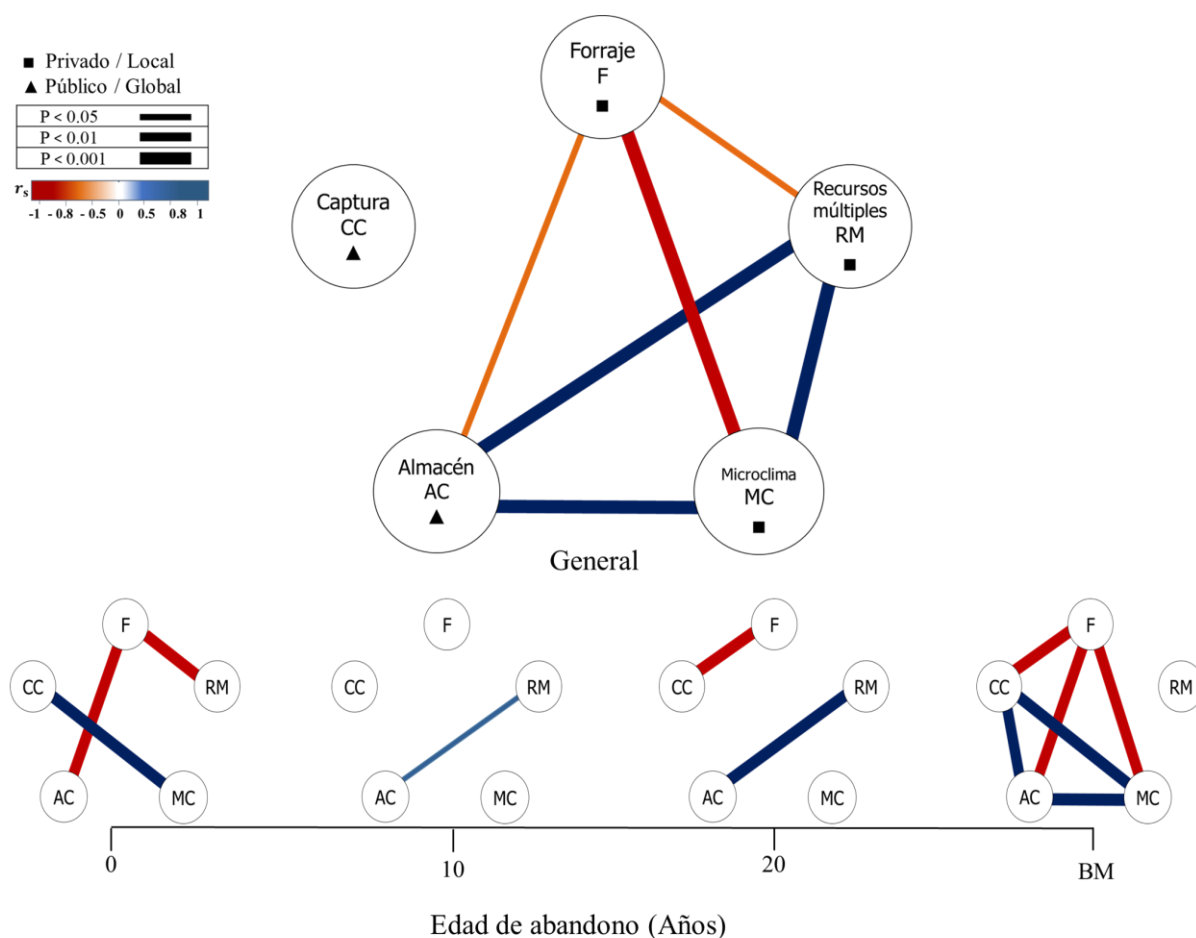


Figura 2. Matriz general de correlaciones entre servicios ecosistémicos durante la sucesión y correlaciones entre servicios por edad sucesional en el bosque tropical seco secundario Coeficiente de correlación de Spearman ( $r_s$ ) va de -1 a +1 donde a mayor valor absoluto del coeficiente, más fuerte la relación entre las variables (color). Valor de 0 indica ausencia de relación y el signo indica el tipo de asociación (negativa o positiva).

La mayoría de los servicios ecosistémicos terminan interactuando el uno con el otro a lo largo del gradiente sucesional (Fig. 2). Al inicio de la sucesión, el forraje presenta una fuerte correlación negativa con los recursos múltiples y el almacén de C (Fig. 2). Asimismo, se observa una fuerte correlación positiva entre la captura de C y la regulación microclimática (Fig.2), por lo que la oferta potencial de ambos aumentan (Fig. 3). A los 10 años de la sucesión, el almacén de C y los recursos múltiples presentaron una sinergia entre ellos (Fig. 2), donde ambos servicios alcanzan cerca del 40% de su oferta potencial máxima presentada (Fig. 3). A los 20 años, el almacén de C y los recursos múltiples continúan aumentando simultáneamente (Fig. 2, 3), mientras que el forraje y la tasa de captura de C disminuyen ligeramente en comparación a las etapas anteriores (Fig. 3), resultando en una correlación negativa (Fig. 2).

En los bosques maduros, la regulación microclimática y el almacén de C resultan fuertemente correlacionados entre ellos (Fig. 2), de manera que ambos presentan su oferta potencial máxima presentada durante el análisis de la sucesión (Fig. 3). Estos servicios a la vez resultaron correlacionados positivamente con captura de C (Fig. 2), a pesar de que la tasa de captura en esta etapa es relativamente baja (Fig. 3). Por otro lado, estos tres servicios mostraron cada uno una relación negativa con el forraje (Fig. 2). Aunque no se encontraron correlaciones significativas entre los recursos múltiples y la regulación microclimática en ninguna etapa sucesional, sí se encontró durante el análisis general de la sucesión (Fig. 2).

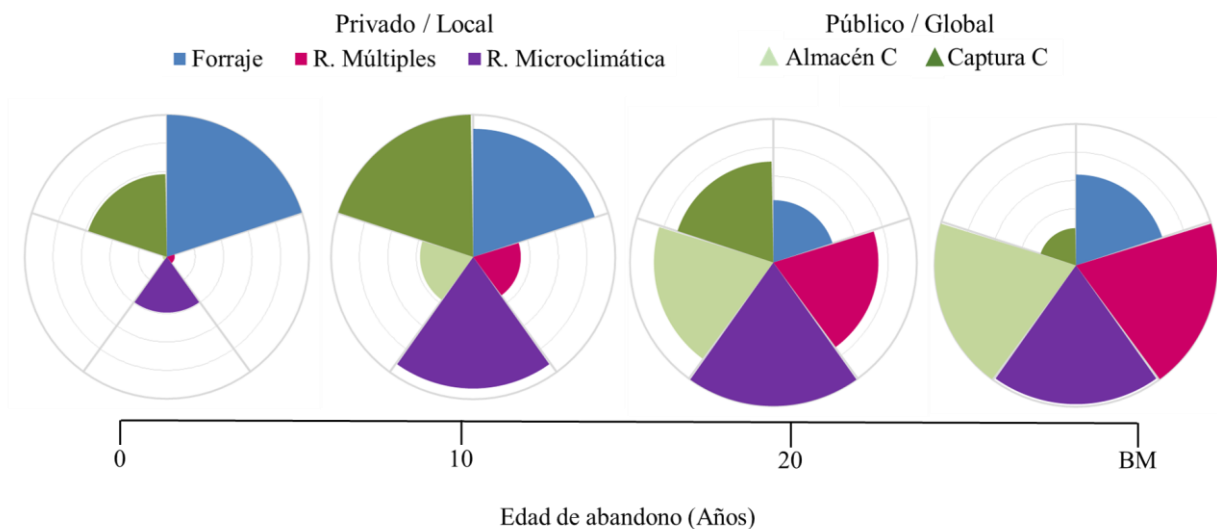


Figura 3. Cambios en la oferta potencial de cada servicio en relación su máximo alcanzable a lo largo del gradiente sucesional.

El ejidatario, dueño de la parcela, y la comunidad global se benefician de la mayoría de los servicios al posibilitar la sucesión de los bosques secundarios. En el análisis general de la sucesión, se observa que el ejidatario y la comunidad global se benefician por la sinergia presentada entre los recursos múltiples, la regulación microclimática y el almacén de C (Fig. 2). Sin embargo, estas relaciones positivas repercuten negativamente en la oferta potencial de forraje durante la sucesión en general.

En los primeros años de la sucesión, tanto la comunidad global como el ejidatario se benefician de la correlación positiva entre la captura de C y la regulación microclimática (Fig. 2). En esta misma etapa, el ejidatario se beneficia también por la oferta potencial máxima de forraje para su ganado (Fig. 3). En los bosques sucesionales, la fuerte relación positiva entre almacén de C y los recursos múltiples benefician a ambos usuarios (Fig. 3). Alrededor de los 20 años sucesionales, el ejidatario empieza a perder por ligeras reducciones de forraje debido a relación negativa con la captura de C (Fig. 2, 3), pero puede ganar por el incremento en la regulación microclimática (Fig. 3). La comunidad global se beneficia tanto del incremento en la tasa de captura de C en los pastizales y bosques secundarios, como del incremento en el almacén de C durante las etapas tardías mediante la mitigación del cambio climático (Fig. 2).

## **5. Discusión**

El presente trabajo es un esfuerzo por contribuir al entendimiento sobre la oferta potencial de servicios ecosistémicos durante la sucesión del bosque tropical seco. La mayoría de los estudios sobre la sucesión secundaria de campos agropecuarios abandonados en los trópicos se han enfocado en analizar los cambios de atributos estructurales y funcionales, y muy pocos han profundizado sobre los beneficios que de éstos se derivan (Maass *et al.*, 2005; Quesada *et al.*, 2009; Sanchez-Azofeifa *et al.*, 2005). Aquí se hace uso de datos generados para estudios sobre la dinámica de vegetación con el fin de examinar la oferta potencial de servicios ecosistémicos durante la sucesión a través de aproximaciones de cronosecuencia y dinámica.

La hipótesis de que los cambios en la oferta de servicios durante la sucesión son explicados en gran medida por la edad sucesional se comprobó parcialmente. El incremento en la oferta de los recursos múltiples, la regulación microclimática y el almacén de C durante la sucesión coincide con lo esperado al igual que de la oferta de captura de C, en donde éste alcanza su tasa máxima, se mantiene y posteriormente se espera tienda a disminuir como en los bosques maduros. A diferencia de lo que se esperaba con forraje, donde la ligera tendencia a reducirse no resultó estadísticamente significativa con la edad de abandono.

El presente estudio revela patrones significativos en la oferta potencial de servicios ecosistémicos a lo largo de la sucesión del bosque tropical seco de la RBCC. La oferta máxima de forraje se presenta en los pastizales y bosques sucesionales tempranos, y los mínimos en los bosques avanzados. La oferta de forraje está asociada positivamente con la trayectoria sucesional de la composición y diversidad de la vegetación (Mora et al, 2015). Aunque se incluyeron todas las formas de vida en el análisis de forraje, las herbáceas forrajeras predominaron en todo el gradiente sucesional. Lo anterior coincide con el patrón general observado de herbáceas y trepadoras en los bosques tropicales secundarios secos y húmedos, en donde existe una disminución en la cobertura con el avance de la sucesión (Dieleman, 2003; Magaña 2005; Domínguez, 2012; Mora *et al.*, 2016).

Sin embargo, los resultados difieren con lo esperado y reportado en otros estudios al no disminuir con la edad sucesional (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Maza-Villalobos *et al.*, 2011; Mora *et al.*, 2016), por lo que es posible que las variaciones observadas entre sitios y años se deba a otros factores tales como el régimen de manejo previo al abandono (Trilleras *et al.*, 2015; Zermeño-Hernández, 2015), la fertilidad del suelo (Becknell & Powers, 2014), la configuración y dinámica del paisaje ( Lebrija-Trejos *et al.* 2011). Los altos niveles de estrés hídrico es uno de los factores más significativos en los ecosistemas secos (Lebrija-Trejos *et al.* 2011), lo que también podría explicar la gran variabilidad interanual. Otra explicación pueden ser las diferencias entre las variables empleadas para estimar la oferta de forraje. El uso de la variable cobertura responde de formas diversas a cambios en la disponibilidad de luz, patrones de precipitación e interacciones bióticas, mientras que la estimación a partir de la biomasa de herbáceas forrajeras (Trilleras *et al.*, 2015; Mora *et al.*,

2016) tiende a ser menos susceptible a factores externos pero limitada al incluir de manera conjunta otras formas de vida en el análisis.

El incremento en la oferta potencial de recursos múltiples durante la sucesión está relacionado directamente con los cambios en la estructura de la vegetación y la composición de especies (Lohbeck & Martínez-Ramos, 2015). El área basal y el número de individuos leñosos suelen incrementar rápidamente en las etapas intermedias de la sucesión, y más lentos en las etapas avanzadas (Chazdon & Coe, 1999; Marin-Spiotta *et al.*, 2007; Guariguata & Ostertag, 2002). Los resultados obtenidos coinciden con lo documentado en el mismo sitio de estudio, en donde el mayor porcentaje de especies útiles se encontró a partir de la primera década y la mayor riqueza en maduros (Godínes, 2011), así como en los húmedos (Chazdon & Coe, 1999) cuyos valores de área basal de especies útiles maderables fueron similares a los bosques maduros entre los 15-25 años sucesionales. Esto nos demuestra y confirma que los bosques tropicales secos secundarios tienen un alto potencial en la oferta de múltiples recursos forestales.

La rápida recuperación de la regulación microclimática durante la sucesión coincide con lo esperado, en donde los sitios cambian de mayor disponibilidad de luz a sombreado, de mayor temperatura a menor, y de muy seco a relativamente más húmedo con el desarrollo de la estructura forestal (Chazdon *et al.*, 2003; Lebrija-Trejos *et al.* 2011). Este patrón es similar con lo que se ha reportado para bosques tropicales secos secundarios en Bolivia y México, donde la cobertura del dosel alcanza cerca del 70% a partir de los 10-15 años sucesionales y posteriormente se estabiliza (Kennard, 2002; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Peña-Claros, 2003). Los cambios en dichas condiciones ambientales probablemente se advierten más durante la temporada húmeda de estos ecosistemas ya que es cuando la mayoría de las especies son fisiológicamente más activas (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011).

No obstante, dicho patrón difiere con lo observado en bosques tropicales húmedos secundarios, en donde ocurre una trayectoria sucesional más lenta, obteniendo valores similares a los maduros a partir de los 40 años (Van Breugel *et al.*, 2006). La diferencia en la velocidad de la trayectoria puede deberse a diversos factores tales como la región climática (Lebrija-Trejos *et al.* 2011), el régimen de manejo previo al abandono (Trilleras

*et al.*, 2015) y las diferencias en la estructura y composición entre tipos de bosques. Los bosques tropicales secos se componen de una altura baja del dosel, una simple estratificación vertical y baja biomasa foliar (Murphy & Lugo 1986; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008) en comparación con los bosques húmedos (Van Breugel *et al.*, 2006).

El almacén de C aumenta significativamente en los primeros 20 años sucesionales (Becknell *et al.*, 2012; Poorter *et al.*, 2016; Silver *et al.*, 2000), mientras que los húmedos y templados alcanzan valores similares a los bosques maduros entre 66-189 años (Marín-Spiotta *et al.*, 2007; Poorter *et al.*, 2016; Sutherland *et al.*, 2016; Urbano & Keeton, 2017). Sin embargo, los bosques tropicales secos no almacenan tanto carbono (Martínez-Yrizar, 1995; Jaramillo *et al.*, 2011; Becknell *et al.*, 2012) como su contraparte húmeda (Aide *et al.*, 1995; Marín-Spiotta *et al.*, 2007) y templada (Sutherland *et al.*, 2016; Urbano & Keeton, 2017). La tasa máxima de captura de C suele darse en las primeras dos décadas en la regeneración natural de bosques tropicales secundarios (Poorter *et al.*, 2016; Silver *et al.*, 2000). La presente resultó menor ( $\bar{x}$  1.65 Mg C  $ha^{-1} año^{-1}$ ) que en los húmedos (3-6.7 Mg C  $ha^{-1} año^{-1}$ ) en similares periodos de tiempo (Marín-Spiotta *et al.*, 2007; Orihuela-Belmonte *et al.*, 2013; Chazdon *et al.*, 2016; Poorter *et al.*, 2016; Rozendaal *et al.*, 2016).

Las variaciones en la oferta de ambos servicios de regulación entre los bosques secundarios se puede deber, al igual que con la cobertura del dosel, por las diferencias en la disponibilidad de agua (Becknell *et al.*, 2012; Poorter *et al.*, 2016; Lewis *et al.*, 2015), y por las diferencias en la estructura y composición de los mismos. El almacén de C varía con la diversidad de especies arbóreas (Hall *et al.*, 2012), y las tasas de crecimiento de las especies leñosas están ligados con los atributos funcionales de las mismas (Poorter *et al.* 2008; Rozendaal *et al.*, 2016). Asimismo, el régimen de manejo previo al abandono también tiende afectar la oferta potencial de ambos servicios a largo plazo, en dónde el incremento en la intensidad de uso del suelo reduce de manera importante la velocidad y la trayectoria sucesional de éstos (Trilleras *et al.*, 2015).

Los resultados encontrados proveen evidencia de fuertes disyuntivas y sinergias generadas entre servicios de provisión y regulación durante distintas etapas sucesionales. Los servicios de regulación son la base o sustentan los servicios de provisión, y por ende



son importantes para que estos ecosistemas tengan la capacidad de recuperarse ante un disturbio (Raudsepp-Hearne *et al.*, 2010). Aquellas relaciones directas entre servicios que generan sinergias y disyuntivas durante la sucesión se pueden explicar con base en procesos ecológicos.

Los servicios de forraje y captura de C responden positivamente ante el proceso de regeneración natural de pastizales a bosques secundarios, generando la vez disyuntivas y sinergias con el resto de los servicios durante la sucesión. Las herbáceas y trepadoras, entre ellas especies forrajeras, fueron las primeras en colonizar y dominar después del abandono de los sitios. Debido a que la mayoría de estas especies pioneras son incapaces de crecer y/o reproducirse bajo su propia sombra, la dominancia del dosel está limitada a esta comunidad (Guariguata & Ostertag, 2001). Esto significa que existe menor número de individuos leñosos y baja riqueza de especies, lo cual aminora la oferta potencial de almacén de C y recursos múltiples en las etapas tempranas.

Las sinergias entre los recursos múltiples, la regulación microclimática y el almacén de C encontradas durante el análisis general de la sucesión, muy probablemente se debe a la dependencia del mismo proceso ecológico que es la productividad primaria neta (Lohbeck & Martinez-Ramos, 2015; Van Breugel *et al.*, 2006). Durante el proceso sucesional hay un reemplazamiento de especies, lo que significa que las especies pioneras son sustituidas por especies arbustivas, arbóreas y trepadoras leñosas a medida que avanza la sucesión, favoreciendo el incremento en la tasa de captura de C y la cobertura del dosel (servicio de regulación microclimática) (Hall *et al.*, 2012; Quesada *et al.*, 2009). Una vez que el dosel está dominado por especies arbóreas de mayor altura, éstos pueden ser reemplazados por otras especies tolerantes a la sombra (Guariguata & Ostertag, 2001; Rozendaal *et al.*, 2016). El incremento de la biomasa es clave en el aumento de la capacidad de la vegetación para producir recursos con múltiples beneficios a través de tallos leñosos, raíces gruesas, semillas, frutos, flores y hojas (Becknell *et al.*, 2012; Lohbeck & Martinez-Ramos, 2015; Urbano & Keeton, 2017).

El conjunto de dichas sinergias terminan repercutiendo negativamente en la oferta de forraje. El incremento en la cobertura del dosel, la densidad de los árboles y la composición de especies limitan la disponibilidad de luz en la comunidad del sotobosque

(Guariguata & Ostertag, 2001; Quesada *et al.*, 2009; Lebrija-Trejos *et al.* 2011). Lo que significa que las especies arbóreas y arbustivas compiten con las herbáceas forrajeras por luz, agua, nutrientes, y espacio, por lo que el efecto es mayor en la medida que los requerimientos son similares.

### **5.1 Implicaciones para los usuarios y beneficiarios en el manejo del bosque tropical seco secundario.**

A partir de los resultados anteriores se pueden explorar las posibles implicaciones para los distintos tipos de usuarios y beneficiarios así como prácticas de manejo complementarias al proceso de regeneración y sucesión secundaria. Lo anterior con la finalidad de equilibrar la oferta de aquellos servicios críticos tanto para los pobladores locales como para la comunidad global durante la sucesión. El ejidatario es guardián de los servicios privados-locales y públicos-globales, por lo que sus decisiones de manejo tienen repercusiones en la oferta y mantenimiento de ambos tipos de servicios.

Si bien el ejidatario se beneficia de la oferta máxima de forraje en las etapas tempranas de la sucesión, también puede hacerlo en las etapas avanzadas y maduras pero en reducidas proporciones. En los bosques sucesionales y maduros, el ejidatario se beneficia del incremento de recursos múltiples a través del autoconsumo o comercialización a escala local al igual que de la regulación microclimática al hacer uso activo de la sombra para él y su ganado. Ahora bien, la cantidad de sombra que se estimó aquí no es necesariamente la variable más crítica para el ejidatario. De hecho, muchos prefieren un solo árbol de gran dosel que genere mucha sombra a una gran extensión de bosque secundario con poca sombra (Sánchez, 2016).

El almacén y la captura de C contribuye potencialmente con la mitigación de las emisiones de carbono por procesos industriales en América Latina y el Caribe en la última década (Chazdon *et al.*, 2016), pero aquí también observamos que contribuye directa e indirectamente en la oferta potencial de otros servicios de provisión y regulación a nivel local. A la fecha no existen pagos por servicio de almacenamiento y captura de C en el sitio de estudio, lo cual podría representar una oportunidad en el futuro para compensar

directamente al ejidatario por los servicios ecosistémicos que ofrecen y resguardan así como generar incentivos económicos para promover la regeneración natural de los bosques y no a la tala.

Los ejidatarios pueden complementar la intervención pasiva de la sucesión con la implementación de prácticas agrosilvopastoriles para promover o incrementar la oferta de servicios de provisión agropecuarios y forestales a largo plazo, disminuyendo así las disyuntivas tanto biofísicas como económicas entre servicios de provisión y de regulación (Naime, 2016; Lazos-Chavero *et al.*, 2016). Los sistemas agrosilvopastoriles agrupan un conjunto de técnicas de uso de la tierra que implica la combinación o asociación deliberada del componente (1) forestal o silvícola (silvestre), principalmente leñosos y perennes; (2) agrícola (cultivos); y (3) el manejo de animales silvestres, en proceso de domesticación o domesticados, con el objetivo de optimizar la producción del sistema y procurar un rendimiento sostenido (Dagang & Nair, 2003; Jose, 2009; Moreno-Calles, *et al.*, 2013) Estas combinaciones pueden ser simultáneas o secuenciales en el tiempo y en el espacio (Dagang & Nair, 2003; Jose, 2009).

Se ha documentado en regiones con condiciones climáticas similares que el uso de árboles forrajeros nativos favorece la oferta potencial de forraje, la diversidad arbórea y aumenta la oferta en servicios de regulación como el almacén de C (Barrance *et al.*, 2003; Dagang & Nair, 2003; Naime, 2016). La oferta potencial de los recursos múltiples y regulación microclimática se puede mantener e incluso incrementar al favorecer la presencia de individuos arbóreos de gran tamaño y densidades, los cuales pueden irse modificando de acuerdo a las necesidades y preferencias del ejidatario (Godínez, 2011; Lazos-Chavero *et al.*, 2016), tal como lo vienen haciendo los ejidatarios en Chamela para regular la oferta de sombra para su ganado (Sánchez, 2016). Al favorecer aquellas especies con elevadas tasas de captura se pueden promover una rápida acumulación de biomasa y así acelerar la recuperación del volumen de madera y almacenamiento de carbono (Sutherland *et al.*, 2016).

Desde otra perspectiva, los sistemas agrosilvopastoriles pueden proporcionar a los ejidatarios una diversificación de sus ingresos y eventualmente una estabilidad económica a

largo plazo (Lazos-Chavero *et al.*, 2016). Exploraciones participativas con los ejidatarios en la región de Chamela revelan una gran inclinación por ambas estrategias ya que consideran que éstas no demandan grandes cambios en sus actividades cotidianas, y a la vez son viables dentro de su actual contexto cultural, económico, sociopolítico y biofísico (Lazos-Chavero *et al.*, 2016).

Las interacciones entre servicios identificadas en el presente estudio son un reflejo de la oferta potencial de servicios asociados a la sucesión secundaria, pero no de la demanda, uso ni tampoco los factores socioeconómicos que promueven las decisiones de manejo. Si bien los bosques tropicales secundarios avanzados y maduros ofrecen una gama importante de servicios ecosistémicos, la transformación de estos bosques a pastizales responde a múltiples factores incluyendo los estímulos gubernamentales a la actividad ganadera y los precios de mercado.

Al implementar mecanismos efectivos y de bajo costo como la regeneración y sucesión secundaria, observamos que es posible recuperar hasta cierto grado las funciones ecosistémicas y el paquete de servicios que éstos proveen asociados a la sucesión del bosque tropical seco, cuyos beneficios son de gran relevancia tanto para los pobladores de las zonas rurales de los trópicos como la comunidad global. Esto permitiría elevar los bosques tropicales secundarios, particularmente los secos, a un nuevo estatus donde se remueva el estigma de sitios poco útiles, degradados y/o abandonados.

## **5.2 Ventajas y limitaciones de la aproximación metodológica**

Al complementar el uso de cronosecuencias con estudios dinámicos, se fortaleció el análisis de los cambios en la oferta potencial de servicios ecosistémicos durante la sucesión. A diferencia de estudios cuya principal aproximación es el uso de cronosecuencias, aquí se pudieron obtener detalles a escalas menores como las variaciones interanuales y entre sitios así como información relativamente suficiente para explorar interacciones entre servicios durante la sucesión.

Este estudio muestra claras oportunidades para evaluar las trayectorias de oferta potencial de servicios ecosistémicos durante la sucesión a partir de atributos ecológicos, los cuales resultan fáciles de medir y cuantificar, y pueden ser fácilmente operacionalizada en otros bosques secundarios. Finalmente, este trabajo puede contribuir a avanzar los estudios sobre dinámica de bosques tropicales secundarios, generados por redes de investigación internacionales como la red de estudio de bosques tropicales secundarios, 2ndFOR (Poorter *et al.*, 2016), sobre la dinámica de recuperación de oferta de servicios ecosistémicos. La aplicación de las metodologías desarrolladas aquí permite mostrar la amplia gama de recursos útiles, y en particular de recursos forrajeros, disponibles como resultado de la regeneración a gran escala de los bosques tropicales secundarios.

## **6. Conclusión**

Los actores locales y la comunidad global se pueden beneficiar de la oferta de la mayoría de los servicios ecosistémicos analizados al posibilitar la sucesión del bosque tropical seco en la región de Chamela-Cuixmala, México. Los cambios en la oferta potencial de servicios durante la sucesión fueron explicados en gran medida por la edad de abandono, exceptuando forraje que no mostró relación alguna. La oferta potencial de forraje tiende ligeramente a reducirse, mientras que el resto de los servicios incrementa durante las primeras dos décadas de la sucesión. Aunque los servicios de provisión y regulación presentan disyuntivas entre ellos durante la sucesión, los usuarios se pueden beneficiar por las sinergias generadas entre dichos servicios. Las decisiones de manejo del ejidatario tienen repercusiones en la oferta potencial y el mantenimiento de ambos de tipos de servicios, por lo que los resultados obtenidos permiten explorar estrategias de manejo cuya finalidad es equilibrar la oferta de aquellos servicios críticos para los pobladores locales, como la obtención de recursos de autoconsumo, y para la comunidad global mediante la mitigación del cambio climático. El presente estudio no sólo contribuye al entendimiento sobre la oferta potencial de servicios ecosistémicos y las interacciones entre éstos durante la sucesión del bosque tropical seco, sino también aporta nuevas perspectivas sobre el potencial de estos ecosistemas en ofrecer servicios locales y privados. Además de reforzar la importancia de la regeneración natural y sucesión ecológica como mecanismos efectivos y de bajo costo para la recuperación de la oferta de múltiples servicios en bosques tropicales secundarios.

## Referencias

- Abaye, A., Tech, V., Teutsch, C. 2009. The nutritive value of common pasture weeds and their relation to livestock nutrient requirements. Virginia Cooperative Extension. Publication 418-150. Virginia State University. USA.
- Aide, T. M., Zimmerman, J.K., Herrera, L., Rosario, M., Serrano, M., 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *For. Ecol. Manage.* 77, 77–86. doi:10.1016/0378-1127(95)03576-V
- Aguirre-Mendoza, Z., 2013. Guía de métodos para medir la biodiversidad. Universidad Nacional de Loja, Ecuador, pp. 57-59.
- Anderson, D. R. 2008. *Model Based Inference in the Life Sciences*. New York: Springer. 55-60
- Ann M. Thro., Alan T. W., Barker G.F., 1990. Weed Potential of the Forage Legume *Aeschynomene* (*Aeschynomene americana*) in Rice (*Oryza sativa*) and Soybeans (*Glycine max*). *Weed Technology*, 4(2), 284–290. Obtenido de: <http://www.jstor.org/stable/3987074>.
- Arellano, J.A., Salvador, J., Tun, J., Cruz-Bojórquez, M. 2003. Nomenclatura, forma de vida, uso, manejo y distribución de las especies vegetales de la Península de Yucatán. *Etnoflora Yucateca*. Fascículo No. 20. UADY. Mérida, México. ISBN 970-698-038-5
- Arroyo-rodríguez, V., Melo, F.P.L., Martínez-ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R.L., Meave, J.A., Norden, N., Leal, I.R., Tabarelli, M., 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. 92, 326–340. doi:10.1111/BRV.12231
- Balvanera, P., Castillo, A., Martínez-Harms, M.J., 2011. Chapter 5. Ecosystem Services in Seasonally Dry Tropical Forests. *Ecosystem services in seasonally dry tropical forest*. In: Dirzo, R., Young, H.S., Mooney, H.A., Ceballos, G. (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forest. Ecology and Conservation*. Island Press, Washington, D.C., USA. 259-278
- Barrance, A.J., Flores, L., Padilla, E., Gordon, J.E., Schreckenberg, K., 2003. Trees and farming in the dry zone of southern Honduras I: campesino tree husbandry practices. *Agrofor. Syst.* 59, 97–106. doi:10.1023/A:1026347006022
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01.

- Becknell, J.M., Kissing Kucek, L., Powers, J.S., 2012. Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: A literature review and global synthesis. *For. Ecol. Manage.* 276, 88–95. doi:10.1016/j.foreco.2012.03.033
- Bennett EM, Peterson GD, Gordon LJ. 2009. Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecol Lett.* 12:1394–1404.
- Bojórquez, J.A. 2014. Generación de modelos alométricos para cuantificar la biomasa en pie de bosques tropicales secundarios en la región de Chamela, Jalisco, México. Msc. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Burgos, A., & J. M. Maass. 2004. Vegetation change associated with land- use in tropical dry forest areas of western Mexico. *Agric. Ecosyst. Environ.* 104: 475–481
- Caballero J, & L. Cortes. 1982-2016. Base de Datos Etnobotánicas de Plantas de México (BADEPLAM). Jardín Botánico, IB-UNAM.
- Castillo, A., Magaña, A., Pujadas, A., Martínez, L., Godínez, C., 2005. Understanding the interaction of rural people with ecosystems: A case study in a tropical dry forest of Mexico. *Ecosystems* 8, 630–643. doi:10.1007/s10021-005-0127-1
- Cao, S., et al., 2016. Estimation of aboveground net primary productivity in secondary tropical dry forests using the Carnegie–Ames–Stanford approach (CASA) model. *Environmental Research Letters*, Volume 11, Number 7. <http://dx.doi.org/10.1088/1748-9326/11/7/075004>.
- Chazdon, R.L., Broadbent, E.N., Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., Zambrano, A.M.A., Aide, T.M., Balvanera, P., Becknell, J.M., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Craven, D., Almeida-Cortez, J.S., Cabral, G.A.L., de Jong, B., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Duran, S.M., Espirito-Santo, M.M., Fandino, M.C., Cesar, R.G., Hall, J.S., Hernandez-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Letcher, S.G., Lohbeck, M., Martinez-Ramos, M., Massoca, P., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., Munoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Orihuela-Belmonte, E., Pena-Claros, M., Perez-Garcia, E.A., Piotto, D., Powers, J.S., Rodriguez-Velazquez, J., Romero-Perez, I.E., Ruiz, J., Saldarriaga, J.G., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Swenson, N.G., Uriarte, M., van Breugel, M., van der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H., Vieira, I.C.G., Bentos, T.V., Williamson, G.B., Poorter, L., 2016. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Sci. Adv.* 2, e1501639–e1501639. doi:10.1126/sciadv.1501639
- Chazdon, R.L., Guariguata, M.R., 2016. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. *Biotropica* 48, 716–730. doi:10.1111/bosques tropicales p.12381

- Chazdon, R.L., Uriarte, M., 2016. Natural regeneration in the context of large-scale forest and landscape restoration in the tropics. *Biotropica* 48: 709–715.
- Chazdon, R.L., Harvey, C. a., Komar, O., Griffith, D.M., Ferguson, B.G., Martínez-Ramos, M., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L., van Breugel, M., Philpott, S.M., 2009. Beyond Reserves: A Research Agenda for Conserving Biodiversity in Human-modified Tropical Landscapes. *Biotropica* 41, 142–153. doi:10.1111/j.1744-7429.2008.00471.x
- Chazdon, R.L., 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 6, 51–71. doi:10.1078/1433-8319-00042
- Chazdon R.L., Coe F.G., 1999. Ethnobotany of woody species in second-growth, old-growth, and selectively logged forests of northeastern Costa Rica. *Conservation Biology* 13: 1312–1322.
- Chokkalingam U., De Jong W, Smith J & Sabogal C (2001) Tropical secondary forests in Asia: introduction and synthesis. *Journal of Tropical Forest Science* 13: 563–576
- Cook, B.G., Pengelly, B.C., Brown, S.D., Donnelly, J.L., Eagles, D.A., Franco, M.A., Hanson, J., Mullen, B.F., Partridge, I.J., Peters, M. and Schultze-Kraft, R. (2005). Tropical Forages: an interactive selection tool. CSIRO, DPI&F (Qld), CIAT and ILRI, Brisbane, Australia. Obosques tropicales enido de: <http://www.tropicalforages.info>
- Cotler, H., E. Duran, & E. Siebe, 2002. Caracterización morfo-edafológica y calidad de sitio de un bosque tropical caducifolio. In F. A. Noguera, J. H. Vega, A. N. Garc?1a-Aldrete, and M. Quesada (Eds.). *Historia Natural de Chamela*, pp. 17–79. Instituto de Biolog?1a, Uni- versidad Nacional Autonoma de M? exico, Mexico City, Mexico.
- Coulloudon, B., et al., 1999. Sampling Vegetation Attributes. Interagency technical reference: U.S. Department of Agriculture, U.S. Department of Interior.
- Cord, A.F., B. Bartkowski, M. Beckmanna, A. Dittrich , K. Hermans-Neumanna,c, A. Kaima, Nele Lienhoop b, K. Locher-Krause a, J.Priess a, C. Schröter-Schlaack b, N. Schwarza,f, R. Seppelt a,d, M.Strauch a,T.Václavík a,e, M. Volk. 2017.Towards systematic analyses of ecosystem service trade-offs and synergies: Main concepts, methods and the road ahead. *Ecosystem Services*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecoser.2017.07.012>
- Dagang, A.B.K., Nair, P.K., 2003. Silvopastoral research and adoption in Central America: recent findings and recommendations for future directions. *Agrofor. Syst.* 59, 149–155. doi:10.1007/BF00115736



- Deng, X., Li, Z., Gibson, J., 2016. A review on trade-off analysis of ecosystem services for sustainable land-use management. *J. Geogr. Sci.* 26, 953–968. doi:10.1007/s11442-016-1309-9
- De Groot, R.S., Alkemade, R., Braat, L., Hein, L., Willemsen, L., 2010. Challenges in integrating the concept of ecosystem services and values in landscape planning, management and decision making. *Ecol. Complexity* 7, 260–272
- Elzinga, C.L., *et al.*, 1998. *Measuring & Monitoring Plant Populations*. University of Nebraska, Bureau of Land Management, US Department of Interior.
- García-Oliva, F., Camou, A., & Maass, J.M., 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. In F. A. Noguera, J. H. Vega, A. N. García-Aldrete, and M. Quesada (Eds.). *Historia Natural de Chamela*, pp. 3–10. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- Godínez, M.C. 2011. Plantas útiles y potencialmente útiles del bosque tropical seco presentes en Chamela, Jalisco, México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, México.
- Guariguata, M.R., Ostertag, R., 2001. Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *For. Ecol. Manage.* 148, 185–206. doi:10.1016/S0378-1127(00)00535-1
- Hall, J.M., Holt, T. Van, Daniels, A.E., Balthazar, V., Lambin, E.F., Forest, F.Á., Redd, A., 2012. Trade-offs between tree cover, carbon storage and floristic biodiversity in reforesting landscapes. 1135–1147. doi:10.1007/s10980-012-9755-y
- Heike-Vibrans, (ed), 2009. *Malezas de México*. México, CONABIO. Consultado el 12/02/2016 en: <http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/poaceae/rhynchelytrum-repens/fichas/ficha.htm>
- Heike-Vibrans, (ed), 2010. *Malezas de México*. México, CONABIO. Consultado el 12/02/2016 en: <http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/acanthaceae/elytraria-imbricata/fichas/ficha.htm#6.%20Impacto%20e%20importancia>
- Hernandez, S. & Benavides, J., 1995. Potencial forrajero de especies leñosas de los bosques secundarios de El Petén, Guatemala. *Agroforesteria en las Americas*, Año 2 No. 6.
- Hoekstra, J.M., Boucher, T.M., Ricketts, T.H., Roberts, C., 2005. Confronting a biome crisis: Global disparities of habitat loss and protection. *Ecol. Lett.* 8, 23–29. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00686.x

- Jaramillo, V., Martínez-Yrizar, A., Sanford R., 2011. Primary productivity and biogeochemistry of seasonally dry tropical forests, pp 18–36 In: Dirzo R, Young H, Mooney H, Ceballos G (eds) *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*, pp 210–235. Island Press, London, UK, 408 p. ISBN: 9781597267038
- Jaramillo, V.J., Kauffman, J.B., Rentería-Rodríguez, L., Cummings, D.L., Ellingson, L.J., 2003. Biomass, Carbon, and Nitrogen Pools in Mexican Tropical Dry Forest Landscapes. *Ecosystems* 6, 609–629. doi:10.1007/s10021-002-0195-4
- Johnson, E.A., Miyanishi, K., 2008. Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecol. Lett.* 11, 419–431. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01173.x
- Jose, S., 2009. Agroforestry for ecosystem services and environmental benefits: an overview. *Agrofor. Syst.* 76, 1–10. doi:10.1007/s10457-009-9229-7
- Kauffman, J. B., Hughes, R. F., Heider, C. 2009. Carbon pool and biomass dynamics associated with deforestation, land use, and agricultural abandonment in the neotropics. *Ecological Applications* 19:1211-1222.
- Kennard, D.K., 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *J. Trop. Ecol.* 18, 53–66. doi:10.1017/S0266467402002031
- Lazos-Chavero, E., Zinda, J., Bennett-Curry, A., Balvanera, P., Bloomfield, G., Lindell, C., Negra, C., 2016. Stakeholders and tropical reforestation: challenges, trade-offs, and strategies in dynamic environments. *Biotropica* 48, 900–914. doi:10.1111/bosques tropicales p.12391
- Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez-García, E.A., Meave, J.A., 2008. Successional Change and Resilience of a Very Dry Tropical Deciduous Forest Following Shifting Agriculture. *Biotropica* 40, 422–431. doi:10.1111/j.1744-7429.2008.00398.x
- Lewis, S. L., D. P. Edwards, D. Galbraith. 2015. Increasing human dominance of tropical forests. *Science* 349: 827–832.
- Lohbeck, M., Martínez-Ramos, M., 2015. Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession 96, 1242–1252. doi:10.1890/14-0472.1
- Maass, J.M., Balvanera, P., Castillo, A., Daily, G.C., Mooney, H. a, Ehrlich, P., Quesada, M., Miranda, A., Jaramillo, V.J., García-oliva, F., Martínez-yrizar, A., Cotler, H., López-blanco, J., Pérez-jiménez, A., Búrquez, A., Tinoco, C., Ceballos, G., Barraza, L., Ayala, R., 2005. *Ecosystem Services of Tropical Dry Forests: Insights from*

Long-term Ecological and Social Research on the Pacific Coast of Mexico. *Ecol. Soc.* 10, 17. doi:10.1890/1051-0761(2001)10[17]2.0.CO;2

- Marín-Spiotta, E., Silver, W.L., Ostertag, R., 2007. Long-term patterns in tropical reforestation: plant community composition and aboveground biomass accumulation. *Ecol. Appl.* 17, 828–839. doi:10.1890/06-1268
- Martínez-Ramos, M., Barraza, L., Balvanera, P., Benitez-Malvido, J., Bongers, F., Castillo Álvarez, A., Cuarón, A.D., Ibarra-Manriquez, G., Paz, H., Pérez-Jiménez, A., Quesada Avendaño, M., Pérez-Salicrup, D.R., Sanchez-Azofeifa, G. a, Schondube, J.E., Stoner, K., Alvarado Diaz, J., Boege, K., Del-Val, E., Favila Carillo, M.E., Suazo-Ortuño, I., Luis Daniel Ávila-Cabadilla, Añorve, M.Y.Á., Ramírez, M.C., Mandujano, J.C., Badilla, O.C., Peña, E.I.D. La, Domínguez, A.C., Gutiérrez, M.D.C.G., Bonilla, A.P.G., Pierro, A.M.G. Di, Durán, B.F., González, W. a G., Ordoñez, O.H., Kaláscka, M., Lohbeck, M., López-Carretero, A., Ascencio, C.M., Maza-Villalobos, S., Méndez-Toribio, M., Mora-Ardila, F., Muench, C., Guerrero, C.B.P., Pérez, L.F.P., Pérez, M.E.P., García, F.P., Rocha, A.R., Ortega, M.R., Rodríguez-Velázquez, J., Schroeder, N.M., Trilleras-Motha, J., Breugel, M. Van, Sleen, P. Van Der, Galaviz, E.V., Hernández, I.Z., 2012. Manejo de bosques tropicales: bases científicas para la conservación, restauración y provechamiento de ecosistemas en paisajes rurales. *Investig. Ambient.* 4, 111–129.
- Martínez-Yrizar, A., 1995. Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forests. In: Bullock, S.H., Mooney, H.A. (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 326–345.
- Maza-Villalobos, S., Balvanera, P., Martínez-Ramos, M., 2011. Early Regeneration of Tropical Dry Forest from Abandoned Pastures: Contrasting Chronosequence and Dynamic Approaches. *Biotropica* 43, 666–675. doi:10.1111/j.1744-7429.2011.00755.x
- Mazerolle, M. J., 2016. AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 2.0-4. <http://CRAN.R-project.org/package=AICcmodavg>.
- Mejía, M.T. & Dávila, P.D., 1992. Gramíneas útiles de México: 317. *Lasiacis ruscifolia* (pp 162). México, D.F. UNAM.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and human well-being: Biodiversity synthesis*. World Resources Institute, Washington, District of Columbia
- Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R.S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., Gordon, J.E., 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *J. Biogeogr.* 33, 491–505. doi:10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x

- Mooney, h. a., Medina, e. & Bullock, S. H. 1995. Introduction. Pp. 1-8 in Bullock, S. H., Mooney, H. A. & Medina, E. (eds). *Seasonally dg tropical forests*. Cambridge University Press.
- Mora, F., Balvanera, P., García-Frapolli, E., Castillo, A., Trilleras, J.M., Cohen-Salgado, D., Salmerón, O., 2016. Trade-offs between ecosystem services and alternative pathways toward sustainability in a tropical dry forest region. *Ecol. Soc.* 21, art45. doi:10.5751/ES-08691-210445
- Mora, F., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Pérez-Jiménez, A., Trilleras, J., Balvanera, P., 2015. Testing chronosequences through dynamic approaches: time and site effects on tropical dry forest succession. *Biotropica* 47, 38–48.
- Moreno-Calles, A. I., V. M. Toledo y A. Casas, 2013. Los sistemas agroforestales tradicionales de México: Una aproximación biocultural. *Botanical Sciences* 91(4): 375-398
- Naime, J.C. 2016. Valoración económica de cuatro servicios ecosistémicos de la Región de Chamela, Jalisco, México. Bsc. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Natural Resources Conservation Service (NRCS), 2005. Central Region Seedling ID Guide for Native Prairie Plants. United States Department of Agriculture, USDA. Plant materials program: technical publications. Consultado 12/02/2016 en: [http://www.nrcs.usda.gov/Internet/FSE\\_PLANTMATERIALS/publications/mopmcp\\_u6313.pdf](http://www.nrcs.usda.gov/Internet/FSE_PLANTMATERIALS/publications/mopmcp_u6313.pdf)
- Norden, N., Angarita, H.A., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., Granzow-de la Cerda, I., van Breugel, M., Lebrija-Trejos, E., Meave, J.A., Vandermeer, J., Williamson, G.B., Finegan, B., Mesquita, R., Chazdon, R.L., 2015. Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 112, 8013–8. doi:10.1073/pnas.1500403112
- Orihuela-Belmonte, D.E., de Jong, B.H.J., Mendoza-Vega, J., Van der Wal, J., Paz-Pellat, F., Soto-Pinto, L., Flamenco-Sandoval, A., 2013. Carbon stocks and accumulation rates in tropical secondary forests at the scale of community, landscape and forest type. *Agric. Ecosyst. Environ.* 171, 72–84. doi:10.1016/j.agee.2013.03.012
- Peña-Claros, M., 2003. Changes in Forest Structure and Species Composition during Secondary Forest Succession in the Bolivian Amazon 1. *Biotropica* 35, 450–461.
- Pickett, S. T. A., 1989. Space-for-time substitution as an alternative to long- term studies. in g. e. likens (ed.). *Long-term studies in ecology. approaches and alternatives*, pp. 110–135. springer-verlag, new york, new york.

- Pinheiro, J.C., Bates, D., 2000. *Mixed-Effects Models in S and S-Plus*. New York: Springer
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T.M., Almeyda Zambrano, A.M., Balvanera, P., Becknell, J.M., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Broadbent, E.N., Chazdon, R.L., Craven, D., de Almeida-Cortez, J.S., Cabral, G.A.L., de Jong, B.H.J., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., César, R.G., Hall, J.S., Hernandez-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Letcher, S.G., Licona, J.-C., Lohbeck, M., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Massoca, P., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., de Oliveira, A.A., Orihuela-Belmonte, E., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotta, D., Powers, J.S., Rodríguez-Velázquez, J., Romero-Pérez, I.E., Ruíz, J., Saldarriaga, J.G., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Swenson, N.G., Toledo, M., Uriarte, M., van Breugel, M., van der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vicentini, A., Vieira, I.C.G., Bentos, T.V., Williamson, G.B., Rozendaal, D.M.A., 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* 530, 211–214. doi:10.1038/nature16512
- Portillo-Quintero, C., Sanchez-Azofeifa, A., Calvo-Alvarado, J., Quesada, M., do Espirito Santo, M.M., 2015. The role of tropical dry forests for biodiversity, carbon and water conservation in the neotropics: lessons learned and opportunities for its sustainable management. *Reg. Environ. Chang.* doi:10.1007/s10113-014-0689-6
- Quero, A., Quiroz J.F., y Jiménez, L., 2007. Evaluación de especies forrajeras en América tropical, avances o status quo. *Interciencia*. Agosto, Volumen 32 N° 8.
- Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Alvarez-Añorve, M., Stoner, K.E., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espírito-Santo, M.M., Fagundes, M., Fernandes, G.W., Gamon, J., Lopezaraiza-Mikel, M., Lawrence, D., Morellato, L.P.C., Powers, J.S., Neves, F. de S., Rosas-Guerrero, V., Sayago, R., Sanchez-Montoya, G., 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *For. Ecol. Manage.* 258, 1014–1024. doi:10.1016/j.foreco.2009.06.02
- R Development Core Team. 2017. *R: a Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ravelle, W., 2016 *psych: Procedures for Personality and Psychological Research*, Northwestern University, Evanston, Illinois, USA. Obtenido en: <https://CRAN.R-project.org/package=psych> Version = 1.6.9.
- Raudsepp-Hearne C, Peterson GD, Bennett EM. 2010. Ecosystem service bundles for analyzing tradeoffs in diverse landscapes. *Proc Natl Acad Sci.* 107:5242–5247.
- Renard, D., Rhemtulla, J.M., Bennett, E.M., 2015. Historical dynamics in ecosystem service bundles. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 201502565

- Rodríguez JPT, Beard TD, Bennett EM, Cumming GS, Cork S, Agard J, Dobson AP, Peterson GD. 2006. Trade-offs across space, time, and ecosystem services. *Ecol Soc.* 11:28
- Rozendaal, D.M.A., R. L. Chazdon, F. Arreola-Villa, P. Balvanera, T. V. Bentes, Juan M., Dupuy J. L. Hernández-Stefanoni., C. C. Jakovac, E. E. Lebrija-Trejos, M. Lohbeck, M. Martínez-Ramos, Paulo E. S. Massoca Jorge A. Meave, Rita C. G. M, F. Mora, E. A. Pérez-García I. E. Romero-Pérez, I. Saenz-Pedroza, M. van Breugel, G. B. Williamson, F. Bongers 2016. Demographic Drivers of Aboveground Biomass Dynamics During Secondary Succession in Neotropical Dry and Wet Forests. *Ecosystems* (2017) 20: 340–353
- Sánchez-Azofeifa, G.A., Quesada, M., Rodríguez, J.P., Nassar, J.M., Stoner, K.E., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E.L., Calvo-Alvarado, J.C., Kalacska, M.E.R., Fajardo, L., Gamon, J. a, Cuevas-Reyes, P., 2005. Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica* 37, 477–485. doi:10.1111/j.1744-7429.2005.00066.x
- Sánchez, M.M. 2016. Godínez, M.C. 2011. Uso de servicios ecosistémicos en el bosque tropical seco secundario de la región de Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, México.
- Silver, W.L., Ostertag, R., Lugo, A.E., 2000. The Potential for Carbon Sequestration Through Reforestation of Abandoned Tropical Agricultural and Pasture Lands. *Restor. Ecol.* 8, 394–407. doi:10.1046/j.1526-100x.2000.80054.x
- Sutherland, I.J., Bennett, E.M., Gergel, S.E., 2016. Recovery trends for multiple ecosystem services reveal non-linear responses and long-term tradeoffs from temperate forest harvesting. *For. Ecol. Manage.* 374, 61–70. doi:10.1016/j.foreco.2016.04.037
- Tallis, H., Mooney, H., Andelman, S., Balvanera, P., Cramer, W., 2012. A Global System for Monitoring Ecosystem Service Change. *Bioscience* 62, 977–986. doi:10.1525/bio.2012.62.11.7
- Trilleras J.M. Jenny M., Jaramillo, V. J. Vega, E.V., Balvanera, P. 2015. Effects of livestock management on the supply of ecosystem services in pastures in a tropical dry region of western Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 211 133–144
- Trejo, I., 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest a national and local analysis in Mexico. *Biol. Conserv.* 94, 133–142. doi:10.1016/S0006-3207(99)00188-3
- Putz, F.E., Redford K.H., 2010. The importance of Defining “Forest”: Tropical Forest Degradation, Deforestation, Long-term Shifts, and further Transitions. *Biotropica*, 42, 10-20

- Urbano, A.R., Keeton, W.S., 2017. Carbon dynamics and structural development in recovering secondary forests of the northeastern U.S. *For. Ecol. Manage.* 392, 21–35. doi:10.1016/j.foreco.2017.02.037
- Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *J. Trop. Ecol.* 22, 663–674. doi:10.1017/S0266467406003452
- Wright, S.J., 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends Ecol. Evol.* 20, 553–560. doi:10.1016/j.tree.2005.07.009