

## GRUPOS Y RASGOS FUNCIONALES COMO DIRECTRICES DE LA RESTAURACIÓN FORESTAL EN UN BOSQUE TROPICAL ESTACIONALMENTE SECO DEL ALTO BALSAS, MÉXICO

FRANCISCO MONTOYA-REYES<sup>1,2</sup>, JUAN IGNACIO VALDEZ-HERNÁNDEZ<sup>2</sup>, JORGE CORTÉS-FLORES<sup>3</sup>,  
 PATRICIA HERNÁNDEZ-DE LA ROSA<sup>2</sup>, TERESA MARGARITA GONZÁLES-MARTÍNEZ<sup>2</sup> Y LEONARDO BELTRÁN-RODRÍGUEZ<sup>4\*</sup>

<sup>1</sup>Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Campo Experimental Chetumal, Quintana Roo, México.

<sup>2</sup>Colegio de Postgraduados, Postgrado en Ciencias Forestales, Campus Montecillo, Texcoco, México.

<sup>3</sup>Jardín Botánico, Instituto de Biología, Sede Tlaxcala, Universidad Nacional Autónoma de México, Santa Cruz Tlaxcala, México.

<sup>4</sup>Laboratorio de Etnobotánica Ecológica, Jardín Botánico, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.

\*Corresponding author: [leonardo.beltran@ib.unam.mx](mailto:leonardo.beltran@ib.unam.mx)

### Resumen

**Antecedentes:** Los bosques tropicales estacionalmente secos (BTES) han sido degradados por actividades humanas, afectando negativamente su biodiversidad y funcionalidad. Por lo tanto, son necesarios enfoques que integren funciones ecológicas y conocimiento sociocultural para su restauración.

**Preguntas y Hipótesis:** ¿Reflejan los rasgos funcionales de las especies del BTES estrategias adquisitivas y conservativas que orienten su selección en restauración?

Se plantea que la identificación de estas estrategias funcionales facilita la selección de taxones con mayor pertinencia ecológica, fortaleciendo su papel como especies clave en procesos de recuperación del BTES.

**Descripción de datos:** Se evaluaron 14 rasgos funcionales en 21 especies leñosas de un BTES, para determinar la relevancia de los atributos funcionales en la conformación y selección de grupos de especies.

**Sitio y años de estudio:** Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, Alto Balsas, México 2024.

**Métodos:** Se midieron rasgos funcionales en 15 individuos por especie. Se identificaron GFP con base en la similitud de rasgos.

**Resultados:** Se identificaron cuatro GFP. Dos mostraron estrategias adquisitivas, uno estrategia conservativa y otro una estrategia mixta. La densidad de madera y el grosor de corteza fueron los rasgos estadísticamente determinantes para la definición de GFP.

**Conclusiones:** La identificación de GFP constituye un criterio robusto para seleccionar especies con potencial de restauración en BTES. Además, al integrarse con información sobre el valor cultural de las plantas, potencializa la aceptación de éstas en programas de restauración. Sin embargo, estos hallazgos requieren validación en contextos operativos más amplios.

**Palabras clave:** Atributos funcionales, diversidad funcional, ecología funcional, estrategias conservativas y adquisitivas, Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla.

### Abstract

**Background:** Seasonally dry tropical forests (SDTF) have been degraded by human activities, negatively affecting their biodiversity and functioning. Therefore, approaches that integrate ecological functions and sociocultural knowledge are required for their restoration.

**Questions and Hypotheses:** Do the functional traits of SDTF species reflect acquisitive and conservative strategies that guide their selection in restoration?

It is proposed that identifying these functional strategies facilitates the selection of taxa with greater ecological relevance, strengthening their role as key species in the recovery processes of SDTF.

**Data description:** Fourteen functional traits were evaluated in 21 woody species from a SDTF to determine the relevance of functional attributes in the formation and selection of species groups.

**Study site and dates:** Sierra de Huautla Biosphere Reserve, Upper Balsas, Mexico; 2024.

**Methods:** Functional traits were measured in 15 individuals per species. Functional groups were identified based on trait similarity.

**Results:** Four functional groups were identified. Two exhibited acquisitive strategies, one showed a conservative strategy, and another displayed a mixed strategy. Wood density and bark thickness were the traits that statistically determined the definition of the functional groups.

**Conclusions:** The identification of functional groups provides a robust criterion for selecting species with restoration potential in SDTF. Moreover, when integrated with information on the cultural value of plants, it enhances their acceptance in restoration programs. However, these findings require validation in broader operational contexts.

**Keywords:** Functional traits, functional diversity, functional ecology, acquisitive and conservative strategies, Sierra de Huautla Biosphere Reserve.

Este artículo se encuentra bajo los términos de la licencia Creative Commons Attribution License CCBY-NC (4.0) internacional.

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>



El estudio de la histéresis y de la recuperación de comunidades vegetales (Romero-Manzanares & García-Moya 2002, Lebrija-Trejos *et al.* 2011, Lohbeck *et al.* 2012) se ha basado en la evaluación de la diversidad taxonómica (Atkinson *et al.* 2022, Ladouceur *et al.* 2023), la cual asume equivalencia ecológica entre especies, sin considerar diferencias en funciones o historias evolutivas (Rosell *et al.* 2022, Martínez-Garza *et al.* 2022, Morrow 2024). Frente a estas limitaciones, la diversidad funcional evalúa cómo la variación en rasgos morfológicos, fisiológicos y fenológicos influye en procesos y servicios ecosistémicos (Petchey & Gaston 2006, Salgado 2016). Estos rasgos permiten identificar grupos funcionales de plantas (GFP), definidos como conjuntos de especies con características similares que responden de manera semejante a factores ambientales y generan efectos comparables en el ecosistema (Lavorel *et al.* 2007, Garnier *et al.* 2016, Funk *et al.* 2016). Analizar la diversidad funcional y determinar los GFP es clave para comprender la organización de las comunidades y guiar acciones de restauración.

En este contexto, las dinámicas de perturbación no solo implican la pérdida de especies, sino también la reducción de diversidad funcional, afectando la estructura y el funcionamiento de las comunidades (Orlandi *et al.* 2015). La funcionalidad del ecosistema depende de la diversidad y la dominancia de los rasgos que determinan los GFP presentes (Garnier *et al.* 2016). Una mayor diversidad de GFP incrementa la complejidad de interacciones dentro de las comunidades bióticas y su resiliencia frente a perturbaciones (McCloy *et al.* 2022, Correia & Lopes 2023). Por ejemplo, rasgos como la capacidad de rebrote, profundidad radicular o tolerancia al estrés hídrico favorecen la recuperación tras incendios o sequías (Garbowski *et al.* 2020, Jaureguiberry *et al.* 2020).

Estos aspectos cobran especial relevancia en los bosques tropicales estacionalmente secos (BTES), en los que la degradación avanza aceleradamente por cambios en el uso de la tierra, extracción de recursos y presión ganadera, comprometiendo su biodiversidad y funcionalidad ecosistémica (Miles *et al.* 2006, Cevallos-Solorzano *et al.* 2023, Galindo-Cruz *et al.* 2024). En México, aunque se han documentado las causas y consecuencias de este deterioro (Jiménez-Rodríguez *et al.* 2022, Martínez-Garza *et al.* 2022), persisten vacíos sobre su respuesta taxonómica y funcional (Calzada *et al.* 2018). En sitios con perturbación moderada la regeneración natural puede restituir la estructura y composición vegetal. Sin embargo, en áreas severamente degradadas es necesaria la restauración activa para recuperar la biodiversidad y los servicios ecosistémicos (Meli *et al.* 2017, Mesa-Sierra *et al.* 2022).

Bajo este escenario, priorizar especies con rasgos asociados a la sucesión ecológica -rebrote, raíces profundas, tolerancia a sequía- en los BTES permitiría diseñar protocolos de restauración más efectivos (Aerts & Honnay 2011, Cogollo-Calderón *et al.* 2020, Carlucci *et al.* 2020). En escenarios de escasa disponibilidad hídrica, como los que caracterizan a los BTES, las especies pueden adoptar estrategias conservativas, caracterizadas por uso eficiente de recursos (alta densidad de madera, baja capacidad fotosintética), o adquisitivas, con crecimiento rápido y uso intensivo de recursos (alta área foliar específica y alto contenido foliar de nitrógeno) (Reich 2014, Augusto *et al.* 2025). Estudios recientes han demostrado que algunas especies pueden combinar simultáneamente atributos de ambos extremos, mostrando estrategias mixtas, por ejemplo, al presentar rasgos conservativos en órganos subterráneos y adquisitivos en tejidos foliares, lo que amplía su capacidad de persistir bajo condiciones ambientales variables (Gorné *et al.* 2020, Fagundes *et al.* 2022). Del mismo modo, características como el tamaño y síndrome de dispersión de semillas, el grosor de corteza y el contenido de agua en tallo y raíz inciden directamente en sus capacidades de colonización, establecimiento y tolerancia en los BTES (Pineda-García *et al.* 2011, Werden *et al.* 2018, Rosell *et al.* 2022)

Además de los criterios ecológicos anteriormente descritos, el valor cultural de las especies -usos medicinales, alimenticios, rituales, ornamentales o simbólicos- también juega un papel importante, ya que puede incrementar la aceptación social y la sostenibilidad de los proyectos de restauración (González-Molina *et al.* 2022, Rodríguez-Hernández *et al.* 2024). Integrar simultáneamente criterios ecológicos y culturales posibilita la elección de especies que fortalezcan los procesos de restauración y fomenten las relaciones socioecológicas (Aerts & Honnay 2011, Suárez *et al.* 2012, Schultz *et al.* 2022, Do Carmo *et al.* 2023).

Pese a esos avances teórico-metodológicos, un desafío clave en la restauración continúa siendo la identificación de especies que restituyan estructura y composición vegetal, pero también funciones ecológicas esenciales (Carlucci *et al.* 2020), especialmente donde la regeneración natural es lenta y prevalecen las perturbaciones (Martínez-Garza *et*



En cuanto al uso de la tierra en la región, se caracteriza por la presencia de terrenos agrícolas y de pastoreo, principalmente de temporal, así como por parches de vegetación que incluyen BTES en distintos grados de perturbación y áreas de vegetación relativamente bien conservadas en laderas y colinas (Beltrán-Rodríguez *et al.* 2018). De acuerdo con Flores Franco *et al.* (2024) más del 90 % del paisaje está dominado por tipos de vegetación que se agrupan dentro del BTES, como el bosque caducifolio, el bosque espinoso y el bosque subcaducifolio.

*Registro de datos.* Se utilizó como referencia el estudio de Beltrán-Rodríguez *et al.* (2018) realizado en la misma región, en el que se evaluó la estructura y la diversidad arbórea del BTES. Con base en los valores más altos del Índice de Valor de Importancia Relativa (IVIr) descritos por Beltrán-Rodríguez *et al.* (2018), así como en los reportes de la literatura sobre la relevancia cultural de las especies en la región (Monroy-Ortiz 1997, Maldonado-Almanza 1997), se seleccionaron 21 especies. El IVIr se utilizó por ser un índice sintético que integra la densidad, frecuencia y dominancia de las especies, lo que refleja su importancia estructural en el bosque (Curtis & McIntosh 1951, Martínez-Meléndez *et al.* 2021). Al complementar este índice con información sobre el valor cultural, se ofrece una opción para la selección de especies en las etapas iniciales en el proceso de restauración, como lo ha sugerido Meli *et al.* (2014) para otras investigaciones en bosques tropicales de México.

Una vez seleccionadas las especies, se registraron los rasgos funcionales utilizando los protocolos establecidos por Cornelissen *et al.* (2003), Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013), Salgado (2016) y Díaz *et al.* (2016). Los rasgos funcionales fueron medidos en 15 individuos por especie con óptimo desarrollo ontológico y morfológico, expuestos a la luz solar, sanos y sin signos de daños por herbivoría o patógenos (Cornelissen *et al.* 2003). Los individuos se seleccionaron en campo mediante un muestreo dirigido que abarcó una superficie total de 157 ha dentro del paisaje de BTES, siguiendo el área de referencia establecida por Beltrán-Rodríguez *et al.* (2018), con el propósito de reflejar la heterogeneidad ambiental. Considerando la estacionalidad del BTES, los datos se recolectaron durante el año 2024 en dos periodos. Los rasgos vegetativos e hidráulicos se midieron en abril (estación de sequía), mientras que los rasgos foliares y regenerativos se registraron entre julio y septiembre (temporada de lluvias), cuando dichas estructuras se encontraban plenamente desarrolladas en todas las especies estudiadas. La independencia de las observaciones se garantizó al registrar cada especie en distintos sitios dentro del área de estudio, lo que minimizó la posibilidad de pseudorreplicación.

Se evaluaron rasgos morfológicos, foliares, hidráulicos y regenerativos documentados como relevantes para la regeneración del BTES. Estos rasgos han sido asociados con funciones clave como la captura y almacenamiento de carbono (Chave *et al.* 2009, Poorter *et al.* 2016), la provisión de hábitat (Garnier *et al.* 2016, Rosell *et al.* 2022), la regulación hídrica (Pineda-García *et al.* 2011, Jaureguiberry *et al.* 2020) y la recuperación de suelos degradados (Werden *et al.* 2018, Garbowski *et al.* 2020). Los rasgos evaluados se describen brevemente a continuación, pero una descripción detallada puede consultarse en la [Tabla S1](#).

**Rasgos vegetativos.**- La altura máxima (Hmax) se tomó con la ayuda de un clinómetro electrónico marca ECII D HA-GLÖF, el diámetro normal (DN) se tomó a 1.30 cm del suelo con una cinta diamétrica marca Forestry Suppliers. La forma de crecimiento (FC) se determinó conforme a los protocolos establecidos ([Tabla S1](#)). Las categorías evaluadas correspondieron a plantas leñosas, clasificadas en árboles y arbustos (Salgado 2016).

**Rasgos foliares.**- Para el área foliar (AF), se recolectó en la porción distal de cada individuo una muestra aleatoria que consistió en un promedio de tres hojas maduras completamente desarrolladas, las cuales no presentaban daños por patógenos ni signos de herbivoría. Estas hojas frescas fueron escaneadas utilizando un escáner Brother DCP-T520W. Posteriormente, se pesaron completamente hidratadas para obtener su masa fresca, después se secaron en un horno a 70 °C durante 48 horas. Tras el secado, se pesó la masa seca inmediatamente después de retirar las hojas del horno para determinar el contenido foliar de materia seca (CFMS) mediante la relación entre la masa seca y la masa fresca. El área foliar específica (AFE) se determinó utilizando el software ImageJ (Ferreira & Rasband 2011). El tipo de hoja (TH) se definió directamente en campo mediante la identificación de brotes en el peciolo y el tallo,

observando si presentaban un único limbo (hoja simple) o múltiples folíolos (hoja compuesta). La pubescencia (P) se evaluó directamente en campo con la ayuda de una lupa para registrar únicamente la presencia o ausencia de tricomas, sin realizar una clasificación anatómica o morfológica de éstos. Posteriormente, se realizó una verificación en gabinete a través de una revisión bibliográfica (Pennington & Sarukhán 2005).

**Rasgos Hidráulicos.**- Para el cálculo de la densidad de la madera (DM) se tomaron muestras del tallo a 30 cm del suelo utilizando un taladro de Pressler marca Haglöf, modelo BS009 de 1 cm de diámetro, extrayendo material de hasta 10 cm de profundidad de la parte externa del tallo (albura) en especies de madera muy dura se utilizó un sacabocado. Las muestras fueron rehidratadas colocándolas en frascos con agua para determinar su volumen mediante el método de desplazamiento de agua. Posteriormente, se secaron a 70 °C durante 72 horas y se pesaron para obtener la masa seca, finalmente, la densidad se calculó como la relación entre la masa seca (g) y el volumen rehidratado (cm<sup>3</sup>) de cada muestra. El grosor de la corteza (GC) se midió en campo utilizando un medidor de corteza marca HAGLÖF, evitando áreas con verrugas o espinas. Para especies de corteza dura, se utilizó un Vernier digital marca Mitutoyo, modelo CD-6"ASX para medir el grosor (mm) a partir de muestras extraídas del tronco principal. La presencia de exudados (EX) se evaluó en campo mediante una pequeña incisión en el tronco principal, clasificando los resultados como "presente" o "ausente". La estructura de la corteza superficial (ECS) se clasificó a partir de su textura en: lisa, ornamentada, rugosa, fisurada y escamosa, considerando la apariencia y características morfológicas de la corteza (Pennington & Sarukhán 2005, Pérez-Jiménez & Barajas-Morales 2011).

**Rasgos regenerativos.**- El síndrome de dispersión (SD) se asignó a partir de la literatura (Pennington & Sarukhán 2005, Arredondo-Amezcuca *et al.* 2015) y de observaciones en el campo.

*Identificación de grupos funcionales.* Los grupos funcionales de plantas (GFP) se identificaron agrupando las especies con base en la similitud de sus rasgos funcionales, sin considerar su relación filogenética (Cogollo Calderón *et al.* 2020, Fyllas *et al.* 2020, Yaseen *et al.* 2023). Este criterio permitió conformar grupos de especies con funciones ecológicas similares, validados mediante análisis de conglomerados, mismo que se describe en el apartado de análisis de datos.

*Valor cultural de las especies.* La información sobre servicios culturales y de abastecimiento se obtuvo exclusivamente mediante revisión bibliográfica de estudios etnobotánicos previos en la región (Monroy-Ortiz 1997, Maldonado-Almanza 1997, Beltrán-Rodríguez *et al.* 2014). Para cada especie se documentó la presencia o ausencia de cada servicio cultural. Esta información se utilizó como criterio complementario en la fase de selección de los taxones, de modo que se priorizaron aquellas especies que, además de presentar alta importancia estructural y pertenecer a grupos funcionales con mayor potencial ecológico para restauración, también mostraron mayor aceptación y relevancia cultural (Meli *et al.* 2014, Suárez *et al.* 2012). Este criterio se fundamenta en que la inclusión de especies con valor cultural favorece tanto la restauración ecológica como la apropiación social de los proyectos, aumentando las probabilidades de éxito y permanencia en el tiempo (Suárez *et al.* 2012, Fremout *et al.* 2021).

*Análisis de datos.* A partir de los valores obtenidos para cada una de las variables cuantitativas de las especies se evaluó la normalidad multivariante con el paquete 'MVN' (Korkmaz *et al.* 2014) en R (R Core Team 2025). Cuando fue necesario, las variables se transformaron mediante logaritmos para cumplir con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas, como ocurrió en *Conzattia multiflora* Standl., (DN, GC, AF, AFE y CFMS) e *Ipomoea pauciflora* M.Martens & Galeotti (Hmax, GC, AF y AFE). Todas las variables analizadas presentaron registros completos, sin valores faltantes.

Posteriormente, se aplicó un análisis de componentes principales (ACP) utilizando 'FactoMineR' (Lê *et al.* 2008) y 'Factoextra' (Kassambara & Mundt 2020) en R para identificar los parámetros que más contribuían al agrupamiento del conjunto de datos. El ACP se realizó únicamente con variables cuantitativas continuas (*p. ej.*, Hmax, DN, AF, AFE, CFMS, DM y GC), tras estandarizarlas para evitar la influencia del rango de medidas.

De manera complementaria, se aplicó un análisis de conglomerados (clúster) utilizando la distancia de Gower mediante el paquete ‘cluster’ (Maechler *et al.* 2025) en R, adecuada para variables cuantitativas y cualitativas, junto con el método de varianza mínima de Ward en su versión Ward.D2, elegido por su mayor estabilidad en la reducción de la varianza interna. La robustez fue evaluada mediante pruebas de validación (índice de silueta y correlación cofenética), lo que permitió confirmar la consistencia del agrupamiento. Estos conjuntos de especies fueron posteriormente interpretados como GFP.

Para contrastar la hipótesis de que los GFP no difieren significativamente entre sí, se aplicó un Análisis Multivariante de la Varianza (MANOVA) mediante el paquete ‘stats’ en R. Como prueba *post hoc*, se utilizó un análisis discriminante lineal (ADL) con el paquete ‘MASS’ (Venables & Ripley 2002) en R, que permite la discriminación de dichos grupos funcionales con relación a los valores encontrados en los rasgos en conjunto y las posibles correlaciones presentes en las mismas. De manera que, dados dos grupos de datos multivariados, se comparan las medias de las variables clasificadoras a través de los GFP obtenidos previamente, y a partir de los valores de la función discriminante se establecen cuáles son los rasgos que más discriminan (separan) las especies en cada GFP.

## Resultados

*Descripción de los rasgos funcionales.* Las especies analizadas son diversas en cuanto a los tipos de corteza, síndrome de dispersión, formas de crecimiento y tipos de hoja. Respecto al indumento de las especies, 57 % muestra pubescencia (p. ej., *Amphipterygium adstringens* (Schltdl.) Schiede ex Standl., *Lysiloma divaricatum* (Jacq.) Benth.), mientras que el 43 % restante es glabro (p. ej. *Pachycereus grandis* Rose, *C. multiflora*). En cuanto a la presencia de exudados, 43 % de las especies presentan algún tipo de secreción, destacando *Euphorbia schlechtendalii* Boiss. e *I. pauciflora* (Tabla 1).

En relación con la ECS, la mayoría de las especies exhiben corteza lisa (45 %), seguida de corteza rugosa (25 %) y escamosa (15 %), mientras que 10 % muestra corteza fisurada. El SD predominante fue la anemocoria, registrada en 52 % de las especies, como en *L. divaricatum* y *A. adstringens*, mientras que la zoocoria se registró en el 43 % de las especies, incluyendo *P. grandis* y *Randia echinocarpa* Sessé & Moc. ex DC. Solo una especie (*E. schlechtendalii*) mostró dispersión autócora. La forma de crecimiento arbórea fue la más frecuente en las especies estudiadas (76 %), como *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth. y *Celtis caudata* Planch., mientras que el 24 % restante correspondió a especies arbustivas, como *E. schlechtendalii* y *R. echinocarpa*. Respecto al tipo de hoja, predominaron las hojas simples (53 %), seguido de hojas compuestas con 42 % y hojas modificadas (5 %), observadas únicamente en *P. grandis* (Tabla 1). El GC presentó un coeficiente de variación del 77.41 %, con valores que oscilaron entre 0.10 cm y 3.20 cm. La Hmax y el DN mostraron coeficientes de variación de 43.83 y 39.41 %, respectivamente (Tabla 2).

El ACP reveló que los dos primeros componentes explican el 47.8 % de la varianza total en los datos, con contribuciones individuales del 27.2 y 20.6 %, respectivamente (Tabla 3). Las variables que más contribuyen en el primer componente son Hmax y DN, mientras que en el segundo componente las variables de mayor peso son el CFMS y el AFE. Se observaron relaciones significativas entre las variables analizadas: el AFE mostró una correlación negativa con el CFMS, mientras que el AF también se relacionó negativamente con la DM. En contraste, el GC y la Hmax presentaron una relación positiva (Figura 2).

*Descripción de grupos funcionales de plantas.* Se identificaron dos grandes conjuntos y cuatro clados. Estos clados representan a los grupos funcionales de plantas basados en similitudes específicas observadas en los rasgos funcionales y en el nivel de agregación identificado en el dendrograma generado (Figura 3). El primer grupo funcional de plantas (GFP1) está compuesto por cinco especies que, en general, muestran variabilidad en el GC, predominando las cortezas lisas y la dispersión zoócora. Las alturas de los árboles son intermedias comparadas con los demás GFP, con un valor promedio de  $8.88 \pm 2.24$  m, y presentan valores medios de AFE comparados con los otros GFP, con un promedio de  $172.85 \pm 101.64$  (Tabla 2). Este GFP1 se divide en dos subgrupos, donde el primero incluye a *P. grandis*, que se distingue por su morfología particular y adaptaciones específicas como las hojas modificadas y un GC

Grupos y rasgos funcionales clave en restauración

**Tabla 1.** Rasgos funcionales cualitativos de las especies evaluadas en un bosque tropical estacionalmente seco al sur del estado de Morelos.

Especie	FC	TH	P	EX	ECS	SD
<i>Amphipterygium adstringens</i>	Arbóreo	Compuesta	Si	Si	Ornamentada	Anemocoria
<i>Bunchosia canescens</i>	Arbustiva	Simple	Si	No	Rugosa	Zoocoria
<i>Bursera copallifera</i>	Arbóreo	Compuesta	No	Si	Lisa	Zoocoria
<i>Cascabela thevetioides</i>	Arbóreo	Simple	No	Si	Lisa	Zoocoria
<i>Celtis caudata</i>	Arbóreo	Simple	Si	No	Lisa	Zoocoria
<i>Conzattia multiflora</i>	Arbóreo	Compuesta	No	No	Rugosa	Anemocoria
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	Arbustiva	Simple	Si	Si	Lisa	Autocoria
<i>Hamelia patens</i>	Arbustiva	Simple	No	No	Lisa	Zoocoria
<i>Ipomoea pauciflora</i>	Arbóreo	Simple	No	Si	Rugosa	Anemocoria
<i>Lonchocarpus eriophyllus</i>	Arbóreo	Compuesta	Si	No	Rugosa	Anemocoria
<i>Lysiloma acapulcense</i>	Arbóreo	Compuesta	Si	No	Escamosa	Anemocoria
<i>Lysiloma divaricatum</i>	Arbóreo	Compuesta	Si	No	Escamosa	Anemocoria
<i>Mimosa bentharii</i>	Arbóreo	Compuesta	Si	No	Fisurada	Anemocoria
<i>Pachycereus grandis</i>	Arbóreo	Modificada	No	No	Lisa	Zoocoria
<i>Pseudosmodingium perniciosum</i>	Arbóreo	Compuesta	Si	Si	Lisa	Anemocoria
<i>Quercus castanea</i>	Arbóreo	Simple	Si	No	Fisurada	Zoocoria
<i>Quercus glaucooides</i>	Arbóreo	Simple	Si	No	Fisurada	Zoocoria
<i>Randia echinocarpa</i>	Arbustiva	Simple	No	No	Rugosa	Zoocoria
<i>Ruprechtia fusca</i>	Arbóreo	Simple	No	No	Escamosa	Anemocoria
<i>Sapium macrocarpum</i>	Arbóreo	Simple	No	Si	Rugosa	Zoocoria
<i>Yachellia campeachiana</i>	Arbóreo	Compuesta	No	No	Lisa	Anemocoria

FC= Forma de crecimiento; TH= Tipo de hoja; P= Presencia de pubescencia; EX=Presencia de exudados; ECS=Estructura de la corteza; SD=Síndrome de dispersión.

**Tabla 2.** Valores promedio y desviación estándar de los rasgos funcionales cuantitativos evaluados en un bosque tropical estacionalmente seco al sur del estado de Morelos.

Especie	Hmax (m)	DN (cm)	DM (g/cm <sup>3</sup> )	GC (cm)	AF (cm <sup>2</sup> )	AFE (cm <sup>2</sup> /g)	CFMS (mg/g)
<i>Amphipterygium adstringens</i>	8.46 ± 1.74	21.94 ± 6.24	0.31 ± 0.07	1.99 ± 0.51	80.29 ± 27.57	206.56 ± 37.67	0.21 ± 0.02
<i>Bunchosia canescens</i>	4.86 ± 1.05	12.14 ± 4.64	0.52 ± 0.03	0.35 ± 0.08	46.11 ± 10.45	215.23 ± 28.78	0.20 ± 0.02
<i>Bursera copallifera</i>	8.25 ± 1.46	24.72 ± 4.53	0.35 ± 0.09	0.40 ± 0.14	71.21 ± 22.84	147.66 ± 29.81	0.31 ± 0.04
<i>Cascabela thevetioides</i>	8.30 ± 2.06	17.31 ± 6.60	0.52 ± 0.02	0.76 ± 0.09	17.04 ± 4.24	204.11 ± 33.13	0.19 ± 0.05
<i>Celtis caudata</i>	15.30 ± 4.82	31.95 ± 9.58	0.50 ± 0.03	1.14 ± 0.39	32.74 ± 8.16	151.97 ± 22.06	0.35 ± 0.03
<i>Conzattia multiflora</i>	13.60 ± 3.29	26.57 ± 7.97	0.38 ± 0.09	0.51 ± 0.07	459.86 ± 91.93	129.64 ± 50.92	0.46 ± 0.14
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	4.45 ± 1.38	8.83 ± 2.16	0.39 ± 0.04	0.46 ± 0.06	9.25 ± 3.67	278.92 ± 53.79	0.72 ± 0.08

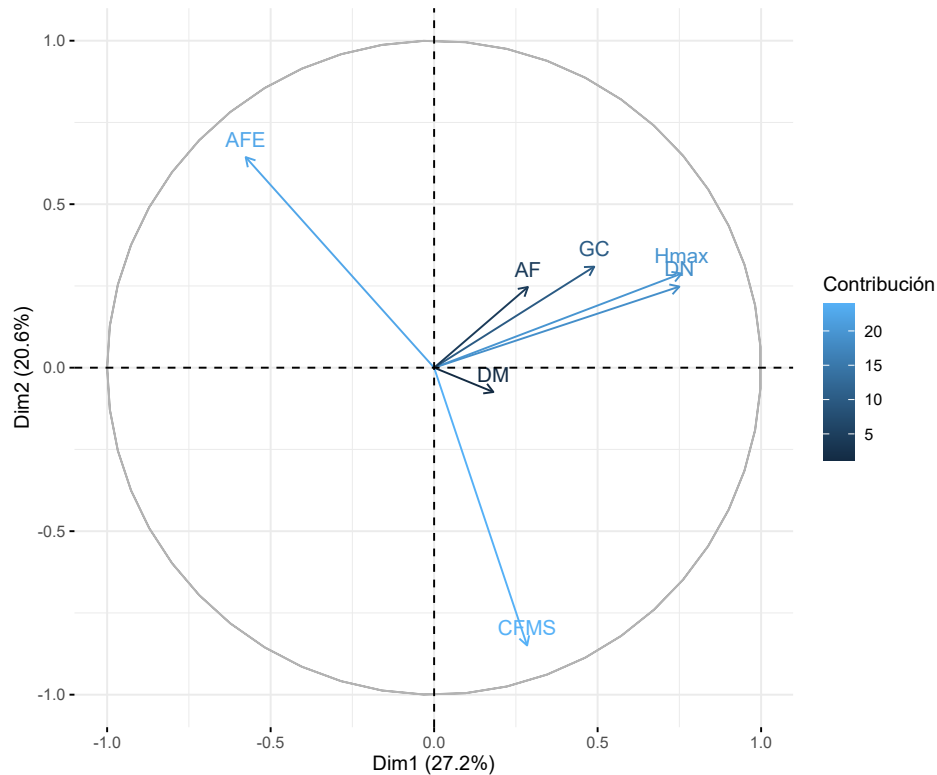
Especie	Hmax (m)	DN (cm)	DM (g/cm <sup>3</sup> )	GC (cm)	AF (cm <sup>2</sup> )	AFE (cm <sup>2</sup> /g)	CFMS (mg/g)
<i>Hamelia patens</i>	4.07 ± 1.13	19.31 ± 6.66	0.45 ± 0.06	0.31 ± 0.04	41.64 ± 9.81	501.92 ± 132.95	0.14 ± 0.03
<i>Ipomoea pauciflora</i>	7.75 ± 1.57	28.30 ± 6.00	0.23 ± 0.03	0.42 ± 0.07	91.75 ± 38.44	243.31 ± 47.04	0.31 ± 0.17
<i>Lonchocarpus eriophyllus</i>	8.74 ± 2.85	17.39 ± 7.00	0.49 ± 0.09	0.45 ± 0.31	86.68 ± 18.58	208.53 ± 27.79	0.32 ± 0.03
<i>Lysiloma acapulcense</i>	10.67 ± 4.97	30.43 ± 13.58	0.57 ± 0.08	1.50 ± 0.28	48.18 ± 14.16	52.23 ± 10.96	0.40 ± 0.02
<i>Lysiloma divaricatum</i>	11.72 ± 2.45	27.60 ± 6.77	0.59 ± 0.05	1.06 ± 0.21	34.13 ± 15.31	187.59 ± 67.96	0.46 ± 0.13
<i>Mimosa benthamii</i>	5.54 ± 0.94	25.89 ± 7.21	0.62 ± 0.08	1.38 ± 0.41	88.79 ± 33.14	111.58 ± 40.73	0.38 ± 0.03
<i>Pachycereus grandis</i>	7.02 ± 0.97	21.91 ± 3.98	0.33 ± 0.08	0.16 ± 0.07	0.73 ± 0.23	8.46 ± 2.62	0.86 ± 0.03
<i>Pseudosmodin-gium perniciosum</i>	6.33 ± 0.86	18.60 ± 4.44	0.30 ± 0.10	1.71 ± 0.27	159.74 ± 35.55	147.28 ± 18.50	0.26 ± 0.02
<i>Quercus castanea</i>	11.64 ± 5.02	36.73 ± 10.94	0.57 ± 0.08	1.67 ± 0.23	22.86 ± 11.83	111.19 ± 21.62	0.46 ± 0.05
<i>Quercus glaucooides</i>	7.97 ± 2.61	30.91 ± 4.64	0.56 ± 0.04	1.88 ± 0.42	41.91 ± 11.60	148.67 ± 21.55	0.40 ± 0.04
<i>Randia echinocarpa</i>	3.04 ± 0.82	19.86 ± 13.31	0.51 ± 0.06	0.35 ± 0.06	36.47 ± 7.96	201.21 ± 23.18	0.32 ± 0.04
<i>Ruprechtia fusca</i>	8.51 ± 1.28	24.25 ± 11.12	0.48 ± 0.06	0.54 ± 0.16	42.71 ± 20.36	261.79 ± 196.16	0.32 ± 0.06
<i>Sapium macrocarpum</i>	13.08 ± 3.28	24.62 ± 4.26	0.35 ± 0.05	0.59 ± 0.16	71.17 ± 21.51	260.73 ± 49.04	0.16 ± 0.02
<i>Vachellia campeachiana</i>	7.28 ± 1.55	15.34 ± 5.14	0.54 ± 0.09	0.24 ± 0.06	34.16 ± 11.72	219.95 ± 32.13	0.30 ± 0.04

Hmax= Altura máxima; DN= Diámetro normal; DM= Densidad de madera; GC= Grosor de corteza; AF= Área foliar; AFE= Área foliar específica; CFMS= Contenido foliar de materia seca.

**Tabla 3.** Eigenvalores y varianza explicada en el análisis de componentes principales de rasgos funcionales.

Componente	Eigenvalor	Varianza (%)	Varianza acumulada (%)
1	1.903	27.19	27.19
2	1.443	20.61	47.80
3	1.309	18.70	66.50
4	0.791	11.30	77.80
5	0.749	10.70	88.50
6	0.422	6.03	94.52
7	0.383	5.48	100.00

## Grupos y rasgos funcionales clave en restauración



**Figura 2.** Diagrama de ordenación de especies en un bosque tropical estacionalmente seco al sur del estado de Morelos, a través de un Análisis de Componentes Principales. Hmax= Altura máxima; DN= Diámetro normal; DM= Densidad de madera; GC= Grosor de corteza; AF= Área foliar; AFE= Área foliar específica; CFMS= Contenido foliar de materia seca.

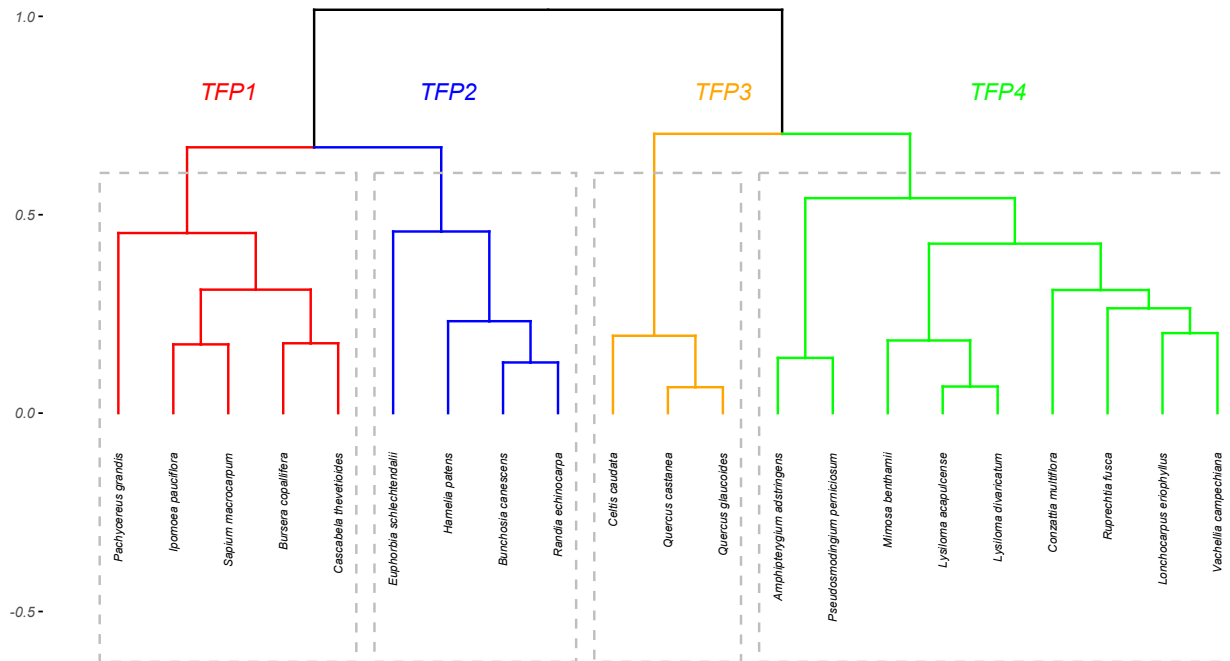
muy bajo. El segundo subgrupo comprende cuatro especies *Bursera copallifera* (Sessé & Moc.) Bullock, *Cascabela thevetioides* (Humb. & Bonpl.) Lippold, *I. pauciflora* y *Sapium macrocarpum* Müll.Arg.

*Ipomoea pauciflora* destaca por su mayor AF ( $91.75 \pm 38.44 \text{ cm}^2$ ) y menor DM ( $0.23 \pm 0.03 \text{ g/cm}^3$ ), mientras que *S. macrocarpum* es la especie de mayor tamaño, con una altura promedio de  $13.08 \pm 3.28 \text{ m}$ . La mayoría de las especies de este GFP presentan valores de moderados a altos de AFE y baja DM (Tabla 2), lo que indica una estrategia adquisitiva, caracterizada por una alta capacidad de captación de recursos y rápido crecimiento, pero con menor eficiencia en la retención y uso prolongado de éstos.

El segundo grupo funcional de plantas (GFP2) en general exhibe valores bajos de CFMS y una menor Hmax comparado con los demás GFP. La mayoría de estas especies tienen un crecimiento arbustivo y hojas simples, con una dispersión predominantemente zoócora. El GFP2 se clasifica dentro de las estrategias adquisitivas debido a su rápido crecimiento y baja inversión en biomasa estructural, lo que les permite aprovechar recursos de manera rápida y eficiente en condiciones ambientales de estacionalidad. El GFP2 se subdivide en dos subgrupos, donde el primero incluye a *E. schlechtendalii*, que se caracteriza por tener tallos delgados y las hojas más pequeñas de todas las especies presente en los GFP con un promedio de DN de  $8.83 \pm 2.16 \text{ cm}$  y un AF de  $9.25 \pm 3.67 \text{ cm}^2$ , además de un SD autócoro. El segundo subgrupo está conformado por *Bunchosia canescens* (Aiton) DC., *Hamelia patens* Jacq. y *R. echinocarpa*, que presentan la altura promedio más baja de todos los GFP con un valor de Hmax de  $3.04 \pm 0.82 \text{ cm}$  que se manifiesta en *R. echinocarpa* (Tabla 2; Figura 3).

El tercer grupo funcional de plantas (GFP3) se caracteriza por las mayores Hmax y GC, cortezas fisuradas, alta DM y dispersión por zoocoria (Tabla 1 y 2). Estas especies presentan una alta inversión en biomasa estructural y madera densa, lo que indica una estrategia de conservación de recursos. Este GFP3 tiene una estrategia conservativa debido a su capacidad para almacenar recursos de manera eficiente, lo que les permite adaptarse a condiciones ambientales más estables en el tiempo. El GFP3 se subdivide en dos subgrupos. El primer subgrupo está representado por *C. caudata*,

que muestra un promedio de Hmax de  $15.30 \pm 4.82$  m y de DN con  $31.95 \pm 9.58$  cm. El segundo subgrupo incluye a *Quercus castanea* Née y *Quercus glaucooides* M.Martens & Galeotti, que presentan altos valores de DM ( $0.57 \pm 0.08$  g/cm<sup>3</sup> y  $0.56 \pm 0.04$  g/cm<sup>3</sup>, respectivamente) y GC ( $1.67 \pm 0.23$  cm y  $1.88 \pm 0.42$  cm, respectivamente) (Tabla 2; Figura 3).



**Figura 3.** Análisis de conglomerados de plantas seleccionadas en un bosque tropical estacionalmente seco al sur del estado de Morelos, basado en rasgos categóricos (FC = Forma de crecimiento, TH = Tipo de hoja, P = Presencia de pubescencia, EX = Presencia de exudados, ECS = Estructura de la corteza superficial, SD = Síndrome de dispersión) y cuantitativos (Hmax = Altura máxima; DN = Diámetro normal; DM = Densidad de madera; GC = Grosor de corteza; AF = Área foliar; AFE = Área foliar específica; CFMS = Contenido foliar de materia seca).

El cuarto grupo funcional de plantas (GFP4) incluye especies de altura y diámetro medio a alto, con predominancia de dispersión anemócora. Estas especies presentan corteza rugosa o escamosa, hojas compuestas y valores intermedios en AFE ( $169.46 \pm 64.69$ ) respecto de los demás GFP. La alta AFE y DM puede considerarse como estrategia mixta (adquisitiva y conservativa), pero en conjunto, los rasgos funcionales predominantes favorecen la clasificación conservativa, ya que reflejan una tendencia hacia la conservación de recursos (Tabla 1 y 2). Este grupo funcional se caracteriza por tres subgrupos. El primer subgrupo incluye a *A. adstringens* y *Pseudosmodingium perniciosum* (Kunth) Engl., que presentan adaptaciones específicas a su entorno, como la presencia de exudados y alto GC ( $1.99 \pm 0.51$  cm y  $1.71 \pm 0.27$  cm, respectivamente). El segundo subgrupo comprende a *L. acapulcense*, *L. divaricatum* y *Mimosa benthamii* J.F.Macbr., caracterizándose por valores relativamente altos de DM, siendo *M. benthamii* la especie con el valor más alto ( $0.62 \pm 0.08$  g/cm<sup>3</sup>) de todas las especies estudiadas. Finalmente, el tercer subgrupo incluye a *C. multiflora*, *Lonchocarpus eriophyllus* Benth., *Ruprechtia fusca* Fernald y *Vachellia campechiana* (Mill.) Seigler & Ebinger, destacándose por valores relativamente altos de AF, particularmente *C. multiflora* presenta el valor más alto ( $459.86 \pm 91.93$  cm<sup>2</sup>) en las especies vegetales bajo estudio (Tabla 2, Figura 3).

El dendrograma obtenido del análisis de agrupamiento jerárquico mostró una diferenciación moderada entre los principales GFP identificados (GFP1 a GFP4), con un coeficiente de correlación cofenético de 0.66. La mayoría de las uniones entre estos GFP ocurren a distancias relativamente altas, lo que indica una notable disimilitud entre ellos y sugiere que comparten menos del 50 % de sus atributos funcionales. El MANOVA es consistente con el resultado que visualmente ofrece el dendrograma, y revela además la existencia de diferencias significativas entre los GFP (Wilks'  $\Lambda = 0.059$ ;  $P < 0.007$ ), lo que sugiere una clara separación de las especies según los valores de los rasgos estudiados. Estos resultados indican que las características analizadas son lo suficientemente distintas entre los GFP para permitir su separación.

Los anteriores resultados se relacionan a su vez con lo obtenido por el ADL, en el que se identificó que los rasgos que más discriminan la separación entre GFP son DM y GC (Tabla 4). La precisión de este modelo de clasificación es de 80.95 %, lo que confirma que los GFP son altamente diferenciados. La primera y segunda función discriminante explican la mayor proporción de la varianza ( $\lambda_1 = 18.72$ ;  $\lambda_2 = 10.58$ ), lo que asociado a su valor de lambda de Wilks ( $\Lambda_1 = 0.403$ ;  $\Lambda_2 = 0.663$ ), y las altas correlaciones canónicas de las dos primeras funciones ( $r_1 = 0.974$ ;  $r_2 = 0.956$ ), soportan la idea de que los rasgos funcionales analizados son determinantes en la diferenciación entre los GFP (Tabla 4).

**Tabla 4.** Coeficientes de las funciones discriminantes (LD1, LD2, LD3) para los rasgos funcionales que contribuyen a la diferenciación de los grupos funcionales según el análisis discriminante.

Rasgo	LD1 (0.59 %)	LD2 (0.33 %)	LD3 (0.06 %)
Hmax	-0.268	-0.079	0.075
DN	-0.080	-0.080	-0.116
DM	-1.393	11.010	-0.709
GC	-1.232	1.738	0.149
AF	0.001	0.009	0.006
AFE	0.003	0.009	-0.007
CFMS	-0.211	3.738	-2.802

*Valor cultural de las especies.* Derivado de la revisión bibliográfica, se registraron nueve servicios de abastecimiento y cuatro servicios culturales que proporcionan las especies estudiadas (Tabla 5). Esta diversidad de servicios ecosistémicos resalta la amplia gama de usos locales que las especies seleccionadas tienen, y que intrínsecamente podrían favorecer su selección y permanencia en futuros programas de restauración.

## Discusión

Los resultados del análisis de rasgos funcionales en el BTES de la REBIOSH confirman la hipótesis planteada, al demostrar la diferenciación de las especies en estrategias ecológicas contrastantes, adquisitivas y conservativas, las cuales representan mecanismos clave para orientar acciones de restauración en estos ecosistemas. De acuerdo con estudios previos, este tipo de estrategias suele asociarse con distintos estadios sucesionales. Por ejemplo, especies con rasgos adquisitivos tienden a dominar en fases tempranas de la sucesión, mientras que aquellas con rasgos conservativos prevalecen en fases más avanzadas o bajo condiciones de mayor limitación de recursos (Reich 2014, Lohbeck *et al.* 2012). Esto sugiere que la identificación de GFP puede orientar la selección de especies con mayor potencial para integrarse en diferentes contextos de restauración.

Los altos niveles de variación en el AF documentados, reflejan una amplia gama de adaptaciones funcionales relacionadas con la eficiencia de captación de luz, la tasa fotosintética y la tolerancia a la sequía, y en el GC, vinculado con la resistencia a incendios y la defensa frente a la herbivoría. Además, los resultados sugieren que las plantas con un AFE elevado tienden a un menor CFMS en sus hojas. Esto se debe a que un AFE alto (hojas más grandes y delgadas) maximiza el área de captación de luz en condiciones sombreadas, mientras que un CFMS bajo (menor contenido de masa seca por unidad de área) reduce el costo estructural y acelera la absorción de nutrientes y agua. De este modo, estas especies logran una ventaja competitiva en ambientes con heterogeneidad lumínica, alternando entre claros y sotobosque. (Chen *et al.* 2024).

Por otra parte, la escasa variación en la DM sugiere una consistencia estructural del tronco de las especies de las comunidades estudiadas derivado de presiones similares (vientos fuertes, sequías estacionales) (Díaz *et al.* 2016, Rosell *et al.* 2022). Asimismo, se observó una asociación positiva entre el GC y la Hmax, lo que indica que las

especies de mayor porte invierten más en estructuras protectoras del fuste. Estas no solo cumplen un papel frente a la competencia o la exposición al fuego (Rosell 2016), sino que también contribuyen a mitigar daños mecánicos en el tallo mediante la amortiguación y la protección del cambium, favoreciendo de manera indirecta la estabilidad estructural (Paine *et al.* 2010).

Particularmente en los BTES, rasgos como el SD, que condiciona el reclutamiento y la conectividad de las poblaciones (Arredondo-Amezcuca *et al.* 2015, Caughlin *et al.* 2015), y atributos vegetativos (*p. ej.*, densidad de la madera, grosor de la corteza o reservas de agua en tejidos) han sido identificados como determinantes para la colonización y el establecimiento de las especies y la resiliencia post-disturbio de las comunidades (Pineda-García *et al.* 2011, Lohbeck *et al.* 2015, Werden *et al.* 2018). Esta relación entre grupos funcionales de plantas y rasgos clave refuerza la necesidad de seleccionar especies no solo por su tolerancia inicial, sino por su capacidad de modular procesos ecosistémicos a largo plazo, como el ciclado de nutrientes, la estabilización del suelo, el secuestro de carbono, la regulación hidrológica y el fomento de la sucesión ecológica. En consecuencia, aun cuando el coeficiente cofenético obtenido (0.66) en este estudio indica una validación estadística moderada del agrupamiento de especies, la coherencia ecológica de los GFP, junto con el respaldo del MANOVA y el ADL, sostienen la diferenciación funcional observada. En este sentido, la interpretación de los GFP debe considerar tanto los criterios estadísticos como los ecológicos, en línea con planteamientos previos que resaltan la importancia de combinar ambos enfoques en estudios de restauración (Carlucci *et al.* 2020).

**Tabla 5.** Listado de especies seleccionadas para la medición de sus rasgos funcionales y el servicio cultural reportado.

No	Nombre científico	Nombre común	Familia	Orden	Servicios culturales*
1	<i>Amphipterygium adstringens</i>	Cuachalalate	Anacardiaceae	Sapindales	Med, Come, Cons, Cerv
2	<i>Bunchosia canescens</i>	Hierba de coyote	Malpighiaceae	Malpighiales	Med
3	<i>Bursera copallifera</i>	Copal ancho	Burseraceae	Sapindales	Rit, Med, Exr, Cerv, Comb, Art, Hmd, Cons, Hma
4	<i>Cascabela thevetioides</i>	Ayoyote	Apocynaceae	Gentianales	Art, Med, Tox, Orn, Forr, Rit
5	<i>Celtis caudata</i>	Zazanate	Cannabaceae	Rosales	Cons, Come, Comb, Hma
6	<i>Conzattia multiflora</i>	Guayacán	Fabaceae	Fabales	Cons, Comb, Med, Hma
7	<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	Ixtomecalt	Euphorbiaceae	Malpighiales	Med
8	<i>Hamelia patens</i>	Chupamirto	Rubiaceae	Gentianales	Med
9	<i>Ipomoea pauciflora</i>	Cazahuate blanco	Convolvulaceae	Solanales	Med, Comb, Forr
10	<i>Lonchocarpus eriophyllus</i>	Quebracho	Fabaceae	Fabales	Comb
11	<i>Lysiloma acapulcense</i>	Tepehuaje	Fabaceae	Fabales	Cons, Comb, Med, Art, Hmd, Hma
12	<i>Lysiloma divaricatum</i>	Tlahuitol	Fabaceae	Fabales	Cons, Comb
13	<i>Mimosa benthamii</i>	Tecohuixtle	Fabaceae	Fabales	Cons, Comb, Hmd
14	<i>Pachycereus grandis</i>	Órgano	Cactaceae	Caryophyllales	Cons, Come
15	<i>Pseudosmodium perniciosum</i>	Cuajote colorado	Anacardiaceae	Sapindales	Tox, Cerv

## Grupos y rasgos funcionales clave en restauración

No	Nombre científico	Nombre común	Familia	Orden	Servicios culturales*
16	<i>Quercus castanea</i>	Encino roble	Fagaceae	Fagales	Comb, Forr, Cons, Med, Hmd, Hma
17	<i>Quercus glaucooides</i>	Encino	Fagaceae	Fagales	Comb, Forr, Cons, Med
18	<i>Randia echinocarpa</i>	Granjel	Rubiaceae	Gentianales	Med, Come, Forr
19	<i>Ruprechtia fusca</i>	Guayabillo	Polygonaceae	Caryophyllales	Cons
20	<i>Sapium macrocarpum</i>	Veneno	Euphorbiaceae	Malpighiales	Med, Cons
21	<i>Vachellia campeachiana</i>	Cubata	Fabaceae	Fabales	Comb, Med

Servicios culturales: Med: Medicinal; Come: Comestible; Cons: Madera para construcción; Cerv; Cercos vivos; Rit: Ritual místico-religioso; Exr: Extracción de resina; Com: Combustible (leña y carbón); Art: Artesanía; Tox: Tóxico; Orn: Ornamental; Forr: Forraje; Hmd: Herramienta de madera de uso doméstico; Hma: Herramienta de madera de uso agrícola.

*Grupos Funcionales de Plantas y Rasgos Clave.* La distribución de especies entre los GFP revela distintos niveles de redundancia funcional -entendida como la coexistencia de especies con funciones similares que actúan como respaldo ecológico-, lo cual se puede relacionar con la estabilidad y la resiliencia de las comunidades frente a perturbaciones naturales y antrópicas (Lohbeck *et al.* 2015).

El GFP1 incluye especies como *B. copallifera* y *C. thevetioides*, con valores intermedios de Hmax y DN, así como mayor diversidad en FC y TH. Ambas presentan dispersión zoócora y corteza lisa, por lo que están adaptadas a condiciones de estrés moderado. Estudios recientes han demostrado que las especies con SD zoócora son fundamentales para la recuperación de la conectividad ecológica, aspectos cruciales para la regeneración y estabilidad de los ecosistemas (Caughlin *et al.* 2015, Mantyka-Pringle *et al.* 2012). Sin embargo, la información sobre su propagación en vivero es limitada. En el caso de *B. copallifera*, se ha documentado una germinación baja (30-60 %) y semillas de viabilidad corta, lo que dificulta su producción masiva para restauración (Bonfil-Sanders *et al.* 2008). Para *C. thevetioides*, no existen estudios específicos sobre germinación o propagación en el BTES, lo que limita su inclusión documentada en programas de restauración ecológica.

A nivel local, *B. copallifera* es apreciada por la producción de resina, utilizada con fines medicinales y ceremoniales, mientras que *C. thevetioides* es reconocida por el uso de sus frutos empleados en artesanías y en rituales espirituales. Este valor cultural de ambas especies ha sido ampliamente documentado (Monroy-Ortiz 1997, Maldonado-Almanza 1997, Beltrán-Rodríguez *et al.* 2014), lo que ha impulsado prácticas de manejo tradicional -como la recolección regulada, la siembra doméstica o su conservación en sistemas agroforestales- que favorecen su permanencia a nivel de paisaje en el BTES del área de estudio (Abad-Fitz *et al.* 2020).

De este modo, el arraigo social al uso de los recursos disponibles en el entorno no solo conserva el patrimonio biocultural, sino que también contribuye directamente a mantener la diversidad funcional y la resiliencia del ecosistema, pues favorece la heterogeneidad estructural y la capacidad de recuperación ante perturbaciones (Martínez-Garza *et al.* 2022, Rodríguez-Hernández *et al.* 2024). Sin embargo, la procuración o tolerancia de ciertas especies no ocurre en un vacío ecológico, ya que en contextos de alta densidad poblacional, uso agrícola y cercanía a vías de comunicación, aumentan los riesgos ecológicos y se alteran los procesos de regeneración natural, como se ha documentado en bosques tropicales cercanos a asentamientos humanos (Popradit *et al.* 2015). En estos paisajes transformados a lo largo de miles de años, las prácticas de manejo tradicional han modelado la composición y estructura de la vegetación (Abad-Fitz *et al.* 2020), por lo que las acciones de restauración deben plantearse desde esta realidad y no bajo la expectativa de recuperar condiciones prístinas inexistentes.

El GFP2 agrupa especies con menor Hmax y DN, como *E. schlechtendalii*, *H. patens*, *R. echinocarpa* y *B. canescens*, que se caracterizan por valores bajos de DM y GC. Aunque a nivel local estas especies pueden no ser altamente valoradas por las comunidades debido a que presentan atributos percibidos como poco deseables y se consideran proveedoras limitadas o nulas de servicios ecosistémicos, representan una fuente importante de alimento

para la fauna silvestre y algunas poseen propiedades medicinales (Beltrán-Rodríguez *et al.* 2014). Además, su rápida regeneración y establecimiento las convierten en colonizadoras eficaces de áreas degradadas, facilitando la llegada de especies de vida larga y de sucesión tardía (Lebrija-Trejos *et al.* 2011, Zavaleta *et al.* 2023). Este patrón de colonización es esencial en ecosistemas tropicales, donde la competencia por luz es intensa y su baja inversión en biomasa foliar indica una estrategia de rápido crecimiento, típica de especies pioneras (Wright *et al.* 2004, Poorter *et al.* 2016). Sin embargo, estas especies presentan una limitación importante, ya que no se encontraron estudios que evalúen la viabilidad y germinación de sus semillas, ni sobre sus posibles formas de propagación asexual en el BTES, lo que dificulta una planificación adecuada para el abastecimiento y producción de planta destinada a programas de restauración ecológica.

Las especies agrupadas en el GFP3, como *Q. castanea*, *Q. glaucoides* y *C. caudata*, destacan por su gran tamaño y alta inversión estructural, clave en procesos como la regulación microclimática y la conservación del suelo (Chave *et al.* 2009, Martínez-Garza *et al.* 2022). Además, desempeñan un papel crucial en la competencia exitosa por recursos clave como la luz, el agua y, por lo tanto, en la estructura de los BTES (Lebrija-Trejos *et al.* 2011, Lohbeck *et al.* 2012). Estas especies no solo poseen altos valores de DM y GC, lo que las hace más resistentes a perturbaciones como incendios y herbivoría (Rosell *et al.* 2022), sino que además su capacidad de reproducción vegetativa favorece su permanencia después de perturbaciones (Schwilk *et al.* 2016). Las especies pertenecientes a este grupo proporcionan leña y madera para la fabricación de carbón, herramientas agrícolas y domésticas, así como para la construcción. Además, algunas de ellas pueden ofrecer forraje para el ganado (Monroy-Ortiz 1997, Maldonado-Almanza 1997, Beltrán-Rodríguez *et al.* 2014). Sin embargo, la propagación de las especies de este grupo presenta desafíos prácticos para la producción de planta. En particular, las especies del género *Quercus* poseen semillas recalcitrantes, con viabilidad corta y alta sensibilidad a la desecación, lo que dificulta su almacenamiento y manejo prolongado en vivero (Díaz-Pontones & Reyes-Jaramillo 2009, González-Salvatierra *et al.* 2013). En *C. caudata*, aunque estudios en otras especies del género *Celtis* han reportado semillas con endocarpio duro y germinación lenta que requiere escarificación o remojo (Khurana & Singh 2001), no existen registros sobre tratamiento o propagación en México.

El GFP4 está compuesto por especies como *L. acapulcense*, *L. divaricatum*, *L. eriophyllus* y *C. multiflora*, que presentan altos valores de AF, AFE y DM. Estas especies, con hojas compuestas y dispersión anemócora, están adaptadas a condiciones de alta radiación solar y suelos pobres en nutrientes. Su alta AFE refleja una estrategia adquisitiva, mientras que su elevada DM sugiere una estrategia conservativa. Esto podría interpretarse como una estrategia mixta, con una inclinación hacia la conservación, dado que la alta DM es un indicador con mayor peso de una estrategia conservativa (Wright *et al.* 2010). La coexistencia de estrategias conservativas y adquisitivas sugiere que las especies del GFP4 poseen características funcionales que les confieren alto potencial ecológico para ser consideradas como candidatas en programas de restauración en ambientes severamente degradados. No obstante, su incorporación efectiva dependerá de su respuesta ante aspectos prácticos relacionados con la propagación, la disponibilidad y el manejo de las semillas (Wright *et al.* 2004, Rosell *et al.* 2022).

En este grupo, el conocimiento sobre propagación es más sólido para especies como *L. acapulcense* y *L. divaricatum*, cuyas semillas presentan testa dura y dormancia física que puede superarse mediante escarificación o remojo, logrando altas tasas de germinación (Cervantes *et al.* 2014, Vásquez *et al.* 2015). En *C. multiflora* se ha documentado una alta producción y dispersión de semillas en BTES (Martínez-Garza *et al.* 2011), aunque no existen estudios sobre su germinación o propagación. En contraste, para *L. eriophyllus* no se encontraron registros de trabajos de investigación en estos temas, por lo que resulta prioritario generar información que respalde su producción y manejo en vivero. Adicionalmente, este grupo funcional contiene la mayor diversidad de usos, por lo que tiene el potencial de proveer la mayor cantidad de recursos ecosistémicos de abastecimiento y culturales a la población local (Monroy-Ortiz 1997, Maldonado-Almanza 1997, Beltrán-Rodríguez *et al.* 2014).

*Implicaciones para la Restauración Ecológica.* Es importante que las decisiones de restauración no solo atiendan a la funcionalidad ecológica, sino que también incorporen los usos y la percepción local de las especies, buscando una

sinergia entre conservación ecológica y pertinencia sociocultural (Martínez-Garza *et al.* 2022). La identificación de estos GFP ofrece lineamientos prácticos para diseñar estrategias de restauración adaptadas al BTES de la REBIOSH (Singh & Chaturvedi 2018). Por ejemplo, las especies del GFP1 y GFP2, con alta capacidad de colonización y rápido crecimiento, pueden emplearse en las etapas iniciales para estabilizar el suelo y generar condiciones microclimáticas favorables. En fases posteriores, la incorporación de especies del GFP3 y GFP4 -más longevas, resistentes a perturbaciones y con potencial de ofrecer servicios ecosistémicos duraderos- puede contribuir a consolidar la estructura y funcionalidad del ecosistema (Meli *et al.* 2017, Martínez-Garza *et al.* 2022). Cabe señalar que este estudio se centró en individuos adultos, pero en la práctica estas especies deben establecerse mediante plántulas, dada su mayor factibilidad de manejo en condiciones de campo. No obstante, su establecimiento requiere condiciones microambientales favorables, preferentemente facilitadas por especies pioneras, debido a su lento crecimiento y alta sensibilidad a factores bióticos y abióticos adversos.

Además de estos aspectos estructurales y ecológicos, las estrategias de germinación y propagación de las especies juegan un papel determinante en la efectividad de los programas de restauración del BTES. Las especies con rasgos adquisitivos suelen producir semillas recalcitrantes o de vida corta, con mayores requerimientos de hidratación y tratamientos de pre-germinación, como escarificación, remojo o control térmico, para romper la latencia y lograr porcentajes de germinación adecuados (Ley-López *et al.* 2023). Por el contrario, las especies de estrategia conservativa tienden a poseer semillas ortodoxas, más tolerantes al almacenamiento y capaces de germinar bajo un rango más amplio de condiciones ambientales (Trusiak *et al.* 2022). Esta diferencia funcional sugiere que las especies adquisitivas son más apropiadas para etapas tempranas, donde se requiere una rápida cobertura y colonización, mientras que las conservativas resultan más adecuadas para fases intermedias o de consolidación, donde la supervivencia a largo plazo y la estabilidad estructural del ecosistema son prioritarias. Incorporar estos rasgos de regeneración en la planificación de viveros y en los calendarios de plantación permitirá vincular los atributos funcionales con estrategias de manejo más eficientes y sostenibles para la restauración de los BTES.

Este enfoque, respaldado por estudios recientes (Chazdon 2015, Chazdon & Brancalion 2019), sugiere que en áreas con perturbación intermedia es recomendable combinar especies con diferentes estrategias funcionales para simular procesos sucesionales. Así, se integran especies con estrategias adquisitivas -de rápido establecimiento y baja inversión estructural- que favorecen una recuperación temprana, junto con especies de estrategias conservativas -de crecimiento lento y alta inversión en biomasa estructural-, que aportan estabilidad y diversidad funcional en el mediano y largo plazo.

La dispersión zoócora en todos los grupos funcionales resalta la importancia de las interacciones planta-animal en la regeneración del BTES. Este proceso facilita la llegada de semillas a diversos microhábitats, contribuyendo a la heterogeneidad estructural y a la conectividad ecológica, aspectos clave para la sostenibilidad de los ecosistemas (Renzi *et al.* 2019, Rosell *et al.* 2022). Estas interacciones pueden fortalecer la resistencia del sistema restaurado y, a largo plazo, facilitar la consolidación de procesos que sustenten su resiliencia frente a futuras perturbaciones (McCloy *et al.* 2022, Mantyka-Pringle *et al.* 2012, Caughlin *et al.* 2015, Hassan *et al.* 2023).

Finalmente, este estudio enfatiza la necesidad de considerar los rasgos funcionales en la planificación de la restauración ecológica de los BTES. La identificación de GFP con características específicas aporta evidencia empírica en un BTES del Alto Balsas, mostrando cómo estos grupos se distinguen por diferentes estrategias funcionales y pueden vincularse con atributos de valor cultural. Esta doble perspectiva -funcional y sociocultural- ofrece criterios útiles para orientar la selección de especies en programas de restauración. No obstante, debido a las limitaciones asociadas al número de especies analizadas, al contexto espacial y uso de fuentes secundarias para el valor cultural, los resultados deben interpretarse como una aproximación inicial que requiere ser contrastada en otros sitios y escalas. Aun así, este trabajo constituye un paso relevante hacia la integración de criterios ecológicos y socioculturales en la restauración de paisajes históricamente transformados, con el potencial de fortalecer tanto la resiliencia ecológica como la aceptación social de los proyectos.

## Agradecimientos

Se expresa un profundo agradecimiento a la población y autoridades del Ejido El Limón de Cuauchichinola por las facilidades otorgadas para la realización del trabajo de campo. También, un reconocimiento y agradecimiento a los revisores y editores por sus valiosas observaciones y sugerencias que contribuyeron significativamente a la mejora de este trabajo.

## Material suplementario

El material suplementario de este trabajo puede ser consultado aquí: <https://doi.org/10.17129/botsci.3799>

## Literatura citada

- Abad-Fitz I, Maldonado-Almanza B, Aguilar-Dorantes KM, Sánchez-Méndez L, Gómez-Caudillo L, Casas A, Blancas J, García-Rodríguez YM, Beltrán-Rodríguez L, Sierra-Huelsz JA, Cristians S, Moreno-Calles AI, Torres-García I, Espinosa-García FJ. 2020. Consequences of traditional management in the production and quality of copal resin (*Bursera bipinnata* (Moc. & Sessé ex DC.) Engl.) in Mexico. *Forests* **11**: 991. DOI: <https://doi.org/10.3390/f11090991>
- Aerts R, Honnay O. 2011. Forest restoration, biodiversity and ecosystem functioning. *BMC Ecology* **11**: 1-10. DOI: <https://doi.org/10.1186/1472-6785-11-29>
- Arredondo-Amezcuca L, López-Tóledo L, Ibarra-Manríquez G. 2015. Espectro de dispersión de la flora leñosa del bosque tropical caducifolio en el Neotrópico. *Botanical Sciences* **93**: 143-152. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.233>
- Atkinson J, Brudvig LA, Mallen-Cooper M, Nakagawa S, Moles AT, Bonser SP. 2022. Terrestrial ecosystem restoration increases biodiversity and reduces its variability, but not to reference levels: a global meta-analysis. *Ecology Letters* **25**: 1725-1737. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.14025>
- Augusto L, Borelle R, Boča A, Bon L, Orazio C, Arias-González A, Bakker MR, Gartzia-Bengoetxea N, Auge H, Bernier F, Cantero A, Cavender-Bares J, Correia AH, De Schrijver A, Diez-Casero JJ, Eisenhauer N, Fotelli MN, Gâteblé G, Godbold DL, Gomes-Caetano-Ferreira M, Gundale MJ, Jactel H, Koricheva J, Larsson M, Laudicina VA, Legout A, Martín-García J, Mason WL, Meredieu C, Mereu S, Montgomery RA, Musch B, Muys B, Paillasa E, Paquette A, Parker JD, Parker WC, Ponette Q, Reynolds C, Rozados-Lorenzo MJ, Ruiz-Peinado R, Santesteban-Insausti X, Scherer-Lorenzen M, Silva-Pando FJ, Smolander A, Spyroglou G, Teixeira-Barcelos EB, Vanguelova EI, Verheyen K, Vesterdal L, Charru M. 2025. Widespread slow growth of acquisitive tree species. *Nature* **640**: 395-401. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41586-025-08692-x>
- Beltrán-Rodríguez L, Ortiz-Sánchez A, Mariano NA, Maldonado-Almanza B, Reyes-García V. 2014. Factors affecting ethnobotanical knowledge in a mestizo community of the Sierra de Huautla Biosphere Reserve, Mexico. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* **10**: 1-19. DOI: <https://doi.org/10.1186/1746-4269-10-14>
- Beltrán-Rodríguez L, Valdez-Hernández JI, Luna-Cavazos M, Romero-Manzanares A, Pineda-Herrera E, Maldonado-Almanza B, Borja-de la Rosa MA, Blancas-Vázquez J. 2018. Estructura y diversidad arbórea de bosques tropicales caducifolios secundarios en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, Morelos. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **89**: 108-122. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.1.2004>
- Bonfil-Sanders C, Cajero-Lázaro I, Evans RY. 2008. Germinación de semillas de seis especies de *Bursera* del centro de México. *Agrociencia* **42**: 827-834. [https://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S1405-31952008000700009&script=sci\\_arttext](https://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S1405-31952008000700009&script=sci_arttext)
- Calzada L, Meave JA, Bonfil C, Figueroa F. 2018. Lands at risk: Land use/land cover change in two contrasting tropical dry regions of Mexico. *Applied Geography* **99**: 22-30. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2018.07.021>
- Carlucci MB, Brancalion PH, Rodrigues RR, Loyola R, Cianciaruso MV. 2020. Functional traits and ecosystem services in ecological restoration. *Restoration Ecology* **28**: 1372-1383. DOI: <https://doi.org/10.1111/rec.13279>
- Caughlin TT, Ferguson JM, Lichstein JW, Zuidema PA, Bunyavejchewin S, Levey DJ. 2015. Loss of animal

- seed dispersal increases extinction risk in a tropical tree species due to pervasive negative density dependence across life stages. *Proceedings of the Royal Society B* **287**: 20200452. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2095>
- Cervantes M, Ceccon E, Bonfil C. 2014. Germination of stored seeds of four tree species from the tropical dry forest of Morelos, Mexico. *Botanical Sciences* **92**: 281-287. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.96>
- Cevallos-Solorzano G, Bailon-Moscoso N, Ordóñez-Delgado L, Jara P, Tomás G, Espinosa CI. 2023. Chronic degradation of seasonally dry tropical forests increases the incidence of genotoxicity in birds. *GeoHealth* **7**: e2022GH000774. DOI: <https://doi.org/10.1029/2022GH000774>
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* **12**: 351-366. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Chazdon R. 2015. Restoring Tropical Forests: A Practical Guide by Stephen Elliott, David Blakesley and Kate Hardwick. *Ecological Restoration* **33**: 118-119. DOI: <https://doi.org/10.3368/er.33.1.118>
- Chazdon R, Brancalion P. 2019. Restoring forests as a means to many ends. *Science* **365**: 24-25. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aax9539>
- Chen Z, Li Q, Jiang Z, Yan P, Arif M. 2024. Leaf functional traits of *Daphniphyllum macropodum* across different altitudes in Mao'er Mountain in Southern China. *Frontiers in Forests and Global Change* **7**: 1359361. DOI: <https://doi.org/10.3389/ffgc.2024.1359361>
- Cogollo-Calderón AM, Velasco-Linares P, Manosalva L. 2020. Caracterización funcional de plantas y su utilidad en la selección de especies para la restauración ecológica de ecosistemas altoandinos. *Biota Colombiana* **21**: 1-15. DOI: <https://doi.org/10.21068/c2020.v21n01a01>
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**: 335-380. DOI: <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- Correia AM, Lopes LF. 2023. Revisiting biodiversity and ecosystem functioning through the lens of complex adaptive systems. *Diversity* **15**: 895. DOI: <https://doi.org/10.3390/d15080895>
- Curtis JT, McIntosh RP. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* **32**: 476-496. DOI: <https://doi.org/10.2307/1931725>
- Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, Wright IJ, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Prentice IC, Garnier E, Bönsch G, Westoby M, Poorter H, Reich PB, Moles AT, Dickie J, Gillison AN, Zanne AE, Chave J, Wright SJ, Sheremet'ev SN, Jactel H, Baraloto C, Cerabolini B, Pierce S, Shipley B, Kirkup D, Casanoves F, Joswig JS, Günther A, Falczuk V, Rüger N, Mahecha MD, Gorné LD. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* **529**: 167-171. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Díaz-Pontones D, Reyes-Jaramillo I. 2009. Producción y almacenamiento de bellotas de *Quercus hintonii* Warburg (Fagaceae) de la Depresión del Balsas, México. *Polibotánica* **27**: 131-143. [https://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S1405-27682009000100008&script=sci\\_arttext](https://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S1405-27682009000100008&script=sci_arttext)
- Do Carmo LV, Celentano D, Saraiva RVC, Alvarado ST, de Freitas BF, Serra RT, Castro JB, Awa TG, Rousseau GX. 2023. Forest species for biocultural restoration in eastern Amazon, Brazil. *Ethnobiology and Conservation* **12**: 1-15. DOI: <https://doi.org/10.15451/ec2023-02-12.03-1-15>
- Dorado O, Maldonado B, Arias DM, Sorani V, Ramírez R, Leyva E, Valenzuela D. 2005. *Plan de Conservación y Manejo de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. Cuernavaca, Morelos*. México: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. ISBN: 968-817-744-X
- Fagundes MV, Souza AF, Oliveira RS, Ganade G. 2022. Functional traits above and below ground allow species with distinct ecological strategies to coexist in the largest seasonally dry tropical forest in the Americas. *Frontiers in Forests and Global Change* **5**: 930099. DOI: <https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.930099>
- Ferreira T, Rasband W. 2011. ImageJ User Guide. Bethesda: National Institutes of Health. <https://imagej.nih.gov/ij/docs/guide/> (accessed February 10, 2025).
- Flores-Franco G, Rangel-Altamirano MG, Wehncke Rodríguez EV, Bonilla Barbosa J, Cruz-Durán R, Valencia-A S. 2024. Flora nativa y vegetación de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos, México. *Acta Botánica Mexicana* **131**: e2388. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm131.2024.2388>

- Fremout T, Gutiérrez-Miranda CE, Briers S, Marcelo-Peña JL, Cueva-Ortiz E, Linares-Palomino R, La Torre-Cuadros M de la Á, Chang-Ruiz JC, Villegas-Gómez TL, Acosta-Flota AH, Plouvier D, Atkinson R, Charcape-Ravelo M, Aguirre-Mendoza Z, Muys B, Thomas E. 2021. The value of local ecological knowledge to guide tree species selection in tropical dry forest restoration. *Restoration Ecology* **29**: e13347. DOI: <https://doi.org/10.1111/rec.13347>
- Funk JL, Larson JE, Ames GM, Butterfield BJ, Cavender-Bares J, Finn J, Laughlin DC, Sutton-Grier AE, Williams L, Wright J. 2016. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews* **92**: 1156-1173. DOI: <https://doi.org/10.1111/brv.12275>
- Fyllas NM, Michelaki C, Galanidis A, Evangelou E, Zaragoza-Castells J, Dimitrakopoulos PG, Lloyd J. 2020. Functional trait variation among and within species and plant functional types in mountainous Mediterranean forests. *Frontiers in Plant Science* **11**: 212. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00212>
- Galindo-Cruz A, Sahagún-Sánchez, FJ, López-Barrera F, Rojas-Soto O. 2024. Recent changes in tropical-dry-forest connectivity within the Balsas Basin Biogeographic Province: potential effects on endemic-bird distributions. *Nature Conservation* **55**: 177-199. DOI: <https://doi.org/10.3897/natureconservation.55.120594>
- Garbowski M, Avera B, Bertram JH, Courkamp JS, Gray J, Hein KM, Lawrence R, McIntosh M, McClelland S, Post AK, Slette IJ, Winkler DE, Brown CS. 2020. Getting to the root of restoration: Considering root traits for improved restoration outcomes under drought and competition. *Restoration Ecology* **28**: 1384-1395. DOI: <https://doi.org/10.1111/rec.13291>
- Garnier E, Navas ML, Grigulis K. 2016. *Plant Functional Diversity: Organism Traits, Community Structure, and Ecosystem Properties*. USA: Oxford University Press. Online ISBN: 9780191817281. DOI: <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198757368.001.0001>
- González-Molina HZ, Trilleras JM, Pyszczyk OL, Romero-Duque LP. 2022. Restauración ecológica participativa y servicios ecosistémicos culturales: una relación necesaria. *Acta Botanica Mexicana* **129**: e1929. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm129.2022.1929>
- González-Salvatierra C, Badano EI, Flores J, Rodas JP. 2013. Germinación, infestación y viabilidad en bellotas de *Quercus polymorpha* (Schltdl. & Cham.) tras un año de almacenamiento. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* **19**: 351-362. DOI: <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2012.07.044>
- Gorné LD, Díaz S, Minden V, Onoda Y, Kramer K, Muir C, Michaletz ST, Lavorel S, Sharpe J, Jansen S, Slot M, Chacon E, Boenisch G. 2020. The acquisitive-conservative axis of leaf trait variation emerges even in homogeneous environments. *Annals of Botany* **129**: 709-722. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa198>
- Hassan S, Sabreena G, Ganjee SA, Yaseen A, Zaman M, Shah AJ, Ganai BA. 2023. Unraveling the potential of environmental DNA for deciphering recent advances in plant-animal interactions: A systematic review. *Planta* **258**: 117. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00425-023-04267-0>
- INEGI. 2024. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. <https://www.inegi.org.mx/app/areasgeograficas/?ag=17#> (accessed October 2, 2024).
- Jaureguiberry P, Cuchietti A, Gorné LD, Bertone GA, Díaz S. 2020. Post-fire resprouting capacity of seasonally dry forest species—Two quantitative indices. *Forest Ecology and Management* **473**: 118267. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118267>
- Jiménez-Rodríguez DL, Gao Y, Solórzano JV, Skutsch M, Perez-Salicrup DR, Salinas-Melgoza MA, Farfan M. 2022. Mapping forest degradation and contributing factors in a tropical dry forest. *Frontiers in Environmental Science* **10**: 912873. DOI: <https://doi.org/10.3389/fenvs.2022.912873>
- Kassambara A, Mundt F. 2020. factoextra: Extract and visualize the results of multivariate data analyses. R package version 1.0.7. <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>
- Khurana EK, Singh JS. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* **28**: 39-52. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0376892901000042>
- Korkmaz S, Goksuluk D, Zararsiz G. 2014. MVN: An R package for assessing multivariate normality. *The R Journal* **6**: 151-162. DOI: <https://doi.org/10.32614/RJ-2014-031>
- Ladouceur E, Isbell F, Clark AT, Harpole WS, Reich PB, Tilman GD, Chase JM. 2023. The recovery of plant community composition following passive restoration across spatial scales. *Journal of Ecology* **111**: 814-829. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14063>

- Ladouceur E, McGowan J, Huber P, Possingham H, Scridel D, van Klink R, Jiménez-Alfaro B. 2022. An objective-based prioritization approach to support trophic complexity through ecological restoration species mixes. *Journal of Applied Ecology* **59**: 394-407. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13943>
- Lavorel S, Díaz S, Cornelissen JHC, Garnier E, Harrison SP, McIntyre S, Urcelay C. 2007. Plant functional types: Are we getting any closer to the Holy Grail? In: Canadell JG, Pataki DE, Pitelka LF. Eds. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Berlin, Germany: Springer, pp. 149-164. ISBN: 978-607-7607-51.
- Lê S, Josse J, Husson F. 2008. FactoMineR: An R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software* **25**: 1-18. DOI: <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Lebrija-Trejos E, Pérez-García EA, Meave JA, Poorter L, Bongers F. 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **27**: 477-489. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467411000253>
- Ley-López JM, Wawrzyniak MK, Chacón-Madrigal E, Chmielarz P. 2023. Seed traits and tropical arboreal species conservation: a case study of a highly diverse tropical humid forest region in Southern Costa Rica. *Biodiversity and Conservation* **32**: 1573-1590. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-023-02565-3>
- Lohbeck M, Lebrija-Trejos E, Martínez-Ramos M, Meave JA, Poorter L, Bongers F. 2015. Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are similar but differ in their consequences for succession. *Plos One* **10**: e0123741. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123741>
- Lohbeck M, Poorter L, Paz H, Pla L, van Breugel M, Martínez-Ramos M, Bongers F. 2012. Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **14**: 89-96. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.10.002>
- Maechler M, Rousseeuw P, Struyf A, Hubert M, Hornik K, Studer M, Roudier P, González J. 2025. *cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions* (R package version 2.1.6). <https://CRAN.R-project.org/package=cluster>
- Maldonado-Almanza BJ. 1997. *Aprovechamiento de los recursos florísticos de la Sierra de Huautla, Morelos, México*. MSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Mantyka-Pringle CS, Martin TG, Rhodes JR. 2012. Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: a systematic review and meta-analysis. *Global Change Biology* **18**: 1239-1252. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02593.x>
- Martínez-Garza C, Cecon E, Méndez-Toribio M. 2022. Ecological and social limitations for Mexican dry forest restoration: A systematic review. *Sustainability* **14**: 3793. DOI: <https://doi.org/10.3390/su14073793>
- Martínez-Garza C, Osorio-Beristain M, Valenzuela-Galván D, Nicolás-Medina A. 2011. Intra and inter-annual variation in seed rain in a secondary dry tropical forest excluded from chronic disturbance. *Forest Ecology and Management* **262**: 2207-2218. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.08.013>
- Martínez-Meléndez N, Ramírez-Marcial N, Martínez-Zurimendi P, Cach-Pérez MJ, García-Franco JG. 2021. How timber harvest affects the structure and diversity of a montane forest in Southern Mexico. *Forests* **12**: 895. DOI: <https://doi.org/10.3390/f12070895>
- McCloy MW, Andringa RK, Grace JK. 2022. Resilience of avian communities to urbanization and climate change: An integrative review. *Frontiers in Conservation Science* **3**: 918873. DOI: <https://doi.org/10.3389/fcosc.2022.918873>
- Meli P, Holl KD, Rey Benayas JM, Jones HP, Jones PC, Montoya D, Moreno Mateos D. 2017. A global review of past land use, climate, and active vs. passive restoration effects on forest recovery. *Plos One* **12**: e0171368. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171368>
- Meli P, Martínez-Ramos M, Rey-Benayas JM, Carabias J. 2014. Combining ecological, social and technical criteria to select species for forest restoration. *Applied Vegetation Science* **17**: 744-753. DOI: <https://doi.org/10.1111/avsc.12096>
- Mesa-Sierra N, de la Peña-Domene M, Campo J, Giardina CP. 2022. Restoring Mexican tropical dry forests: A national review. *Sustainability* **14**: 3937. DOI: <https://doi.org/10.3390/su14073937>
- Miles L, Newton AC, DeFries RS, Ravilious C, May I, Blyth S, Gordon JE. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* **33**: 491-505. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x>
- Monroy-Ortiz C. 1997. *La leña como recurso energético, implicaciones ecológicas y etnobotánicas*. MSc Tesis. Universidad Nacional Autónoma de México.

- Morrow KH. 2024. Neutral and niche theory in community ecology: A framework for comparing model realism. *Biology & Philosophy* **39**: 4. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10539-024-09941-5>
- Orlandi LLM, Vinicius Cianciaruso M, Menezes Samia DS. 2015. Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Natureza & Conservação* **13**: 112-116. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ncon.2015.11.001>
- Paine CET, Stahl C, Courtois EA, Patiño S, Sarmiento C, Baraloto C. 2010. Functional explanations for variation in bark thickness in tropical rain forest trees. *Functional Ecology* **24**: 1202-1210. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01736.x>
- Pennington TD, Sarukhán J. 2005. *Árboles tropicales de México: manual para la identificación de las principales especies*. México: Universidad Nacional Autónoma de México. ISBN: 970-32-1643-9
- Pérez-Jiménez LA, Barajas-Morales J. 2011. *Árboles de selvas secas de México. Identificación mediante cortezas*. México: Universidad Nacional Autónoma de México. ISBN: 9786070224355
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, de Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson JG, Thompson K, Morgan HD, ter Steege H, van der Heijden MGA, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti M, Conti G, Staver AC, Aquino S, Cornelissen JHC. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **61**: 167-234. DOI: <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Petchey OL, Gaston KJ. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* **9**: 741-758. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Pineda-García F, Paz H, Tinoco-Ojanguren C. 2011. Morphological and physiological differentiation of seedlings between dry and wet habitats in a tropical dry forest. *Plant, Cell & Environment* **34**: 1536-1547. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02351.x>
- Poorter L, Bongers F, Aide TM, Almeyda Zambrano AM, Balvanera P, Becknell JM, Boukili V, Brancalion PHS, Broadbent EN, Chazdon RL, Craven D, de Almeida-Cortez JS, Cabral GAL, de Jong BHJ, Denslow JS, Dent DH, DeWalt SJ, Dupuy JM, Durán SM, Espirito-Santo MM, Fandino MC, César RG, Hall JS, Hernandez-Stefanoni JL, Jakovac CC, Junqueira AB, Kennard D, Letcher SG, Licona JC, Lohbeck M, Marín-Spiotta E, Martínez-Ramos M, Massoca P, Meave JA, Mesquita R, Mora F, Muñoz R, Muscarella R, Nunes YRF, Ochoa-Gaona S, de Oliveira AA, Orihuela-Belmonte E, Peña-Claros M, Pérez-García EA, Piotta D, Powers JS, Rodríguez-Velázquez J, Romero-Pérez IE, Ruiz J, Saldarriaga JG, Sanchez-Azofeifa A, Schwartz NB, Steininger MK, Swenson NG, Toledo M, Uriarte M, van Breugel M, van der Wal H, Veloso MDM, Vester HFM, Vicentini A, Vieira ICG, Vizcarra Bentos T, Williamson GB, Rozendaal DMA. 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* **530**: 211-214. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature16512>
- Popradit A, Srisatit T, Kiratiprayoon S, Yoshimura J, Ishida A, Shiyomi M, Murayama T, Chantaranonthai P, Out-taranakorn S, Phomma I. 2015. Anthropogenic effects on a tropical forest according to the distance from human settlements. *Scientific Reports* **5**: 14689. DOI: <https://doi.org/10.1038/srep14689>
- R Core Team. 2025. *R: A language and environment for statistical computing* [Software]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Reich PB. 2014. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* **102**: 275-301. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
- Renzi JJ, He Q, Silliman BR. 2019. Harnessing positive species interactions to enhance coastal wetland restoration. *Frontiers in Ecology and Evolution* **7**: 131. DOI: <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00131>
- Rodríguez-Hernández R, Castellanos-Bolaños JF, Contreras-Hinojosa JR, Ruiz-Ríos TN, García-Sibaja M. 2024. Valor cultural de especies arbóreas con potencial para restaurar sistemas agroforestales con *Agave* en Oaxaca. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* **15**: 4-26. DOI: <https://doi.org/10.29298/rmcf.v15i85.1473>
- Romero-Manzanares A, García-Moya E. 2002. Estabilidad y elasticidad de la composición florística de los piñonares de San Luis Potosí, México. *Agrociencia* **36**: 243-254.
- Rosell JA. 2016. Bark thickness across the angiosperms: more than just fire. *New Phytologist* **211**: 90-102. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13889>
- Rosell JA, Olson ME, Martínez-Garza C, Martínez-Méndez N. 2022. Functional diversity in woody organs of

- tropical dry forests and implications for restoration. *Sustainability* **14**: 8362. DOI: <https://doi.org/10.3390/su14148362>
- Salgado NB. 2016. La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. ISBN: 978-958-8889-68-9.
- Schultz M, Jamieson H, Piontek E, Coon JJ, Halsey SJ. 2022. The importance of cultural values in ecological restorations: a systematic review. *Society & Natural Resources* **35**: 1021-1039. DOI: <https://doi.org/10.1080/08941920.2022.2073625>
- Schwilk DW, Brown TE, Lackey R, Willms J. 2016. Post-fire resprouting oaks (genus: *Quercus*) exhibit plasticity in xylem vulnerability to drought. *Plant Ecology* **217**: 697-710. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0568-y>
- Servicio Meteorológico Nacional. 2024. Normales climatológicas (Periodo de referencia: 1991-2020). Comisión Nacional del Agua. <https://www.gob.mx/conagua> (accessed October 2, 2024).
- Singh JS, Chaturvedi RK. 2018. *Tropical Dry Deciduous Forest: Research Trends and Emerging Features*. Singapore: Springer Nature. ISBN: 978-981-10-7260-4
- Suárez A, Williams-Linera G, Trejo C, Valdez-Hernández JI, Cetina-Alcalá VM, Vibrans H. 2012. Local knowledge helps select species for forest restoration in a tropical dry forest of central Veracruz, Mexico. *Agroforestry Systems* **85**: 35-55. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10457-011-9437-9>
- Trusiak M, Plitta-Michalak BP, Michalak M. 2022. Choosing the right path for the successful storage of seeds. *Plants* **12**:72. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants12010072>
- Vásquez JC, Castillo MMC, Marín LP, Altamirano GZ, Gámez GC. 2015. Potencial germinativo de *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth, una especie de la selva baja caducifolia de la Mixteca oaxaqueña. *Revista Mexicana de Agroecosistemas* **2**: 49-61. <https://revistaremaeitvo.mx/index.php/remae/article/view/309/275>
- Venables WN, Ripley BD. 2002. Modern applied statistics with S (4th ed.). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-21706-2>
- Werden LK, Alvarado JP, Zarges S, Calderón ME, Schilling EM, Gutiérrez LM, Powers JS. 2018. Using soil amendments and plant functional traits to select native tropical dry forest species for the restoration of degraded Vertisols. *Journal of Applied Ecology* **55**: 1019-1028. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12998>
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Villar R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**: 821-827. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Wright SJ, Kitajima K, Kraft NJB, Reich PB, Wright IJ, Bunker DE, Zanne AE. 2010. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* **91**: 3664-3674. DOI: <https://doi.org/10.1890/09-2335.1>
- Yaseen M, Khan WR, Bahadur S, Batool F, Khalid F, Ahmed U, Ashraf M. 2023. Intra-and inter-specific responses of plant functional traits to environmental variables: Implications for community ecology in the tropical monsoonal dwarf forest on Hainan Island. *Frontiers in Forests and Global Change* **6**: 1198626. DOI: <https://doi.org/10.3389/ffgc.2023.1198626>
- Zavaleta A, Mandujano S, López-Téllez C. 2023. Composición, estructura, diversidad y usos de la vegetación en un paisaje de la Reserva de Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, México. *Madera y Bosques* **29**: 1-17. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2023.2912416>

---

**Editor de sección:** Ernesto Badano

**Author contributions:** FMR, redacción, trabajo de campo, análisis de datos; JIVH, diseño experimental, formulación de objetivos e hipótesis, revisión de borradores; JCF, diseño y análisis estadístico, revisión final; PHD, hipótesis, redacción, asesoría en ecología; TMGM, redacción, revisión crítica, asesoría en ecología funcional; LABR, coordinación, formulación de objetivos, diseño experimental, análisis estadístico, supervisión, aprobación final.

**Entidades Financiadoras:** El primer autor agradece al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) por el apoyo brindado para la capacitación y formación de personal investigador. También se agradece a la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por la beca otorgada al primer autor. Finalmente, se agradece al Colegio de Postgraduados y al proyecto UNAM-PAPIIT (IN210826) "Impactos del manejo de la biodiversidad humanizada en el bosque tropical estacionalmente seco del Alto Balsas, México" por el financiamiento otorgado para el desarrollo de la presente investigación.

**Conflictos de interés:** Los autores declaran que no existe conflicto de interés, ni financiero ni personal, en la información, presentación de datos y resultados de este artículo.