



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**COLONIZACIÓN VEGETAL SOBRE  
LAHARES DEL VOLCÁN POPOCATÉPETL  
EN EL CONTEXTO DE ESTRATEGIAS Y  
ATRIBUTOS FUNCIONALES**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**B I Ó L O G O**

**P R E S E N T A:**

**LUIS BARBA ESCOTO**



**DIRECTOR DE TESIS:**

**DR. ARTURO GARCÍA ROMERO**

**2014**



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.

## Hoja de datos del Jurado.

### 1. Datos del Alumno.

Barba  
Escoto  
Luis  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
405058053

### 2. Datos del tutor.

Dr.  
García  
Romero  
Arturo

### 3. Datos del sinodal 1

Dr.  
Ponce  
Mendoza  
Alejandro

### 4. Datos del sinodal 2

Dra.  
Wegier  
Briuolo  
Ana Laura

### 5. Datos del sinodal 3

M. en C.  
Fonseca  
Juárez  
Rosa María

### 6. Datos del sinodal 4

M.en C.  
Méndez  
Méndez  
Alberto

## Agradecimientos

Sin orden...

A Arturo García Romero del Instituto de Geografía de la UNAM, por haberme brindado la oportunidad de colaborar en su proyecto del Popocatepetl, además de sus valiosas aportaciones y comentarios a este documento, su tiempo, esfuerzo y sobre todo apoyo para que esto saliera adelante.

A Rocío Marisol Alanís Anaya, por vincularme con Arturo y también a Aslam Narváez Parra... ambos me apoyaron mucho en las campañas de toma de datos de la vegetación, incluso me adoptaron en su familia y en su casa cuando no tuve, todo se los agradezco mucho.

A Emer Pineda Duarte, por ayudarme en la búsqueda de las especies, su compañía en el campo y su paciencia...

A mi maestra de plantas Rosa María Fonseca Juárez de la Facultad de Ciencias, UNAM que amablemente siempre me ha ayudado, en este caso con ideas, con su experiencia en el campo de la taxonomía y la determinación de plantas además de aportar valiosos comentarios en la revisión del documento de tesis.

A Alejandro Ponce Mendoza, investigador titular del INIFAP, donde aparte de compartir todo y en particular, transmitir una actitud ejemplar en todo momento con todas las personas a su alrededor, también me compartió mucho de su tiempo y conocimiento sin los cuales este trabajo no habría sido posible.

A Alberto Méndez Méndez , académico de la FES Zaragoza que no solo comparte su interés por la zona de estudio sino que me acercó a una pequeña veredita que lleva al conocimiento de otras realidades que se viven en el Popocatepetl, además de su valiosa contribución para la redacción de esta tesis.

A Ana Laura Wegier Briuolo, por muchísimas cosas, pero en especial, su apoyo en momentos bastante delicados en la vida, por prestarme su laboratorio, enseñarme a trabajar en él, compartir sus proyectos y aparte, leer y contribuir para llevar a buen término este largo capítulo de mi vida.

A Rebeca Velázquez López que me dio asilo, que fue mi familia en la recta final de este proceso y que soporta largas pláticas incoherentes sobre esto "lo otro" y demás... le deseo lo mejor. A Atsiry Yareli López Fabila, por compartir también su tiempo, su familia y hasta ternura. A veces, me siento en casa con ese humor...

Especialmente, a Ángeles Martínez de la Llera y a su familia, quienes me acogieron como nadie en momentos muy difíciles de mi vida ya algunos años atrás, en gran medida gracias a ellos, yo he podido sobrevivir ésta ciudad y a la licenciatura.

Al personal del Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional, que me permitieron hacer uso de muchísimos ejemplares de la colección e incluso me apoyaron con información bibliográfica de importancia.

A Irma Fabiola Mendiola, del Laboratorio de Sedimentología Volcánica del Instituto de Geofísica, UNAM, que muy amablemente me permitió el uso de las instalaciones para procesar las muestras de mis plantas.

Finalmente agradecer a los proyectos de PAPIIT *Dinámica del paisaje y biodiversidad en los bosques templados del centro de México* (Proyecto DGAPA-PAPIIT, clave: IN300911-3) y *Fragmentación y efecto borde en los bosques templados del centro de México. Contexto cultural y consecuencias ecológicas* (Proyecto DGAPA-PAPIIT, clave: IN301414-3); gracias a los cuales el financiamiento para el desarrollo de esta tesis estuvo disponible.

<b>INDICE</b>	<b>4</b>
<b>Resumen</b>	<b>7</b>
<b>1. Introducción.</b>	<b>8</b>
<b>1.1 La sucesión vegetal primaria</b>	<b>8</b>
<b>1.2 Los Lahares, definición y su actividad en el volcán Popocatépetl</b>	<b>8</b>
<b>1.3 La Ecología Funcional</b>	<b>8</b>
<b>1.3.1 Los atributos funcionales</b>	<b>9</b>
<b>1.3.2 Atributos duros vs atributos suaves</b>	<b>9</b>
<b>1.4 La Diversidad Funcional y las Estrategias ecológicas</b>	<b>10</b>
<b>1.4.1 La diversidad Funcional</b>	<b>10</b>
<b>1.4.2 La teoría de las estrategias C, S y R</b>	<b>10</b>
<b>1.4.3 Breve definición de C, S Y R</b>	<b>11</b>
<b>1.4.4 La firma funcional de Hunt et al. 2004 (Functional Signature)</b>	<b>12</b>
<b>1.5 Índices de Diversidad Funcional(FDIs).</b>	<b>12</b>
<b>1.5.1 Índices basados en un atributo (análisis monorasgo)</b>	<b>13</b>
<b>1.5.2 La media ponderada de la comunidad, CWM (Community Weighted Mean)</b>	<b>14</b>
<b>1.5.3 Las reglas de ensamble de las comunidades</b>	<b>15</b>
<b>1.5.3.1 Los modelos similitud limitante y filtrado del nicho</b>	<b>15</b>
<b>1.5.3.2 Los Indicis de Diversidad Funcional herramientas para detectar reglas de ensamble</b>	<b>16</b>
<b>1.5.3.3 Inferir el nicho a partir de los atributos de las especies</b>	<b>16</b>
<b>1.5.3.4 Los FDIs analizan como se distribuyen la abundancia en el espacio del nicho de las comunidades</b>	<b>16</b>
<b>1.5.3.5 Los modelos nulos</b>	<b>18</b>
<b>1.5.3.6 La Entropía Cuadrática de Rao multirasgo y monorasgo miden la divergencia</b>	<b>20</b>
<b>1.6 Respuesta funcional de la comunidad a gradientes ambientales.</b>	<b>20</b>
<b>1.6.1 Los filtros generados por el ambiente</b>	<b>21</b>
<b>1.6.2 Las variables ambientales</b>	<b>22</b>
<b>2. Justificación</b>	<b>25</b>
<b>3. Planteamiento de la Investigación.</b>	<b>26</b>
<b>3.1 Objetivos.</b>	<b>27</b>
<b>3.1.1 Objetivo general.</b>	<b>27</b>
<b>3.1.2 Objetivos específicos.</b>	<b>27</b>
<b>3.1.3 Hipótesis.</b>	<b>28</b>

<b>4. Materiales y Métodos.</b>	29
<b>4.1 Zona de Estudio.</b>	29
<b>4.2 Obtención de Datos.</b>	31
<b>4.2.1 Establecimiento de parcelas permanentes y muestreo de la vegetación.</b>	31
<b>4.2.2 Estatus taxonómico de las especies determinadas.</b>	32
<b>4.2.3 Inventarios estructurales de la vegetación.</b>	32
<b>4.3 Obtención de los atributos funcionales de las especies.</b>	33
<b>4.4 Muestreo de datos para el análisis de la respuesta de la comunidad a gradientes ambientales.</b>	35
<b>4.5 Asignación de estrategias en el espacio C-S-R.</b>	37
<b>4.5.1. Validación de la Ordenación en estrategias CSR mediante PCA de Atributos VS Especies</b>	39
<b>4.6 Cálculo de la firma funcional de Hunt (functional signature ).</b>	39
<b>4.6.1.Obtención de la firma funcional por año.</b>	39
<b>4.6.2Comparación de firmas funcionales entre parcelas cada año y entre años.</b>	40
<b>4.7 Cambio en el tiempo de la expresión promedio de los atributos en la comunidad.</b>	40
<b>4.7.1Cálculo de CWM</b>	40
<b>4.7.2 Regresión CWM vs Tiempo.</b>	41
<b>4.8 Reglas de ensamble de la comunidad.</b>	41
<b>4.8.1 Obtención de FDI observados.</b>	42
<b>4.8.2 Obtención de FDI esperados bajo el modelo nulo.</b>	42
<b>4.8.3 Desviación de observados vs esperados.</b>	42
<b>4.8.4 Cambio en el tiempo de los FDI.</b>	43
<b>4.9 Respuesta funcional de la comunidad a gradientes ambientales.</b>	43
<b>5.0 Resultados.</b>	44
<b>5.1 Diversidad taxonómica y parcelas permanentes.</b>	44
<b>5.2 Atributos funcionales de las especies.</b>	45
<b>5.3 Las especies como estrategias CSR</b>	48
<b>5.3.1 Validación de la Ordenación en estrategias CSR mediante PCA de Atributos VS Especies</b>	49
<b>5.3.2 La firma funcional de la comunidad vegetal de cada año.</b>	52
<b>5.4 Análisis de la expresión promedio en el tiempo de los atributos funcionales.</b>	53
<b>5.5 Reglas de Ensamble.</b>	58
<b>5.5.1 Índices multirasgo RaoQ y FDiv.</b>	58
<b>5.5.2 Divergencia y Convergencia de las parcelas a lo largo del tiempo.</b>	59
<b>5.5.3 Análisis de Regresión de RaoQ vs Tiempo.</b>	59
<b>5.5.4 Análisis CWM-RDA, respuesta de la comunidad a gradientes ambientales.</b>	62

<b>6. Discusión.</b>	65
6.1 Estrategias CSR, firma de Hunt.	65
6.2 Cambios en el valor de CWM VS el Volumen de Parcela.	68
6.3 Las reglas de ensamble que operan en la comunidad.	70
6.3.1Análisis Multirasgo.	70
6.3.2Análisis Monorasgo RaoQ.	70
6.4 Respuesta de la comunidad a gradientes ambientales.	71
<b>7. Conclusiones.</b>	73
<b>8. Bibliografía Citada.</b>	74
<b>9. Anexos.</b>	78

## Resumen.

El estudio del ensamble de las comunidades vegetales se considera una de las principales ramas de la ecología. La forma de abordar dicho fenómeno a través del análisis de la diversidad de los atributos funcionales de las plantas promete dar más luz sobre los factores que determinan la composición de especies de una comunidad. Los atributos funcionales de las especies son características morfológicas, fisiológicas o de la historia de vida que suponemos son adaptaciones forjadas a través de la selección natural. Estas adaptaciones impactan directamente en el desempeño de los organismos respecto a las condiciones ambientales y sus relaciones con otros organismos. Una especie posee un conjunto de atributos funcionales los cuales puede compartir con otros organismos constituyendo así consorcios o grupos funcionales. En particular las estrategias CSR (competidoras, ruderales y tolerantes al estrés) agrupan la diversidad vegetal en el supuesto que estos organismos han desarrollado adaptaciones a dos principales factores, la perturbación y las restricciones ambientales. Por otro lado el análisis de la diversidad funcional nos da información de la relación entre las condiciones ambientales y el funcionamiento del ecosistema, podemos tratar de establecer qué conjunto de atributos responden en conjunto a un gradiente de variables ambientales, y también podemos inferir las reglas de ensamble que operan en una comunidad en cierto momento, las reglas de ensamble son modelos que relacionan la amplitud del nicho disponible en un ambiente y el volumen que es ocupado de éste por una comunidad en un momento determinado, si las condiciones ambientales son pobres en recursos se espera que las especies compitan y que se ejerza un fuerte filtro sobre la diversidad de especies de la comunidad dejando pasar solamente aquellas que presentan un valor del atributo funcional adaptado a dichas condiciones, y por otro lado si las condiciones ambientales son ricas en recursos, se espera que los filtros ambientales sean más relajados y un nicho más amplio que será ocupado por un conjunto de atributos que maximizará la utilización de ese nicho evitando la competencia entre las especies. El objetivo de este trabajo fue analizar mediante atributos funcionales el ensamble de la comunidad vegetal que se desarrolla en el fondo del barranco Huilóac del volcán Popocatepetl tras el depósito de los lahares generados por la actividad eruptiva de 1997 y 2001.

Los principales resultados respecto a las estrategias CSR indican que la comunidad está principalmente compuesta por plantas adaptadas a un régimen de alta perturbación (ruderales) con tendencias competitivas lo que indica que los recursos en el fondo de la barranca son abundantes a pesar de la actividad volcánica. Los resultados del análisis de las reglas de ensamble indican que hay una alta convergencia en las respuestas de la comunidad, es decir muy poco volumen del nicho está siendo utilizado, esto aunado a la alta similitud encontrada de las estrategias CSR obtenidas indican que la perturbación es el factor limitante en el desarrollo de la comunidad a lo largo del tiempo.

## **1. Introducción.**

### **1.1 La sucesión vegetal primaria.**

La sucesión definida como el cambio de la composición de especies en un espacio a través del tiempo, es un concepto básico tanto en la historia como en los fundamentos de la teoría de la Ecología (McIntosh, 1999.). En particular la sucesión primaria es el proceso de desarrollo de una comunidad sobre superficies estériles en las que han ocurrido severos disturbios los cuales, han removido la actividad biológica (Walker y del Moral, 1999). Las erupciones y la actividad volcánica en consecuencia, son fuente invaluable de áreas sobre las cuales es posible estudiar la sucesión primaria (del Moral y Grishin, 1999)

### **1.2 Los Lahares, definición y su actividad en el volcán Popocatépetl.**

Un *lahar* es un término general que se usa para nombrar a restos de roca y otros derrubios volcánicos que al mezclarse con el agua (de lluvia, nieve, hielo etc.) tienden a fluir con gran velocidad (Smith y Fritz, 1989). Después de 67 años de relativa inactividad, el Volcán Popocatépetl, el 21 de diciembre de 1994, volvió a mostrar actividad sísmica junto con la emisión de columnas de 2 a 3 km de alto de gases, vapor de agua y cenizas (Macías, 2007). El 30 de junio de 1997 se registró una gran explosión, la cual, aunada a la actividad de días anteriores que derritiera gran parte del Glaciar del Ventorrillo ubicado en el flanco norte del edificio, causó una gran liberación de agua erosionando el material aún no consolidado de la cabecera de la Barranca Huilóac y provocando la formación de un lahar que descendió a lo largo de la barranca, depositando  $3.3 \times 10^5 \text{ m}^3$  de derrubios volcánicos en su fondo (Capra *et al.* 2004). El 22 de enero de 2001 se observó una emisión de ceniza de 18 km de alto que al colapsarse generó un flujo piroclástico que derritió parte del glaciar, generando un lahar que descendió por la Barranca Huilóac. En la zona se han realizado previamente estudios sobre la recolonización de la vegetación (Muñoz *et al.* 2005) y sobre la influencia de la lluvia y el banco de semillas sobre ésta (Alanís, 2008).

### **1.3 La ecología funcional**

La ecología de comunidades es el estudio de un conjunto de especies que ocurren simultáneamente en tiempo y espacio. Desde sus inicios se ha establecido que la principal meta de ésta disciplina es la de encontrar reglas generales para explicar de forma simplificada la complejidad de las comunidades, no obstante, actualmente existe aún un debate abierto sobre la posibilidad de encontrar dichas reglas. En las últimas décadas y en particular en los últimos 10 años, se ha consolidado una alternativa que consiste en la investigación enfocada en los atributos funcionales de las especies (McGill *et al.* 2006).

### 1.3.1 Los Atributos funcionales.

El término **atributo** es definido como una propiedad, bien definida, que se puede medir, generalmente a nivel de individuos y que es usado comparativamente entre especies. Un **atributo funcional** es aquel que influye fuertemente en el desempeño de una especie, se refiere también, a cualquier característica que pueda tener relevancia adaptativa o estratégica. Dichas características se presentan en varios estados, tamaños o números y se pueden agrupar en categorías o clases (Semenova y Van der Maarel, 2000). Entre los atributos más reportados en la literatura están los morfológicos, fisiológicos y fenológicos, los cuales impactan la adecuación indirectamente vía sus efectos en el crecimiento, reproducción y sobrevivencia, los tres elementos del desempeño de un individuo (Violle *et al.* 2007).

Los estudios de los atributos funcionales, particularmente en las plantas, sugieren que en primera instancia se defina qué funciones son de interés para el fenómeno en estudio, ya que pueden existir distintos niveles y enfoques, desde el estudio de la respuesta a cambios globales, disturbios locales, modelos de paisaje, ecología comparada etc.

### 1.3.2 Atributos duros *versus* atributos suaves.

En general las plantas presentan diversidad funcional en las soluciones (adaptaciones) que han generado a tres retos principales: dispersarse a nuevos sitios, establecerse y persistir en dichos sitios. En la mayoría de los casos los atributos que explican dichas adaptaciones son de tipo duro (*hard*), los cuales se caracterizan por ser extremadamente costosos o difíciles de medir en un periodo razonable de tiempo, por ejemplo, cuando incluyen manipulaciones experimentales como en el caso que se mida la tasa relativa de crecimiento o la habilidad competitiva (Weiher *et al.* 1999). Para resolver esta limitante se ha encontrado que existen atributos fáciles de medir (*soft traits*) que correlacionan bien con los duros (algunos atributos suaves que son sustituto de los duros se ilustran en la tabla 15 ), por ejemplo, para conocer la capacidad de una planta para establecerse en un nuevo lugar nos valemos de la tasa de crecimiento relativo, un atributo duro que puede ser sustituido con mediciones del área específica y el contenido de agua de las hojas como, las cuales son medidas suaves que correlacionan con la tasa de crecimiento relativo. Otro ejemplo es la distancia a la cual se pueden dispersar las semillas, donde en vez de realizar un experimento para medir esa distancia, podemos darnos una idea si medimos la masa de las semillas y su modo de dispersión (zoocoria, anemocoria etc.) (Cornelissen *et al.* 2003 y Lavorel y Garnier, 2002).

## 1.4 La Diversidad Funcional y las Estrategias Ecológicas.

### 1.4.1 La Diversidad funcional

En contraste con el estudio de la diversidad taxonómica o abundancia biológica de un ecosistema, el estudio de la diversidad funcional se perfila como una forma más precisa de explicar la dinámica en la adquisición de masa y energía, así como las interacciones ecológicas que derivan de esos u otros procesos al interior de una comunidad (Tilman *et al.* 1997, Hooper *et al.* 2005). La clasificación en grupos o tipos funcionales (*plant functional classifications*) es un concepto que propone que las especies pueden ser agrupadas de acuerdo a sus atributos, simplificando así la diversidad taxonómica pero sintetizando la funcionalidad de la biota (Lavorel *et al.* 1997).

Dentro de este tipo de clasificaciones existe una de particular interés que agrupa a las especies según **estrategias**. Las especies agrupadas bajo una estrategia particular, tienen atributos similares interpretados como adaptaciones a un patrón particular de uso de los recursos.

### 1.4.2 La teoría de las estrategias C, S y R.

La agrupación por estrategias basada en la teoría CSR propuesta por Grime desde 1977 contempla que existe la combinación de dos factores (con su respectiva gama de intensidades) que limitan la producción (adquisición) de biomasa por las plantas en cualquier hábitat (FLPB). El primer factor, el **estrés** (o restricciones) incluye factores ambientales que limitan la producción fotosintética, como son la cantidad de luz, agua, temperatura y nutrientes minerales. El segundo factor conocido como **perturbación** se asocia con la destrucción parcial o total de la biomasa vegetal y es el resultado de las actividades de herbivoría, agentes patógenos, o daños causados por viento, heladas, sequía erosión o fuego. Al analizar las cuatro permutaciones que resultan de la combinación de los factores estrés y perturbación con la intensidad de ellos (baja o alta), se observan las estrategias que propone ésta teoría han evolucionado bajo esas condiciones (tabla 1). Además, se puede distinguir que cuando ambos factores son muy intensos no existen estrategias viables que puedan sobrevivir a tales condiciones.

Intensidad de la perturbación ↓	Intensidad de las Restricciones	
	Baja	Alta
Baja	Competidoras (C)	Tolerantes al estrés (S)
Alta	Ruderales (R)	X

**Tabla 1.** Base de la evolución de las tres estrategias en plantas vasculares (Grime, 1977).

Las tres estrategias C-S-R, representan extremos de la especialización evolutiva por lo que existirán plantas que muestran estrategias intermedias adaptadas a un tipo de hábitat con intensidades intermedias de restricciones y perturbación.

### 1.4.3. Breve definición de C, S Y R.

Las plantas **competitivas** comprenden especies en las que la selección natural ha maximizado la adquisición de recursos en condiciones productivas relativamente inalteradas. Las plantas **tolerantes al estrés** se relacionan con reducciones en el vigor vegetativo como en el reproductivo, adaptaciones que permiten a la planta sobrevivir en ambientes continuamente improductivos. Las plantas **ruderales** son plantas con ciclo de vida corto con alta producción de semillas que han evolucionado en ambientes rigurosamente alterados pero potencialmente reproductivos.

Algunos atributos funcionales que definen a las plantas dentro de estas estrategias principales (no olvidar que existen intermedias) se pueden observar en la tabla 2.

	<b>Competitivas C</b>	<b>Tolerantes al estrés S</b>	<b>Ruderales R</b>
<b>Morfología de los tallos</b>	Follaje denso, alta expansión lateral por encima como por debajo del suelo	Variación extremadamente grande de formas de crecimiento	De estatura pequeña con expansión lateral muy limitada.
<b>Forma de la Hoja</b>	Robusta, comúnmente mesomórfica	Pequeñas, coriáceas, o en forma de aguja	Muy variable a mesomórfica.
<b>Producción de Hojarasca</b>	Copiosa, persistente	Poca y a veces persistente	Poca, rara vez persistente
<b>Tasa de crecimiento relativo</b>	Rápida	Lenta	Rápida
<b>Forma de vida</b>	Hierbas perenes, arbustos y árboles	Hierbas perennes, arbustos y arboles , regularmente de vida muy larga	Hierbas anuales
<b>Longevidad de las Hojas</b>	Relativamente corta	Larga	Corta
<b>Fenología de producción de Hojas</b>	Picos bien definidos de producción de hojas coincidentes con periodos de máxima productividad	Perennes con patrones variados de producción de hojas	Periodo corto en periodo de alto potencial productivo
<b>Fenología de la Floración</b>	Flores producidas inmediatamente después de periodos de máxima productividad.	No hay una relación general entre periodo de floración y una temporada o estación.	Las flores se producen al final del periodo favorable de producción
<b>Proporción de la producción anual asignada a recursos para producción de semilla.</b>	Pequeña	Pequeña	Alta

**Tabla 2.** Atributos funcionales de plantas competitivas, tolerantes al estrés y ruderales. Tomado de Grime 1977.

Hodgson *et al.* 1999, desarrollaron un método para asignar a las especies de la flora británica al espacio definido por las dimensiones C, S y R (figura 1a.), resultando en un total de 19 grupos funcionales. El método de Hodgson permite asignar coordenadas en el espacio para cada especie en

base al análisis de atributos fáciles de medir y sugiere que puede ser aplicado a otras floras (ver lista de atributos en la sección Material y Métodos).

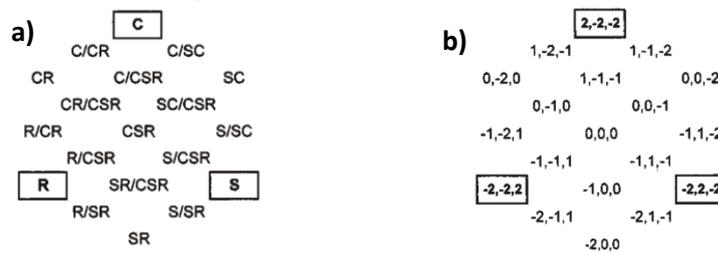


Figura 1. a) Localización de los 19 grupos funcionales en el espacio C-S-R. b) las coordenadas para la asignación de una especie en a). Tomado de Hodgson *et al.* 1999.

El método ha sido puesto a prueba con éxito precisamente para explicar la base funcional del proceso de sucesión en una cronosecuencia, sobre áreas de *till* formadas por el retroceso de glaciares en Italia (Caccianiga *et al.* 2006), es notable que a pesar de existir el método desde 1999 para asignación de estrategias C-S-R, a la fecha no existen más trabajos que lo apliquen para el estudio de sucesión ecológica.

#### 1.4.4 La firma funcional de Hunt *et al.* 2004 (*Functional Signature*).

La firma funcional nos proporciona una herramienta mediante la cual es posible representar mediante un índice numérico de tres componentes, el balance que existe entre los diferentes conglomerados de estrategias CSR, que se podrían encontrar al interior de una comunidad. Este índice nos indica en qué lugar se encuentra nuestra comunidad en conjunto en el espacio de las estrategias CSR. Esta herramienta opera en dos etapas, primero calcula la firma funcional de una sola muestra, segundo, compara distintas muestras respecto a sus firmas funcionales. Este método es dependiente de la abundancia de cada estrategia. Este método permite determinar la posición de muestras completas de vegetación y en la presente investigación puede resultar de mucha ayuda para detectar cambios importantes en las estrategias a lo largo del tiempo.

#### 1.5 Índices de Diversidad Funcional (FDIs).

Recientemente se ha demostrado que es la diversidad funcional en contraste con la diversidad de especies la que intensifica las funciones del ecosistema como la productividad, la resiliencia a perturbaciones o invasiones, o la regulación del flujo de materia y energía (Petchey *et al.* 2004)

Existen dos aproximaciones principales para la cuantificación de la diversidad funcional, las discontinuas que consideran la riqueza de tipos funcionales (en este caso particular, estrategias) y las continuas que

consideran la medición de la diversidad funcional mediante índices (Pethey y Gaston 2006).

La desventaja principal del enfoque de tipos funcionales radica en que el nivel al cual las diferencias interespecíficas son funcionalmente significativas es arbitrario. Se asume que las especies de un mismo tipo funcional, son funcionalmente idénticas (las especies dentro de un mismo grupo son totalmente redundantes) y también que todos los pares de especies de dos tipos funcionales diferentes son totalmente diferentes. Es decir que al agregar una especie de un nuevo grupo funcional a una comunidad, automáticamente aumenta la riqueza funcional de dicha comunidad (Petchev *et al.* 2004, Casanoves *et al.* 2011).

Los estudios basados en la aproximación mediante estrategias o tipos funcionales, si bien simplifica y da sentido al estudio de la diversidad taxonómica, ignora muchas veces la importancia de la abundancia de las especies, este aspecto puede ser fundamental para determinar el grado del impacto de una u otra especie sobre el funcionamiento del ecosistema. Aunque la aproximación de esta investigación tomará en cuenta el cálculo de la abundancia para el análisis mediante la firma funcional de Hunt *et al.* debemos hacer notar lo siguiente, la agrupación de especies en tipos puede resultar en una pérdida de información y una imposición no intencional de una estructura discreta en las diferencias funcionales entre las especies, dicha estructura tendría tal vez una naturaleza continua ya que los atributos funcionales de las especies son medidas de caracteres fundamentalmente en escala continua (Mason *et al.* 2005).

La importancia de la generación de índices de diversidad funcional reviste particular importancia ya que ha sido solo recientemente que existe un consenso en cómo se debe de medir dicha diversidad funcional. La cuestión principal es que los primeros índices propuestos se apoyaban en el uso mismo de categorías escogidas *a priori* lo que sesgaba de entrada la información generada, no tomaban medidas fundamentales como la abundancia de las especies o bien solamente podían trabajar analizando un solo atributo a la vez lo que satisfacía pobremente el ansia de determinar el nicho funcional de una especie lo cual se logra a través del análisis de precisamente más de un atributo funcional (Mason *et al.* 2005; Schleuter *et al.* 2010, Villéger *et al.* 2008)

### **1.5.1 Índices basados en un atributo (análisis monorasgo).**

La aproximación mediante un solo atributo reviste particular importancia para el análisis a nivel comunidad, el concepto ecológico subyacente es que durante el ensamble de una comunidad y en el desarrollo subsecuente de esta, existirán filtros con efectos diversificadores o convergentes operando simultáneamente en el reclutamiento de la comunidad sobre la poza local de especies, imponiendo

efectos contrastantes en la similitud del valor de los atributos exhibidos por las especies coexistentes (Grime, 2006) , el ambiente ejercerá fuertes presiones selectivas sobre ciertos atributos, provocando que se filtre solamente un pequeño subconjunto del gradiente de valores posibles de cierto atributo (Kleyer *et al.* 2012).

### 1.5.2 La media ponderada de la comunidad, CWM (*Community Weighted Mean*).

La hipótesis del cociente de biomasa (*Mass Ratio Hypothesis*, Grime ,1998) establece que el grado en que los atributos de una especie afectan las propiedades de un ecosistema está fuertemente ligado a la importancia de la contribución relativa de una especie a la biomasa total, esto determina en gran medida el comportamiento y funcionamiento de la comunidad en un tiempo dado. Es decir la abundancia de un rasgo o un valor determinado de éste, determina su importancia en el funcionamiento del ecosistema.

Recientemente se ha diseñado el índice de diversidad funcional monorasgo CWM (Garnier *et al.* 2004), que toma en cuenta la contribución relativa (frecuencia promedio o biomasa) de cada especie al valor promedio del atributo en la comunidad, reflejando el efecto predicho por la hipótesis del cociente de biomasa (Garnier 2007, Díaz *et al.* 2007).

El CWM se calcula para cada unidad de muestreo como:

$$CWM = \sum_{i=1}^S w_i \times x_i$$

S es el número total de especies,  $w_i$  es la abundancia relativa (o biomasa relativa) de la  $i$ -ésima especie y  $x_i$  es el valor del rasgo de la  $i$ -ésima especie a nivel de especie.

En particular el análisis de regresión y de los valores de CWM se ha utilizado en estudios dirigidos a detectar cambios funcionales a través del tiempo en comunidades en sucesión (Kahmen y Poschlod, 2004; Lohbeck 2013). El análisis independiente del comportamiento en el tiempo de cada atributo puede servir para distinguir entre atributos neutrales (sobre los cuales no se ha ejercido ninguna presión selectiva) de los atributos de respuesta funcional (Garnier *et al.* 2007) sobre los que se observan patrones de cambio al paso del tiempo, o en respuesta a gradientes ambientales o interacciones bióticas.

### 1.5.3 Las reglas de ensamble de las comunidades.

La meta fundamental para el entendimiento y la predicción de la estructura de las comunidades es generar reglas que determinen el ensamblaje de las especies en comunidades. El término reglas de ensamble (*assembly rules*) fue introducido por Diamond (1975), para referirse a cómo es que distintas comunidades (con una composición distinta de especies) se pueden acoplar a partir de una poza común de especies (Weiher *et al.* 1998).

El objetivo de las reglas de ensamble es, generar modelos que permitan predecir qué subconjunto de la poza total de especies se desarrollará en un hábitat específico. Los mecanismos subyacentes para construir comunidades a partir de pozas comunes es en muchas formas análogo a la evolución por selección natural. Así, se entiende que los hábitats sirven como filtros para los genotipos, de tal forma que los genotipos adecuados sobreviven y se reproducen mientras que los inadecuados no superan los filtros y no sobreviven. En las reglas de ensamble los filtros operan sobre las especies a través de los atributos de las plantas y eliminan aquellos subconjuntos de atributos que son inapropiados para sobrevivir en determinado ambiente, siendo entonces que la comunidad es el resultado de la coexistencia de las especies que sobreviven dicho filtro (Keddy, 1992).

Ahora, dentro de estos modelos o reglas de ensamble y coexistencia, existen diversas alternativas que se han derivado del estudio de la comparación en la presencia-ausencia de especies en comunidades distintas.

#### 1.5.3.1 Los modelos de similitud limitante y filtrado del nicho.

El estudio de la función de los atributos de las especies en ecosistemas y comunidades, como los mecanismos que controlan la variación de estos dentro de conjuntos de poblaciones de especies coexistentes, ha heredado ideas de escuelas con filosofías diametralmente opuestas (Grime, 2006). Una de ellas con orígenes darwinistas, enfatiza que la coexistencia se da solo entre organismos con atributos completamente diferentes o con valores distintos; a esta regla (o modelo) se le conoce como la regla **complementariedad del nicho** o de **similitud limitante**. Cuando las especies coexistentes se reparten los recursos es porque existe un mínimo solapamiento del nicho que se refleja en la diferencia morfológica entre especies. La otra escuela con orígenes en la sociología, geografía y fisiología botánicas, hace énfasis en el hecho de que los miembros de una misma comunidad de plantas a menudo presentan gran similitud en sus atributos, es decir, la coexistencia de especies en un mismo sitio es debida a que los filtros impuestos por el hábitat provocan respuestas similares o redundancia en la expresión de atributos; a esta regla de ensamble se le llama **filtrado del nicho**

(Mouchet *et al.* 201; Weiher y Keddy, 1995).

### **1.5.3.2 Los Indicis de Diversidad Funcional como herramientas para detectar reglas de ensamble.**

Los índices de diversidad funcional (FDIs), son una herramienta que permite comprobar si los modelos derivados de las reglas de ensamble de similitud limitante y filtrado del nicho operan en una comunidad (Mouchet *et al.* 2010, Mason *et al.* 2005).

Las reglas de ensamble que fueron analizadas en esta investigación y los FDIs utilizados se basan en la teoría del nicho ecológico, por lo que, en relación a ellos se darán algunas definiciones a continuación.

Hutchinson (1957), definió el nicho como el hipervolumen n-dimensional (donde las dimensiones son recursos o condiciones ambientales) dentro del cual una especie es capaz de mantener una población viable a largo plazo. El hipervolumen completo bajo el cual un organismo potencialmente puede existir describe su **nicho fundamental**, mientras que la porción del nicho fundamental que es realmente ocupado por la especie es el **nicho realizado**. El concepto relacionado de **sobrelapamiento de nicho** puede ser interpretado como el volumen en el hiperespacio multidimensional dentro del cual dos o más especies mantienen poblaciones viables en la presencia de las demás. El **espacio del nicho** es la envoltura n-dimensional que contienen todos los nichos presentes en una comunidad de especies (Silvertown, 2004).

### **1.5.3.3 Inferir el nicho a partir de los atributos de las especies**

En los últimos años se ha reconocido que las reglas de ensamble de las comunidades pueden contribuir a predecir qué especies serán seleccionadas a lo largo de gradientes ambientales en base a sus atributos funcionales (MacGill *et al.* 2006).

Siendo los atributos los determinantes del rendimiento o desempeño de las especies, se sugiere que la cuantificación del nicho de una especie se puede hacer a través de la medición de sus atributos funcionales. Los valores promedio corresponden a la posición de la especie en un gradiente ambiental determinado mientras que la variabilidad en dicho atributo determina la amplitud del nicho de la especie (Violle y Jiang, 2009).

### **1.5.3.4 Los FDIs y la distribución de la abundancia en el espacio del nicho de las comunidades.**

Según la teoría del nicho ecológico las especies siguen una frecuencia de distribución que refleja la

amplitud de los recursos que la especie es capaz de utilizar, y generalmente la abundancia de la especie se concentra alrededor de un valor promedio en el espacio del nicho (Mason *et al.* 2005). La medición de la diversidad funcional se basa en que en el espacio definido por el hipervolumen de  $n$  recursos (o atributos) las especies de una comunidad se distribuirán cada una en ese hipervolumen según los requerimientos propios que definen su nicho.

Entonces, con un conjunto de atributos es posible modelar, aunque sea de forma incompleta, el nicho de una especie. Además, con la medida de los atributos de las especies y la distribución de la abundancia de los individuos en la comunidad, es posible entonces medir la diversidad funcional.

Desde un punto de vista geométrico, el nicho funcional de una especie puede estar representado por su posición en un espacio de rasgos funcionales. Dados  $T$  atributos distintos, el espacio funcional de una especie queda definido por el espacio  $T$  dimensional definido por los ejes  $T$ , cada uno correspondiendo a un atributo (Cornwell *et al.* 2006). Al graficar todas las especies en este espacio  $T$  dimensional, la diversidad funcional es entonces interpretada a partir de la distribución de las especies y sus abundancias en este espacio funcional (Figura 2).

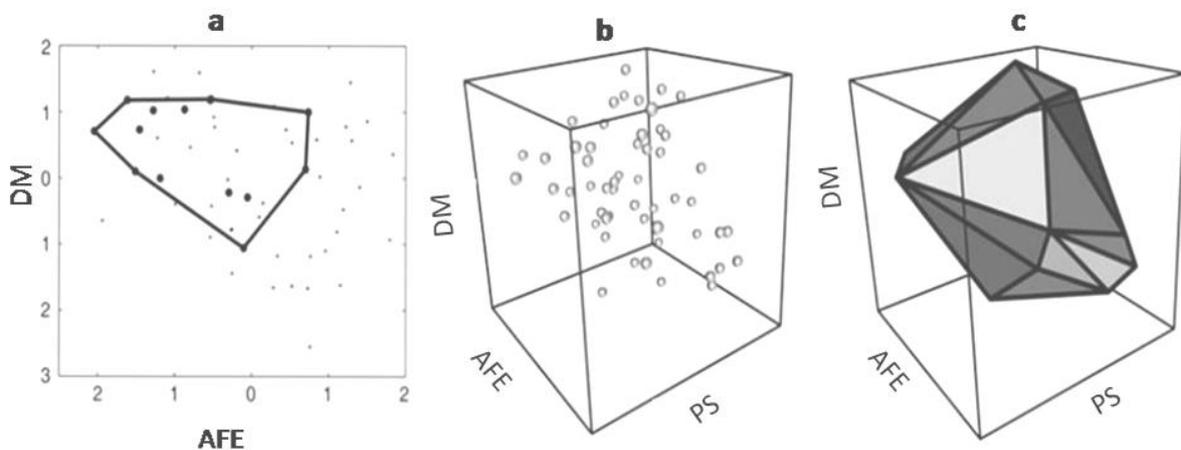


Figura 2. a. Espacio funcional de dos dimensiones (atributos). b. Medias de los atributos en un espacio tridimensional, cada punto representa una especie. c. Representación del volumen que representa la comunidad en el espacio funcional. DM= densidad de la madera, AFE= área foliar específica, PS= peso de la semilla. Modificado de Cornwell *et al.* 2006.

De acuerdo con lo anterior se puede concluir que al medir la diversidad funcional se reconoce cuánto y cómo se está utilizando el nicho disponible en una comunidad.

a diversidad funcional debe ser a través de tres componentes distintos los cuales han sido

desarrollados por Mason (*et al.* 2005), estos son los índices de diversidad funcional: 1) riqueza funcional (FRic), 2) igualdad o equidad funcional (FEve, functional evenness) y 3) divergencia funcional (FDiv). Mason propone este análisis a nivel de un atributo, sin embargo, recientemente se ha desarrollado una forma de análisis multivariado que permite el análisis de varios atributos y varias especies simultáneamente (Villegier *et al.* 2008, Laliberté y Legendre, 2010).

Otro concepto de gran interés para este estudio es la divergencia funcional (FDiv), la cual se refiere a que tan separadas están las distribuciones de la abundancia en el espacio del nicho. Los valores altos de FDiv indican un grado importante en la diferenciación del nicho o poca competencia por los recursos. Los valores de FDiv pueden cambiar independientemente de los valores de riqueza y equidad (Figura 3).

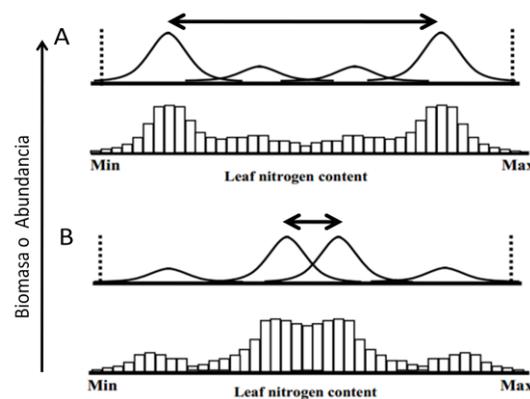


Figura 3. Se indica el caso en que  $FDiv\ A > FDiv\ B$ . mientras que la abundancia de especies se concentra en los extremos del rango del atributo en A, en B la abundancia se concentra en un punto muy localizado del rango de posibilidades del atributo. El espacio ocupado es el mismo en ambos casos por lo que FRic es igual en A y en B.

### 1.5.3.5 Los modelos nulos.

Los estudios en ecología de comunidades tomaron 20 años a partir de los trabajos de Diamond (Weiher y Keddy, 1995) para concluir que las especies en una comunidad se distribuyen en patrones que no son aleatorios. En particular las reglas de ensamble son inferencias sobre los patrones de ensamble de comunidades que resultan del análisis de matrices de presencia-ausencia.

Las reglas de ensamble son modelos que producen o predicen distribuciones no aleatorias de las especies en las comunidades. Al ser no aleatorias entonces se tiene que poner a prueba el patrón no aleatorio con un modelo aleatorio, estos últimos se generan a través de modelos nulos.

Un modelo nulo en términos de la teoría de reglas de ensamble, es un modelo generador de patrones que está basado en la aleatorización de datos ecológicos (en este caso datos de presencia-ausencia). El modelo nulo se diseña en base a un proceso de interés. Algunos elementos de las matrices se

mantienen constantes (los totales de cada fila y columna) y otros pueden variar estocásticamente para crear un patrón de ensamble. La aleatorización está diseñada para producir un patrón esperado en la ausencia de un mecanismo ecológico particular, en nuestro caso que no hay diferenciación de los nichos o que no hay filtros del hábitat.

El modelo nulo utilizado en esta investigación es el generado a través del algoritmo de aleatorización de matrices por intercambio *swap randomization algorithm* (Gotelli y Enstminger, 2001). Este algoritmo trabaja sobre matrices compuestas por sitios X especies, y mantiene las abundancias totales de las especies como el número total de individuos por sitio. El algoritmo genera un patrón en la distribución de la abundancia aleatorio, por lo que al aplicar los FDIs sobre estas matrices aleatorizadas se representa la situación en la que la distribución de las especies en el espacio del nicho disponible es al azar y en las mismas proporciones, es decir, nos arroja el valor de FDIs esperado en ausencia de reglas de ensamble. Por el contrario, si los valores observados son distintos a los esperados bajo el modelo nulo entonces podemos inferir la regla de ensamble que está operando (tabla 3).

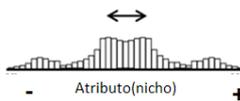
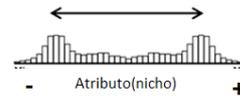
Regla de Ensamble	Índice de Diversidad Funcional
Filtrado del nicho o hábitat	RaoQ, FDiv ↓
Nichos o atributos	
Similares-Redundantes	
Similitud Limitante	RaoQ, FDiv ↑
Nichos o Atributos	
Divergentes-Complementarios	

Tabla 3. Las reglas de ensamble operantes en una comunidad se pueden distinguir midiendo la divergencia funcional RaoQ (Rao 1982) y FDiv (Villegger *et. al.* 2008). Los histogramas indican la distribución de la abundancia de los valores de los atributos en el espacio (nicho) y las flechas horizontales indican la magnitud de la divergencia en la distribución. Las flechas que indican hacia arriba o abajo señalan valores bajos o altos.

### 1.5.3.6 La Entropía Cuadrática de Rao multirasgo y monorasgo como herramienta para medir la divergencia.

La Entropía Cuadrática de Rao (1982) de aquí en adelante RaoQ, se define como la disimilitud esperada entre dos individuos dado un ensamble de especies seleccionadas al azar y con remplazo.

$$Q = \sum_{i,j}^s d_{ij} p_i p_j$$

Donde:  $i, j$  son especies,  $d_{ij}$  es la disimilitud (distancia) entre las especies  $i$  y  $j$ ,  $p_i, p_j$  denotan la probabilidad de la ocurrencia de la especies  $i$  y  $j$  (frecuencia o abundancia) respectivamente.

Entonces, RaoQ mide la divergencia o dispersión en los atributos presentes en una comunidad.

RaoQ (Pavoine y Dolédec, 2005 Leps *et al.* 2006), en conjunto con CWM se han propuesto como un marco unificado para cuantificar la diversidad funcional (Ricotta y Moretti, 2011). En este marco, CWM se puede utilizar para estudiar los cambios en la expresión promedio de los atributos en la comunidad, en tanto que RaoQ se puede utilizar para analizar patrones de convergencia o divergencia comparados con un patrón esperado al azar.

En particular, RaoQ se ha utilizado para detectar las reglas de ensamble de similitud limitante y convergencia (Mason *et al.* 2012, Mouchet *et al.* 2010), ya sea estableciendo la regla que opera en un determinado momento mediante la medida del tamaño del efecto (SES) y si es que ésta cambia con el tiempo mediante modelos de regresión lineal (Ricotta y Moretti 2011).

## 1.6 Respuesta funcional de la comunidad a gradientes ambientales.

Como ya se ha dicho, en este estudio se presta mayor atención al estudio de los atributos de las especies en relación a las variables ambientales, con el fin de encontrar reglas más generales a partir del estudio de la comunidad en su conjunto. Anteriormente la ecología de comunidades proponía hipótesis sobre los procesos ecológicos a partir de la interacción entre dos especies o bien una sola especie y el ambiente (Díaz *et al.* 2007).

Durante el ensamble de una comunidad, en sus inicios como en sus transformaciones subsecuentes, se admiten y se excluyen especies a través de filtros bióticos y abióticos que actúan sobre las especies específicamente sobre sus atributos funcionales. La permanencia de una especie o la formación de un

ensamble de estas, queda determinada por la capacidad que les confieren sus atributos de superar los filtros (Díaz *et al.* 1998).

### **1.6.1 Los filtros determinados por el ambiente.**

Las teorías del nicho ecológico establecen que las especies tienen “preferencias”, es decir, habitan en lugares con condiciones favorables para vivir, encontrándose mayor número de individuos (o en mayores ocasiones) alrededor de un valor óptimo de condiciones. El estudio del nicho de las especies consiste comúnmente en la asociación de la presencia de las especies en relación a un conjunto de variables ambientales medidas en distintos sitios (Legendre *et al.* 1997).

El estudio de la relación entre la flora de un lugar y su ambiente se realiza generalmente a través del análisis de dos matrices: “L” especies vs sitios, que contiene la abundancia u ocurrencia de las especies (en columnas) en distintos sitios o cuadrantes (filas) y “R” ambiente vs sitios, que incluye los valores de medidas cuantitativas o cualitativas de factores ambientales (columnas) de los sitios o unidades de muestreo (filas). A partir de esta base es posible ordenar los distintos sitios y/o las especies a lo largo de variables ambientales. Técnicas como el análisis de correspondencia (Correspondence Analysis y DECORANA) son los más comúnmente usados además de análisis canónico CCA y Co-inercia (Dolédec *et al.* 1996).

Sin embargo, para conocer a través de qué mecanismos las especies responden a su ambiente (es decir como el ambiente y los atributos interactúan), es necesario relacionar una tercer tabla con las dos mencionadas anteriormente, la de atributos vs especies o “Q”. Comúnmente, se asociaban las tablas dos a dos, es decir, la de composición de especies contra la de características ambientales o contra los atributos, por separado. El análisis simultáneo de las tres tablas se conoce como el problema de la cuarta esquina (*Fourth Corner Problem*). Soluciones de análisis multivariado de ordenación y aleatorización de matrices para probar la significancia de la ordenación se han desarrollado desde hace tiempo (Legendre *et al.* 1997; Dolédec *et al.* 1996), sin embargo, no se toma en cuenta la abundancia de las especies, sino solamente la presencia/ausencia (Nygaard y Ejrnæs, 2006).

De acuerdo con MacArthur (1972) el estudio de la ecología de comunidades tiene como meta encontrar reglas generales, en tanto que Simberloff (2004) sugiere que dicha meta es imposible de alcanzar debido a la complejidad de las comunidades. Desde la década de los sesentas la ecología de comunidades se ha enfocado en el estudio de la dinámica poblacional de pares de especies, construyendo a partir de las conclusiones, hipótesis y modelos de comunidades. El estudio de los atributos funcionales y los gradientes ambientales se muestran como alternativas nuevas para la

búsqueda de principios generales en ecología (McGill *et al.* 2006).

Kleyer *et al.* (2012), proponen una aproximación donde la comunidad es la unidad de observación. En este caso se construye una matriz de sitios X atributos combinando las tablas de sitios X abundancia de especies (L) y atributos X especies (Q); entonces se calcula un valor de cada atributo para cada sitio (CWM). Los atributos son ponderados por la abundancia o frecuencia. Posteriormente, la tabla sitios X atributos es analizada contra la tabla de variables ambientales (R) por métodos de ordenación canónicos.

El concepto ecológico detrás de la aproximación basada en la comunidad es igualmente la hipótesis del coeficiente de biomasa. La presencia de un atributo en una comunidad, se espera que esté limitada por el ambiente, el cual selecciona un pequeño subconjunto de las expresiones posibles del atributo contenido en la poza total de especies, en general el valor promedio de la comunidad debería converger alrededor de una media que describa dicho subconjunto, lo que se interpreta como la respuesta funcional de la comunidad en un momento preciso. Dicho valor promedio alrededor del cual converge la comunidad, estará fuertemente influenciado por el valor de los individuos más abundantes o con mayor biomasa.

### **1.6.2 Las variables ambientales.**

En esta investigación se tomaron en cuenta las siguientes variables ambientales que se considera tienen efecto en la disponibilidad de recursos y en el régimen de disturbio al que está sometida la vegetación al fondo de la barranca Huilóac.

#### **Apertura del dosel (*Canopy closure* o *Canopy openness*),**

Existe una confusión en los términos utilizados para llamar a esta variable y es necesario hacer una distinción de los conceptos. La cobertura del dosel (*canopy cover*) es el área del piso que se cubre por la proyección vertical del dosel, mientras que la apertura del dosel (*canopy closure* o *openness*) es la proporción del cielo que está cubierto por la vegetación, observado desde un solo punto como se muestra en la figura 4 (Jennings *et al.* 1999).

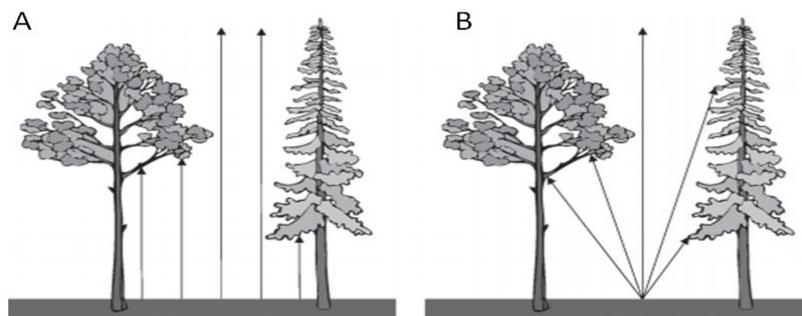


Figura 4. A) Cobertura del Dosel. B) Apertura del Dosel. Tomado de Korhonen *et al.* 2006

La cobertura del dosel es una medida que da idea de la dominancia de ciertas especies mientras que la apertura del dosel está más relacionada con el régimen lumínico y el microclima y por lo tanto con el crecimiento y desarrollo de las plantas en el punto medido.

La apertura y cierre de huecos en el dosel del bosque genera un mosaico de condiciones ambientales (disponibilidad de luz, precipitación local, radiación, calor, humedad del suelo) que contribuye a la diversidad de la comunidad (Valverde y Silvertown, 1997; Jennings *et al.* 1999). La apertura de huecos promueve la colonización por plantas pioneras así como el cierre de estos promueve el establecimiento de plantas tolerantes a la sombra. La heterogeneidad puede promover la coexistencia de plantas con estrategias distintas en la obtención de recursos y en las habilidades de dispersión y competición (Hubell *et al.* 1999).

#### **Pendiente.**

Diferencias en la pendiente y su aspecto (orientación respecto a los puntos cardinales) pueden influenciar la temperatura del suelo, la evaporación y el movimiento de aire que influyen en la retención de agua por el suelo. El ángulo de la pendiente afecta el volumen de agua que se infiltra y consecuentemente influye en el volumen que escurre y por tanto en la intensidad de la erosión (Butler *et al.* 1986).

#### **Luz.**

La radiación fotosintética activa (*PAR*) entre los 380 y 710 nm es fundamental para la fotosíntesis y crecimiento de las plantas autotrofas. Sin embargo, la manera en que esta radiación llega al sotobosque es particularmente dinámica (Liefers *et al.* 1999). La radiación en calidad y cantidad disponible influye directamente en la productividad y en el tipo de plantas que pueden desarrollarse. La radiación disponible puede ser medida entre otros métodos a través de la estimación de la luminancia por un luxómetro (método directo) o por medio de fotografías hemisféricas (método indirecto) (Jennings *et al.* 1999).

## **pH**

La acidez y la alcalinidad del suelo pueden limitar la absorción de nutrientes esenciales y promover la disponibilidad de iones tóxicos como el Aluminio. La acidez por debajo de un pH 5 es considerada más grave en cuanto a la restricción que podría imponer el suelo para la absorción de nutrientes por las plantas (Foy, 1992). Valores bajos de pH afectan disminuyendo las concentraciones de N, P, K, Ca, Mg, S y Mb, e incrementando el Fe, Mn, Br, y Zn (Bidwell 1979).

## **Pedregosidad.**

La pedregosidad es la presencia de fragmentos de roca o “piedras” con diámetro mayor o igual a 2mm, sin embargo, la FAO considera tamaños de 75-250 mm de diámetro y la clasificación británica de 2-600 mm. La pedregosidad influye en procesos como la erosión, escorrentía, evaporación, retención y movimiento del agua en el suelo (Poesen *et al.* 1994). La relación entre la productividad de las plantas y el contenido de fragmentos de roca en el suelo es compleja, sin embargo se puede decir que la pedregosidad favorece las plantas en suelos arcillosos, pero no así en suelos arenosos, al tiempo que las plantas de raíces profundas se adaptan mejor a suelos pedregosos mientras plantas de raíces superficiales no. Las piedras pueden mejorar la humedad y la temperatura que se requieren para el desarrollo de suelo, pero más allá de 10-30% de rocas en el suelo restringe el desarrollo espacial y de raíces, la capacidad nutricional del suelo y aumentan la temperatura tolerada por las plantas (Poesen y Lavee 1994, Andrades *et al.* 2007).

## **Espesor y Cobertura de la capa de hojarasca.**

La hojarasca altera física y químicamente el ambiente, de manera directa como indirecta. La descomposición de la hojarasca puede liberar nutrientes y sustancias fitotóxicas en el suelo. Los cambios físicos producidos por la hojarasca alteran la actividad de los descomponedores, afectando de forma indirecta la química de la descomposición. Además, la hojarasca acumula e intercepta luz, dando sombra a semillas y a semillas en proceso de germinación, y reduce también la amplitud térmica en el suelo. Al reducir la temperatura del suelo y evitar la difusión del vapor desde el suelo, la hojarasca disminuye la evaporación de la humedad. También puede reducir la disponibilidad de agua en el suelo al retener grandes cantidades de lluvia; puede crear una barrera para las semillas en germinación o brotes adventicios para emerger o bien para las semillas encontrar el suelo (Facelli y Pickett, 1991).

### **La distancia a la ladera, al cauce del arroyo y la altura al lecho del arroyo.**

Se tomaron en cuenta estas medidas que dan idea de la influencia del disturbio que puede causar la evidente inestabilidad de la barranca. A lo largo de la zona de estudio se observa con regularidad una gran aportación de material al fondo de la barranca por derrumbes en las paredes verticales, y se cree que continuamente se deposita y se remueve material de arrastre fluvial que circula por el fondo activo del canal principal, ambos procesos de gran impacto potencial sobre el desarrollo de las plantas colonizadoras. Por lo tanto entre más distancia exista entre las parcelas y la ladera, el cauce y el fondo del lecho se espera menor disturbio por estos agentes.

### **2. Justificación.**

La restauración y la sucesión ecológica están intrínsecamente ligadas debido a que la sucesión comprende el recambio de especies y el desarrollo del suelo en el tiempo; la restauración, es la manipulación de esos cambios con un propósito determinado. Aún así la mayoría de los procedimientos encaminados a la restauración se basan en prácticas propias de la horticultura o la agronomía, y no en la ecología (Young *et al.* 2005). Los patrones que se encuentran en los estudios de sucesión ecológica pueden ofrecer un sistema de referencia para el establecimiento de acciones de restauración y conocimientos críticos sobre el papel que juegan la forma de dispersión de las especies, las interacciones entre especies, la interacción de las especies con el suelo y el propio desarrollo de éste (Walker *et al.* 2007). En particular, el estudio de los atributos funcionales y la agrupación en grupos funcionales, ha resultado de particular utilidad para determinar el éxito de los tratamientos de restauración, en especial para el uso del acervo local de especies. Estos estudios han permitido determinar las especies que pueden ser exitosas para la colonización y además, sugerir las habilidades de cada especie relativas a la colonización y competencia con otras especies, todo ello en base a sus atributos (Sandel *et al.* 2011).

### 3. Planteamiento de la Investigación.

Los atributos funcionales de las plantas son características morfológicas, fisiológicas o aspectos de la historia de vida, que están relacionados con la capacidad de supervivencia de las plantas en ambientes determinados. Estos atributos co-varían a lo largo de gradientes de especialización determinando diferentes estrategias ecológicas entre las especies vegetales. Dichas estrategias constituyen adaptaciones a tres factores limitantes para la producción de biomasa (FLPB): las restricciones ambientales en los recursos (estrés), la competencia por los recursos y la destrucción parcial o total de la biomasa (disturbio o perturbación).

La sucesión vegetal primaria es un proceso donde existe un reclutamiento de especies a lo largo del tiempo sobre una superficie en la cual ha sido eliminada la capa vegetal e incluso el suelo. Este reclutamiento se ejerce sobre una fuente finita de especies las cuales se encuentran disponibles en la comunidad en los alrededores de la zona afectada.

La composición de especies de la comunidad resultante de este reclutamiento, así como sus transformaciones en el tiempo, estarán determinadas en todo momento por la combinación e intensidad de las limitantes a la producción de biomasa, la cual funcionará como filtro sobre la fuente finita de especies, permitiendo que se establezcan y sobrevivan solamente las estrategias adaptadas a las contingencias de los factores limitantes.

Por lo tanto nos planteamos la siguiente pregunta: ¿Cuáles son los factores limitantes que rigen el ensamble de la vegetación sobre los lahares del volcán Popocatépetl durante los primeros años de colonización: competencia, estrés o disturbio?

Los atributos funcionales de respuesta (Díaz y Cabido, 2001; Lavorel y Garnier, 2002), son aquellos que varían consistentemente respecto a gradientes ambientales. Según la hipótesis del coeficiente de biomasa (mass ratio hypothesis Grime, 1998) la funcionalidad de una comunidad en un tiempo y espacio particular, está determinada por la abundancia en términos de biomasa de los atributos, es decir, que el atributo más abundante determina en gran medida la respuesta de la comunidad en conjunto, en este caso, a la combinación e intensidad de los factores limitantes. Dependiendo de la naturaleza de los filtros mencionados anteriormente, la respuesta de la comunidad se verá reflejada en la promoción o inhibición de ciertos atributos o ciertos valores de estos, mientras que otros atributos pueden permanecer neutrales y no variar en función de las condiciones de los gradientes ambientales.

Entonces planteamos las siguientes preguntas: ¿Cómo responde la comunidad a gradientes ambientales de disponibilidad de recursos y disturbio en un tiempo determinado?. ¿Cómo responden los atributos de la comunidad en el tiempo a los factores limitantes de producción de biomasa (FLPB)?.

Por último, es interesante distinguir si son procesos bióticos o abióticos los que determinan la intensidad de los factores limitantes.

Las reglas de ensamble de las comunidades se refieren a los mecanismos a través de los cuales las especies coexisten, una hipótesis es, que las especies en ausencia de restricciones ambientales debido a la competencia o la facilitación, utilizan distintas porciones del espacio del nicho disponible es decir que los nichos de las especies serán complementarios o bien la otra hipótesis, que las especies debido a una fuerte limitante ambiental utilizan la misma porción del espacio del nicho es decir que para poder sobrevivir los nichos de las especies serán convergentes al no haber más espacio del nicho que ocupar.

Entonces planteamos la última pregunta: ¿Los factores limitantes operan a través de factores bióticos o abióticos en estos primeros años de colonización?

### **3.1. Objetivos.**

#### **3.1.1 Objetivo general.**

Caracterizar la respuesta a lo largo del tiempo de la comunidad vegetal que coloniza los lahares del Popocatepetl en términos de estrategias y atributos funcionales.

#### **3.1.2 Objetivos específicos.**

1. Clasificar a la flora presente a lo largo de los años de muestreo en el espacio de estrategias C-S-R basados en siete atributos funcionales.
2. Evaluar y caracterizar los cambios en el tiempo de la comunidad respecto a los factores limitantes de la producción de biomasa en términos de estrategias C-S-R.
3. Detectar atributos funcionales neutrales y de respuesta a lo largo de la sucesión.
4. Detectar las reglas de ensamble que operan en la comunidad en el transcurso de la sucesión.
5. Caracterizar la respuesta funcional de la comunidad en un tiempo concreto respecto a gradientes de disponibilidad de recursos y perturbación.

### **3.1.3 Hipótesis.**

#### **Estrategias CSR**

Grime (2001) interpreta datos de otros autores sugiriendo que en los casos más simples las estrategias en la sucesión primaria cambian a través del tiempo, de especies pioneras tolerantes al estrés hacia estrategias más competitivas, aunque puede darse el caso que en comunidades sucesionales tardías exista un alto reciclamiento de nutrientes, imperando condiciones de estrés que mantendrán en niveles bajos a las especies competitivas.

Se espera que en el transcurso de la sucesión primaria exista un aumento en el número de especies competidoras y la consecuente extirpación de especies tolerantes al estrés, mientras que las especies ruderales se mantendrán como especies fugitivas, latentes en la comunidad.

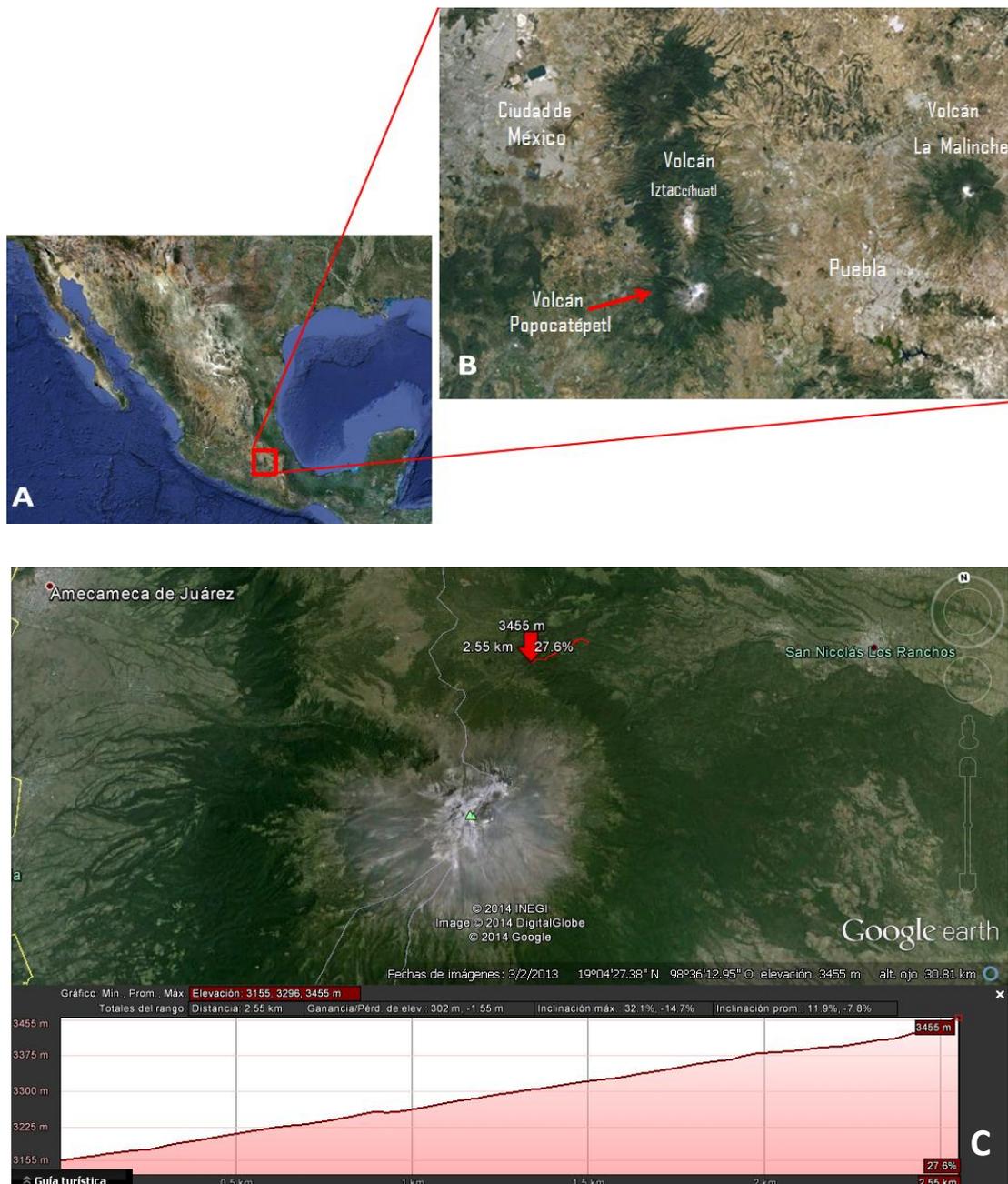
#### **Reglas de ensamble**

El ensamble de la comunidad en los inicios de la colonización estará determinado por un alto grado de estrés debido a la ausencia de suelo, por lo que se espera que la regla de ensamble que dirige la integración de la comunidad sea la convergencia de nichos. Con el transcurso de la sucesión se esperan mejores condiciones y por lo tanto, un dominio creciente de la competencia y facilitación, por lo que la regla de ensamble que se espera que opere será la complementariedad de nichos.

## 4. Materiales y Métodos.

### 4.1 Zona de Estudio.

Esta investigación se realizó en el fondo de la Barranca Huilóac del Volcán Popocatepetl dentro de un gradiente altitudinal de 3174 a 3525 msnm y la longitud de la zona estudiada que contiene los depósitos laháricos mide aproximadamente 2.5 kilómetros de recorrido en planta (Fig.5).



**Figura 5.** Zona de estudio. A. México. B. El volcán Popocatepetl, se localiza entre el Estado de México y Puebla. C. La Barranca Huilóac que corre del Oeste al Este del volcán, se muestra la longitud del tramo, el perfil de elevación y el punto más alto con coordenadas donde se ha estudiado el Huilóac.

### **Volcán Popocatépetl.**

El volcán Popocatépetl localizado en 19° 1' 0" N, 98° 37' 0" W en la cima, se encuentra a 65 km al sudeste de la Ciudad de México y a 45 km de la ciudad de Puebla (Figura 5). La evolución geológica del Popocatépetl es compleja, el primer edificio volcánico llamado Nexpayantla tiene un origen probable en el Terciario, sin embargo la formación del estratovolcán actual se remonta a 23,000 años.

El volcán tiene una elevación sobre el nivel del mar de 5472 m y una elevación relativa a sus faldas de 3000 m. Está edificado por una serie de depósitos piroclásticos y coladas de lava de composición andesítica-dacítica. Los eventos más importantes representan erupciones plinianas con flujos piroclásticos y oleadas con fechas aproximadas de 5000, 2150 y 1100 años.

En 1994 después de 67 años sin actividad el Popocatépetl entró en una nueva fase de actividad el 23 de diciembre con la emisión de columnas de ceniza, vapor de agua y gases que se elevaron de 2-3 km.

De particular importancia para el presente estudio fue el evento del 30 de junio de 1997, cuando una explosión precedida por una serie de eventos volcanotectónicos, formó una columna eruptiva de 8 km de altura. Esta erupción mostró una intensidad de 2 a 3 en la escala del IEV (Índice de Explosividad Volcánica). Un día después se originaron lahares que se extendieron en 12 km y alcanzaron al poblado de Santiago Xalitzintla. En el año de 2001, el 21 de enero se produjo una de las últimas erupciones más importantes, la cual produjo un flujo piroclástico rico en escoria que erosionó el glaciar y se extendió en 5 a 6 km desde la cima hasta el bosque. A partir de estos flujos se produjeron lahares que viajaron alrededor de 15 km hacia el poblado de Santiago Xalitzintla (Macías, 2007).

### **Barranco Huilóac.**

La cabecera del barranco Huilóac está localizada al norte del cráter del volcán y corre en dirección N-NE. Para el año 2001, el flanco norte del volcán se encontraba cubierto por un glaciar que alcanzaba la altura de 4694 msnm desde el cráter y cubría una superficie de 0,5 km<sup>2</sup>. Generalmente el agua que se origina del glaciar corre por la barranca Huilóac (Capra *et al.*, 2003).

El material aportado por los lahares se concentra a partir de los barrancos Tenenepanco, La Espinera y Tepeteloncocone, situadas sus cabeceras alrededor de los 4800 msnm y confluyen en el barranco Huilóac a una altura de 3500 msnm (Julio *et al.* 2005).

En el fondo del barranco se puede observar una mayor incidencia del evento lahárico de 1997 , el cual provocó una pérdida completa de la vegetación incluso incorporando arboles a la carga sólida del lahar. El impacto del lahar de 2001 fue a nivel herbáceo y subarborescente sobre lo que se había regenerado a partir de 1997 (García y Muñoz, 2002).

### **Vegetación.**

El barranco Huilóac tiene una extensión de 7 km y atraviesa dos cinturones principales de vegetación entre los 3150 y 3550 msnm. El cinturón más bajo está compuesto por un bosque mixto de *Pinus ayacahuite* y *Pinus montezumae* y de *Abies religiosa*, cubriendo gran parte de las laderas del volcán, dentro de una franja caracterizada por una temperatura media anual de 8-10 °C y una diferencia entre el mes más frío y el más cálido de 5 °C; tiene una precipitación media anual de 1300-1400 mm, concentrando 30% del total en verano. Entre los 3400 y 4000 msnm crece un bosque subalpino de *Pinus hartwegii*, y por encima de los 4000 metros se encuentra un zacatonal alpino donde domina *Calamagrostis tolucensis*, bajo una temperatura media anual que va de 6 a 8 °C y una precipitación media anual de 1200 a 1300 mm (INEGI 1986, Rzedowsky 1986 y Giménez de Azcarate *et al.* 1999).

## **4.2 Obtención de Datos.**

### **4.2.1 Establecimiento de parcelas permanentes y muestreo de la vegetación.**

Desde el año 2002 se establecieron parcelas permanentes en puntos establecidos sobre superficies marginales, levées, márgenes subverticales y terrazas , todos ellos modelados sobre los depósitos de lahares ocurridos en 1997 y 2001. Desde dicha fecha se han realizado muestreos anuales para el registro de la riqueza, abundancia, altura y cobertura de las especies de plantas que ahí se desarrollan. La parcela fue considerada como una unidad de muestreo independiente. El área de muestreo determinado para cada parcela fue de 3.14 m<sup>2</sup> (Alanís, 2008). El tamaño de la unidad muestral (círculo) fue determinada mediante el método de "Área Mínima de la Muestra", que considera la fluctuación en el número de especies obtenido en subconjuntos que se van ampliando sistemáticamente (Matteucci y Colma, 1982); obteniendo el área mínima de muestreo cuando el número de especies se estabiliza con los incrementos en el área de la muestra. El establecimiento físico de las parcelas ha planteado una serie de problemas relacionados con la actividad torrencial de las barranca y con actividades antrópicas que comprometen la permanencia de las marcas de referencia. Por ello, el establecimiento definitivo de los sitios se hizo por medio de estacas, referenciadas con ayuda de GPS y triangulaciones a los elementos de mayor permanencia en el paisaje (árboles y rocas).

#### **4.2.2 Estatus taxonómico de las especies determinadas.**

En cinco años de monitoreo (2002-2007) se encontraron 77 especies distribuidas en 25 familias y 51 géneros (Muñoz *et al.* 2005). Para el año 2013 se cuenta con un listado florístico de 84 especies de las cuales se han determinado 72 hasta el nivel de especie, de las cuales 67 fueron consideradas para esta investigación (ver anexo 2).

La determinación de las especies fue verificada en campo, en herbario y por medio de revisión bibliográfica. Una vez determinadas las especies correctas, se estandarizaron los nombres científicos mediante el uso del paquete TAXONSTAND a través de la plataforma R (Cayuela, 2012). Este paquete conecta con la página de *The Plant List* (<http://www.theplantlist.org>), la cual comprende una lista de trabajo que permite consultar el estatus de los nombres taxonómicos de las especies, ya sean estos sinónimos, aceptados o sin resolver. *The Plant List* es un esfuerzo conjunto de instituciones como el Royal Botanic Gardens (Kew) y el Missouri Botanical Garden (MBG), además de muchas otras instituciones alrededor del mundo, incluyendo el sitio de [tropicos.org](http://tropicos.org). TAXONSTAND fue desarrollado para consultar el estado de cada nombre que se ingrese en el script de R, de tal forma que este paquete devuelve el estatus del nombre taxonómico (*accepted*, *unresolved* o *synonym*), la familia a la cual pertenece, así como la autoridad responsable del nombre taxonómico.

#### **4.2.3 Inventarios estructurales de la vegetación.**

Para cada unidad de muestreo se han medido las siguientes variables desde el año 2002:

- Riqueza.- número de especies al interior de cada parcela.
- Abundancia.- número de individuos por especie en cada parcela.
- Cobertura Vegetal.- porcentaje del área sobre el suelo que cubren las estructuras aéreas de las plantas en el interior de las parcelas.
- Talla.- altura del individuo más alto por especie en cada parcela (Lawrence y Ripple, 2000; Haruki y Tsuyuzaki, 2001 ).

### 4.3 Obtención de los atributos funcionales de las especies.

Los atributos funcionales que se utilizaron son los siguientes:

1. Altura de Dosel
2. Expansión Lateral (EL)
3. Contenido Foliar de Masa Seca (CFMS)
4. Peso seco de las hojas (PS)
5. Área Foliar Específica (AFE)
6. Mes de inicio de la floración (IF)
7. Duración del periodo de floración medida en meses (PF).

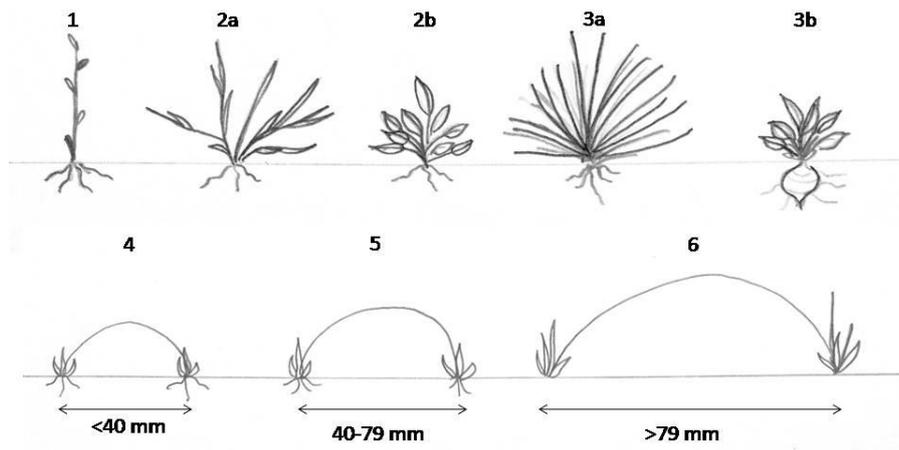
Cornelissen *et al.*, 2003 sugieren los atributos que deben considerarse, así como los métodos de medición, fin de homogenizar términos en la literatura de ecología funcional. Algunas recomendaciones y protocolos se siguieron en esta investigación, particularmente para los atributos de las hojas.

**Altura de Dosel.** Se determinó para cada especie en base a la descripción que hace Rzedowsky *et al.* 2005, en la flora del Valle de México y que incluye al volcán Popocatepetl.

**Expansión lateral.** Al ser la mayoría de especies hierbas algunas veces fue posible observar la forma de sus raíces o la presencia de rizomas o estolones, pero en el caso contrario o de duda se procedió a observar esta característica en campo mediante la excavación de las partes subterráneas. La asignación de categorías es de acuerdo a Hodgson *et al.* 1999, ver figura 6.

#### **Obtención de los atributos relacionados con las hojas.**

Los rasgos de las hojas -**contenido de materia seca, peso seco y área específica**- se obtuvieron a partir de material fresco colectado en campo y procesado en laboratorio. Se sugiere coleccionar material de 10 individuos y obtener dos hojas por individuo, aunque también se dice que la variación intraespecífica puede ser grande, principalmente interpoblacional (Mitchell y Bakker, 2013). En este caso se utilizaron, 3 hojas por individuo. Los métodos se describen a continuación.



**Figura 6.** Expansión Lateral. 1. Plantas sin expansión lateral. 2a. Graminoides holgadamente amacollados 2b. No gramíneas, sin rizoma engrosado. 3a. Graminoides amacoyados 3b. No gramíneas con rizoma engrosado. 4-6 Plantas no gramíneas clonales con estolones o rizomatosas, se indica la distancia existente entre rametos. La definición de cada categoría se estableció tras una comunicación personal con Simon Pierce de Hodgson *et al.* 1999.

## Peso de las hojas.

### Colecta de hojas en campo.

- Para cada especie se recolectaron las hojas más grandes y vigorosas, con mayor exposición a la luz, y cuidando que permanecieran unidas al tallo para conservar mejor sus características. Cada colecta se colocó dentro de una bolsa de plástico con cierre hermético y se procuró mantener el material humedecido entre papel absorbente en saturación. Las bolsas se guardaron en una hielera y posteriormente las plantas se mantuvieron en refrigeración a una temperatura de entre 4 y 5 °C, hasta su procesamiento en el laboratorio. Lo anterior permitió conservar al máximo la saturación de agua y evitar la pérdida de masa por transpiración.

### Procesamiento en el laboratorio.

- Mediante el uso de una balanza analítica se determinó el peso fresco de cada hoja.
- Para obtener el peso seco se colocó el material en papel de aluminio y se sometió a una temperatura de 80 °C por 48 horas, en un horno de secado. Posteriormente se pesó nuevamente el material para determinar el peso seco.

### **Determinación del Área de la Hoja.**

Antes de pesar el material en el laboratorio se determinó el área de las hojas. Para ello, se escaneó una cara de las hojas con un escáner de escritorio y posteriormente el área fue obtenida en el programa *Photoshop* versión cs4, mediante el uso de la herramienta *histograma*. El procedimiento consiste en seleccionar el perímetro de las hojas y observar en el histograma la cantidad de píxeles que contiene el área delimitada por el perímetro; posteriormente se hace la conversión de píxeles a mm<sup>2</sup>. La conversión está basada en la extrapolación del número de píxeles contenidos en un objeto escaneado bajo las mismas circunstancias que el material vegetal y del cual se conoce su área, en este caso una porción de papel milimétrico de 2 X 2 cm.

### **Periodo de floración e inicio de la floración.**

A la fecha no existen fuentes bibliográficas suficientes para poder establecer el inicio y la duración del periodo de floración de las especies incluidas en este estudio. Además, para determinar estos parámetros se requiere el monitoreo en campo, lo que representa un gran consumo de tiempo y por razones operativas fue imposible de conseguir. Sin embargo, a sugerencia de expertos taxónomos del Laboratorio de Angiospermas de la Facultad de Ciencias, UNAM, se determinó que una buena aproximación para la obtención de estos datos es revisar las fechas de floración de cada especie según las colectas contenidas en un herbario, práctica común en estudios florísticos para la descripción de especies y floras. Esta actividad se realizó en el herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional, ya que contiene la totalidad de las especies registradas para la Flora del Valle de México de J. Rzedowsky y colaboradores 2005, así como el mayor número de ejemplares colectados.

#### **4.4 Muestreo de datos para el análisis de la respuesta de la comunidad a gradientes ambientales.**

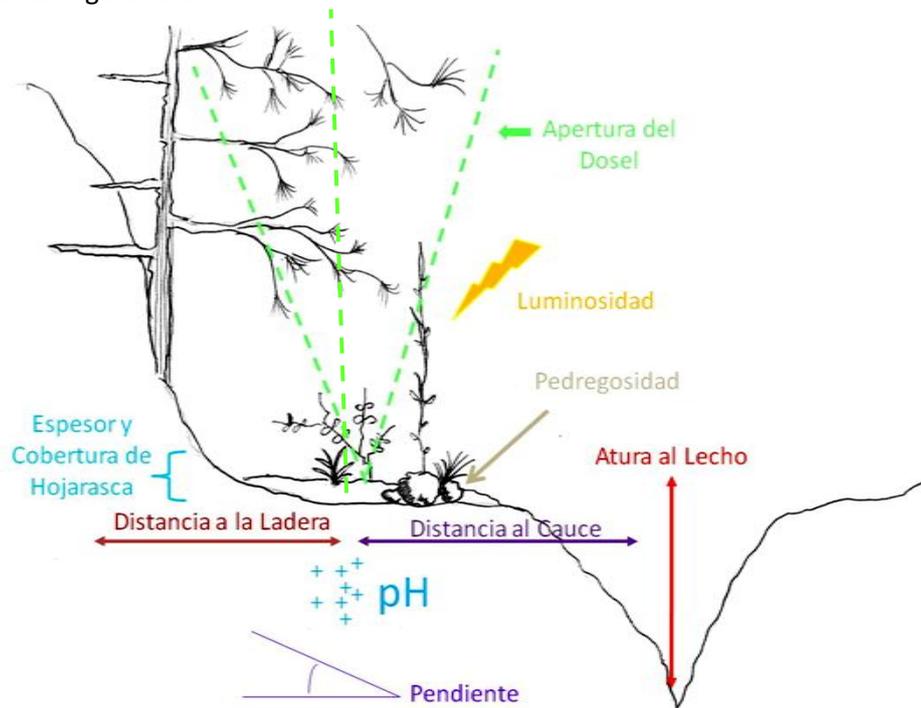
En el año 2012 se muestrearon en cada parcela, las variables ambientales que se señalan en la figura 7.

#### **Apertura del Dosel.**

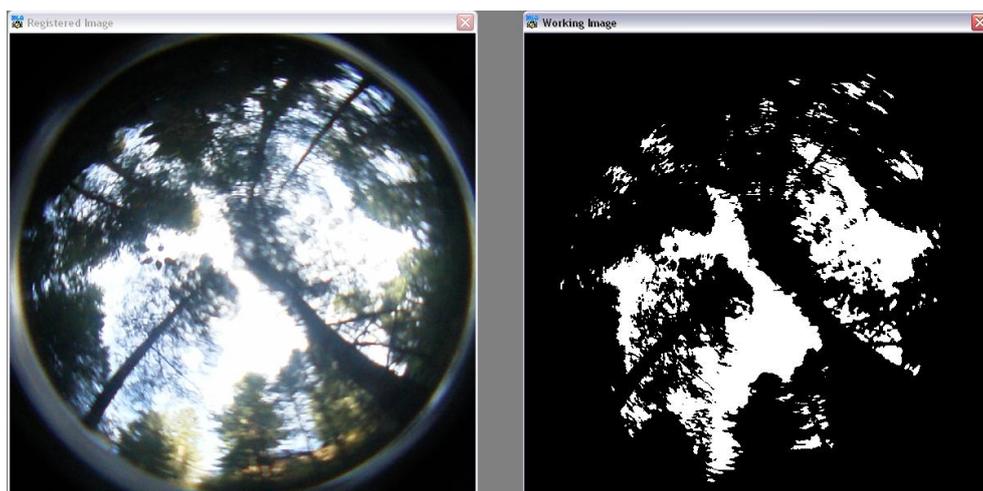
Se tomaron fotografías hemisféricas con un lente de *ojo de pescado* adaptado a una cámara digital. Las fotografías se tomaron en el centro de cada parcela, colocando la cámara horizontalmente para compensar la pendiente de la ladera. Las fotografías fueron analizadas mediante el programa *Gap Light Analyzer* versión 2.0, el cual transforma las fotografías hemisféricas (figura 8) en un mapa de bits en blanco y negro sobre el que se ajusta manualmente el umbral (proceso de binarización) es decir se

decide mediante una observación de la imagen qué zonas corresponden al cielo y que zonas son parte del dosel, el cielo corresponde a las porciones blancas y las zonas negras a las porciones cubiertas por dosel y en algunos casos por la topografía alrededor de la parcela (Frazer *et al.* 1999).

El valor obtenido de *apertura del dosel* es el porcentaje de la porción del cielo que no está cubierta por el dosel de la vegetación.



**Figura 7.** Variables ambientales medidas en cada parcela estudiada.



**Figura 8.** Ambiente de trabajo del software Gap Light Analyzer (Frazer *et al.* 1999) a la izquierda se observa la fotografía hemisférica digital y a la derecha la fotografía tras la digitalización y binarización.

**Pendiente.**

Se estimó la pendiente en grados al centro de cada parcela con una brújula Brunton.

**Luz.**

Se midió la exposición lumínica sobre cada parcela en Lux o lúmenes /m<sup>2</sup> con un luxómetro (Amprobe LM-80).

**pH**

Se midió el pH del suelo con un potenciómetro portátil (ExStik PH 100).

**Pedregosidad.**

Se estimó la cobertura de la parcela en planta, de fragmentos mayores a 2 mm, en porcentaje.

**Espesor de la capa de hojarasca.**

Se midió con una regla el espesor de la capa de hojarasca de la superficie en centímetros.

**Cobertura de la capa de hojarasca.**

Se estimó el porcentaje de la superficie de la parcela que cubre la hojarasca.

**Distancia de la parcela al cauce del arroyo, a la ladera y su altura respecto al lecho del arroyo.** Las dos primeras variables consisten en las distancias existentes entre el centro de la parcela y la vertical de la ladera y el cauce del arroyo, en planta. La tercera variable es la altura de la parcela al lecho del arroyo en perfil.

**4.5 Asignación de estrategias en el espacio C-S-R.**

Hodgson *et al.* 1999 desarrollaron un método basado en siete atributos “suaves” (*soft traits*) para determinar las coordenadas de una especie en el espacio C-S-R. Los atributos son categorizados respecto a escalas preestablecidas, como se muestra a continuación.

**Altura del dosel.**

Altura del dosel (Categorías)	mm
1	1-49
2	50 - 99
3	100 - 299
4	300 – 599
5	600 – 999
6	> 999

**Contenido de materia seca.** Se toma en cuenta el valor directamente y se define como el promedio del porcentaje del contenido de materia seca en las hojas más grandes, completamente hidratadas y expandidas.

**Periodo de Floración:** Se toma en cuenta el valor directamente y equivale a cuantos meses dura el periodo de floración

**Inicio de la floración :** las categorías se establecen según el mes del año en el que inicia la floración

- 1 en marzo o antes
- 2 en abril
- 3 en mayo
- 4 en junio
- 5 en julio
- 6 en agosto, más tarde o antes de la primavera

<b>Expansión Lateral</b>	en gramíneas y no gramíneas	<b>1</b> Plantas sin expansión lateral.
		<b>2</b> Rametos holgadamente amacollados radiando alrededor de un solo eje, sin rizoma engrosado
	en otras no gramíneas	<b>2</b> compactamente amacollados alrededor de un solo eje, sin rizoma engrosado, sin rametos
	en gramíneas	<b>3</b> Rametos compactamente amacollados muy juntos los unos con los otros en la base
	en otras no gramíneas	<b>3</b> Compactamente amacollados alrededor de un solo eje, rizoma engrosado presente
		<b>4</b> Plantas rastreras con <40 mm entre los rametos
	<b>5</b> Plantas rastreras con 40-79 mm entre los rametos	
	<b>6</b> Plantas ampliamente rastreras con > 79 mm entre los rametos	

**Peso seco de las hojas:** es el logaritmo natural del peso medio seco de las hojas más grandes,

completamente hidratadas y expandidas. En unidades mg más 3.

**Área específica de la hoja:** es el cociente del promedio del área de la hoja/ peso seco de las hojas más grandes, completamente hidratadas y expandidas. En unidades de  $\text{mm}^2/\text{mg}$ .

Para asignar la estrategia a la que pertenece cada especie los datos fueron ingresados en la hoja de cálculo proporcionada por Hodgson en el sitio [http://people.exeter.ac.uk/rh203/allocating\\_csr.html](http://people.exeter.ac.uk/rh203/allocating_csr.html).

#### **4.5.1 Validación de la Ordenación en estrategias CSR mediante PCA de Atributos VS Especies**

Este análisis se realizó para verificar las tendencias adaptativas encontradas mediante el método de asignación de Hodgson *et al.* 1999, como para tener una perspectiva de la correlación de los atributos encontrados.

#### **4.6 Cálculo de la firma funcional de Hunt (*functional signature*).**

El método consiste en el uso de los macros de hojas de cálculo disponibles en [www.opuluspress.se/pub/archives/index.htm](http://www.opuluspress.se/pub/archives/index.htm). Utiliza las categorías asignadas en el método anterior y la tabla de abundancias de cada año.

##### **4.6.1 Obtención de la firma funcional por año.**

Los datos necesarios para su cálculo se ingresaron en una matriz, incluyendo: 1) especies, 2) abundancia de cada especie y 3) estrategia que corresponde a cada especie. En la hoja de cálculo de se analiza una muestra de vegetación a la vez (en este caso, una parcela o un año) la herramienta calcula el porcentaje P de abundancia de cada estrategia *i* según la fórmula:

$$P_i = \sum_{j=1}^n P_j$$

Donde:  $P_j$  son las abundancias en porcentaje de las *n* especies que ocurren tanto en la muestra como en la estrategia.

Después la herramienta calcula las coordenadas de la muestra en las dimensiones del espacio CSR. Para las 19 estrategias  $i=1-19$ , donde  $P_i$  es otra vez la presencia en porcentaje de la estrategia *i* y  $L^D_i$  es la ordenada de la estrategia *i* en la dimensión D, donde D = C, S o R (estos valores se encuentran tabulados en la herramienta).El promedio ponderado para cada ordenada es calculado como:

$$D = \frac{\sum_{i=1}^{19} P_i L_i^D}{100}$$

La herramienta muestra la posición neta en una representación triangular del espacio CSR.

#### **4.6.2 Comparación de firmas funcionales entre parcelas cada año y entre años.**

El método permite observar cada una de las firmas de cada año (o parcela) en el espacio C-S-R, y observar las distancias cartesianas entre todas las firmas. La herramienta funciona insertando las distintas firmas funcionales y compara la posición de una respecto a otra, la dirección y la diferencia entre muestras respecto a las componentes C, S y R.

#### **4.7 Cambio en el tiempo de la expresión promedio de los atributos en la comunidad.**

Para establecer si la comunidad vegetal en el fondo de la barranca ha tenido cambios funcionales significativos a través del tiempo desde el último lahar de 2001, se analizó cada rasgo funcional a través del tiempo.

##### **4.7.1 Cálculo de CWM**

Cada rasgo funcional se llevó a escala de la comunidad (parcela), utilizando para ello la medida ponderada por la comunidad (CWM, Garnier *et al.* 2004 y Lavorel 2007 Lohbeck *et al.* 2013), el cual se puede entender como el valor del atributo funcional promedio, que se manifiesta en la comunidad en conjunto.

El cálculo del índice CWM se llevó a cabo con el paquete *FD* de R con la función *dbFD* (Laliberté y Legendre, 2010; Villéger *et al.* 2008; Laliberté y Shipley, 2011). La función *dbFD* requiere dos tablas para el cálculo de CWM, X= Sitios x Especies, Y= Especies x Atributos. La tabla X proporciona las abundancias relativas  $w_i$ , mientras que la tabla Y proporciona los valores de los rasgos de los atributos para cada especie.

#### 4.7.2 Regresión CWM vs Tiempo.

Se llevaron a cabo análisis de regresión para relacionar los valores CWM promedio por año de cada rasgo y durante el tiempo transcurrido a partir del lahar de 2001.

Los análisis se realizaron utilizando el valor de CWM promedio como variable independiente, contra la variable *Volumen de la Parcela*, que se definió como: la suma total del producto de la altura máxima de cada especie en (medida en centímetros) por su cobertura (medida en centímetros cuadrados), lo que da una idea del volumen acumulado de la parcela año tras año

$$\text{Volúmen de Parcela} = \sum_i^j = \text{HMax}_i \times \text{Cob.}_i$$

donde,  $\text{HMax}_i$  = Altura máxima de la especie  $i$  y  $\text{Cob.}_i$  = Cobertura de la especie  $i$ .

Ésta medida es análoga al área basal del rodal (*stand basal area*), que es definida como la proporción del área que ocupa la vegetación respecto a un área de bosque dada (Pienaar y Turnbull, 1973), el área que ocupa la vegetación está definida en este caso, como la suma total de el área basal (transformación del diámetro a la altura del pecho en área) de todos los árboles y arbustos. Se definió esta nueva variable, Volumen de Parcela, ya que por la naturaleza de la vegetación en un principio no era posible obtener áreas basales (Skovsgaard y Vanclay, 2008).

El análisis de regresión se realizó en el programa SPSS 17.0. Se calcularon los coeficientes de determinación ( $R^2$ ) para establecer la bondad de ajuste de un modelo de cambio lineal en el tiempo de los valores de CWM, para determinar la significancia del modelo se realizó también la prueba de F y su significancia. También se obtuvo el valor del coeficiente del modelo de regresión (B) para investigar el comportamiento del cambio en el tiempo de CWM, es decir, si este tiende a aumentar o a disminuir, se corrió una prueba de T y se determinó su significancia.

#### 4.8 Reglas de ensamble de la comunidad.

Para poner a prueba la hipótesis de que la comunidad está siendo organizada bajo las reglas de ensamble: Filtrado del Nicho o Similitud Limitante, se siguió un análisis en 4 etapas.

1. Obtención de Valores observados de FDIs.
2. Obtención de los valores esperados bajo el modelo nulo (valores esperados en ausencia de las reglas de ensamble).

3. Análisis de la desviación de los valores observados vs esperados (divergencia o convergencia global de las parcelas en el tiempo).

4. Análisis del cambio en el tiempo de los FDIs observados.

#### **4.8.1 Obtención de FDI observados.**

Para cada parcela en cada año se calcularon los índices RaoQ, y FDiv para los atributos funcionales en conjunto, es decir se calculó la versión multivariante además del cálculo de RaoQ atributo por atributo (ver script de R en anexo).

EL cálculo se hizo a través de la función **dbFD** del paquete FD de R (Laliberté y Legendre, 2010; Lalibert y Shipley, 2011), que utiliza a la vez los paquetes: ade4, ape, vegan, y geometry. FD calcula índices de diversidad funcional multidimensionales gracias a que fue creado dentro de un marco teórico basado en distancias (de ahí dbFD) que permite utilizar cualquier número de atributos (continuos y discretos) además de considerar la abundancia de especies que es fundamental para ponderar la representatividad de los atributos (*biomass-ratio hypothesis* Grime, 2006). La función dbFD, realiza un análisis de coordenadas principales, PCoA, los ejes que devuelve el PCoA son utilizados como “atributos” para calcular los índices de diversidad funcional.

En este caso se utilizó la tabla especies x parcelas, que incluye las abundancias relativas de todos los años. La otra tabla utilizada es la de especies x atributos.

Los cálculos de cada índice multivariante y de un solo rasgo se promediaron por año.

#### **4.8.2 Obtención de FDI esperados bajo el modelo nulo.**

Se utilizó la función *permatswap* en R como algoritmo de aleatorización de matrices (ver script en anexo), esta función mantiene la suma total de los valores de filas y columnas y utiliza valores de número de individuos. Se obtuvieron 1000 matrices aleatorizadas a las cuales se les calcularon los valores de cada FDI y posteriormente se promediaron los valores de las 1000 matrices para obtener así el valor esperado promedio  $\pm$  desviación estándar.

#### **4.8.3 Desviación de observados vs esperados.**

Para observar qué regla de ensamble está operando en la comunidad en el tiempo, se calculó el porcentaje de parcelas que presentan convergencia o divergencia es decir, aquellas que están por

debajo o por encima del intervalo del valor esperado (promedio  $\pm$  desviación estándar de las 1000 aleatorizaciones) respecto al total de parcelas muestreadas por año. Se analizó el valor de FDiv y RaoQ multivariantes, y el valor de RaoQ para cada atributo por separado.

#### **4.8.4 Cambio en el tiempo de los FDIs.**

Se hizo análisis de regresión para buscar tendencias del cambio de los valores de FDIs en el tiempo. Con esto se puede ver si hay un cambio global de una regla de ensamble hacia otra en el tiempo.

#### **4.9 Respuesta funcional de la comunidad a gradientes ambientales.**

Se utilizó el método de Kleyer *et al.* 2012, CWM-RDA. De las tablas de atributos y abundancias se construyó una matriz de atributos por sitios, promediando la expresión de los atributos de todas las especies ponderada por su abundancia (*biomass-ratio hypothesis*) mediante la medida CWM que se explica en el apartado 1.5.2. Se aplicó un análisis de redundancia RDA a la tabla de sitios x atributos restringida por la tabla de variables ambientales, y un PCA para su visualización. El análisis de redundancia se puede entender como la versión multivariante de la regresión en la que se busca encontrar la máxima correlación entre dos variables. CWM-RDA pretende encontrar los componentes de los valores de CWM de los atributos que sean combinación lineal de las variables ambientales, así como representar la máxima variación posible de los valores de CWM. El análisis asume que existe una dependencia lineal de las variables de respuesta (el valor promedio y ponderado de los atributos) y las variables explicativas (el ambiente).

Se utilizó la plataforma R (R Core Team, 2013) y los scripts sugeridos por Kleyer *et al.* 2012 (ver anexo). Los paquetes utilizados fueron: ade4, MASS y vegan.

## 5.0 Resultados.

### 5.1 Diversidad taxonómica y parcelas permanentes.

Se tiene un total de 67 especies determinadas pertenecientes a 22 familias, de entre las cuales destacan por su diversidad las compuestas, seguidas muy por debajo por poáceas y rosáceas (figura 9). En el anexo 2 se tiene una lista donde se indica el estatus del nombre científico, la familia y la autoridad correspondiente a cada especie.

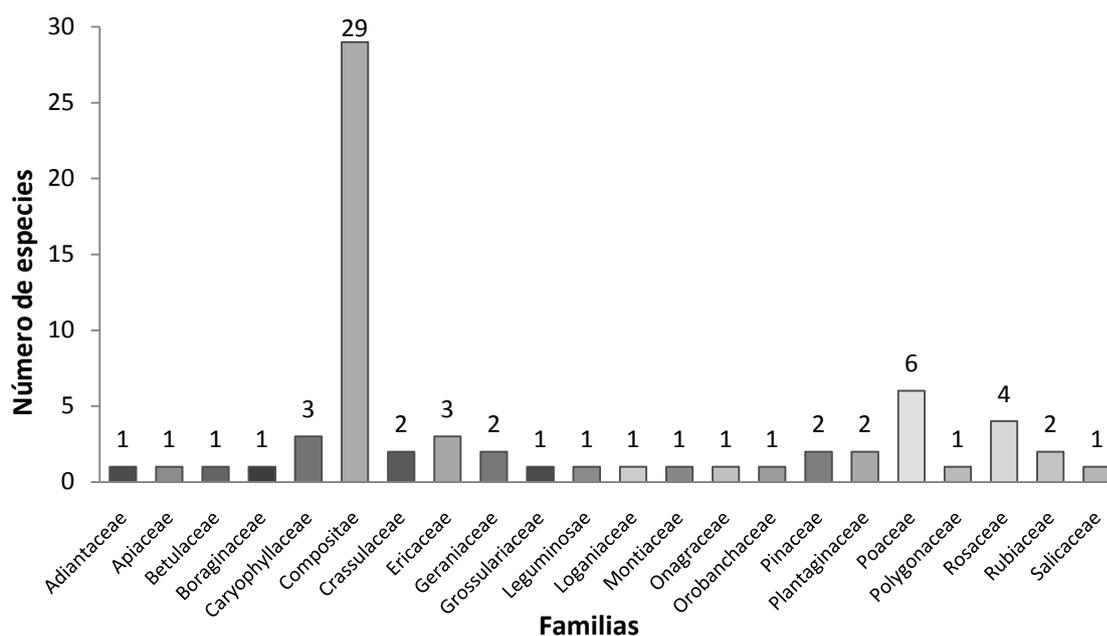


Figura 9. Número de especies y sus respectivas familias encontradas en el Barranco Huilóac.

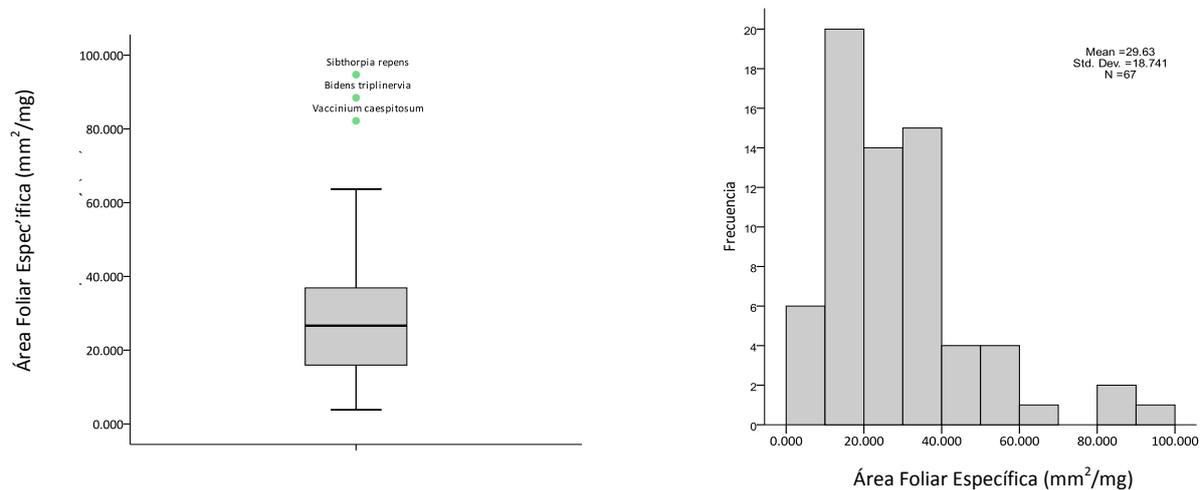
Se tienen inventarios fisonómicos-estructurales de la vegetación para 10 años de muestreo, desde el año 2002 al 2013, con excepción de los años 2003 y 2010. En la tabla 4 se muestra la cantidad de parcelas muestreadas en cada año del periodo de estudio.

Año de muestreo	Número de parcelas muestreadas
2002	12
2004	60
2005	61
2006	63
2007	68
2008	69
2009	62
2011	64
2012	65
2013	69

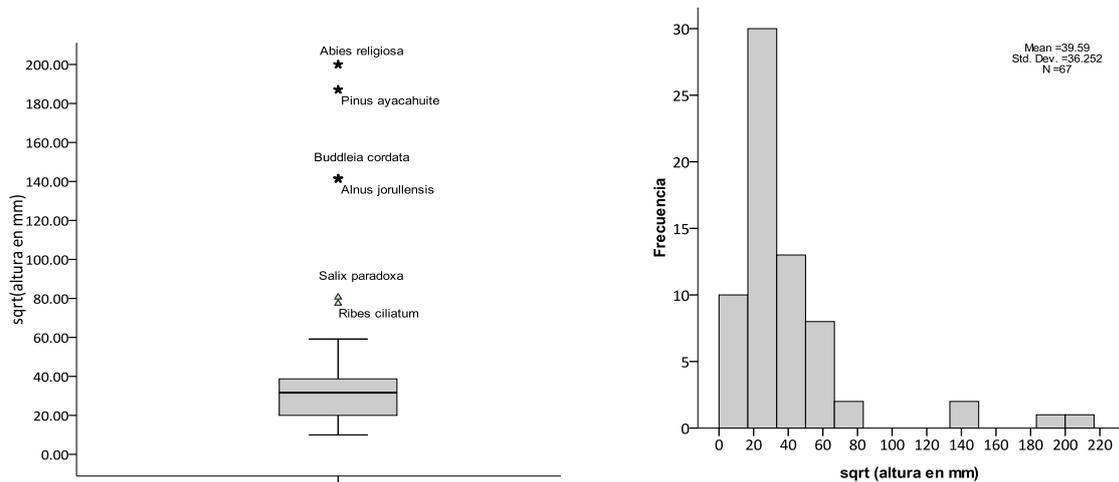
Tabla 4. Años para los que se tienen datos fisonómicos y estructurales y el número de parcelas muestreadas.

## 5.2 Atributos funcionales de las especies.

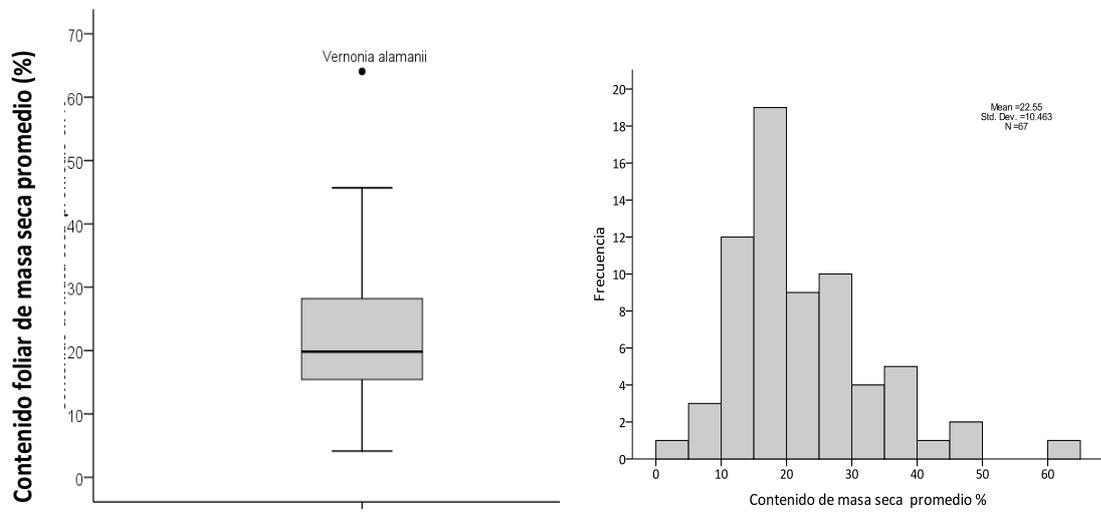
En el anexo 3 se muestran los valores promedio de los 7 atributos funcionales obtenidos para cada especie. Aquí se muestran diagramas de caja y bigote así como histogramas de frecuencia de los atributos (Figuras 10-15).



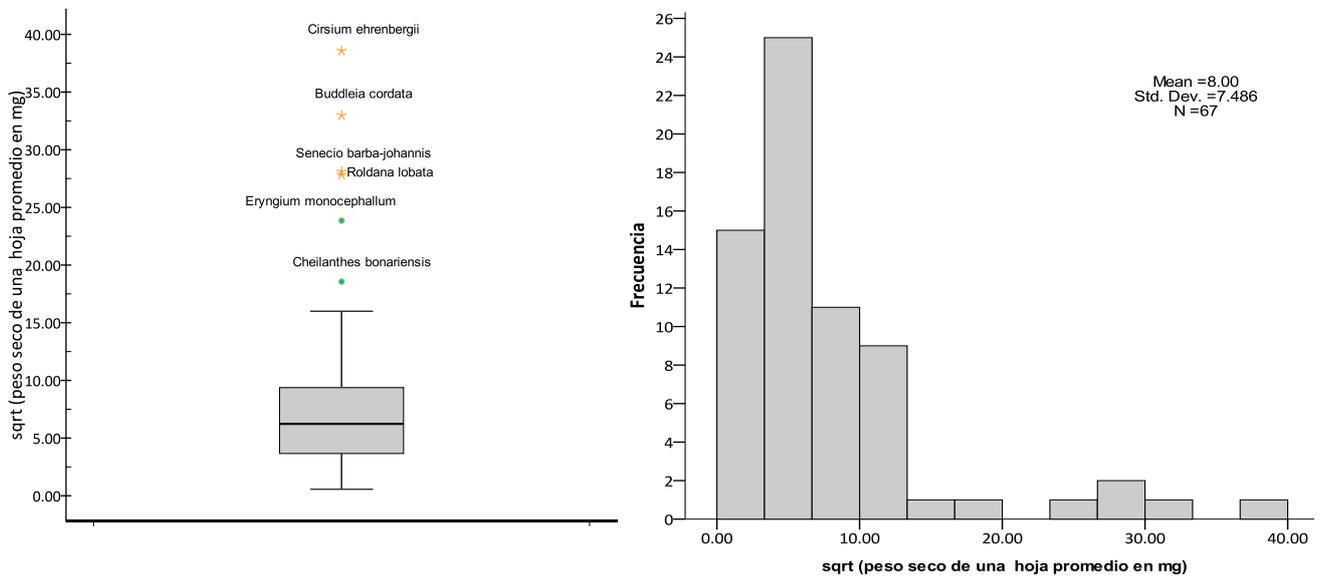
**Figura 10.** Diagrama de caja y bigote e histograma de frecuencia del Area Foliar específica de 67 especies. En las 67 especies se encontraron valores muy diversos, sin embargo la mayoría se encuentra en valores menores a los 60 mm<sup>2</sup>/mg,



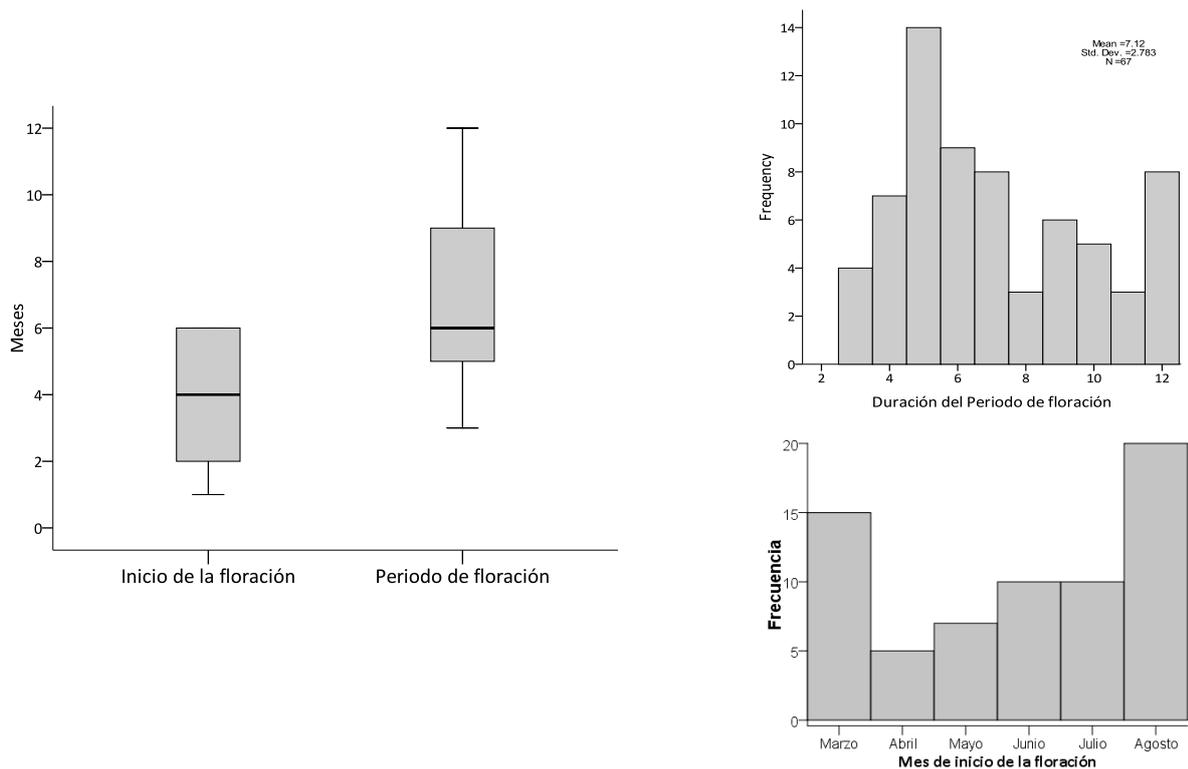
**Figura 11.** Diagrama de caja y bigote e histograma de frecuencia de la Altura del Dosel de 67 especies. La mayoría de las especies en estados adultos alcanzan alturas entre los 50 cm y los 20 metros, las especies con valores atípicos corresponden a especies con forma de vida de árbol, algunas de estas especies son las más abundantes en la comunidad. La altura se indica como la raíz cuadrada del valor original (sqrt) para facilitar apreciar los datos en conjunto.



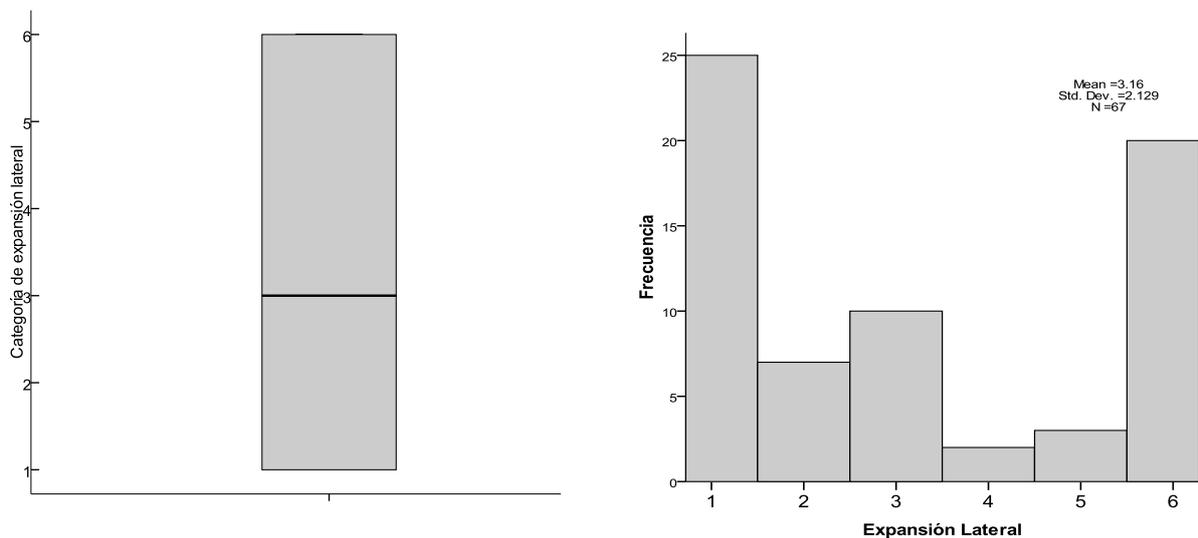
**Figura 12.** Diagrama de caja y bigote e histograma de frecuencia del contenido foliar de masa seca (CFMS). De 67 especies. Solamente *Vernonia alamanii* sobrepasa el 60% de masa seca en su tejido foliar. La mayoría de las especies mantienen una masa seca entre un 15 y 30 %.



**Figura 13.** Diagrama de caja y bigote e histograma de frecuencia del Peso seco de una hoja en mg, de 67 especies. Los valores se se muestran como la raíz cuadrada del peso seco para facilitar su observación en el gráfico. Los valores atípicos corresponden a especies con áreas foliares muy grandes y con una dureza mayor del tejido respecto al resto de las especies.



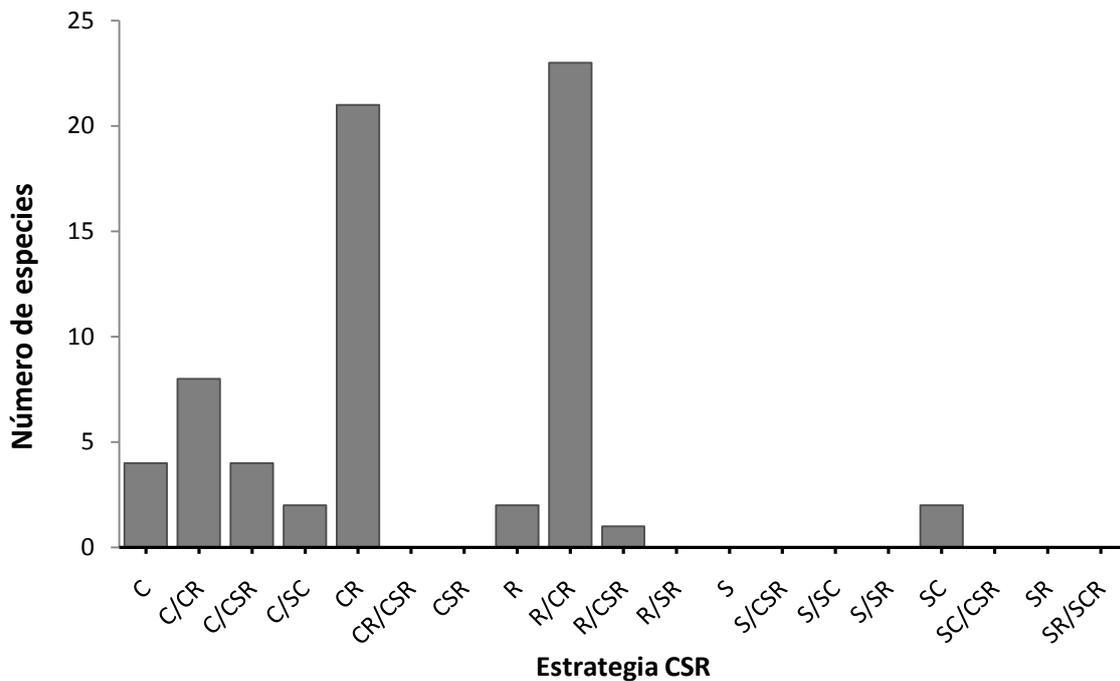
**Figura 14.** Diagrama de caja y bigote e histograma de frecuencia de los atributos Mes de inicio de la Floración (IF) y Duración del Período de Floración (PF), de 67 especies. Respecto al mes de inicio una gran parte de las especies inicia su floración antes o durante la primavera, otras especies ya entrada la época de lluvias. Respecto a la duración del período de floración la distribución es muy amplia, con especies que florecen solo unos meses o algunas que florecen todo el año.



**Figura 15.** Diagrama de caja y bigote e histograma de frecuencia del atributo expansión lateral (reproducción clonal) de 67 especies. Los números indican: 1: Sin expansión clonal, 2. Amacollados holgadamente 3. Amacollados compactamente, con rizoma. 4. Rastreras con producción de rametos a distancia menor a 4 cm 5. Rastreras con producción de rametos a distancias de 4-8 cm. 6. Rastreras producción de rametos a distancias mayores de 8 cm. La mayoría de las especies presentan el tipo 1 y 6.

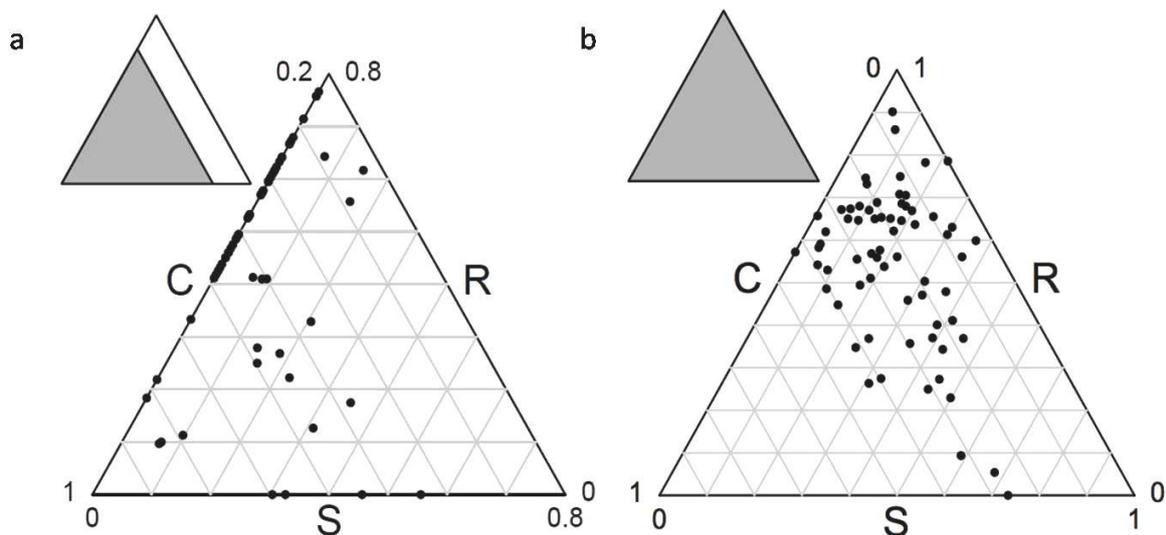
### 5.3 Las especies como estrategias CSR

A través del método de Hodgson *et al.* 1999 se asignaron 67 especies a un total de 9 estrategias del contexto CSR (C: competidoras, S: tolerantes al estrés y R: ruderales) (figura 16). Cabe mencionar que dentro de esas nueve estrategias resultaron dos estrategias primarias (C y R), dos secundarias (SC, CR) y cinco terciarias (C/CR, C/CSR, C/SC, R/CR y R/CSR). Es notable que las estrategias con mayor número de especies corresponden a la CR (21 especies) y R/CR (23 especies).



**Figura 16.** Diversidad de estrategias CSR entre las especies colonizadoras del barranco Huiloac. La clasificación está basada en Hodgson *et al.* (1999).

Para facilitar la visualización de las estrategias de cada especie y para dar una mejor idea de cómo se distribuyen en el espacio CSR se utilizaron las coordenadas que devuelve la hoja de cálculo de Hodgson *et al.* 1999. Se utilizaron dos tipos de coordenadas, las redondeadas a cero (*rounded towards zero*) y las puras (*Raw C-S-R dimensions*), ambas convertidas a unidades decimales. Como las coordenadas incluyen valores negativos, se procedió a tomar como cero al valor más negativo en cada coordenada y después se transformaron estos valores a porcentajes que suman 100 entre las tres coordenadas, esto con el fin de poder ubicar en un diagrama triangular a cada especie (espacio CSR) (figura 17). El uso de coordenadas puras permite una mejor visualización de las estrategias en el espacio CSR, de particular utilidad en este caso, en el que la mayoría de las coordenadas son muy similares.



**Figura 17.** Distribución de las especies en el espacio CSR en coordenadas decimales. **a.** representación con coordenadas redondeadas a cero y **b.** con coordenadas puras. La alta similitud de las especies entre si hace difícil su visualización con coordenadas redondeadas a cero.

### 5.3.1 Validación de la Ordenación en estrategias CSR mediante PCA de Atributos VS Especies.

El componente principal con el eigenvalor mayor, PCA1, explica el 25.99% de la variación total de los datos, la varianza acumulada alcanza apenas un 59.46 % de la varianza con los 3 primeros componentes (Tabla 5). Observando los dos primeros componentes y su correlación con los atributos funcionales (Tabla 6) podemos observar que el PCA1 está negativamente y significativamente correlacionado con los atributos Altura del dosel, contenido foliar de masa seca(CFMS), y peso seco(PS), una correlación positiva se da con los atributos expansión lateral (EL), área foliar específica(AFE) e inicio de floración(IF). El PCA2 se correlaciona significativa y positivamente con los atributos IF, EL, CFMS, negativamente se correlaciona con PF,PS e IF.

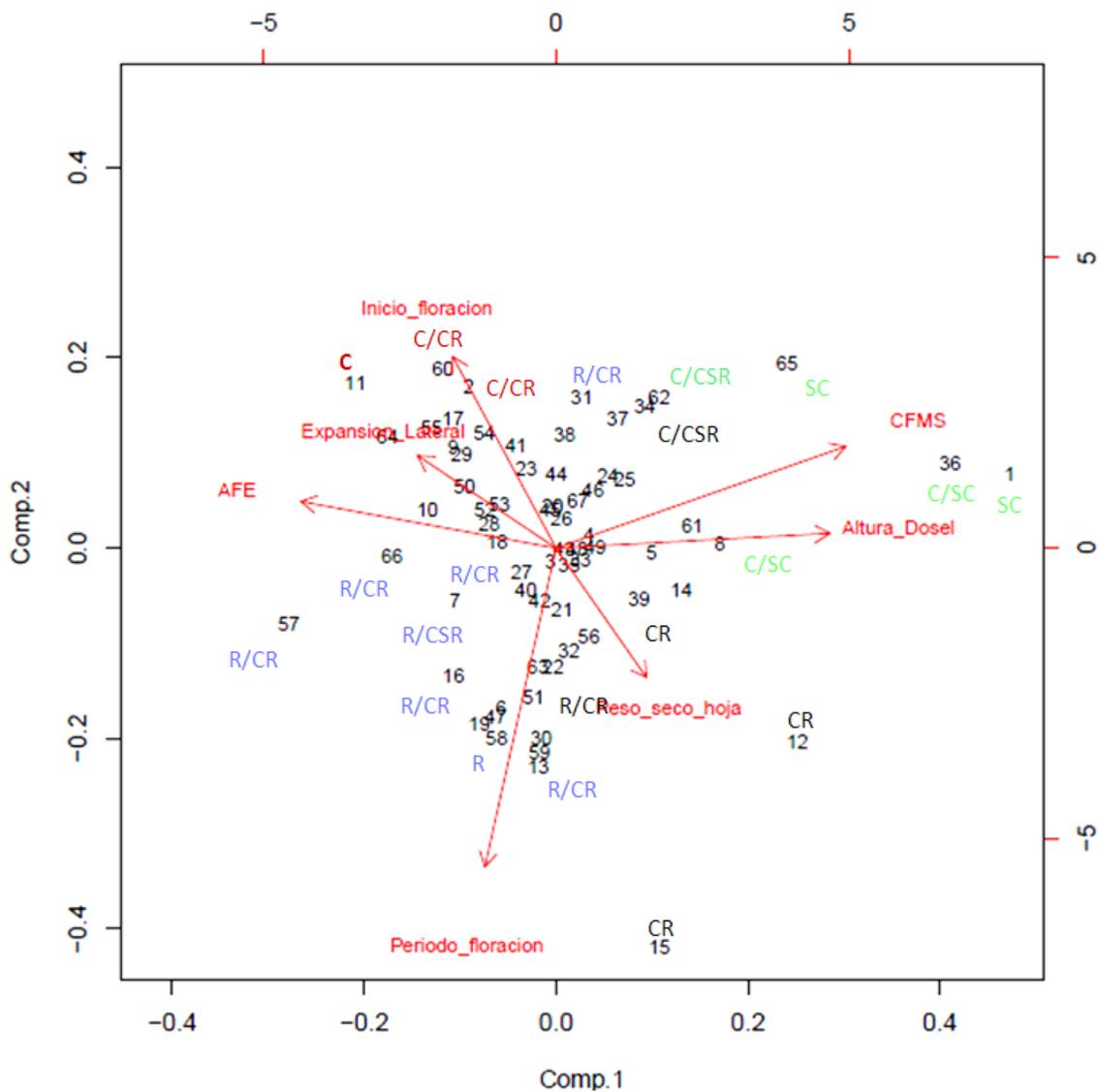
Componente	1	2	3	4
Varianza explicada (%)	25.99	17.41	16.07	13.91
Varianza acumulada (%)	25.986	43.398	59.464	73.379

**Tabla 5.** Varianza explicada por cada componente principal.

Atributo	PCA1			PCA2		
	Correlación de Pearson	p-Valor		Correlación de Pearson	p-Valor	
Altura del Dosel	-0.715	1.06E-11	***	0.039	0.7541	-
CFMS	-0.756	1.42E-13	***	0.267	0.02873	*
PF	0.186	0.1328	-	-0.838	2.20E-16	***
EL	0.361	0.002676	**	0.243	0.04725	*
PS	-0.236	0.05445	-	-0.340	0.004856	**
AFE	0.665	8.05E-10	***	0.123	0.3233	-
IF	0.270	0.02733	*	0.503	1.41E-05	***

**Tabla 6.** Correlación de Pearson entre los 7 atributos y los dos primeros componentes principales. Significancia del p-Valor \* denota significancia en el nivel  $p \leq 0.05$ , \*\*  $p \leq 0.01$ , \*\*\*  $p \leq 0.001$

El componente principal con el eigenvalor mayor, PCA1, explica el 25.99% de la variación total de los datos, la varianza acumulada alcanza apenas un 59.46 % de la varianza con los 3 primeros componentes (Tabla 5). Observando los dos primeros componentes y su correlación con los atributos funcionales (Tabla 6) podemos observar que el PCA1 está negativamente y significativamente correlacionado con los atributos Altura del dosel, contenido foliar de masa seca(CFMS), y peso seco(PS), una correlación positiva se da con los atributos expansión lateral (EL), área foliar específica(AFE) e inicio de floración(IF). El PCA2 se correlaciona significativa y positivamente con los atributos IF, EL, CFMS, negativamente se correlaciona con PF,PS e IF.



**Figura 18.** Diagrama de dispersión y componentes principales, Comp1= Componente 1, Comp2= Componente 2, los números denotan a las especies, y se indican algunas de las estrategias asignadas. En colores se indican las especies con un componente importante de las estrategias principales (C,S o R) Azul: ruderales-competitivas, Verde: competitivas - tolerantes al estrés, Rojo: competidoras-ruderales.

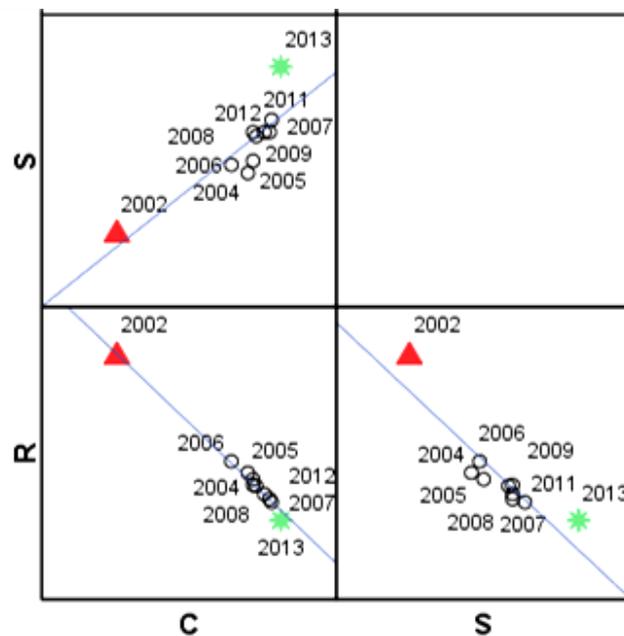
Las variables que varían simultáneamente al examinar las correlaciones del PCA1 son: Altura del dosel y CFMS por un lado y EL, AFE e IF, el PCA2 revela una asociación entre las variables CFMS, EL e IF, y PF con PS.

La figura 18 muestra el diagrama de dispersión, los componentes principales y las relaciones entre los componentes y los atributos (flechas rojas), donde se observa que el análisis de componentes principales sí permite distinguir tendencias (separar en estrategias). El Componente 1 refleja un gradiente que va de adaptaciones que van de la tolerancia al estrés con tendencias competitivas (SC, C/SC), a un ruderalismo con componentes competitivos (R/CR). El Componente 2, parece revelar un gradiente de adaptaciones de especies con un componente competitivo importante (C, C/CR, C/CSR)

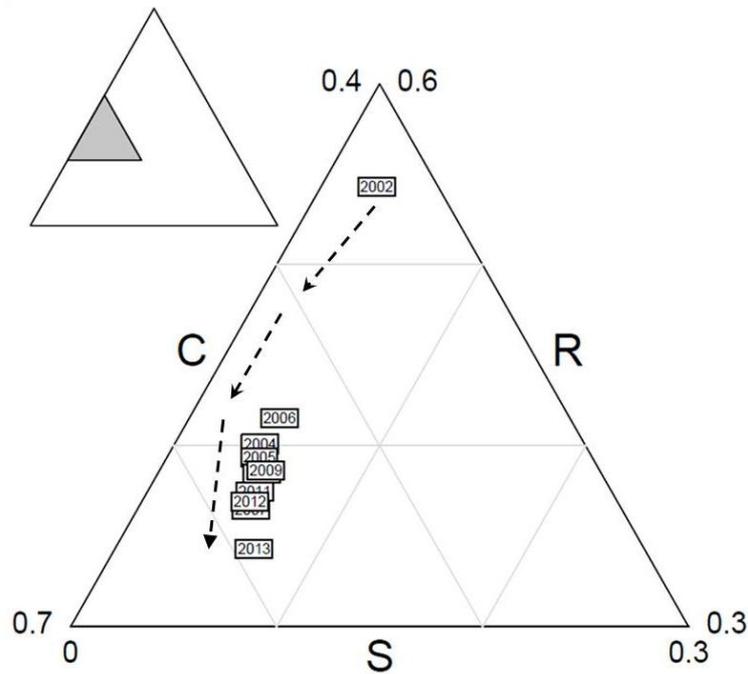
hacia especies ruderales/competitivas(R, R/CR, CR) y de especies competitivas con componentes de tolerancia al estrés (C/CSR, C/SC) hacia competidoras ruderales (CR).

### 5.3.2 La firma funcional de la comunidad vegetal de cada año.

Se obtuvieron las componentes de la firma funcional de cada año (ver anexo 4) en la figura 19 se muestra la relación que existe entre las componentes. Cada punto que indica un año de muestreo, consiste en tres componentes o coordenadas en el espacio CSR, el gráfico permite ver la relación de cada par de componentes. En la figura 20 se observa la trayectoria de la comunidad en el espacio de coordenadas en una representación triangular.



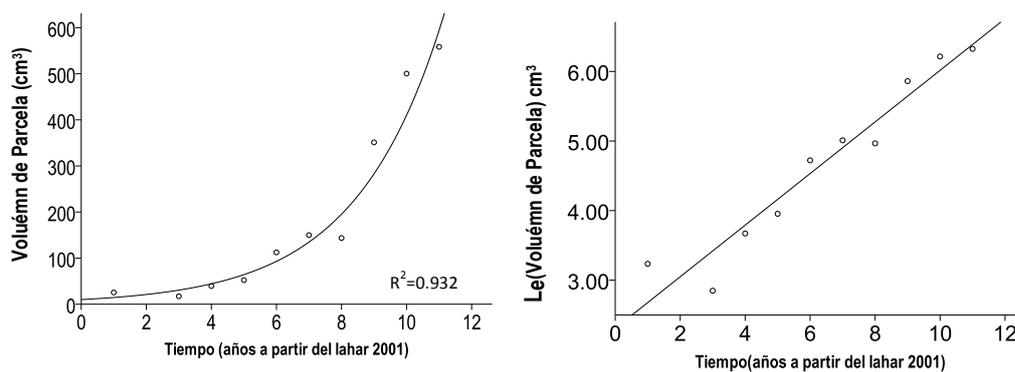
**Figura 19.** Relación de los componentes C-S-R de la firma funcional en el transcurso de la recolonización vegetal. En rojo se indica el año 2002 (C: 0.430, S:0.027, R: 0.543) y en verde 2013 (C: 0.589, S: 0.068 R: 0.343)



**Figura 20.** Cambios en el espacio CSR, las flechas señalan la tendencia principal de los cambios funcionales en la comunidad vegetal. La figura muestra solamente un subconjunto del espacio total que se aprecia en blanco en el triángulo pequeño.

#### 5.4 Análisis de la expresión promedio en el tiempo de los atributos funcionales.

Inicialmente se estableció la relación existe entre el Volumen de Parcela y los años transcurridos desde el lahar 2001. La relación es exponencial como se puede observar en la figura 21. En la tabla 6 se exponen los valores de significancia del modelo.



**Figura 21.** Relación entre el tiempo transcurrido desde el lahar de 2001 y el volumen acumulado por las parcelas. En (a) se observa el comportamiento exponencial de la relación y se señala el coeficiente de determinación. En (b) se muestra la relación cuando el Volumen de Parcela es transformado con logaritmo con base e (logaritmo natural).

R	R <sup>2</sup>	F	Sig. F	B (coeficiente)	t	Sig. T
0.965	0.932	109.748	0.000	0.371	10.476	0.000

**Tabla 6.** Resultados del análisis de regresión lineal del volumen de parcela contra el tiempo transcurrido desde el lahar 2001. Se muestra la significancia y el valor de F del coeficiente de determinación. También se muestra el valor y significancia de la prueba de t para el valor de la pendiente del modelo de regresión.

Con base a los resultados de la regresión lineal del tiempo vs volumen de parcela, se puede afirmar que el volumen de parcela es un buen predictor del desarrollo de la comunidad en el tiempo, es decir, que la comunidad parece acumular más volumen conforme al paso del tiempo.

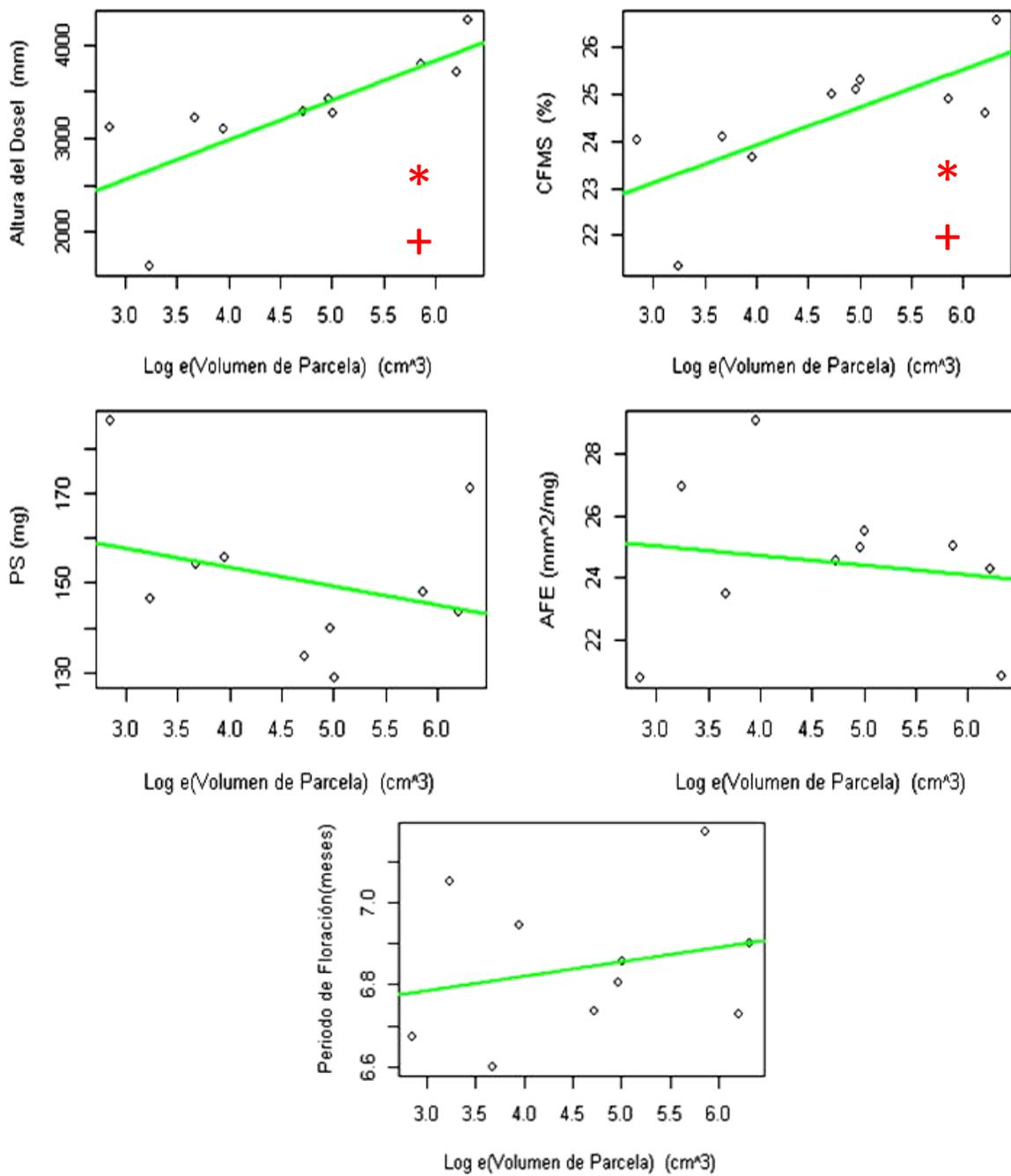
Así fue posible identificar los atributos funcionales que están siendo seleccionados de alguna forma en el tiempo.

Para la regresión de CWM vs Volumen de Parcela se utilizaron los valores transformados de con  $L_e$  del volumen de parcela. A continuación se muestran los resultados del análisis de regresión de cada atributo (Tabla7).

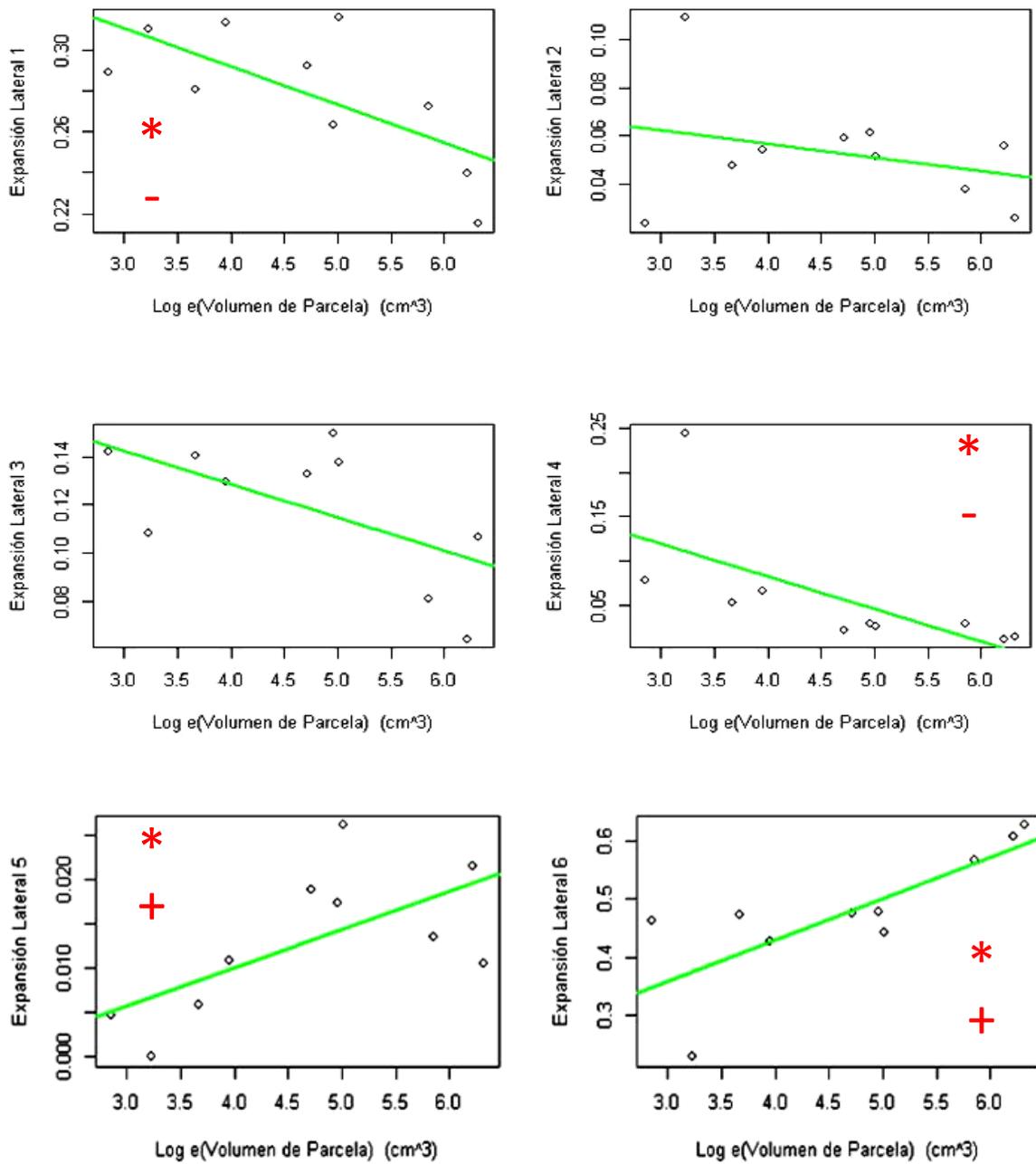
Rasgo	R	R <sup>2</sup>	F	Sig.	B (coeficientes)	$\beta$ (coeficientes estandarizados)	t	Sig.	Tendencia del rasgo
Altura del Dosel	0.76	0.578	10.956	0.0107*	420.639	0.76	3.31	0.0107	+
CFMS	0.724	0.525	8.826	0.01785*	0.803	0.724	2.971	0.018	+
PS	0.3	0.09	0.791	0.4	-4.208	-0.3	-0.89	0.4	0
AFE	0.153	0.023	0.192	0.673	-0.314	-0.153	-0.438	0.673	0
PF	0.246	0.06	0.514	0.494	0.035	0.246	0.717	0.494	0
IF 1	0.388	0.15	1.417	0.268	0.027	0.388	1.19	0.268	0
IF 2	0.187	0.034	0.283	0.609	-0.004	-0.185	-0.532	0.609	0
IF 3	0.927	0.86	49.015	0.0001125***	0.042	0.927	7.001	0	+
IF 4	0.702	0.493	7.788	0.024*	-0.051	-0.702	-2.791	0.024	-
IF 5	0.03	0.001	0.007	0.934	0.000	-0.03	-0.085	0.934	0
IF 6	0.377	0.142	1.324	0.283	-0.014	-0.377	-1.151	0.283	0
E L 1	0.699	0.489	7.654	0.024*	-0.019	-0.699	-2.767	0.024	-
E L 2	0.294	0.087	0.758	0.409	-0.006	-0.294	-0.871	0.409	0
E L 3	0.599	0.358	4.466	0.068	-0.014	-0.599	-2.113	0.068	-
E L 4	0.657	0.432	6.0732	0.039*	-0.037	-0.657	-2.464	0.039	-
E L 5	0.647	0.419	5.762	0.043*	0.004	0.647	2.4	0.043	+
E L 6	0.778	0.606	12.306	0.00798**	0.071	0.778	3.508	0.008	+

**Tabla 7.** Resultados del análisis de regresión de cada CWM contra el volumen de Parcela. Significancia del p-valor: 0 =\*\*\*, 0.001= \*\*, 0.01 = \*, 0.05 = ' ' y 0.1 = ' ' .Los símbolos, +, indica una tendencia de incremento del valor del rasgo en el tiempo, -, un decremento y 0 indica que no se encontró ninguna relación lineal de los valores promedio del rasgo y el paso del tiempo. R=correlación de Pearson, R<sup>2</sup>= coeficiente de determinación. F valor prueba de F.

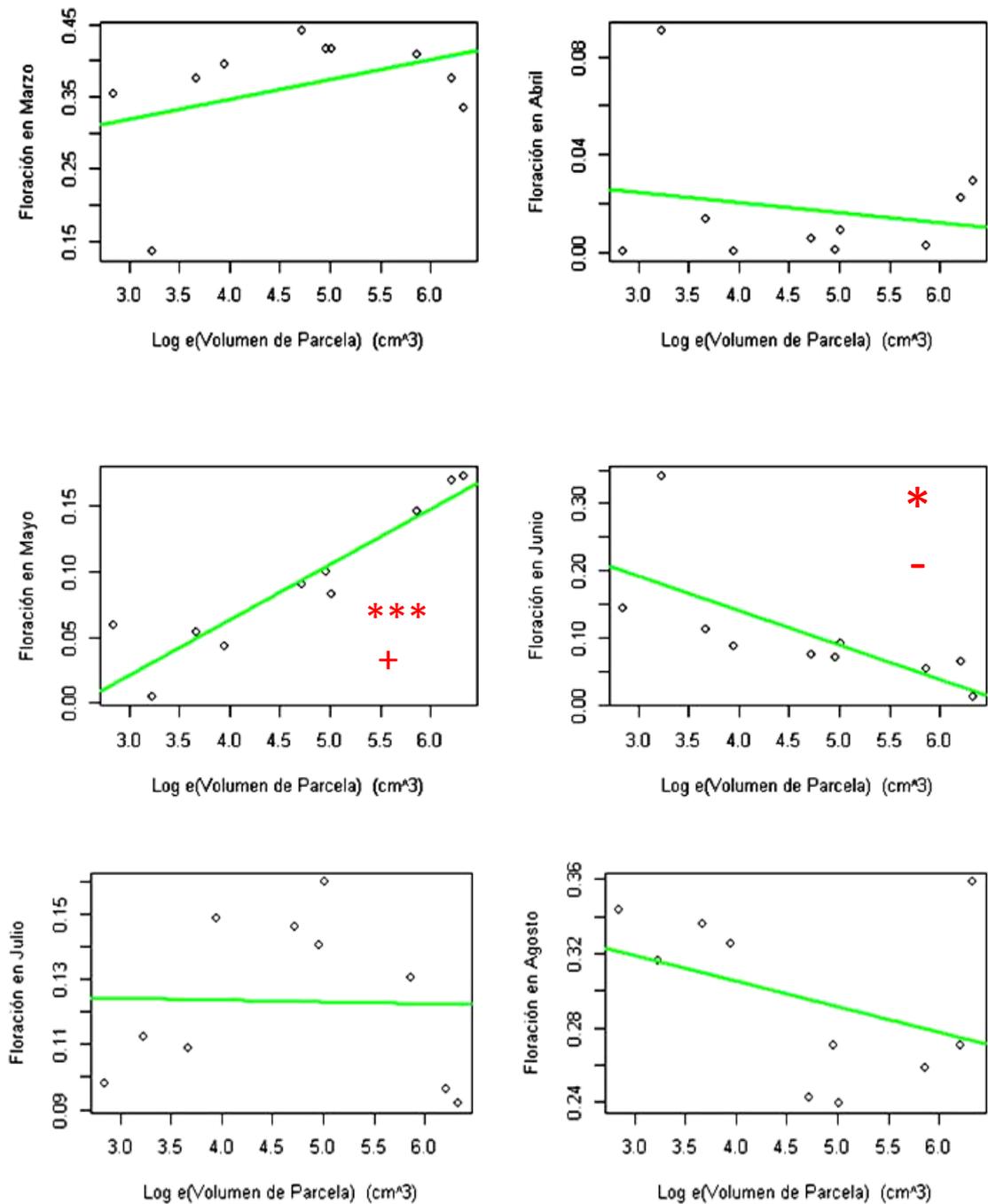
En las figuras 22 a 24 se muestra el comportamiento del cambio de los valores de atributos ponderados por la comunidad (CWM) en el transcurso de la sucesión. Los valores CWM fueron ponderados por la abundancia de especies,  $\log_e$  (volumen de parcela) denota la variable estructural mediante la cual se midió la sucesión.



**Figura 22.** Cambio de los valores de atributos ponderados por la comunidad (CWM) en el transcurso de la sucesión. CFMS= contenido foliar de masa seca, PS= peso seco de una hoja, AFE= área foliar específica, el periodo de floración corresponde a la duración en meses. En rojo se indica si la regresión es significativa (sig.p-valor: 0 =\*\*\*, 0.001= \*\*, 0.01 = \*) y si CWM aumenta o disminuye en el tiempo (+,-).



**Figura 23.** Cambio de los valores de atributos ponderados por la comunidad (CWM) para la expansión lateral en el transcurso de la sucesión, se indica la expansión lateral del 1-6 corresponde al tipo clasificado según Hodgson *et al.* 1999. En rojo se indica si la regresión es significativa (sig.p-valor: 0 =\*\*\*, 0.001= \*\*, 0.01 = \*) y si CWM aumenta o disminuye en el tiempo (+,-).



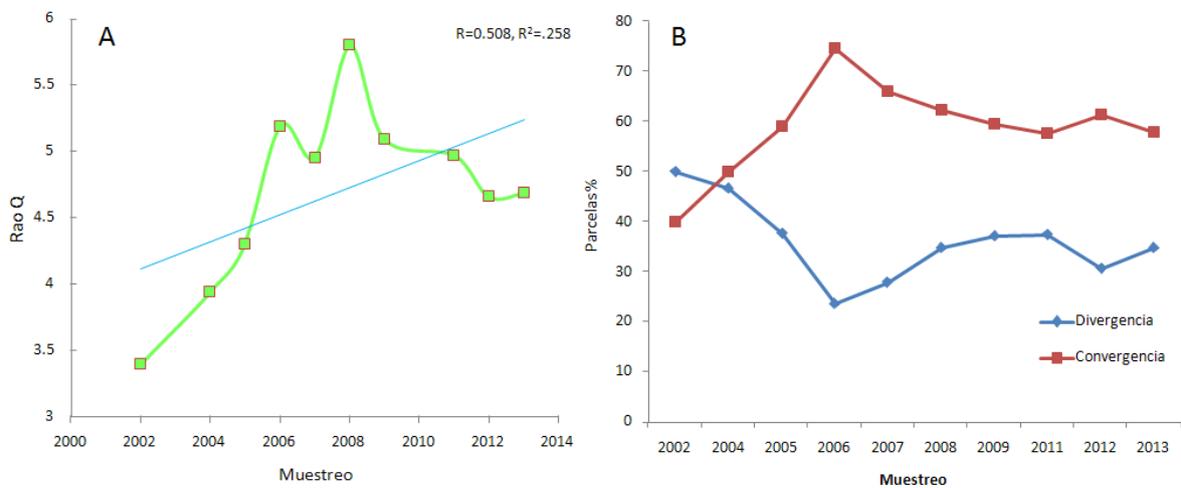
**Figura 24.** Cambio de los valores de atributos ponderados por la comunidad (CWM) del mes de inicio del periodo de floración, en el transcurso de la sucesión. En rojo se indica si la regresión es significativa (sig.p-valor: 0 =\*\*\*, 0.001= \*\*, 0.01 = \*) y si CWM aumenta o disminuye en el tiempo (+,-).En el eje Y se indica la proporción respecto al volumen de parcela de la categoría de IF. El 100% se obtiene sumando las proporciones de las 6 categorías.

## 5.5 Reglas de Ensamble.

### 5.5.1 Índices multirasgo RaoQ y FDiv.

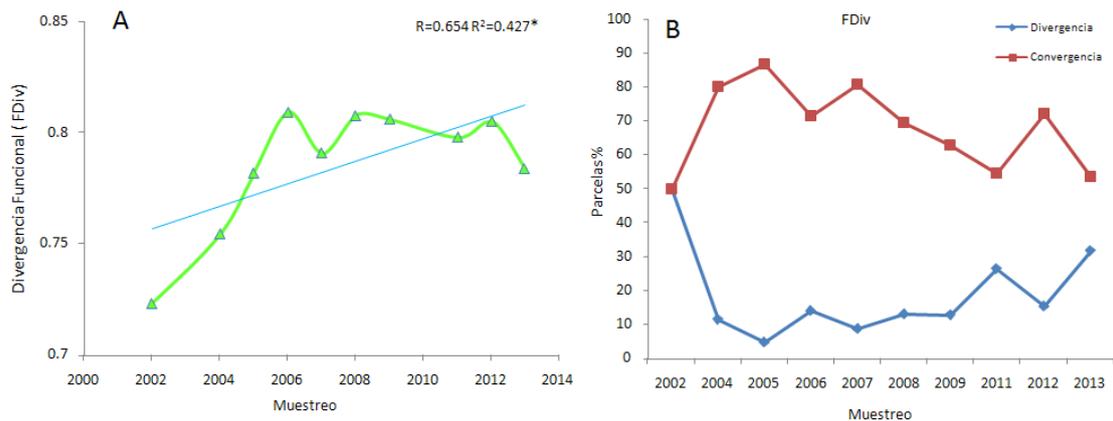
El índice RaoQ calculado con todos los atributos simultáneamente (Tabla 8, Figura 25) no presenta una relación significativa con el tiempo de la sucesión según el análisis de regresión aunque observando la figura se puede apreciar que de 2002 respecto a 2013 si ha incrementado la divergencia. Al ver el resultado de la regresión del índice FDiv (Tabla 8, Figura 26), si existe una relación significativa de los valores del índice con el tiempo, la correlación es positiva, lo que indica que si existe un cambio en la divergencia a través del tiempo.

#### Rao Q.



**Figura 25.** Comportamiento del Índice RaoQ en el tiempo. A. Regresión. B. porcentaje de parcelas que son convergentes o divergentes (distintas significativamente del modelo nulo).

#### FDiv.



**Figura 26.** Comportamiento del Índice FDiv en el tiempo. A. Regresión. B. Porcentaje de parcelas que son convergentes o divergentes (distintas significativamente del modelo nulo).

	RaoQ	FDiv
R	0.535	0.654
R2	0.287	.427
F	3.125	5.963
Sig.	0.111	.041*
t	1.793	2.440
Sig.	0.111	.0141

**Tabla 8.** Resultados del análisis de regresión de los índices multirasgo FDiv y RaoQ vs Tiempo.

### 5.5.2 Divergencia y Convergencia de las parcelas a lo largo del tiempo.

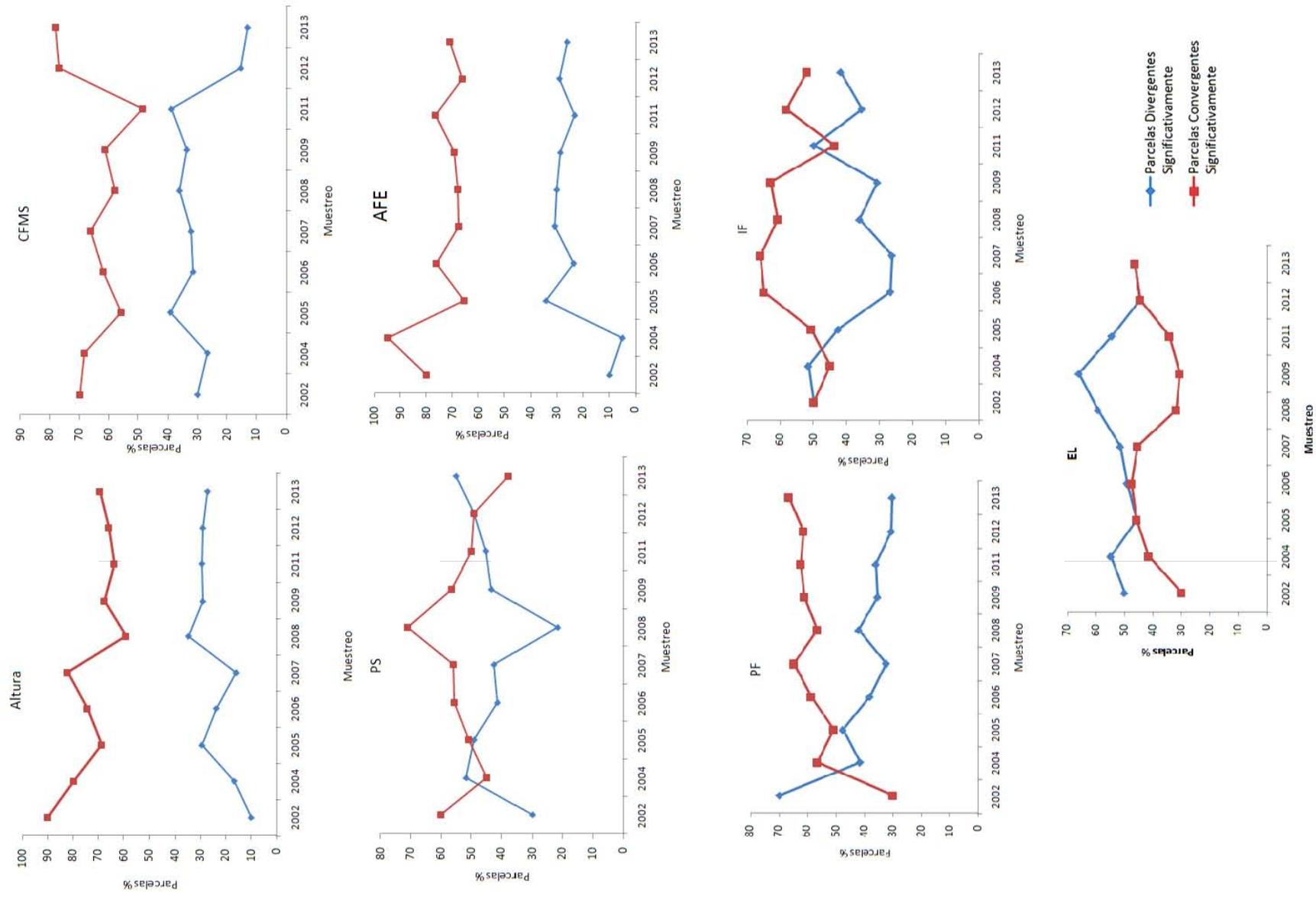
Solamente una o dos parcelas tienen valores dentro del intervalo de valores esperados por el modelo nulo.

En general existe mayor porcentaje de parcelas donde el valor de la entropía cuadrática de Rao es menor que el intervalo esperado bajo el modelo nulo es decir, existe convergencia en el valor de los atributos y por tanto se puede inferir que se está utilizando una porción más estrecha del nicho disponible o que éste es restringido (Figura 27). Aún así existe un porcentaje considerable de parcelas donde el valor observado es mayor que el esperado, que permanece presente en todos los atributos todo el tiempo. En este caso la divergencia en los valores de los atributos que están presentes en esas comunidades, es mayor y por lo tanto se está utilizando una porción más amplia del nicho y se podría pensar que .

### 5.5.3 Análisis de Regresión de RaoQ vs Tiempo.

El cálculo de RaoQ para cada atributo por separado y su relación con el tiempo fue significativa solamente para los atributos altura del dosel y contenido foliar de masa seca. Para los otros cinco atributos la relación con el tiempo no fue significativa (Tabla 9, Figura 28). Sin embargo para los atributos AFE y EL, se puede observar que la divergencia medida por RaoQ cambia en el tiempo de valores bajos en un inicio a valores altos entre los años 2005-2011 y bajos otra vez para 2013, es decir la divergencia en estos atributos no cambia linealmente en el tiempo sin embargo los cambios son importantes de un inicio al presente.

El atributo IF no presenta relación con el tiempo según el análisis de regresión pero el valor de 2002 respecto a los demás años es considerablemente menor. Los atributos periodo de floración y peso seco, oscilan en el tiempo, los valores de periodo de floración pareciera tienden a disminuir respecto al 2002, mientras que el peso seco oscila erráticamente.



**Figura 27.** Porcentaje de parcelas funcionalmente divergentes y convergentes respecto a la forma de utilización del nicho.

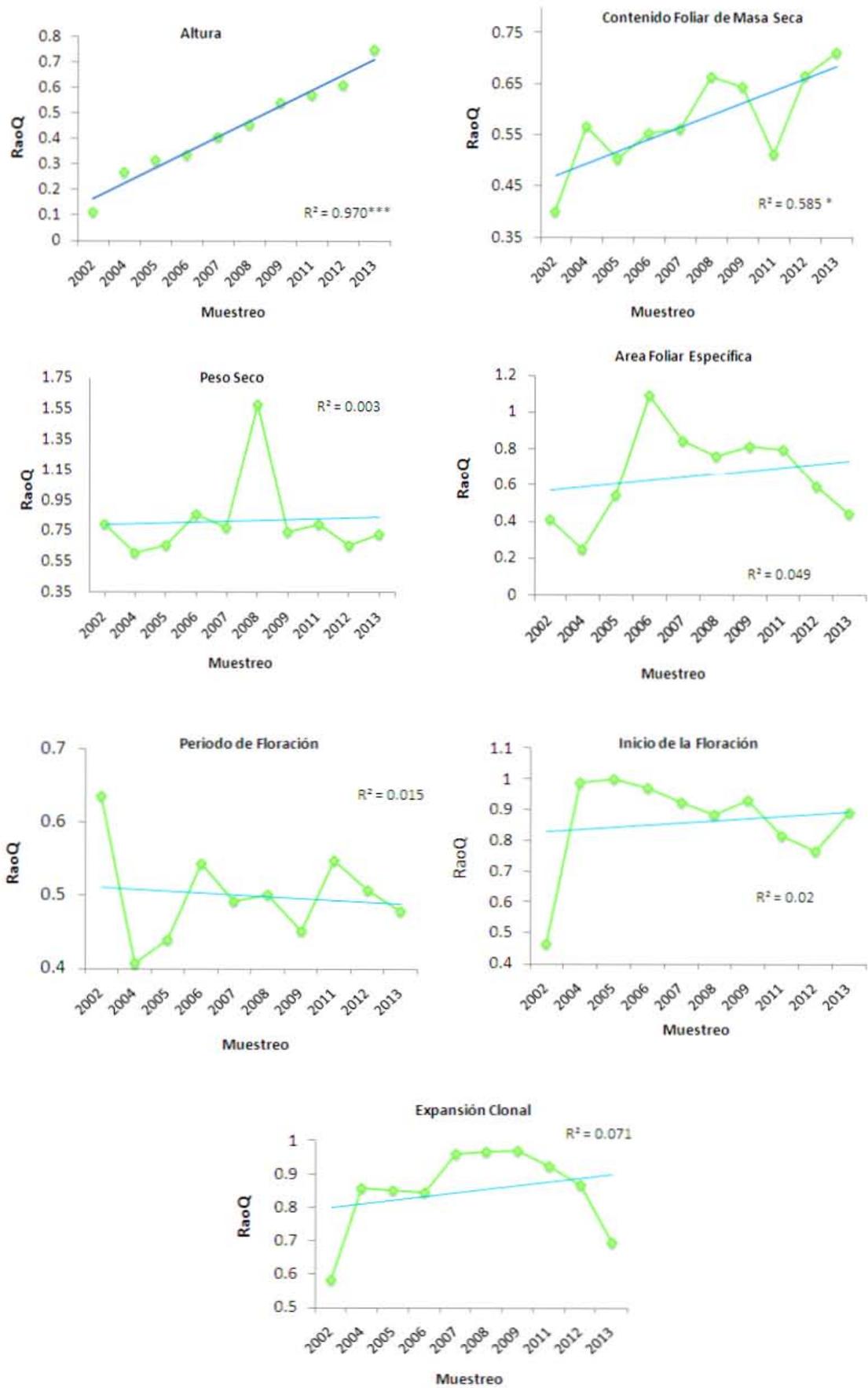


Figura 28. Variación de los valores de RaoQ para cada atributo a lo largo de la sucesión.

RaoQ	Altura***	CFMS*	PS	AFE	PF	IF	EL
R	0.987	0.755	0.025	0.202	0.153	0.174	0.275
R2	0.973	0.569	0.001	0.041	0.024	0.03	0.076
F	291.455	10.581	0.005	0.342	0.193	0.25	0.655
Sig.	1.4079E-07	0.012	0.945	0.575	0.672	0.63	0.442
t	17.07	3.253	0.071	0.585	-0.439	0.5	0.809
Sig.	1.4079E-07	0.012	0.945	0.575	0.672	0.63	0.442

Tabla 9. Resultados análisis de regresión del índice monorasgo RaoQ vs Tiempo.

#### 5.5.4 Análisis CWM-RDA, respuesta de la comunidad a gradientes ambientales.

El porcentaje de la variación explicada por las variables ambientales del PCA es 29.43%.

La variación asociada a cada eje generado es (se muestran solo 4):

1:47.95, 2:25.742, 3:15.42, 4: 6.44

La significancia del modelo tras 999 permutaciones es .002\*\* (g.l.=9, F=2.422)

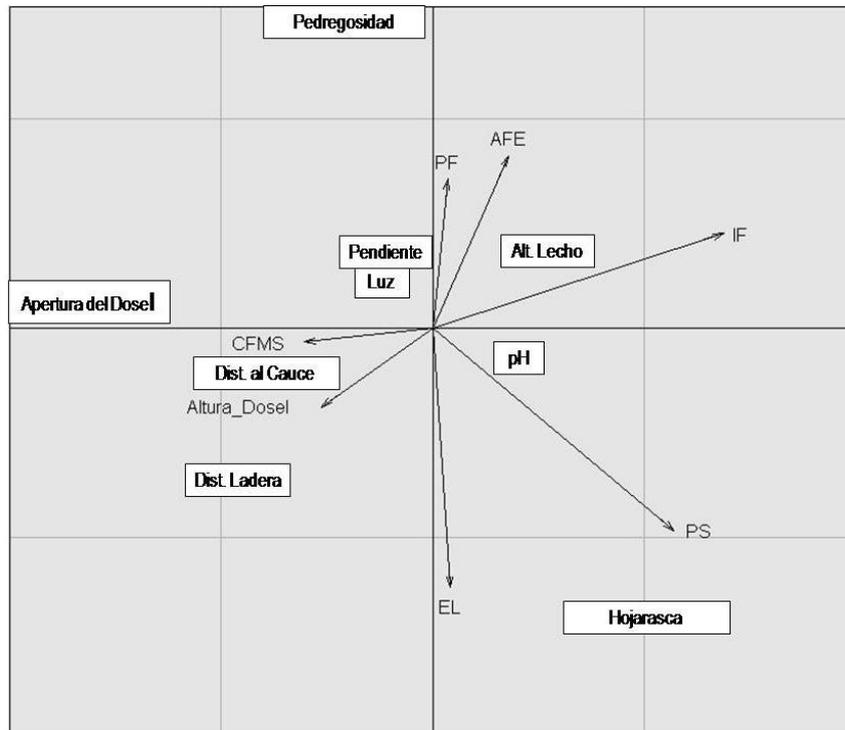


Figura 29. Proyección de los valores de CWM de los atributos y las variables ambientales según el análisis RDA.

Variable ambiental	RDA1			RDA2		
	Correlación de Pearson	p-Valor		Correlación de Pearson	p-Valor	
Pedregosidad	-0.383	0.005918	**	0.705	1.07E-08	***
Dist_ladera	-0.468	0.0006074	***	-0.358	0.01048	*
Dist_cauce	-0.357	0.01087	*	-0.110	0.4469	-
Cobertura_Dosel	-0.909	2.20E-16	***	0.076	0.5976	-
Hojarasca_Espesor	0.503	0.00019	***	-0.682	4.80E-08	***
Pendien	-0.068	0.6355	-	0.167	0.2446	-
Alt_lecho	0.246	0.08432	-	0.196	0.1722	-
Luz	-0.105	0.4656	-	0.131	0.3638	-
pH	0.187	0.1912	-	-0.075	0.602	-

**Tabla 10.** Correlación de las variables ambientales con los ejes del RDA Significancia: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05

Las variables ambientales que tienen una correlación significativa con los ejes resultantes por la reducción de variables mediante el análisis RDA son: pedregosidad, distancia a la ladera, distancia al cauce, cobertura del dosel y el espesor de la hojarasca.

Atributo	RDA1			RDA2		
	Correlación de Pearson	p-Valor		Correlación de Pearson	p-Valor	
Altura del Dosel	-0.588	6.977e-06	***	-0.306	0.030	*
CFMS	-0.750	3.562e-10	***	-0.058	0.687	-
PF	0.070	0.6254	-	0.5211	0.0001041	***
PS	0.831	7.327e-14	***	-0.514	0.0001332	***
AFE	0.434	0.001617	**	0.7317	1.575e-09	***
EL	0.0767	0.5961	-	-0.8126	7.688e-13	***
IF	0.961	2.2E-16	***	0.231	0.1058	-

**Tabla 11.** Correlación de los atributos CWM y los componentes del RDA .Significancia: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05

Al analizar la correlación de cada atributo respecto a cada variable ambiental encontramos relaciones significativas que el análisis de RDA no toma en cuenta, estas son las variables pendiente, altura al lecho y luminosidad (Tabla 12).

	Pedregosidad	Dist. Ladera	Dist. Cauce	Altura Lecho	Pendiente	Apertura DoseL	Luz	pH	Hojarasca
Altura del DoseL		*** +	* +	*** -		* +	* -		
CFMS		* +			** -	*** +	* -		
PF		*** -	** -	** +			*** -		* -
PS	*** -		* -			*** -			*** +
AFE		*** +				** -			** -
EL	*** -				* -		** -		*** +
IF		*** -	* -	* +		*** -			* +

**Tabla 12.** Correlación entre las variables ambientales de las parcelas y los valores CWM de los atributos. Si existe correlación se indica con asteriscos, y el signo indica si ésta es positiva o negativa. Código de significancia: : 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05. Los valores se indican en la tabla 13

	Pedregosidad	Dist. Ladera	Dist. Cauce	Altura Lecho	Pendiente	Apertura DoseL	Luz	pH	Hojarasca
Altura del DoseL	-0.147	0.466	0.353	-0.589	0.136	0.328	-0.29	-0.048	-0.225
CFMS	0.21	0.344	0.095	0.127	-0.38	0.586	-0.284	-0.176	-0.194
PF	0.056	-0.569	-0.45	0.367	0.006	-0.043	-0.473	-0.11	-0.354
PS	-0.647	-0.19	-0.316	-0.025	-0.113	-0.806	-0.174	0.159	0.83
AFE	0.103	-0.526	-0.155	0.147	-0.087	-0.43	-0.177	-0.052	-0.396
EL	-0.873	0.027	-0.015	0.181	-0.344	-0.148	-0.435	0.041	0.479
IF	-0.22	-0.5	-0.323	0.364	-0.081	-0.9	-0.151	0.208	0.305
Altura del DoseL	0.3094	0.0006	0.0121	0.0000	0.3467	0.0201	0.0411	0.7428	0.1170
CFMS	0.1433	0.0144	0.5116	0.3786	0.0065	0.0000	0.0454	0.2219	0.1775
PF	0.7009	0.0000	0.0010	0.0087	0.9663	0.7673	0.0005	0.4462	0.0117
PS	0.0000	0.1868	0.0255	0.8646	0.4336	0.0000	0.2277	0.2701	0.0000
AFE	0.4757	0.0001	0.2822	0.3100	0.5480	0.0018	0.2177	0.7214	0.0044
EL	0.0000	0.8519	0.9170	0.2077	0.0144	0.3049	0.0016	0.7758	0.0004
IF	0.1240	0.0002	0.0223	0.0094	0.5772	0.0000	0.2961	0.1469	0.0312

**Tabla 13.** Correlación de Pearson (R) entre los valores de CWM de los atributos y las variables ambientales. En la primera tabla se indica el valor de la correlación, en la segunda se muestra el P-valor .

## 6. Discusión.

### 6.1 Estrategias CSR, firma de Hunt.

El análisis mediante el método de la firma funcional nos permite observar que claramente existe un cambio detectable en la respuesta funcional de la comunidad vegetal que coloniza los lahares de la barranca Huilóac. Las relaciones de las coordenadas en la figura 19 indican que la componente en R estaba muy bien representada en el principio de la colonización vegetal (2002), mientras que las estrategias C y S contribuyeron poco a la composición de especies. Si bien la mayor parte de las especies encontradas a lo largo de los años tienden a presentar un fuerte componente ruderal, el ensamble de la comunidad ha mostrado una tendencia hacia el desarrollo y establecimiento de especies con estrategias competidoras y tolerantes al estrés extirpando poco a poco el componente ruderal en la comunidad, como se observa en las figuras 19 y 20. La figura 20 muestra la trayectoria de la comunidad a través del tiempo, donde las estrategias que se han favorecido son principalmente la de especies competidoras y en menor grado las tolerantes al estrés.

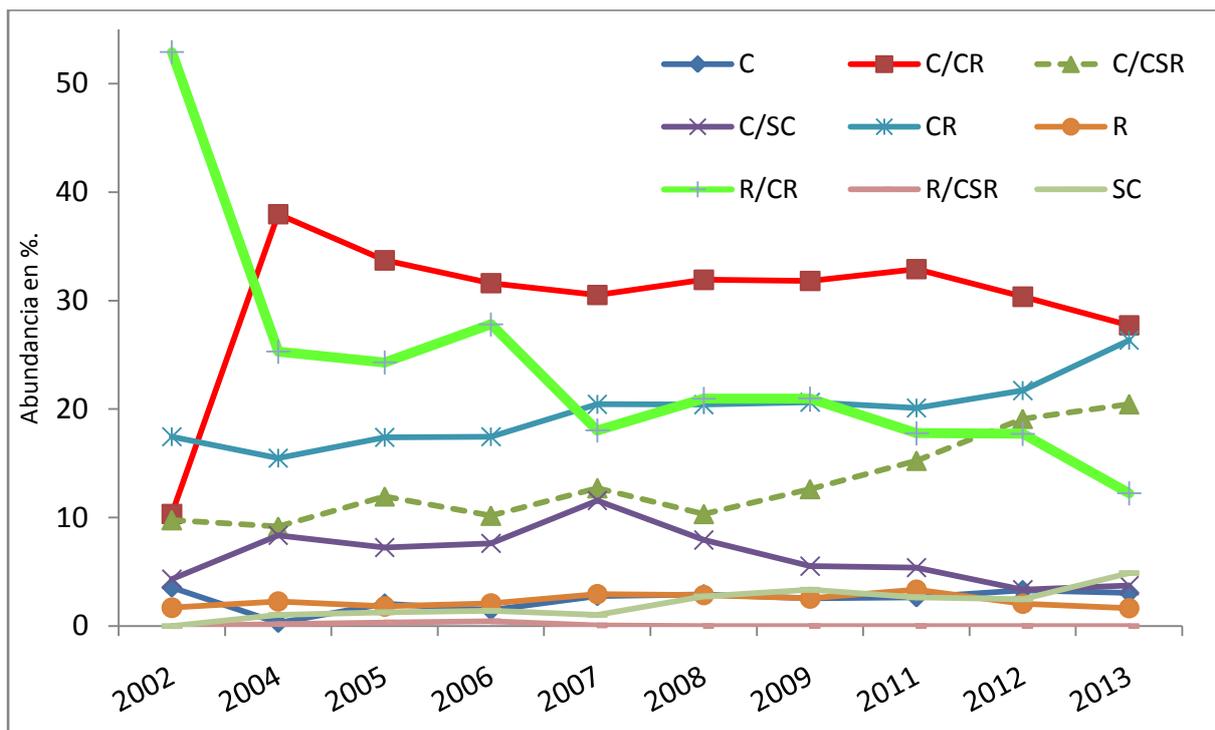


Figura 32. Comportamiento a lo largo del tiempo de la abundancia relativa de las 9 estrategias CSR .

En términos de abundancias relativas (Figura 32), las estrategias terciarias ruderales R/CR al inicio de la colonización alcanzaron hasta el 50 % de la abundancia mientras que el componente más importante de competidoras C/CR, alcanzaron sólo el 10 % de la abundancia. Sin embargo, en el año 2013 se observa que la transición de ruderales a competidoras se ha dado principalmente porque la abundancia de las R/CR se ha reducido a valores cercanos al 10 % mientras que las C/CR aumentaron su abundancia rápidamente desde el año 2004, y aunque ha disminuido contribuye con el 30 % de la abundancia en 2013, aunado a que las estrategias CR y C/CSR han aumentado de manera constante en

el tiempo las tres estrategias tienen un componente importante de competitividad y tomando en cuenta la estrategia SC que ha aumentado en 2013 se da cuenta de por qué la componente C ha aumentado en el tiempo. Es interesante ver que en 2013 solo 7 especies concentran el 66.74 % de la abundancia total y que todas tienen un componente C muy importante (tabla 14).

Especie	Abundancia relativa	Estrategia
<i>Abies religiosa</i>	4.88081725	SC
<i>Alchemilla procumbens</i>	13.3087401	C/CSR
<i>Pseudognaphalium brachyphyllum</i>	6.81044268	CR
<i>Ribes ciliatum</i>	9.73325766	CR
<i>Salix paradoxa</i>	16.1180477	C/CR
<i>Senecio barba-johannis</i>	11.4074915	C/CR
<i>Stipa ichu</i>	4.48354143	C/CSR
Total	66.7423383	

**Tabla 14.** Especies con la contribución más importante en abundancia en 2013.

Aunque es evidente el dominio del componente C, casi todas las estrategias reportadas poseen un componente importante de R, lo que explica que el cambio no sea tan drástico en el remplazo de especies ruderales por las competidoras, o bien por las tolerantes al estrés como *Abies* y *Pinus* que son los elementos más conspicuos del ecosistema.

En términos CSR, a partir del último evento lahárico del 2001 el ensamble de la comunidad se dio por la colonización de especies adaptadas a las perturbaciones y la destrucción, con ciclos de vida perenes, de corta duración o anuales, con gran capacidad de producción e incorporación de materia seca, lo que acelera su ciclo de vida y maximiza la producción de semillas, como es el caso de muchas herbáceas de la familia Asteraceae. Las semillas de las ruderales se producen muy temprano en el ciclo de vida y maduran igual, muy rápidamente.

La colonización por las ruderales al inicio puede indicar que el ambiente era particularmente productivo y que las limitaciones por recursos en este momento no operaban o bien, que los recursos eran abundantes en un inicio.

Otra razón para pensar que el ambiente era altamente productivo al inicio de la colonización, es que las ruderales competitivas se presentan en dichos ambientes, y precisamente en un inicio la estrategia más abundante era la R/CR, siendo común que donde se presentan estas plantas las competidoras no dominan a causa del efecto del disturbio. Se podría pensar que en un principio el volcán seguía aportando material al lahar o que las laderas inestables y el arroyo por su dinámica afectaban de manera importante perturbando el fondo de la barranca.

En particular las especies que son R/CR corresponden a hierbas anuales, algunas de porte erecto que no presentan expansión lateral (*Pseudognaphalium*, *Conyza*), pero en su mayoría rastreras sin expansión lateral por estolones, o con expansión pero sin alcanzar grandes distancias (*Arenaria*, *Geranium*, *Rumex*). Sus tejidos son muy blandos y raramente lignificados, con hojas pequeñas, y la mayoría son de baja talla.

El transcurso de la colonización ha dado paso a la incorporación de plantas competidoras con adaptaciones que les permiten sobrevivir en ambientes productivos, sin restricciones y disturbios. La transición de ruderales a competitivas se puede explicar por el hecho de que el ambiente al inicio de la colonización era productivo aunque perturbado por la inestabilidad de la barranca, ambiente benéfico para el desarrollo de ruderales. En las primeras etapas de la colonización de un hábitat fértil alterado, los brotes de las plantas invasoras a penas se aproximan unos con otros y la competencia, si es que existe, ese da por debajo del suelo, en tanto que la competencia por luz no existe. Por otra parte, en el transcurso de la colonización el desarrollo de las partes aéreas de las plantas comienza a ser más importante, y se sabe que pequeñas diferencias en la altura de las plantas comienza a ser determinante en la sobrevivencia y desarrollo. Este aspecto ha sido bien aprovechado por las plantas competitivas, que se caracterizan por tener adaptaciones como la altura entre otras que les permiten explotar el exceso de recursos.

Así, una vez que el disturbio ha cesado, las adaptaciones para la explotación de recurso se vuelven de mayor valor adaptativo, al tiempo que los filtros dejan de ser abióticos y las relaciones de competencia intra e inter-específicas se vuelven el principal factor que determina la sobrevivencia.

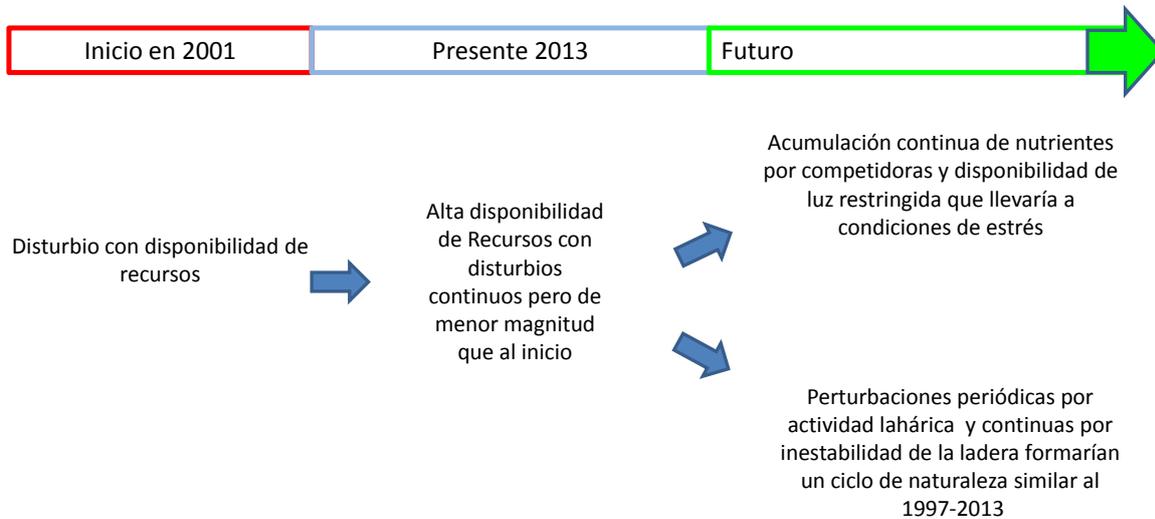
Las plantas competitivas son plantas perenes, generan un follaje más denso y un sistema radicular más extenso, pueden realizar rápidos ajustes en la distribución y almacén de fotosintatos, y tienen un alto reemplazo de hojas y raíces, lo que les permite ajustar y maximizar las superficies de absorción durante la estación de crecimiento. Puede tratarse de hierbas, arbustos o incluso árboles de grandes alturas, lo que les permite competir exitosamente por el aprovisionamiento de luz en cantidad y calidad.

La expansión lateral combinada con la altura es una característica de las plantas competidoras que les permite generar mayor superficie y densidad en la superficie de brotes y raíces, como es el caso de algunas gramíneas del género *Stipa*, arbustos como *Senecio barba-johannis* y árboles como *Salix paradoxa* que son los principales componentes de la vegetación en la barranca.

El material aportado por los lahares parece haber sido destructivo en un sentido mecánico, sin embargo, la incorporación de plantas competitivassugiere que los recursos son abundantes y que la diversidad depende no de la adaptación a las restricciones sino de la habilidad para proveerse de recursos. Las características de la vegetación adyacente a los lahares en la barranca muestran que los elementos dominantes son *Abies religiosa* y *Pinus*. El análisis propuesto en esta sección muestra una tendencia de acumulación de plantas competidoras con tendencia, aunque hasta ahora de baja importancia, hacia la tolerancia a las restricciones.

Existe la posibilidad de que el crecimiento de las especies de pinaceas aumente y que su valor de importancia sea muy alto, a menos que la dinámica de disturbio en la barranca por acción del volcán o bien por la inestabilidad de sus laderas mantenga una dinámica cíclica en la que el crecimiento de las pinaceas se mantenga limitado. Dado que estas plantas no están adaptadas al disturbio recurrente, la inestabilidad y la perturbación a su vez podría generar disponibilidad de recursos (espacio, luz, minerales y agua en el fondo de la barranca) aprovechable por las especies ruderales y competidoras, pero no por las pinaceas tolerantes al estrés. También puede ocurrir que agotados los recursos por las competidoras (y en cierto grado las ruderales) y disminuida la intensidad del disturbio por la baja actividad del volcán, se genere el hábitat ideal para el crecimiento de las tolerantes al estrés.

Los cambios que se pueden inferir respecto a los factores limitantes para la producción de biomasa (FLPB) a lo largo de la sucesión son:



**Figura 33.** Cambios en los factores limitantes para la producción de biomasa (FLPB) que se inferen por el cambio de estrategias CSR en el tiempo.

## 6.2 Cambios en el valor de CWM VS el Volumen de Parcela.

Con base a este análisis podemos observar que existen cambios en los rasgos funcionales a través del tiempo y que algunos atributos responden mientras que otros no.

Los atributos en que se observa una respuesta, ya sea de aumento o disminución del valor de CWM en el tiempo son Altura del dosel, CFMS, IF y EL, mientras que PS, AFE, y PF aparentemente no responden con el tiempo. Estos atributos no presentan una tendencia detectable mediante el método de regresión lineal. En particular, se puede detectar un aumento en los valores promedio de la comunidad en la altura del dosel y el contenido foliar de masa seca, es decir con el paso del tiempo se han favorecido plantas más altas con valores de CFMS altos. Respecto al mes de inicio de la floración, se han favorecido las plantas que inician su periodo de floración con el inicio de las lluvias (IF3 = mayo) y han disminuido las que inician su floración en el pico de la época de lluvias. Las plantas como las IF3 (como IF1 y IF2) se favorecen en ambientes con disturbio mientras que las que florecen tarde en la época productiva se favorecen en ambientes sin perturbación.

En la figura 24 se observa que a lo largo de la sucesión el atributo más abundante respecto al inicio de la floración es al inicio en marzo o antes (IF1). Aunque no se encontró una relación significativa con el tiempo es importante hacer notar que este atributo tan abundante entonces y característico de las ruderales bien podría corroborar el continuo disturbio presente en la barranca.

El atributo expansión clonal mediante estolones capaces de desarrollar rametos a distancias mayores a 4 cm (EL 5 y EL 6) presentó un incremento significativo a través del tiempo. Los atributos que han mostrado un decremento significativo son, la incapacidad de expansión lateral (EL1), las especies que presentan macollos y las rastreras con desarrollo de rametos a distancias menores a los cuatro cm (EL3 y EL4). Las plantas clonales se asocian con alta capacidad para maximizar el aprovechamiento en la disponibilidad de recursos, lo que favorece la persistencia tras disturbios. En un inicio las plantas que colonizaron los lahares tenían una expansión clonal muy limitada y sin reservas, lo que indica que el disturbio era importante, sin embargo, la figura 23 muestra que si bien la incapacidad de expansión clonal tiende a desaparecer, contribuye fuertemente a la respuesta de la comunidad en etapas incluso tardías.

Respecto a la altura del dosel, al principio de la colonización la comunidad responde con alturas bajas, situación que se considera normal ya que las plantas de porte bajo se asocian con ambientes con disturbio. Conforme pasa el tiempo se incorporan plantas más altas, lo que podría indicar que el ambiente se vuelve más productivo conforme pasa el tiempo. Esto se debe a que las plantas con valores grandes de altura del dosel están adaptadas para una mejor captura de luz, lo que les permite aumentar su vigor competitivo y reproductivo.

Respecto al contenido foliar de masa seca (CFMS), al inicio de la colonización las plantas tienen valores bajos que se asocian con ambientes productivos pero con un alto grado de disturbio. Con el transcurso del tiempo la comunidad incorpora plantas con un CFMS más alto que se correlacionan negativamente con la tasa de crecimiento relativo, es decir, las plantas en las etapas más recientes de la sucesión crecen más lentamente pero retienen mucha más materia seca, sus órganos duran más tiempo y son más resistentes, lo que podría ser una evidencia de que el ambiente desde un inicio no era bajo en productividad y que lo que limitaba el establecimiento de plantas adaptadas a la productividad era el disturbio.

En conjunto este análisis nos ha permitido determinar los atributos que responden a la sucesión. Se están generando filtros sobre ciertos valores de los atributos a lo largo del tiempo y sobre otros no hay una selección.

### **6.3 Las reglas de ensamble que operan en la comunidad.**

#### **6.3.1 Análisis Multirasgo**

El análisis de los índices multirasgo (RaoQ y FDiv) indica que con el tiempo ha ocurrido un aumento significativo en la divergencia funcional global de la comunidad (Figuras 25 y 26). En un inicio los valores de divergencia son bajos lo que indica una mayor importancia de los filtros ambientales que restringen la diversidad de atributos en la comunidad. Por su parte, el aumento de la divergencia en el tiempo indica que las restricciones ambientales disminuyen y que posiblemente la competencia ejerce mayores presiones que llevan a la divergencia de nichos.

Sin embargo, el análisis de las parcelas que son convergentes o divergentes (figuras 25b y 26b) revela que la regla de ensamble que gobierna en la mayoría de las parcelas en todos los años es el filtrado del nicho; se infiere entonces que los atributos (o nichos) son redundantes (tabla3). Sin embargo, es posible observar una tendencia al aumento en la divergencia y disminución en la convergencia de FDiv y RaoQ en 2013.

Respecto a los resultados encontrados con el método de estrategias (Tabla 14, figura 32 y 16), se corrobora la redundancia observada mediante el análisis de las reglas de ensamble. Las especies R/CR, CR y C/CR son las más abundantes durante el tiempo que ha transcurrido de sucesión y como ya se dijo antes, se observa un cambio en los FLPB (figura 33) de disturbio y recursos limitados a recursos abundantes con disturbio, condiciones a las que las estrategias mencionadas están precisamente mejor adaptadas (Grime, 2001). La convergencia observada en la comunidad a lo largo de los años es congruente con la baja diversidad de estrategias encontradas en todo el tiempo, además de que éstas no difieren mucho en los valores de sus atributos, lo indica que las especies son muy semejantes (Figs. 16 y 17).

#### **6.3.2 Análisis Monorasgo RaoQ.**

Respecto a la convergencia y divergencia de cada atributo en la comunidad a lo largo del tiempo (Figura 27), si bien se observan oscilaciones de todos los atributos, en general la mayoría de las parcelas presentan convergencia en los atributos, a excepción de la expansión clonal, en el cual la divergencia es más común en las parcelas.

El análisis de regresión de RaoQ vs Tiempo de cada atributo revela que la altura del dosel y el CFMS aumentan su divergencia en el tiempo, sugiriendo que en un inicio las restricciones en el ambiente eran mayores sobre estos atributos. Con el transcurrir del tiempo las condiciones ambientales que ejercen filtros sobre estos atributos se han relajado y ahora existe una diversificación en los nichos disponibles. Por ello, en el presente existe una mayor diversidad de plantas con distintas alturas o bien alturas contrastantes, plantas muy pequeñas y muy altas. El CFMS se correlaciona negativamente con la tasa de crecimiento de las plantas, el CFMS aumentó en el tiempo en la comunidad (figura 22), y la divergencia de este atributo aumento en el tiempo, en un inicio entonces las plantas tenían menor CFMS y los valores de estos en la comunidad eran muy similares lo que habla también de que las condiciones de los FLPB eran de mayor disturbio pero con recursos, el cambio al presente con valores altos de CFMS y divergencia en los valores indica que las condiciones han cambiado hacia menos disturbio y las plantas ahora tienen una tasa de crecimiento menor que es indicativo de plantas que

acumulan nutrientes (son más competidoras o toleran el estrés) pero aún existen presentes plantas con tasas de crecimiento mayor como anuales y hierbas.

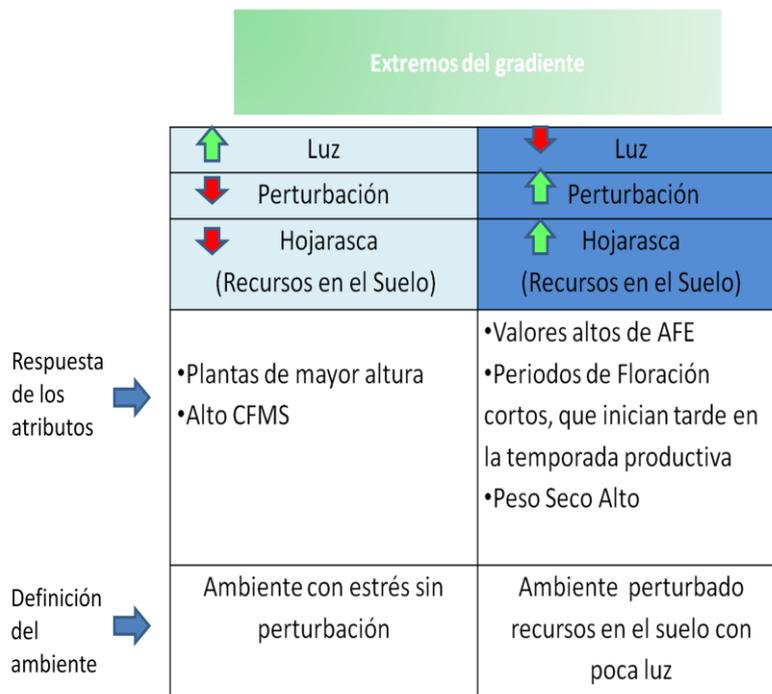
Los demás atributos han oscilado y no presentan correlación lineal en el tiempo (AFE, PF, EL) o bien han mantenido valores moderadamente altos (PS, IF)

La expansión clonal como se observa en la figura 23, del análisis de CWM vs tiempo cambió la proporción de los atributos, algunos aumentaron mientras otros disminuyeron con el tiempo pero mediante el análisis de reglas de ensamble vemos que el atributo al inicio fue convergente con plantas sin expansión lateral, en el transcurso de la sucesión la divergencia aumentó indicando que formas distintas de expansión clonal convivieron durante ese tiempo y ahora en el presente la divergencia ha disminuido indicando que solo ciertas formas de expansión clonal son las que están presentes ahora en especial EL6 y EL5 (figura 23).

Respecto al inicio de la floración, aunque no tiene una buena correlación con el tiempo, la divergencia aumento considerablemente de 2002 a 2013, ya que mientras en un inicio todas las especies florecían en periodos similares, hacia el final del periodo de estudio la floración se inicia en distintas épocas.

#### 6.4 Respuesta de la comunidad a gradientes ambientales.

Tomando en cuenta la relación de los atributos con las variables ambientales según el análisis de redundancia se establecieron gradientes ambientales (G1 y G2) y la respuesta los atributos a estos (Figuras 30 y 31).



**Figura 30.** Gradiente, G1, que se infiere a partir del eje RS1 del análisis RDA



**Figura 31.** Gradiente, G2, que se infiere a partir del eje RS2 del análisis RDA

La cobertura de hojarasca se correlaciona negativamente con PF y AFE, es decir, entre mayor cobertura de hojarasca los periodos de floración son cortos y el área foliar se reduce. En cambio, las correlaciones positivas se dan con PS, EL e IF, ya que a mayor cobertura de hojarasca el peso seco es mayor, la expansión lateral se favorece para plantas con mayor capacidad de desplazamiento y los periodos de floración son en el periodo de máxima productividad.

Respecto a la luminosidad de los sitios, la correlación es negativa con la altura del dosel, CFMS, PF y EL, es decir, a mayor luminosidad menor altura menor contenido de masa seca, los periodos de floración son cortos y la expansión lateral es restringida.

La apertura del dosel se correlaciona positivamente con la altura de las plantas y CFMS, es decir, entre más abierto está el dosel, las plantas son más altas y tienen mayor contenido foliar de masa seca. Por otro lado, entre menor es la apertura del dosel mayor es el peso seco de las hojas, mayor el área foliar específica y las plantas inician su floración en temporadas avanzadas del año.

La pendiente se correlaciona en forma negativa solamente con altura del dosel, CFMS y EL, es decir, si la pendiente es más pronunciada las plantas presentan menor contenido de masa seca en sus hojas y la expansión lateral es reducida.

La altura al lecho influye de forma negativa sobre la altura de las plantas, ya que a mayor altura del lecho las plantas son más pequeñas, mientras que los periodos de floración son más largos y comienzan en temporadas más avanzadas del año.

La distancia al cauce se correlaciona positivamente solamente con la altura de las plantas, es decir, las plantas son más altas entre más alejadas estén del cauce. Las correlaciones son negativas con PF, PS e IF, ya que a mayor distancia del cauce las plantas tienen periodos de floración más cortos y mas tempranos, el peso seco de las hojas es menor.

La distancia a la ladera se correlaciona positivamente con la altura del dosel, CFMS y AFE, es decir, a mayor distancia de la ladera las plantas son más altas, y presentan mayor contenido de masa seca y de AFE. Respecto a la floración, se correlaciona negativamente con IF y PF, es decir, a mayor distancia de la ladera las plantas florecen temprano en el año y sus periodos de floración son cortos.

La variable pH no mostró correlación con ningún atributo.

A la pedregosidad solamente se correlacionaron negativamente el peso seco de la hoja y la expansión lateral. La comunidad responde a la pedregosidad con hojas más suaves y con una expansión lateral reducida.

## **7. Conclusiones**

El análisis de estrategias CSR es una herramienta de gran utilidad para inferir las condiciones que han imperado en la colonización vegetal de los lahares del Popocatepetl.

El análisis de CWM vs Tiempo, permite generar información sobre los valores de los atributos que están siendo seleccionados en determinado momento y como han cambiado en el tiempo. Asimismo, nos habla del cambio de la naturaleza de los filtros que operan en la comunidad.

El análisis de las reglas de ensamble en conjunto con el de CWM vs Tiempo, nos permite conocer la distribución de la diversidad de los valores de los atributos en un determinado tiempo. Mientras que CWM nos informa si los valores han cambiado, la medición de la divergencia nos dice que tan distinta es la distribución de los valores en la comunidad en un tiempo determinado o bien, nos permite comparar las condiciones iniciales respecto al presente.

El análisis de gradientes ambientales nos informa de la respuesta puntual que tiene la comunidad en términos de sus atributos a las distintas condiciones presentes por el disturbio y la disponibilidad de recursos en los lahares.

## 8. Bibliografía Citada.

- Alanís Anaya Rocío Marisol. 2008 Influencia del banco y lluvia de semillas en el proceso de sucesión vegetal en depósitos laháricos recientes. Volcán Popocatepetl. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Andrades, J., Delgado, F., & López, R. (2007). Estimación de la pedregosidad volumétrica del suelo, con base en el área de fragmentos de roca expuestos, en un inceptisol de Los Andes venezolanos. *Revista Forestal Venezolana*, 51(2), 219-229.
- Bidwell, R.G.J. 1979. *Fisiología Vegetal*. AGT Editor, México.
- Butler, J., Goetz, H. & Richardson, J.L. (1986). Vegetation and Soil – Landscape relationships in the North Dakota Badlands. *American Midland Naturalist*, 116(2).
- Capra, L., Poblete, M.A., and Alvarado, R., 2004, The 1997 and 2001 lahars of Popocatepetl volcano (central Mexico): Textural and sedimentological constraints on their origin and hazards: *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, v. 131, p. 351–369.
- Casanoves Fernando, Laura Pla y Julio A. Di Rienzo, eds. 2011. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Serie Técnica, Informe técnico n.º 384. Costa Rica: CATIE.
- Cohen, J. (1969) *Statistical Power Analysis for the Behavioral Sciences*. NY: Academic Press.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. & Poorter, H. 2003. Handbook of protocols for standardised and easy measurements of plant functional traits worldwide. *Austr. J. Bot.* 51: 335-380
- Cornwell, W.K., D.W. Schwillk, and D. D. Ackerly. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87: 1465-1471
- del Moral R. and Grishin S.Y. 1999. Volcanic disturbances and ecosystem recovery. In: Walker L.R. (ed), *Ecosystems of Disturbed Ground: Ecosystems of the World 16*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, pp. 137–160.
- Díaz, S., Cabido, M. and Casanoves, F. (1998), Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9: 113–122.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., Robson, M. 2007a. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:20684-20689.
- Facelli, J. M., & Pickett, S. T. (1991). Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review*, 57(1), 1-32.
- Foy, C. D. (1992). Soil chemical factors limiting plant root growth. In *Limitations to plant root growth* (pp. 97-149). Springer New York.
- Frazer, G.W., Canham, C.D., and Lertzman, K.P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Copyright © 1999: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Frazer, G.W., Canham, C.D., and Lertzman, K.P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Copyright © 1999: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- García A., Muñoz J. (2002): “La actividad lahárica reciente del volcán Popocatepetl (México) y su incidencia sobre los paisajes forestales de una barranca de su vertiente nororiental: la Barranca Huiloac”. *Aportaciones geográficas en memoria del Prof. L. Miguel Yetano Ruiz*. Depto. de Geografía y Ordenación del Territorio, Universidad de Zaragoza, pp. 267-278.

- Garnier E, Cortez J, Billes G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint JP (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630–2637
- Garnier, E., *et al.* 2007. Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of Botany* 99:967– 985.
- Geange S.W., S. Pledger, K. C. Burns and J. S. Shima 2011. A Unified Analysis of Niche Overlap Incorporating Data of Different Types. *Methods in Ecology and Evolution* 2 (2) 175-184
- Gimenez de Azcarate, J. and M. Camilla. 1999. Las comunidades edafoxerófilas (enebrales y zacatonales) en las montañas del centro de México. *Phytocoenologia* 29(4):449–468.
- Gotelli, N. J. and Entsminger, G. L. 2001. Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the knight's tour. – *Oecologia* 129: 281–291.
- Grime J.P. 1977. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory *The American Naturalist* Vol. 111, No. 982. pp. 1169-1194
- Grime, J.P. 2001. Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties. Wiley & Sons, New York, NY, US.
- Grime, J. P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17(2), 255-260.
- Hubbell, S. P., R. B. Foster, S. T. O'Brien, K. E. Harms, R. Condit, B. Wechsler, S. J. Wright, and S. Loo de Lao. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283:554–557.
- Hunt, R., Hodgson, J.G., Thompson, K., Bungener, P., Dunnett, N.P., Askew, A.P., 2004. A new practical tool for deriving a functional signature for herbaceous vegetation. *Appl. Veg. Sci.* 7, 163–170
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática) (1986): Uso del suelo y vegetación, carta E14-B42 (esc. 150,000). INEGI, México
- Jari Oksanen, F. Guillaume Blanchet, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, Gavin L. Simpson, Peter Solymos, M. Henry H. Stevens and Helene Wagner (2013). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-7. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Jennings, S. B., Brown, N. D., & Sheil, D. (1999). Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry*, 72(1), 59-74.
- Julio-Miranda, P., González Huesca, A.E., Delgado-Granados, H., Kääb, A., 2005. Glacier melting and lahar formation during January 22, 2001 eruption, Popocatepetl Volcano (Mexico). *Z. Geomorphol.* 140, 93–102.
- Kahmen, S., & Poschlod, P. (2004). Plant functional trait responses to grassland succession over 25 years. *Journal of Vegetation Science*, 15, 21–32
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 157-164.
- Korhonen, L., Korhonen, K. T., Rautiainen, M., & Stenberg, P. (2006). Estimation of forest canopy cover: a comparison of field measurement techniques. *Silva Fennica*, 40(4), 577.
- Laliberté, E. and B. Shipley. (2011). FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-11.
- Laliberté, E., and P. Legendre. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299-305
- Lavorel S, Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16:545–56.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, D. (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12, 474–478.

- Leps, J., De Bello, F., Lavorel, S., & Berman, S. (2006). Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia*, 78(4), 481-501.
- Lieffers, V. J., Messier, C., Stadt, K. J., Gendron, F., & Comeau, P. G. (1999). Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(6), 796-811.
- Lohbeck Madelon, Lourens Poorter, Edwin Lebrija-Trejos, Miguel Martínez-Ramos, Jorge A. Meave, Horacio Paz, Eduardo A. Pérez-García, I. Eunice Romero-Pérez, Alejandra Tauro, and Frans Bongers. "Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest." *Ecology* (2013).
- MacArthur, R.H. (1972) *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*, Princeton University Press
- Macías, J. L., 2007. Geology and eruptive history of some active volcanoes of México, in *Geology of México: Celebrating the Centenary of the Geological Society of México*. Edited by S. A., Alaniz-Álvarez and Á. F., Nieto-Samaniego, Geol. Soc. Amer. Special Paper 422, p. 183–232.
- Mason, N. W. H., D. Mouillot, W. G. Lee, and J. B. Wilson. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111:112–118.
- Mason, N. W., Richardson, S. J., Peltzer, D. A., de Bello, F., Wardle, D. A., & Allen, R. B. (2012). Changes in coexistence mechanisms along a long-term soil chronosequence revealed by functional trait diversity. *Journal of Ecology*, 100(3), 678-689.
- Matteucci, S., Colma, A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Serie Biología. Monografía 22. OEA. Washington, USA. 79-102.
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher, and M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21:178–185.
- McIntosh, RP (1999) The succession of succession :a lexical chronology. *Bulletin of the Ecological Society of America* 80, 256–265.
- Mitchell, R. M., Bakker, J. D. (2013), Quantifying and comparing intraspecific functional trait variability: a case study with *Hypochaeris radicata*. *Functional Ecology*.
- Mouchet, M. A., Villeger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), 867-876.
- Muñoz J., Rangel K., García-Romero A. 2005. Plant colonization of recent lahar deposits on Popocatepetl volcano, México. *Physical Geography*. 26/3: 192-215.
- Nobis, M. (2005): SideLook 1.1 - Imaging software for the analysis of vegetation structure with true-colour photographs; <http://www.appleco.ch>.
- Nobis, M., & Hunziker, U. (2005). Automatic thresholding for hemispherical canopy photographs based on edge detection. *Agricultural and Forest Meteorology*, 128(3–4), 243–250.
- Nygaard, B. and Ejrnæs, R. (2004), A new approach to functional interpretation of vegetation data. *Journal of Vegetation Science*, 15: 49–56
- Pavoine S, Dolédec S (2005) The apportionment of quadratic entropy: a useful alternative for partitioning diversity in ecological data. *Environ Ecol Stat* 12:125–138
- Petchey, OL; Gaston, KJ. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9:741-758.
- Petchey, OL; Hector, A; Gaston, KJ. 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology* 85(3): 847-857.
- Pienaar, L. V., & Turnbull, K. J. 1973. The Chapman-Richards generalization of Von Bertalanffy's growth model for basal area growth and yield in even-aged stands. *Forest Science*, 19(1), 2-22.
- Poesen, J., Lavee, H., 1994. Rock fragments in top soils: significance and processes. *Catena* 23 (1-2), 1-28.
- Poesen, J., Tom, D., Bunte, K., 1994. Effects of rock fragments on soil erosion by water at different scales: a review. *Catena* 23 (1-2), 141-166.

- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rao CR, (1982) Diversity and dissimilarity coefficients a unified approach. *Theor Popul Biol* 21:24–43
- Ricotta, Carlo, and Marco Moretti. "CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology." *Oecologia* 167.1 (2011): 181-188.
- Rzedowski, G. C. de, J. Rzedowski y colaboradores, 2005. Flora fanerogámica del Valle de México. 2a.ed., 1a reimp., Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro (Michoacán), 1406 pp
- Rzedowsky J. (1988): Vegetación de México. Limusa, México.
- Sandel, B., J. D. Corbin, and M. Krupa. 2011. Using plant functional traits to guide restoration: A case study in California coastal grassland. *Ecosphere* 2 issue 2.
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(11), 605-611.
- Simberloff, D. (2004) Community ecology: is it time to move on? *Am.Nat.* 163, 787–799
- Skovsgaard J.P., Vanclay J.K. 2008. Forest site productivity: A review of the evolution of dendrometric concepts for even-aged stands. *Forestry* 81: 13-31.
- Smith, G.A., Fritz, W.J., 1989. Volcanic influences on terrestrial sedimentation. *Geology* 17, 375-376.
- Valverde, T. and J. Silvertown. 1997. Canopy closure rate and forest structure. *Ecology* 78(5): 1555-1562
- Villéger, S., N. W. H. Mason, and D. Mouillot. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290–2301.
- Violle, C., & Jiang, L. (2009). Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology*, 2(2), 87-93.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. and Garnier, E. (2007), Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116: 882–892.
- Walker Lawrence R., Joe Walker, and Roger del Moral. 2007. Forging a New Alliance Between Succession and Restoration. En: *Linking Restoration and Ecological Succession* Springer, New York.
- Walker, L.R. & del Moral, R. (2003). *Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Weiher, E., Clarke, G. P., & Keddy, P. A. (1998). Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 309-322.
- Weiher, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E. & Eriksson, O. 1999. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *J.Veg. Sci.* 10: 609-620.
- Young, T. P., Petersen, D.A., and Clary, J. J. 2005. The Ecology of restoration: Historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters* 8: 662- 673.
- Young, T.P. *et al.*. 2001. Community succession and assembly: comparing, contrasting and combining paradigms in the context of ecological restoration. *Ecol. Restor.* 19, 5 – 18.

## 9. ANEXOS

ANEXO 1. Tabla 15. Atributos Funcionales.

Atributo	Definición	Rol funcional	Valor asociado en gradiente ecológicos
<b>Altura del Dosel</b>	Es la distancia más corta entre los tejidos fotosintético más elevados y el nivel del suelo expresado en metros	Asociada con la forma de crecimiento, la ubicación de la especie en el gradiente vertical de luz, vigor competitivo, tamaño reproductivo, fecundidad, longevidad, capacidad de establecer y retener un tamaño reproductivo entre dos eventos de disturbio (fuego, arado, herbivoría, pastoreo)	Altos: ambientes productivos Bajos: ambientes con disturbios
<b>Área Foliar Específica</b>	Es el área que proyecta el haz o el envés de una hoja dividido por su masa seca expresado en mm <sup>2</sup> /mg.	Alocación de recursos para captura de luz, valores altos de AFE se asocian con tejidos más delgados y menos densos y a su vez con una vida corta de la hoja y mayores tasas metabólicas por unidad de masa. Valores bajos de AFE esta asociado a especies perennifolias que despliegan una mayor inversión en la estructura foliar en cuanto a masa invertida, también se asocia con bajas tasas metabólicas, pero con una mayor eficiencia en el uso de nutrientes, bajo AFE se asocia también a mayor tiempo de vida de la hoja	Especies con altos valores de AFE se asocian con ambientes ricos en recursos y valores bajos en ambientes con recursos limitados, aunque algunas especies de tolerantes a la sombra en el sotobosque tienen valores altos de AFE
<b>Contenido Foliar de Masa Seca- Peso seco</b>	Es la masa seca (obtenida mediante el uso de una estufa) en miligramos de una hoja dividido por su masa (g) fresca en saturación de agua, expresado en mg/g.	Correlaciona negativamente con la tasa de crecimiento relativo valores altos denotan costos altos de construcción y alta retención de recursos. Correlaciona positivamente con la vida de la hoja. Plantas con CFMS altos son más duras lo que las hace más resistentes a daño por herbivoría, viento o granizo, son más flamables..	Especies con niveles bajos de CFMS se asocian con ambientes productivos con alto grado de disturbio
<b>Expansión Lateral (Clonalidad)</b>	Es la habilidad de reproducirse vegetativamente produciendo nuevos rametos, expandiendo así el área que se cubre en el suelo.	Vigor competitivo, habilidad para explotar parches ricos en nutrientes, agua o luz. Promueve la persistencia tras disturbios ambientales o herbivoría. Alternativa para la dispersión cuando existe un pobre reclutamiento de individuos vía germinación, o una dispersión pobre de las semillas. Los órganos clonales por debajo del suelo pueden funcionar como órganos de almacenamiento (rizomas), mientras los bulbos y tubérculos no funcionan como órganos clonales, pero sí de reserva.	En ambientes productivos se favorece la expansión clonal, o bien productivos con disturbio.
<b>Inicio de la Floración</b>	Es el mes cuando aproximadamente inician la floración	Especies que comienzan a florecer en el principio o antes de la temporada de crecimiento vegetativo, no tienen reservas de fotosintatos pero ganan tiempo y recursos para la formación de frutos y la germinación de las semillas. Especies que germinan tarde en la temporada de crecimiento, han acumulado gran cantidad de fotosintatos para el crecimiento de las semillas, pero no tendrán mucho tiempo para su germinación ya que la temporada termina	Plantas con inicio del periodo de floración temprano se favorecen en ambientes con disturbio, lo contrario sucede con plantas que florecen tardíamente, estas se favorecen en ambientes con menor disturbio (destrucción del follaje)
<b>Periodo de floración</b>	Es el número de meses que dura la floración	Plantas con periodos de floración extensos favorecen el éxito de sus semillas a través de la producción continua para que en cualquier momento favorable puedan encontrar condiciones favorables,	Plantas con periodos cortos de floración comúnmente despliegan gran gasto en producción de flores. Árboles gastan en producción en masa en época de secas mientras plantas del sotobosque tienen periodos de floración extensos.

**ANEXO 2. Familias y nombres científicos de las especies utilizadas en este estudio.** Se indica la autoridad correspondiente y el estado del nombre según el Missouri Botanical Garden encontrado mediante el uso del paquete TAXONSTAND en R.

No.	Nombre científico	Familia	Autor	Estado del Nombre
1	<i>Abies religiosa</i>	Pinaceae	(Kunth) Schldt. & Cham.	Aceptado
2	<i>Ageratina cardiophylla</i>	Compositae	(B.L.Rob.) R.M.King & H.Rob.	Aceptado
3	<i>Ageratina glabrata</i>	Compositae	(Kunth) R.M.King & H.Rob.	Aceptado
4	<i>Alchemilla procumbens</i>	Rosaceae	Rose	Aceptado
5	<i>Alnus jorullensis</i>	Betulaceae	Kunth	Aceptado
6	<i>Arenaria lanuginosa</i>	Caryophyllaceae	(Michx.) Rohrb.	Aceptado
7	<i>Arenaria reptans</i>	Caryophyllaceae	Hemsl.	Aceptado
8	<i>Baccharis conferta</i>	Compositae	Kunth	Aceptado
9	<i>Baccharis multiflora</i>	Compositae	Kunth	Aceptado
10	<i>Bidens ostruthioides</i>	Compositae	(DC.) Sch.Bip.	Aceptado
11	<i>Bidens triplinervia</i>	Compositae	Kunth	Aceptado
12	<i>Buddleia cordata</i>	Loganiaceae	Kunth	Sin resolver
13	<i>Castilleja tenuiflora</i>	Orobanchaceae	Benth.	Aceptado
14	<i>Cheilanthes bonariensis</i>	Adiantaceae	(Willd.) Proctor	Aceptado
15	<i>Cirsium ehrenbergii</i>	Compositae	Sch.Bip.	Aceptado
16	<i>Claytonia perfoliata</i>	Montiaceae	Donn ex Willd.	Aceptado
17	<i>Conyza schiedeana</i>	Compositae	(Less.) Cronquist	Aceptado
18	<i>Dugesia mexicana</i>	Compositae	(A.Gray) A.Gray	Aceptado
19	<i>Echeveria secunda</i>	Crassulaceae	Booth ex Lindl.	Aceptado
20	<i>Eryngium monocephallum</i>	Apiaceae	Cav.	Aceptado
21	<i>Fragaria mexicana</i>	Rosaceae	Schldt.	Aceptado
22	<i>Fuchsia thymifolia</i>	Onagraceae	Kunth	Aceptado
23	<i>Galium aschenbornii</i>	Rubiaceae	Schauer	Aceptado
24	<i>Gaultheria erecta</i>	Ericaceae	Vent.	Aceptado
25	<i>Gaultheria myrsinoides</i>	Ericaceae	Kunth	Aceptado
26	<i>Geranium mexicanum</i>	Geraniaceae	Kunth	Aceptado
27	<i>Geranium potentillifolium</i>	Geraniaceae	DC.	Aceptado
28	<i>Hieracium abscissum</i>	Compositae	Less.	Aceptado
29	<i>Houstonia wrightii</i>	Rubiaceae	A.Gray	Aceptado
30	<i>Lupinus montanus</i>	Leguminosae	Kunth	Aceptado
31	<i>Muhlenbergia ramulosa</i>	Poaceae	(Humb., Bonpl. & Kunth) Swallen	Aceptado
32	<i>Oxylobus arbutifolius</i>	Compositae	(Kunth) A.Gray	Aceptado
33	<i>Penstemon gentianoides</i>	Plantaginaceae	(Kunth) Poir.	Aceptado
34	<i>Peyritschia pringlei</i>	Poaceae	(Scribn.) S.D.Koch	Aceptado
35	<i>Phacelia heterophylla</i>	Boraginaceae	Pursh	Aceptado
36	<i>Pinus ayacahuite</i>	Pinaceae	Ehrenb. ex Schldt.	Aceptado
37	<i>Potentilla rubra</i>	Rosaceae	Willd. ex Schldt.	Aceptado
38	<i>Pseudognaphalium bourgovii</i>	Compositae	(A.Gray) Anderb.	Aceptado
39	<i>Pseudognaphalium brachyphyllum</i>	Compositae	(Greenm.) Anderb.	Aceptado
40	<i>Pseudognaphalium liebmanni</i>	Compositae	(Sch.Bip. ex Klatt) Anderb.	Aceptado
41	<i>Pseudognaphalium nubicola</i>	Compositae	(L.M.Johnst.) Anderb.	Aceptado
42	<i>Pseudognaphalium oxyphyllum</i>	Compositae	(DC.) Kirp.	Aceptado
43	<i>Pseudognaphalium viscosum</i>	Compositae	(Kunth) Anderb.	Aceptado
44	<i>Ribes ciliatum</i>	Grossulariaceae	Humb. & Bonpl. ex Roem. & Schult.	Aceptado
45	<i>Roldana lobata</i>	Compositae	La Llave	Aceptado
46	<i>Rubus schideanus</i>	Rosaceae	Steud.	Aceptado
47	<i>Rumex acetosella</i>	Polygonaceae	L.	Aceptado
48	<i>Salix paradoxa</i>	Salicaceae	Kunth	Aceptado
49	<i>Senecio barba-johannis</i>	Compositae	DC.	Aceptado
50	<i>Senecio callosus</i>	Compositae	Sch.Bip.	Aceptado
51	<i>Senecio cinerarioides</i>	Compositae	Kunth	Aceptado
52	<i>Senecio parayanus</i>	Compositae	García-Pérez	Sin resolver
53	<i>Senecio procumbens</i>	Compositae	Kunth	Aceptado
54	<i>Senecio reticulatus</i>	Compositae	DC.	Aceptado
55	<i>Senecio roseus</i>	Compositae	Sch.Bip.	Aceptado
56	<i>Senecio salignus</i>	Compositae	DC.	Aceptado
57	<i>Sibthorpia repens</i>	Plantaginaceae	(Mutis ex L.) Kuntze	Aceptado
58	<i>Stellaria cuspidata</i>	Caryophyllaceae	Willd. ex Schldt.	Aceptado
59	<i>Stevia salicifolia</i>	Compositae	Cav.	Aceptado
60	<i>Stevia tomentosa</i>	Compositae	Kunth	Aceptado
61	<i>Stipa ichu</i>	Poaceae	(Ruiz & Pav) Kunth	Aceptado
62	<i>Stipa mucronata</i>	Poaceae	Kunth	Aceptado
63	<i>Trisetum irazuense</i>	Poaceae	(Kuntze) Hitchc.	Aceptado
64	<i>Vaccinium caespitosum</i>	Ericaceae	Michx.	Aceptado
65	<i>Vernonia alamanii</i>	Compositae	DC.	Aceptado
66	<i>Villadia batesii</i>	Crassulaceae	(Hemsl.) Baehni & Macbride	Aceptado
67	<i>Vulpia myuros</i>	Poaceae	(L.) C.C.Gmel.	Aceptado

### ANEXO 3. Atributos funcionales y estrategia CSR asignada de las especies determinadas de la Barranca Huilóac en el Volcán Popocatepetl.

No.	Especie	Altura del Dosel (mm)	Contenido de masa seca (% promedio de una hoja)	Duración del período de floración (meses)	Expansión Lateral *	Peso seco de la hoja (en mg)	Área específica de una hoja promedio (cociente area/peso seco en mm <sup>2</sup> /mg)	Mes de inicio de la floración **	Estrategia CSR
1	<i>Abies religiosa</i>	40000	45.080	4	1	5.557	9.479	1	SC
2	<i>Ageratina cardiophylla</i>	1500	16.871	4	6	146.260	36.497	6	C/CR
3	<i>Ageratina glabrata</i>	2500	29.179	11	6	62.863	13.777	6	CR
4	<i>Alchemilla procumbens</i>	400	33.295	8	6	19.287	15.414	3	C/CSR
5	<i>Alnus jorullensis</i>	20000	25.717	9	1	167.327	43.229	6	CR
6	<i>Arenaria lanuginosa</i>	400	14.073	12	5	1.903	11.493	3	R/CR
7	<i>Arenaria reptans</i>	200	23.484	10	5	0.320	53.833	3	R/CSR
8	<i>Baccharis conferta</i>	2700	37.190	5	1	13.640	10.595	1	C/SC
9	<i>Baccharis multiflora</i>	1500	14.681	5	1	26.543	57.746	6	CR
10	<i>Bidens ostruthioides</i>	2000	13.348	7	6	41.093	48.330	4	CR
11	<i>Bidens triplinervia</i>	700	19.930	5	6	15.763	88.454	5	C
12	<i>Buddleia cordata</i>	20000	26.786	10	1	1088.045	7.937	5	CR
13	<i>Castilleja tenuiflora</i>	1000	21.394	12	1	6.583	38.911	1	R/CR
14	<i>Cheilanthes bonariensis</i>	300	35.314	7	2	344.540	8.751	3	C/CR
15	<i>Cirsium ehrenbergii</i>	1500	17.595	11	1	1487.830	20.072	1	CR
16	<i>Claytonia perfoliata</i>	300	8.601	12	2	23.030	23.899	6	R/CR
17	<i>Conyza schiedeana</i>	600	14.215	4	1	5.653	55.759	6	R/CR
18	<i>Dugesia mexicana</i>	300	15.222	6	3	41.473	37.156	3	R/CR
19	<i>Echeveria secunda</i>	100	4.134	9	2	55.827	29.003	1	R
20	<i>Eryngium monocephallum</i>	1200	17.752	5	3	568.657	24.394	6	CR
21	<i>Fragaria mexicana</i>	200	25.259	8	6	86.211	19.933	1	CR
22	<i>Fuchsia thymifolia</i>	3000	31.989	10	1	7.627	63.675	1	C/CR

Todos los valores representan valores promedio excepto \* y \*\*, que representan categorías definidas por Hodgson *et al.* 1999. En \*\*, los número representan meses de marzo (1) a agosto(6). En \* 1= Plantas sin expansión lateral 2= **en gramíneas**: rametos holgadamente amacollados radiando alrededor de un solo eje, sin rizoma engrosado en **no gramíneas**: compactamente amacollados alrededor de un solo eje, sin rizoma engrosado, sin rametos. 3= **en gramíneas**: Rametos compactamente amacollados muy juntos los unos con los otros en la base, en **no gramíneas**: Compactamente amacollados alrededor de un solo eje, rizoma engrosado presente 4 = Plantas rastreras con <40 mm entre los rametos 5 = Plantas rastreras con 40-79 mm entre los rametos 6 = Plantas ampliamente rastreras con > 79 mm entre los rametos.

**ANEXO 3. Atributos funcionales y estrategia CSR asignada de las especies determinadas de la Barranca Huilóac en el Volcán Popocatepetl.**

No.	Especie	Altura del Dosel (mm)	Contenido de masa seca (% promedio de una hoja)	Duración del período de floración (meses)	Expansión Lateral *	Peso seco de la hoja (en mg)	Área específica de una hoja promedio (cociente area/peso seco en mm <sup>2</sup> /mg)	Mes de inicio de la floración **	Estrategia CSR
23	<i>Galium aschenbornii</i>	200	19.488	6	5	0.713	14.493	5	R/CR
24	<i>Gaultheria erecta</i>	2000	34.448	5	6	129.827	26.687	2	C
25	<i>Gaultheria myrsinoides</i>	1000	32.103	5	6	21.657	9.024	2	C
26	<i>Geranium mexicanum</i>	250	19.831	6	3	28.323	14.210	4	R/CR
27	<i>Geranium potentillifolium</i>	500	16.911	7	3	42.537	28.696	3	R/CR
28	<i>Hieracium abscissum</i>	900	14.521	6	3	82.490	38.048	4	CR
29	<i>Houstonia wrightii</i>	200	9.132	3	1	4.993	50.122	4	R/CR
30	<i>Lupinus montanus</i>	1000	17.193	10	1	148.990	36.638	1	CR
31	<i>Muhlenbergia ramulosa</i>	200	35.185	5	2	4.827	34.718	6	R/CR
32	<i>Oxylobus arbutifolius</i>	600	27.947	10	6	5.357	17.799	1	CR
33	<i>Penstemon gentianoides</i>	1500	24.253	7	1	105.630	28.200	4	CR
34	<i>Peyritschia pringlei</i>	1000	35.948	5	3	36.640	7.083	6	C/CSR
35	<i>Phacelia heterophylla</i>	1200	14.987	6	1	132.344	15.929	4	CR
36	<i>Pinus ayacahuite</i>	35000	39.369	3	1	28.593	11.745	1	C/SC
37	<i>Potentilla rubra</i>	300	28.561	3	3	101.867	15.232	4	C/CR
38	<i>Pseudognaphalium bourgovii</i>	900	18.763	4	1	38.877	18.292	6	R/CR
39	<i>Pseudognaphalium brachyphyllum</i>	900	25.520	6	1	9.350	14.799	1	CR
40	<i>Pseudognaphalium liebmannii</i>	1500	16.008	9	3	35.203	15.984	5	R/CR
41	<i>Pseudognaphalium nubicola</i>	600	20.019	5	1	13.657	38.396	6	R/CR
42	<i>Pseudognaphalium oxyphyllum</i>	750	18.230	9	1	11.678	21.324	5	R/CR
43	<i>Pseudognaphalium viscosum</i>	1100	23.690	7	1	15.907	30.562	4	CR
44	<i>Ribes ciliatum</i>	6000	27.417	8	6	89.540	23.839	6	CR

Todos los valores representan valores promedio excepto \* y \*\*, que representan categorías definidas por Hodgson *et al.* 1999. En \*\*, los número representan meses de marzo (1) a agosto(6). En \* 1= Plantas sin expansión lateral 2= **en gramíneas:** rametos holgadamente amacollados radiando alrededor de un solo eje, sin rizoma engrosado en **no gramíneas:** compactamente amacollados alrededor de un solo eje, sin rizoma engrosado, sin rametos. 3= **en gramíneas:** Rametos compactamente amacollados muy juntos los unos con los otros en la base, en **no gramíneas:** Compactamente amacollados alrededor de un solo eje, rizoma engrosado presente 4 = Plantas rastreras con <40 mm entre los rametos 5 = Plantas rastreras con 40-79 mm entre los rametos 6 = Plantas ampliamente rastreras con > 79 mm entre los rametos.

**ANEXO 3. Atributos funcionales y estrategia CSR asignada de las especies determinadas de la Barranca Huilóac en el Volcán Popocatepetl.**

No.	Especie	Altura del Dosel (mm)	Contenido de masa seca (% promedio de una hoja)	Duración del período de floración (meses)	Expansión Lateral *	Peso seco de la hoja (en mg)	Área específica de una hoja promedio (cociente área/peso seco en mm <sup>2</sup> /mg)	Mes de inicio de la floración **	Estrategia CSR
45	<i>Roldana lobata</i>	3500	15.635	5	6	789.054	19.126	6	CR
46	<i>Rubus schideanus</i>	1000	28.426	5	6	74.577	16.555	2	C
47	<i>Rumex acetosella</i>	400	13.817	11	6	17.537	18.551	1	R/CR
48	<i>Salix paradoxa</i>	6500	21.054	6	6	48.763	25.739	1	C/CR
49	<i>Senecio barba-johannis</i>	3000	24.884	7	6	774.507	12.773	6	C/CR
50	<i>Senecio callosus</i>	1500	17.262	7	6	255.797	36.395	6	CR
51	<i>Senecio cinerarioides</i>	3000	15.783	12	1	46.153	20.862	5	R/CR
52	<i>Senecio parayanus</i>	600	10.997	6	3	39.819	26.702	5	R/CR
53	<i>Senecio procumbens</i>	180	16.735	6	4	22.070	29.651	4	R/CR
54	<i>Senecio reticulatus</i>	700	14.969	4	1	83.680	45.881	6	CR
55	<i>Senecio roseus</i>	500	11.431	5	6	132.741	36.548	6	R/CR
56	<i>Senecio salignus</i>	2500	19.713	7	1	42.473	28.225	1	CR
57	<i>Sibthorpia repens</i>	300	11.315	12	4	6.550	94.724	5	R/CR
58	<i>Stellaria cuspidata</i>	300	14.289	12	1	4.500	32.772	3	R
59	<i>Stevia salicifolia</i>	1500	20.145	12	1	48.627	34.497	2	R/CR
60	<i>Stevia tomentosa</i>	1000	17.111	4	6	56.333	44.540	6	C/CR
61	<i>Stipa ichu</i>	1300	45.698	9	3	42.057	3.840	5	C/CSR
62	<i>Stipa mucronata</i>	1500	40.619	5	2	15.910	16.240	6	C/CSR
63	<i>Trisetum irazuense</i>	600	28.689	12	2	13.177	36.488	4	R/CR
64	<i>Vaccinium caespitosum</i>	250	17.855	4	6	3.327	82.195	2	C/CR
65	<i>Vernonia alamanii</i>	2500	64.070	5	1	133.553	19.003	6	SC
66	<i>Villadia batesii</i>	200	8.368	9	6	0.820	39.545	5	R/CR
67	<i>Vulpia myuros</i>	900	21.317	3	2	27.943	34.131	1	CR

Todos los valores representan valores promedio excepto \* y \*\*, que representan categorías definidas por Hodgson *et al.* 1999. En \*\*, los números representan meses de marzo (1) a agosto (6). En \* 1= Plantas sin expansión lateral 2= **en gramíneas**: rametos holgadamente amacollados radiando alrededor de un solo eje, sin rizoma engrosado en **no gramíneas**: compactamente amacollados alrededor de un solo eje, sin rizoma engrosado, sin rametos. 3= **en gramíneas**: Rametos compactamente amacollados muy juntos los unos con los otros en la base, en **no gramíneas**: Compactamente amacollados alrededor de un solo eje, rizoma engrosado presente 4 = Plantas rastreras con <40 mm entre los rametos 5 = Plantas rastreras con 40-79 mm entre los rametos 6 = Plantas ampliamente rastreras con > 79 mm entre los rametos.

**Componentes de la firma funcional de Hunt para cada año.**

<b>Año</b>	<b>C</b>	<b>S</b>	<b>R</b>
<b>2002</b>	0.430	0.027	0.543
<b>2004</b>	0.557	0.042	0.401
<b>2005</b>	0.562	0.045	0.393
<b>2006</b>	0.541	0.044	0.415
<b>2007</b>	0.580	0.055	0.365
<b>2008</b>	0.565	0.051	0.385
<b>2009</b>	0.562	0.052	0.386
<b>2011</b>	0.573	0.052	0.375
<b>2012</b>	0.578	0.052	0.369
<b>2013</b>	0.589	0.068	0.343

**Distancia cartesiana entre cada año en el espacio CSR.**

	<b>2002</b>	<b>2004</b>	<b>2005</b>	<b>2006</b>	<b>2007</b>	<b>2008</b>	<b>2009</b>	<b>2011</b>	<b>2012</b>	<b>2013</b>
<b>2002</b>	0	0.15624	0.16335	0.1389	0.1919	0.1709	0.1685	0.1816	0.1877	0.2115
<b>2004</b>		0	0.0076	0.0179	0.0369	0.0164	0.015	0.0265	0.0323	0.0582
<b>2005</b>			0	0.0246	0.0293	0.009	0.008	0.0189	0.0248	0.0507
<b>2006</b>				0	0.0532	0.0321	0.0299	0.0428	0.0489	0.07832
<b>2007</b>					0	0.021	0.0234	0.0104	0.0047	0.0217
<b>2008</b>						0	0.0027	0.0107	0.0169	0.042
<b>2009</b>							0	0.0132	0.0193	0.044
<b>2011</b>								0	0.0062	0.0319
<b>2012</b>									0	0.0265
<b>2013</b>										0

## ANEXO 5. Scripts creados en R.

### 1) Script para el cálculo de Índices de Diversidad Funcional con el paquete FD R (Laliberté y Legendre, 2010; Lalibert y Shipley, 2011).

```
getwd()

setwd("C:\\")

getwd()

setwd("FD's\\")

getwd()
dir()

library(FD)

help(FD)

tabla1= read.table("TablaAbunRelativ.txt",head=T)
tabla1
summary(tabla1)
str(tabla1)
head(tabla1)
names(tabla1)
tabla1$Muestreo=as.factor(tabla1$Muestreo)
tabla1$Parcela=as.factor(tabla1$Parcela)

traits=read.table("traitsPCA.txt",head=T)
traits

attach(traits)

traits1=data.frame(traits,row.names="Especie")

traits1
detach(traits)

head(tabla1)
dim(tabla1)

dim(traits)
dim(tabla1)
apply(tabla1[,-c(1,2)],1,sum)>0
tabla1.1<-tabla1[apply(tabla1[,-c(1,2)],1,sum)>0,]

tabla2= tabla1.1[,-c(1,2)]
dim(tabla2)

tabla2
dim(tabla2)
TablaF= dbFD(traits1,tabla2)
TablaF$CWM
head(TablaF$CWM)
```

```

names(TablaF)
class(TablaF)
TablaF$CWM
TablaF1<-
data.frame(TablaF$nbsp,TablaF$sing.sp,TablaF$FRic,TablaF$FEve,TablaF$FDiv,TablaF$FDis,TablaF$C
WM)
TablaF1
TablaF2<-data.frame(tabla1.1[,1:2],TablaF1)
head(TablaF2)
TablaF3<-na.omit(TablaF2)
dim(TablaF2)
dim(TablaF3)
write.table(TablaF3, file="FunctionalIndex.txt", sep="\t")

```

## 2) Script para la aleatorización de matrices mediante la función *permatswap*.

```

library(vegan)
library(FD)

getwd()

setwd("C:\\Documents and Settings\\konsekuencia\\Escritorio\\FD_NULL\\")

getwd()
dir()

tabla1 <- read.table("Count_data_comunities_cero.txt",head=T)
traits <- read.table("traits_reproduccion.txt",head=T)
traits1 <- data.frame(traits,row.names="Especie")

tabla1
dim(tabla1)
dim(traits)
traits

summary(tabla1)
str(tabla1)
head(tabla1)
head(traits)
names(tabla1)

#####
#x1$perm[[1]]

Luis <- function(x) {
nombres <- names(tabla1)[3:69]

tabla3 <- data.frame(x1$perm[[x]])
tabla3
names(tabla3) <- nombres
tabla3
tabla4 <- tabla3[,apply(tabla3,2,sum)!=0]
tabla4
dim(tabla3)

```

```

dim(tabla4)
traits1=data.frame(traits,row.names="Especie")
traits1
traits2 <- data.frame(t(traits1))
traits3 <- traits2[,apply(tabla3,2,sum)!=0]

dim(traits2)
dim(traits3)
traits4 <- data.frame(t(traits3))

dim(traits4)
dim(tabla4)
FD2002 <- dbFD(sqrt(traits4),tabla4,m="min")

FD2002Final <- data.frame(FD2002$FRic,FD2002$FEve,FD2002$FDiv,FD2002$FDis)

FTabla <- data.frame(apply(FD2002Final,2,mean, na.rm=T))
names(FTabla) <- c("Val")
#write.table(FTabla, file="Luis1.txt", sep="\t")
print(FTabla)
}
#####

#OJO, AQUI ES CAMBIAR LOS AÑOS, 2002, 2004, ETC.... y correr

tabla2 <- tabla1[tabla1$Muestreo==2011,-c(1,2)]
tabla2
permutacion <- 1000

x1= permatswap(tabla2, method = "quasiswap", fixedmar="both", shuffle = "both", strata = NULL,
mtype = "count", times = permutacion, burnin = 0, thin = 1)

ls()
Luis(2)
#FTabla

seq(1:10)

UNO <-
data.frame(Luis(1),Luis(2),Luis(3),Luis(4),Luis(5),Luis(6),Luis(7),Luis(8),Luis(9),Luis(10),Luis(11),Luis(12),
Luis(13),Luis(14),Luis(15),Luis(16),Luis(17),Luis(18),Luis(19),Luis(20),Luis(21),Luis(22),Luis(23),Luis(24),
Luis(25),Luis(26),Luis(27),Luis(28),Luis(29),Luis(30),Luis(31),Luis(32),Luis(33),Luis(34),Luis(35),Luis(36),
Luis(37),Luis(38),Luis(39),Luis(40),Luis(41),Luis(42),Luis(43),Luis(44),Luis(45),Luis(46),Luis(47),Luis(48),
Luis(49),Luis(50),Luis(51),Luis(52),Luis(53),Luis(54),Luis(55),Luis(56),Luis(57),Luis(58),Luis(59),Luis(60),
Luis(61),Luis(62),Luis(63),Luis(64),Luis(65),Luis(66),Luis(67),Luis(68),Luis(69),Luis(70),Luis(71),Luis(72),
Luis(73),Luis(74),Luis(75),Luis(76),Luis(77),Luis(78),Luis(79),Luis(80),Luis(81),Luis(82),Luis(83),Luis(84),
Luis(85),Luis(86),Luis(87),Luis(88),Luis(89),Luis(90),Luis(91),Luis(92),Luis(93),Luis(94),Luis(95),Luis(96),
Luis(97),Luis(98),Luis(99),Luis(100),Luis(101),Luis(102),Luis(103),Luis(104),Luis(105),Luis(106),Luis(107
),Luis(108),Luis(109),Luis(110),Luis(111),Luis(112),Luis(113),Luis(114),Luis(115),Luis(116),Luis(117),Luis
(118),Luis(119),Luis(120),Luis(121),Luis(122),Luis(123),Luis(124),Luis(125),Luis(126),Luis(127),Luis(128)
,Luis(129),Luis(130),Luis(131),Luis(132),Luis(133),Luis(134),Luis(135),Luis(136),Luis(137),Luis(138),Luis(
139),Luis(140),Luis(141),Luis(142),Luis(143),Luis(144),Luis(145),Luis(146),Luis(147),Luis(148),Luis(149),
Luis(150),Luis(151),Luis(152),Luis(153),Luis(154),Luis(155),Luis(156),Luis(157),Luis(158),Luis(159),Luis(
160),Luis(161),Luis(162),Luis(163),Luis(164),Luis(165),Luis(166),Luis(167),Luis(168),Luis(169),Luis(170),
Luis(171),Luis(172),Luis(173),Luis(174),Luis(175),Luis(176),Luis(177),Luis(178),Luis(179),Luis(180),Luis(
181),Luis(182),Luis(183),Luis(184),Luis(185),Luis(186),Luis(187),Luis(188),Luis(189),Luis(190),Luis(191),

```



790),Luis(791),Luis(792),Luis(793),Luis(794),Luis(795),Luis(796),Luis(797),Luis(798),Luis(799),Luis(800),  
Luis(801),Luis(802),Luis(803),Luis(804),Luis(805),Luis(806),Luis(807),Luis(808),Luis(809),Luis(810),Luis(  
811),Luis(812),Luis(813),Luis(814),Luis(815),Luis(816),Luis(817),Luis(818),Luis(819),Luis(820),Luis(821),  
Luis(822),Luis(823),Luis(824),Luis(825),Luis(826),Luis(827),Luis(828),Luis(829),Luis(830),Luis(831),Luis(  
832),Luis(833),Luis(834),Luis(835),Luis(836),Luis(837),Luis(838),Luis(839),Luis(840),Luis(841),Luis(842),  
Luis(843),Luis(844),Luis(845),Luis(846),Luis(847),Luis(848),Luis(849),Luis(850),Luis(851),Luis(852),Luis(  
853),Luis(854),Luis(855),Luis(856),Luis(857),Luis(858),Luis(859),Luis(860),Luis(861),Luis(862),Luis(863),  
Luis(864),Luis(865),Luis(866),Luis(867),Luis(868),Luis(869),Luis(870),Luis(871),Luis(872),Luis(873),Luis(  
874),Luis(875),Luis(876),Luis(877),Luis(878),Luis(879),Luis(880),Luis(881),Luis(882),Luis(883),Luis(884),  
Luis(885),Luis(886),Luis(887),Luis(888),Luis(889),Luis(890),Luis(891),Luis(892),Luis(893),Luis(894),Luis(  
895),Luis(896),Luis(897),Luis(898),Luis(899),Luis(900),Luis(901),Luis(902),Luis(903),Luis(904),Luis(905),  
Luis(906),Luis(907),Luis(908),Luis(909),Luis(910),Luis(911),Luis(912),Luis(913),Luis(914),Luis(915),Luis(  
916),Luis(917),Luis(918),Luis(919),Luis(920),Luis(921),Luis(922),Luis(923),Luis(924),Luis(925),Luis(926),  
Luis(927),Luis(928),Luis(929),Luis(930),Luis(931),Luis(932),Luis(933),Luis(934),Luis(935),Luis(936),Luis(  
937),Luis(938),Luis(939),Luis(940),Luis(941),Luis(942),Luis(943),Luis(944),Luis(945),Luis(946),Luis(947),  
Luis(948),Luis(949),Luis(950),Luis(951),Luis(952),Luis(953),Luis(954),Luis(955),Luis(956),Luis(957),Luis(  
958),Luis(959),Luis(960),Luis(961),Luis(962),Luis(963),Luis(964),Luis(965),Luis(966),Luis(967),Luis(968),  
Luis(969),Luis(970),Luis(971),Luis(972),Luis(973),Luis(974),Luis(975),Luis(976),Luis(977),Luis(978),Luis(  
979),Luis(980),Luis(981),Luis(982),Luis(983),Luis(984),Luis(985),Luis(986),Luis(987),Luis(988),Luis(989),  
Luis(990),Luis(991),Luis(992),Luis(993),Luis(994),Luis(995),Luis(996),Luis(997),Luis(998),Luis(999),Luis(  
1000))

UNO

TROP1 <- apply(UNO,1,mean)

TROP1a <- apply(UNO,1,sd)

TROP1

TROP1a

traits1 <- data.frame(traits,row.names="Especie")

tablaNN <- tabla1[tabla1\$Muestreo==2011,-c(1,2)]

dim(tablaNN)

dim(traits1)

apply(tablaNN,2,sum)

tablaNN1 <- tablaNN[,apply(tablaNN,2,sum)!=0]

apply(tablaNN1,2,sum)

traits2 <- data.frame(t(traits1))

traits3 <- as.data.frame(t(traits2[,apply(tablaNN,2,sum)!=0]))

head(traits3)

dim(traits3)

dim(tablaNN1)

RealValue <- dbFD(sqrt(traits3),tablaNN1,m="min")

names(RealValue)

TROP1[1]-2\*TROP1a[1]

TROP1[1]+2\*TROP1a[1]

par(mfrow=c(2,2))

hist(as.numeric(UNO[1,]), main="FRic", xlim=c(TROP1[1]-5\*TROP1a[1],TROP1[1]+5\*TROP1a[1]))

abline(v=mean(RealValue\$FRic), col="red")

hist(as.numeric(UNO[2,]), main="FEve", xlim=c(TROP1[2]-5\*TROP1a[2],TROP1[2]+5\*TROP1a[2]))

```

abline(v=mean(RealValue$FEve), col="red")
hist(as.numeric(UNO[3,]), main="FDiv", xlim=c(TROP1[3]-5*TROP1a[3],TROP1[3]+5*TROP1a[3]))
abline(v=mean(RealValue$FDiv), col="red")
hist(as.numeric(UNO[4,]), main="FDis", xlim=c(TROP1[4]-5*TROP1a[4],TROP1[4]+5*TROP1a[4]))
abline(v=mean(RealValue$FDis), col="red")

```

### 3) Script para el Análisis CWM-RDA (modificado de Kleyer *et al* .2012.)

```

### cargar paquetes

library(ade4)
library(MASS)
library(vegan)
dir()

### meter tablas

traits <- read.table("C:\\ especies VS traits.txt")
spe <- read.table("C:\\ sitios VS especies.txt")
env <- read.table("C:\\ Ambiente.txt")

traits
spe
env

help(pcaiv)

### cwm ANALISIS

cwm.tab <- prop.table(as.matrix(spe),1)%*%as.matrix(scale(traits))

cwm.tab

pca.cwm <- dudi.pca(cwm.tab,scannf=FALSE)
rda.cwm <- pcaiv(pca.cwm,env, scannf=FALSE)
100 * sum(rda.cwm$eig) / sum(pca.cwm$eig)

pca.cwm <- dudi.pca(cwm.tab,scannf=FALSE)
100 * rda.cwm$eig / sum(rda.cwm$eig)

s.arrow(rda.cwm$c1, xlim=c(-1,1), boxes = FALSE,scaling=1)
s.label(rda.cwm$cor[-1,], add.plot=T, clab=0.7)

summary(rda.cwm)

#####correlacion componentes y traits

rda.cwm$co

#####correlacion componentes variables ambientales

rda.cwm$cor

## correlación valores cwm con la tabla de ambientales

```

```

cor(rda.cwm$tab,env)
rda.cwm$tab
### imprimir tabla

write.table(cor(rda.cwm$tab,env), file="Tabla_Corr.txt", sep="\t")

###significancia de correlacion traits CWM con las variables ambientales

###cambiar el numero entre los cochetes para cada fila en: rda.cwm$tab[,]
for(i in 1:9){
cor.test(rda.cwm$tab[,7],env[,i], method="pearson")
print(cor.test(rda.cwm$tab[,7],env[,i], method="pearson"))
}

####correlacion variables originales pearson y sperman con componente1

cor(rda.cwm$li[,1],rda.cwm$tab)

cor(rda.cwm$li[,1],rda.cwm$tab,method="spearman")

scores(rda.cwm)
head(rda.cwm$li)
head(rda.cwm$tab)
head(rda.cwm$1)

###significancia de correlacion componente1 (CPC1) con los traits CWM

for(i in 1:7){
cor.test(rda.cwm$1[,1],rda.cwm$tab[,i], method="pearson")
print(cor.test(rda.cwm$1[,1],rda.cwm$tab[,i], method="pearson"))
}

###significancia de correlacion componente2 (CPC2) con los traits CWM

for(i in 1:7){
cor.test(rda.cwm$1[,2],rda.cwm$tab[,i], method="pearson")
print(cor.test(rda.cwm$1[,2],rda.cwm$tab[,i], method="pearson"))
}

head(rda.cwm$tab)
head(rda.cwm$li)
head(rda.cwm$co)
head(rda.cwm$1)
head(rda.cwm$as)
head(rda.cwm$cor)
head(rda.cwm$)
head(rda.cwm$)

####significancia correlacion entre los CPC y los factores ambientales
###CPC1

for(i in 1:9){
cor.test(rda.cwm$1[,1],env[,i], method="pearson")
print(cor.test(rda.cwm$1[,1],env[,i], method="pearson"))
}

```

```
###CPC2
```

```
for(i in 1:9){  
  cor.test(rda.cwm$l1[,2],env[,i], method="pearson")  
  print(cor.test(rda.cwm$l1[,2],env[,i], method="pearson"))  
}
```