



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD  
ECOLOGÍA**

**GRADIENTES DE DIVERSIDAD FUNCIONAL DE ESPECIES ARBÓREAS EN PAISAJES  
AGROPECUARIOS DE UNA REGIÓN NEOTROPICAL**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**LAURA LORENA RODRIGUEZ CEDILLO**

**TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Miguel Martínez Ramos.**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM.**

**COMITÉ TUTOR:**

**Dr. Horacio Armando Paz Hernández.**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM.**

**Dr. Jorge Meave del Castillo. FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.**

**MORELIA, MICH. ENERO, 2017**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD  
ECOLOGÍA**

**GRADIENTES DE DIVERSIDAD FUNCIONAL DE ESPECIES ARBÓREAS EN PAISAJES  
AGROPECUARIOS DE UNA REGIÓN NEOTROPICAL**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**LAURA LORENA RODRIGUEZ CEDILLO**

**TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Miguel Martínez Ramos.**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM.**

**COMITÉ TUTOR:**

**Dr. Horacio Armando Paz Hernández**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM.**

**Dr. Jorge Meave del Castillo. FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.**

**MORELIA, MICH. ENERO, 2017**

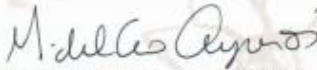
Lic. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 14 de noviembre de 2016, aprobó el jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**, a la alumna **RODRIGUEZ CEDILLO LAURA LORENA**, con número de cuenta **515015689**, con la tesis titulada **"GRADIENTES DE DIVERSIDAD FUNCIONAL DE ESPECIES ARBÓREAS EN PAISAJES AGROPECUARIOS DE UNA REGIÓN NEOTROPICAL"**, bajo dirección del **Dr. Miguel Martínez Ramos**, Tutor principal.

Presidente: Dra. Mariana Yolotl Álvarez Añorve  
Vocal: Dra. Julieta Benitez Malvido  
Secretario: Dr. Horacio Armando Paz Hernández  
Suplente: Dr. Fernando Pineda García  
Suplente: Dr. Antonio González Rodríguez

Sin otro particular, quedo de usted.

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 12 de enero de 2017

  
Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga  
Coordinadora del Programa



# AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

---

Al posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por brindarme las mejores condiciones para mi formación.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca de manutención recibida durante el periodo 2014-2016 (CVU: 628338).

Al Proyecto PAPIIT -DGAPA *Ecología de selvas húmedas en ambientes protegidos y modificados por actividades humanas: principios para la conservación y restauración* (IN 213714) de la Universidad Nacional Autónoma de México por aportar los fondos para esta investigación.

Al Dr. Miguel Martínez Ramos, por abrirme las puertas a un espacio de excelencia para mi formación.

A los miembros del Comité Tutor, Dr. Jorge Meave del Castillo y Dr. Horacio Armando Paz Hernández por su asesoría y valiosas contribuciones a este trabajo.

# AGRADECIMIENTOS PERSONALES

---

A mi madre, por darme la libertad para hacer mi vida extraordinaria.

A mi familia, que es lo mejor que me pudo pasar en la vida.

A mis hermanos, por ser soporte y felicidad. A Sam, por ayudarme a encontrar mi brújula, a Tere por siempre ser parte de mi corazón, a Juani que siempre ha hecho tanto por agradecerle, no imagino mi vida sin ti; a Chela por ser ejemplo de osadía, a Pacheco por serlo de temple y coraje; a Jesús por el cariño, a Fer, Benja, Lupe y Ney, por todo el amor fraternal.

A Lupillo Martínez, por el apoyo y la magia. Haces los días ligeros y fantásticos.

A Adriana Andrade por su amistad y su invaluable apoyo en campo, a Yessica Sánchez y Stephanie Naar por su amistad; por las aventuras. A Araceli Torres por su amistad y su amor, a un lado o a distancia.

A los miembros del jurado: Dra. Mariana Yolotl Álvarez Añorve, Dra. Julieta Benítez Malvido, Dr. Fernando Pineda García y Dr. Antonio González Rodríguez. Por los valiosos comentarios y el apoyo.

A todos mis entrañables compañeros del laboratorio a David, por el compañerismo, a Saúl por llenar el laboratorio de felicidad, a Brenda por las ocurrencias, a Muench y Lilibeth, que me salvaron a miles de kilómetros de distancia, a Mayra, Iván y Germán. A Martín López por su fabulosa amistad, a Luis Hdz., por lanzarte conmigo a lo desconocido. A Jorge Cortés y a todos los compañeros y amigos del IIES.

A Gilberto Jamangape, por ser guía, amigo y héroe en mi trabajo de campo. A Jorge Rodríguez, por el apoyo durante mi estancia en el LEMBT.

A Memo Ibarra, Alejandro Casas, Federico Hernández, Humberto Rendón, Mariana Álvarez Añorve y Luis Daniel Ávila, a todas aquellas personas que me han apoyado y han confiado en mí y en mi trabajo. Al Lic. Daniel Moncada, por siempre extenderme la mano y por la diferencia que va marcando a su paso.

A la enf. Mary, tu apoyo encendió una chispa en la penumbra, al Dr. Luis Tonatiuh que siguió alimentando la llama hasta convertirla esperanza.



***A mamá***

*por ser inspiración y ejemplo de libertad e infinito amor por la naturaleza*

***A mis hermanas y hermanos***

*A todos, por enseñarme y ayudarme a tener valor en esta vida*

*After roaming many lands*

*[...]*

*Fifth-month flowers experienced, stars, rain, snow, my amaze,  
Having studied the mocking-bird's tones and flight of the mountain-hawk*

*[...]*

*Solitary singing in the West, I strike up for a New World.*

Starting from Paumanok (Leaves of Grass)

W. Whitman

# ÍNDICE

---

<b>LISTA DE ABREVIATURAS Y SIGLAS</b>	
<b>RESUMEN</b>	
<b>ABSTRACT</b>	
<b>1 INTRODUCCIÓN</b>	
<b>1.1 Rasgos funcionales</b>	<b>5</b>
<b>1.2 Diversidad funcional</b>	<b>7</b>
<b>1.3 Vinculación de la biodiversidad y las funciones ecosistémicas</b>	<b>9</b>
<b>1.4 Cambio global y diversidad funcional</b>	<b>10</b>
<b>2 OBJETIVOS</b>	<b>16</b>
<b>3 HIPÓTESIS y PREDICCIONES</b>	<b>17</b>
<b>4 METODOLOGÍA GENERAL</b>	
<b>4.1 Sitio de estudio</b>	<b>21</b>
<b>4.2 Sistema de estudio</b>	<b>22</b>
<b>4.3 Especies dominantes</b>	<b>23</b>
<b>4.4 Rasgos funcionales</b>	<b>24</b>
<b>4.5 Análisis de datos</b>	<b>27</b>
<b>4.6 Identificación de puntos críticos</b>	<b>32</b>
<b>5 RESULTADOS</b>	<b>33</b>
<b>6 DISCUSIÓN</b>	
<b>6.1 Trayectorias de cambio de la diversidad funcional en un gradiente de paisajes con reducción de cobertura de bosque remanente</b>	<b>40</b>
<b>6.2 Cambios en la diversidad funcional y sus implicaciones en funciones y servicios ecosistémicos</b>	<b>45</b>
<b>7 RECOMENDACIONES</b>	<b>52</b>
<b>8 CONCLUSIONES</b>	<b>54</b>
<b>9 LITERATURA CITADA</b>	<b>56</b>
<b>ANEXOS</b>	

# LISTA DE ABREVIATURAS Y SIGLAS

---

**BM:** Bosque maduro

**BS:** Bosque secundario

**BR:** Bosque remanente

**AF:** Área foliar

**AFE:** Área foliar específica

**GH:** Grosor de la hoja

**CMS:** Contenido de materia seca

**DM:** Densidad de madera

**SD:** Síndrome de dispersión

**DF:** Diversidad funcional

**EF:** Especies funcionales

**FRci:** Riqueza funcional

**FRO:** Regularidad funcional

**FDvar:** Divergencia funcional

**MPC:** Media ponderada de la comunidad

# RESUMEN

---

La degradación de ecosistemas y el reconocimiento de la relación entre la biodiversidad y los servicios ecosistémicos, han propiciado un creciente interés por la ecología funcional. La expansión agrícola ha generado paisajes en los que se entremezclan diversos usos de suelo. La dominancia de estos paisajes y el aumento en la demanda de servicios ecosistémicos, vuelven urgente el manejo de paisajes donde la biodiversidad y la producción agropecuaria puedan coexistir. El presente estudio tuvo como objetivos entender cómo cambia la diversidad funcional de comunidades de especies arbóreas tropicales a medida que se reduce la cobertura de bosque maduro en el paisaje, así como explorar la existencia de puntos de deforestación críticos (*tipping points*) por debajo de los cuales la diversidad funcional podría declinar abruptamente. Se estudiaron 11 paisajes que conformaron un gradiente de cobertura de bosque maduro (de 7% a 100%). Para las especies dominantes de cada paisaje, se obtuvieron datos de seis rasgos funcionales asociados a diversas funciones y servicios ecosistémicos. Se cuantificó la diversidad funcional de cada rasgo mediante cuatro métricas: riqueza funcional ( $FR_{ci}$ ), número de especies funcionales ( $EF$ ), regularidad funcional ( $FRO$ ) y divergencia funcional ( $FD_{var}$ ); y la media ponderada de la comunidad ( $MPC$ ). Se usaron modelos de regresión lineales y no lineales para analizar las trayectorias de cambio de la diversidad funcional y de la  $MPC$  de cada rasgo a medida que la cobertura de bosque maduro se redujo en el paisaje. El porcentaje de bosque remanente (bosque maduro más bosque secundario; %BR) resultó ser una mejor variable explicativa del cambio de la diversidad funcional que el porcentaje de bosque maduro. La diversidad funcional y la media ponderada de la comunidad cambiaron

con la reducción del %BR siguiendo tres tipos de trayectorias: i) disminución progresiva con trayectorias convexas, sin mostrar un punto de quiebre (*tipping point*), caso que se encontró en trece de los 21 casos estudiados (5 rasgos con 4 métricas y la *MPC* del síndrome de dispersión), ii) disminución hasta un punto de quiebre después del cual la diversidad funcional declinó radicalmente, caso encontrado para la riqueza funcional (*FRci*) de *AFE*, la regularidad funcional (*FRO*) de *CMS* y la media ponderada de la comunidad (*MPC*) de *CMS* y *DM*; y iii) cambio en forma de parábola, con un máximo de diversidad funcional en valores intermedios del %BR, caso del *AF* (riqueza y divergencia funcional). Cuando se detectó un punto de quiebre, este se presentó entre un 16 y un 53 %BR. La disminución de la diversidad funcional implicó la reducción de especies funcionales, riqueza funcional y complementariedad funcional, así como el aumento en la redundancia de especies con estrategias adquisitivas a medida que se redujo la cobertura de bosques en el paisaje. Dichas pérdidas sugieren consecuencias negativas para la productividad del ecosistema forestal, para su resistencia a la invasión de especies, para la robustez de las comunidades de árboles a disturbios, para el almacenamiento de carbono y para la variedad de oferta de recursos alimenticios para herbívoros y frugívoros. Las recomendaciones que resultan del presente estudio son que, para mantener las funciones y servicios aportados por las comunidades de árboles en los paisajes modificados por actividades agropecuarias es fundamental conservar coberturas intermedias de bosques maduros en dichos paisajes, favorecer el desarrollo de bosques secundarios durante mayores lapsos de tiempo y fomentar la práctica de dejar árboles remanentes en los sitios de uso agropecuario.

**Palabras clave:** Rasgos funcionales, diversidad funcional, bosque remanente, complementariedad, procesos ecosistémicos.

# ABSTRACT

---

The degradation of ecosystems and the recognition of the relationship between biodiversity and ecosystem services have led to a growing interest in functional ecology. Agricultural expansion has created landscapes in which different land-uses intermingle. The dominance of these landscapes and the increase in the demand for ecosystem services make it increasingly urgent to manage landscapes where biodiversity and agricultural production can coexist. The present study aimed to understand how the functional diversity of tropical tree species communities changes as the coverage of mature forest in the landscape is reduced, as well as to explore the existence of tipping points in deforestation, below which functional diversity could decline abruptly. We studied 11 landscapes arranged in a gradient of mature forest cover (7% to 100%). For the dominant species of each landscape, we obtained data of six functional traits associated with diverse functions and ecosystem services. The functional diversity of each trait was quantified through four metrics: functional richness (FRci), number of functional species (FS), functional regularity (FRO) and functional divergence (FDvar); and the community weighted mean (CWM). Finally, for each trait, we used linear and nonlinear regression models to analyze the trajectories of change of functional diversity and CWM as the percentage of mature forest cover declined in the landscape. The percentage of remaining forest (mature forest plus secondary forest; % RF) was a better explanatory variable for of the change in functional diversity than the percentage of mature forest by itself. Functional diversity and community weighted mean (CWM) changed with the reduction of % RF following three kinds of trajectories: i) progressive and convex trajectories, without showing a tipping point, found in 13 of 21

cases studied (5 traits with 4 metric and CWM of dispersion syndrome), ii) decrease with a tipping point, after which functional diversity declined radically, found for functional richness (FRci) of specific leaf area (SLA), functional regularity (FRO) of Leaf Dry Matter Content (LDMC) and for community weighted mean (CWM) of LDMC and wood density (WD); and (iii) change in parabola form, with a maximum of functional diversity in intermediate values of the % RF, found for the leaf area (LA, richness and functional divergence). When a tipping point was detected, it was between 16 and 53% of RF. The reduction of functional diversity implied the reduction of functional species, functional richness and functional complementarity, as well as the increase in the redundancy of species with acquisitive strategies as the forest cover in the landscape was reduced. These losses suggest negative consequences for the productivity of the forest ecosystem, for its resistance to species invasions, for the robustness of tree communities to disturbance, for carbon storage and for the diversity of food resources for herbivores and frugivores. The recommendations that result from this study are that preserving intermediate coverage of mature forests in the landscape, allowing the development of secondary forests for longer periods and promoting the practice of leaving remaining trees in agricultural plots, are important for maintaining functions and services provided by tree communities in landscapes modified by agricultural activities.

**Key words:** Functional traits, functional diversity, remanent forest, complementarity, ecosystem processes.



# INTRODUCCIÓN

---

La degradación ambiental y la pérdida de biodiversidad alrededor del mundo, aunado al creciente reconocimiento de la relación entre la biodiversidad, el funcionamiento de los ecosistemas (o procesos ecosistémicos) y los servicios que ellos proveen a las sociedades (MEA 2005, Díaz *et al.* 2006, Chapin *et al.* 2000), han llevado a un progresivo interés por comprender los efectos de la pérdida de biodiversidad sobre los procesos y servicios ecosistémicos (Balvanera *et al.* 2016). En este sentido, la ecología funcional y la diversidad funcional han cobrado importancia en los últimos años, ya que se considera que su estudio es un acercamiento que permitirá reconocer la relación entre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas (Naeem y Wright 2003, Mouillot *et al.* 2005).

## **Rasgos funcionales**

La diversidad funcional es un componente de la biodiversidad que influye en cómo funciona un ecosistema (Tilman 2001 en Lohbeck 2014) y se basa en el análisis de los llamados rasgos funcionales (*functional traits* en inglés). Un rasgo funcional es una característica (morfológica, estructural, fisiológica, bioquímica o de comportamiento) que puede ser medible desde el nivel celular hasta el de un individuo, que influye en la adecuación del organismo y que puede tener efectos sobre el funcionamiento del ecosistema (Violle *et al.* 2007, Lavorel y Garnier 2002). Los rasgos funcionales relacionados con la forma en la que responde el organismo a las condiciones y presiones ambientales, y de los cuales dependen su desempeño y adecuación al medio, se conocen

como *rasgos de respuesta*; mientras que aquellos relacionados con la contribución de las especies a las funciones ecosistémicas se denominan *rasgos de efecto* (Violle *et al.* 2007, Lavorel y Garnier 2002; Tabla 1). Dentro estos últimos, los individuos pueden contribuir de dos maneras: i) de forma *aditiva*, cuando cada especie tiene una contribución diferente a la función, o ii) de forma *redundante*, cuando las especies contribuyen de manera equivalente a una función (Loreau *et al.* 2002). Diversos estudios han logrado develar la relación de distintos rasgos funcionales a funciones ecosistémicas, así como a los servicios ecosistémicos asociados (Cuadro 1).

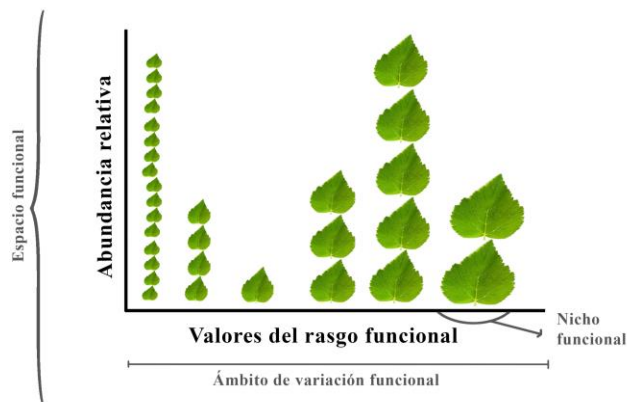
Cuadro 1. Ejemplos de rasgos funcionales y su definición, sus funciones, los procesos y servicios ecosistémicos a los cuales se asocian. Los ejemplos conciernen a los rasgos funcionales estudiados en la presente tesis.

<b>Rasgo funcional</b>	<b>Función relacionada</b>	<b>Proceso ecosistémico</b>	<b>Servicio ecosistémico</b>	<b>Categoría MEA (2015)</b>
Área foliar específica (AFE)	Tasa de asimilación neta	Productividad primaria neta (+)	Captura de carbono (+)	Provisión y regulación
Área de una hoja fresca dividida por su peso seco	Capacidad fotosintética neta Tasa de crecimiento relativo Tiempo de vida de la hoja	Tasa de descomposición y mineralización (+) Resistencia a herbivoría (-)	Fertilidad y ciclo de nutrientes (+) Biocontrol (-)	
Área foliar (AF)	Flujo de vapor de agua	Evapotranspiración (+)	Regulación hídrica (-)	Regulación
Área proyectada de una hoja individual	Evaporación Transpiración			
Contenido de materia seca (CMS)	Inversión estructural y retención de nutrientes	Tasa de descomposición y mineralización (-)	Fertilidad y ciclo de nutrientes (-)	Soporte Regulación
Peso seco de la hoja dividida por el peso fresco	Apoyo estructural para alta resistencia a herbívoros y daños físicos	Resistencia a herbivoría (+)	Biocontrol (+)	
Grosor de la hoja (GH)	Resistencia estructural	Tasa de descomposición y mineralización (-) Resistencia a herbivoría (+)	Fertilidad y ciclo de nutrientes (-) Biocontrol (+)	Soporte y regulación
Densidad de madera (DM)	Soporte mecánico	Acumulación de biomasa en pie (+)	Almacén de carbono (+)	
Peso seco de una sección principal del tallo dividido entre su volumen en fresco	Costos de construcción Defensa a patógenos y resistencia a quebraduras Tasa de crecimiento y mortalidad	Respuesta a disturbios (+)	Regulación climática (+) Fibras (+)	Regulación y provisión
Síndrome de dispersión (SD)	Frugivoría, granivoría Dispersión de semillas	Alimento para la fauna silvestre (+) Potencial de regeneración de productores primarios (+)	Mantenimiento de la biodiversidad (+)	
Características de las diásporas que se relacionan con el tipo de agente dispersor				Regulación y provisión

De Bello *et al.* 2010, MEA 2005, **AFE**: Poorter y Bongers 2006, Poorter y Garnier 1999, Reich *et al.* 1997; **AF**: Bazzaz y Pickett 1980, Singh *et al.* 2003, Milcu *et al.* 2016, Yates *et al.* 2010; **GH**: Onoda *et al.* 2011; **CMS**: Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013, Poorter y Garnier *et al.* 1999, Garnier *et al.* 2004; **DM**: Chave *et al.* 2009; **SD**: del Val y Boege 2012, Casanoves *et al.* 2011.

## **Diversidad funcional**

En una comunidad, los rasgos funcionales de las especies pueden expresar diferentes valores (en adelante *valor de rasgo*), los cuales se piensa indican la diversidad de estrategias de las especies para obtener y usar la energía y recursos del medio (Lavorel *et al.* 1997). Al conjunto de valores de rasgo, su ámbito de variación, las abundancias relativas y distribución de los rasgos funcionales de los organismos en una comunidad se le denomina diversidad funcional (Fig. 1; Díaz *et al.* 2007, Mason *et al.* 2005). Cabe aclarar que en el enfoque de diversidad funcional se reconocen especies funcionales de manera diferente a como se reconocen a las especies taxonómicas. Así, si dos o más especies poseen un valor de rasgo funcional idéntico, se les considera como una sola especie funcional aunque sean especies taxonómicamente distintas (Violle *et al.* 2007). Asimismo, también se reconocen los nichos funcionales, los cuales son análogos al concepto de nicho de especies, con la diferencia de que los ejes representan valores de rasgos funcionales o la velocidad/tasa de procesos fisiológicos (Rosenfeld 2002, Roughgarden 1974 en Mouillot *et al.* 2005). También se habla del espacio funcional, el cual está definido por los valores de rasgo extremos (mínimo y máximo) de las especies presentes en una comunidad (o en un conjunto de comunidades) y que determinan el ámbito de variación funcional (Mason *et al.* 2005), así como por las abundancias relativas de las especies funcionalmente diferentes.



**Figura 1.** Esquema de la diversidad funcional de un rasgo (e.g. área foliar), indicando los elementos que componen el espacio funcional. Basado en Casanoves (2012)

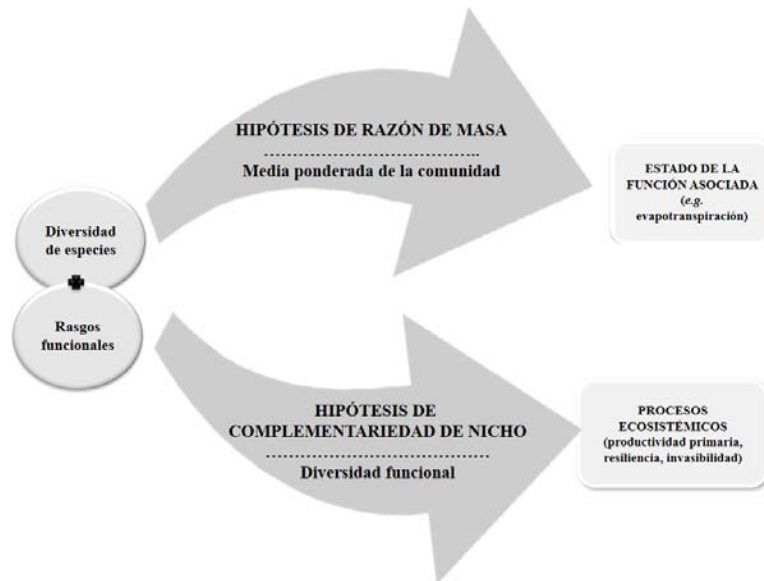
El análisis de la diversidad funcional de una comunidad implica el reconocimiento del ámbito de variación y la cantidad de los valores de los rasgos funcionales, así como la regularidad con la que estos y sus abundancias se distribuyen en el espacio funcional (Mason *et al.* 2005). Estos componentes de la diversidad funcional se cuantifican con la riqueza funcional, la regularidad funcional y la divergencia funcional, que describen cuánto y cómo está llenado el espacio funcional (Schleuter *et al.* 2010, Mason *et al.* 2005). En este sentido, la diversidad funcional, al establecer cómo se organiza una comunidad biótica en términos de rasgos funcionales, puede permitir analizar la influencia de los organismos en el funcionamiento del ecosistema, y establecer un vínculo que permita reconocer el impacto de las actividades antrópicas en la pérdida de la biodiversidad y sus consecuencias en los procesos y servicios ecosistémicos (Violle *et al.* 2007, Salgado-Negret 2016, Aquino 2009).

## **Vinculación de la biodiversidad y las funciones ecosistémicas**

Se han propuesto varias hipótesis de cómo las funciones ecosistémicas se vinculan con la biodiversidad. Dos de las principales son la hipótesis de “razón de masa” (Grime 1998) y la hipótesis de “complementariedad de nicho” (Tilman *et al.* 1997, Trenbath 1974 en de Bello *et al.* 2010). La primera establece que el funcionamiento del ecosistema está determinado principalmente por los valores de los rasgos funcionales de las especies dominantes de una comunidad vegetal. Así, por ejemplo, si en una comunidad las especies arbóreas dominantes tienen densidad de madera alta, el valor global de la densidad de madera de esa comunidad será alto y, como se sabe que este rasgo funcional está positivamente correlacionado con el almacén de carbono, entonces es esperable que tal comunidad tenga un alto almacén de carbono. La segunda hipótesis propone que una mayor diversidad de especies tendrá una mayor variación en los valores de los rasgos funcionales y un ámbito de variación funcional más amplio. Esto puede indicar la existencia de número alto de nichos funcionalmente distintos o con poco solapamiento, generando un mayor aprovechamiento de los recursos y propiciando a su vez una mayor productividad en el ecosistema (de Bello *et al.* 2010, Salgado-Negret 2016, Aquino 2009, Casanoves *et al.* 2011).

Para evaluar la hipótesis de la razón de masa se emplea la media ponderada de la comunidad (*MPC*), la cual estima el funcionamiento asociado a un rasgo funcional con base en el valor de rasgo que mejor representa a la comunidad y que indica el estado de la comunidad en ese rasgo (Violle *et al.* 2007, Pla *et al.* 2012). En la hipótesis de complementariedad de nicho se utiliza la diversidad funcional, ya que ésta permite conocer cómo están distribuidos los rasgos funcionales entre las especies de una comunidad,

permitiendo estimar el grado de complementariedad (Salgado-Negret 2016, Schleuter *et al.* 2010). El grado de complementariedad, a su vez, puede relacionarse con el grado de competencia entre especies y con la productividad, la invasibilidad y resiliencia del ecosistema (Fig. 2. Mason *et al.* 2003, Mouillot *et al.* 2005)



**Figura 2.** Vinculación de la diversidad de especies y sus valores de rasgo con los procesos ecosistémicos a través de las hipótesis de “razón de masa” (empleando la media ponderada de la comunidad) y de “complementariedad de nicho” (empleando la diversidad funcional).

### Cambio global y diversidad funcional

A nivel global, las actividades antrópicas afectan la biodiversidad a diferentes escalas. Una de las principales modificaciones es el cambio de uso de suelo por la expansión agrícola, el cual se considera una de las principales causas de la deforestación y pérdida de biodiversidad en el mundo (MEA 2005, Díaz *et al.* 2006, FAO 2016). Actualmente, los sistemas de cultivo cubren una cuarta parte de la superficie terrestre y la mayor deforestación se registra en la región tropical. En América Latina, la agricultura comercial

originó casi el 70 % de la deforestación (FAO 2016). En los trópicos, más de la mitad de las áreas boscosas son bosques secundarios degradados o están en una etapa temprana de regeneración (FAO 2010 en Lohbeck 2014).

La recuperación de los ecosistemas perturbados depende fuertemente de la magnitud del disturbio y de la resiliencia de los ecosistemas (Thompson 2011). La resiliencia es la capacidad de un ecosistema de absorber perturbaciones y reorganizarse de forma que puede mantener básicamente la misma estructura y funcionamiento (Walker *et al.* 2004). La resiliencia depende de la existencia de especies que posean nichos funcionales similares dentro del espacio funcional de efecto (aquel relacionado con el efecto que tienen las especies sobre las funciones ecosistémicas), es decir, de especies que posean rasgos funcionales redundantes. Así, ante la pérdida de una especie, existen otras especies funcionalmente equivalentes que pueden continuar manteniendo la función. Además de la redundancia en el nicho funcional de efecto, es necesario que las especies sean funcionalmente diferentes en el espacio funcional de respuesta (*i.e.* aquel relacionado con la respuesta de las especies a cambios en su ambiente), de manera que las especies tengan distintas respuestas ante los disturbios y puedan mantenerse ante cambios ambientales (Sundstrom *et al.* 2012, Martín-López 2007).

Si bien la redundancia funcional permite la resiliencia del ecosistema, dentro del proceso de perturbación existe un punto crítico de pérdida de especies (o *tipping point*) después del cual la compensación de procesos y la capacidad de recuperación del ecosistema se pierde. Después de este punto los ecosistemas pasan a un estado degradado en donde los cambios en la estructura y funciones son irreversibles (Martínez-Ramos 2008, Thompson 2011). Los puntos críticos son notoriamente difíciles de predecir (Veraart *et al.*

2012). Si el disturbio lleva al ecosistema al punto crítico mencionado, éste podría restablecer su estructura y dinámica mediante el proceso de sucesión ecológica. En este proceso los factores ambientales (*e.g.* intensidad lumínica, propiedades fisico-químicas del suelo, naturaleza y magnitud de las interacciones bióticas) que afectan a los organismos van cambiando con el tiempo y con ello la diversidad y la composición de especies (Guariguata y Ostertag 2001). Las especies presentes en diferentes momentos de la sucesión poseen rasgos funcionales que se ajustan a la situación ambiental prevalente (Lohbeck *et al.* 2013).

Diversos estudios han identificado estrategias funcionales relacionadas con diferentes situaciones ambientales (Wright *et al.* 2004, Chave *et al.* 2009, Lavorel *et al.* 2007). Esto ha permitido definir tendencias de los rasgos funcionales asociados a ambientes perturbados y ambientes conservados. Se ha observado que, en ambientes ricos en recursos, como son las primeras etapas sucesionales de los bosques tropicales húmedos, donde existe una alta disponibilidad de luz, prosperan mejor las especies con estrategias de adquisición rápida de recursos (*estrategias adquisitivas*). Estas especies asignan una mayor cantidad de recursos a un rápido crecimiento en altura aumentando su habilidad competitiva por recursos lumínicos; generando tejidos de “bajo costo” (es decir, una baja inversión de carbono por unidad de volumen) por lo que están relacionados con un área foliar específica alta, bajo contenido de materia seca foliar, una baja densidad de madera y una abundante producción de semillas pequeñas, entre otros rasgos. En contraste, en ambientes con una baja disponibilidad de recursos y bajos niveles/frecuencias de disturbio, como los bosques maduros, se presentan especies con estrategias de conservación de recursos (*estrategias conservativas*) frente a la escasez de ellos en el medio. Estas especies asignan una alta inversión de recursos en sus tejidos y estructuras, así como en compuestos secundarios de



defensa, que confiere una alta persistencia a sus órganos. Las especies con estrategias conservativas poseen baja área foliar específica, alto contenido de materia seca y resistencia física de la hoja, así como alta densidad de madera y una baja producción de semillas grandes. Sin embargo, se reconoce que ambas estrategias son los extremos de un amplio espectro de estrategias de adquisición y asignación de recursos por parte de las plantas que les permite un rápido o un lento retorno de la inversión de nutrientes y carbono (Wright *et al.* 2004, Chave *et al.* 2009, Lavorel *et al.* 2007).

Así como se han reconocido las tendencias de rasgos funcionales asociados a ambientes perturbados y conservados, también se han identificado las tendencias de la diversidad funcional asociada a estos ambientes contrastantes. Se reconoce que en sitios abiertos o perturbados los filtros ambientales son el principal mecanismo de ensamblaje de las comunidades, por lo que se espera que las especies presentes en estos sitios, sean a aquellas con valores de rasgo adecuados para prevalecer bajo las condiciones ambientales imperantes, resultando en una baja dispersión de rasgos funcionales y una baja diversidad funcional. En contra parte, en ambientes con recursos limitantes, como los bosques conservados, se considera que las interacciones bióticas tienen un mayor peso en la estructuración de las comunidades, ya que de acuerdo con la teoría de nicho, la coexistencia de especies será posible si estas exhiben un bajo solapamiento de sus nichos, por lo que se espera que, a través de la exclusión competitiva, las especies que persistan en estos hábitats sean las más eficientes en aprovechar los recursos limitantes y con valores de rasgo y estrategias complementarias a las otras especies, propiciando una mayor amplitud del ámbito de variación y complementariedad de los valores de rasgo, aumentando a su vez la diversidad funcional en esos sitios (Salgado-Negret 2016).

En los trópicos, la expansión agrícola y el manejo antrópico han generado paisajes con diversos usos de suelo, como áreas de bosque remanente, uso agropecuario, bosque secundario en diferentes etapas de regeneración y tierras degradadas. La dominancia de este tipo de paisajes sobre las áreas prístinas, la proyección del aumento en la demanda de servicios ecosistémicos como alimento y agua potable (FAO 2016) y el aumento del cambio de uso de suelo asociado a la producción agropecuaria, ha llevado a considerar que este tipo de paisajes deberían fungir como espacios donde la biodiversidad y la producción agropecuaria puedan coexistir (Chazdon *et al.* 2009, Melo *et al.* 2013). Sin embargo, aún existe poca información sobre la capacidad que tienen estos paisajes para conservar la biodiversidad y sus funciones asociadas, así como las estrategias de manejo para que sea posible la conservación de la biodiversidad en dichos paisajes agropecuarios a largo plazo (Melo *et al.* 2013, Chazon *et al.* 2009). En México existen contados estudios que abordan el cambio en la biodiversidad y sus implicaciones funcionales y en los servicios ecosistémicos. En el bosque tropical húmedo del país existen pocos estudios con enfoque de ecología funcional (Balvanera *et al.* 2016), los cuales se han centrado principalmente a escala espacial local (por lo general de menos de una hectárea; Lohbeck 2014). Se ha mencionado como necesaria la evaluación a escala de paisaje, ya que permitiría observar cómo los diferentes componentes del paisaje (*e.g.* campos de cultivo, remanentes de bosque maduro, bosques secundarios, entre otros) aportan a la diversidad funcional y al mantenimiento de funciones ecosistémicas en paisajes modificados por actividades humanas (Chazon *et al.* 2009, MEA 2005). Este tipo de evaluación podría aportar conocimiento para una gestión donde sea posible la coexistencia de la producción agropecuaria y la conservación de la biodiversidad, así como los procesos y servicios ecosistémicos que de ella derivan.

En este contexto, el presente estudio está dirigido a responder ¿Cómo varía la diversidad funcional de especies arbóreas en un gradiente de paisajes con niveles crecientes de modificación por actividades agropecuarias? ¿Existen y dónde se ubican los puntos críticos de pérdida de diversidad funcional en paisajes con niveles crecientes de modificación por actividades agropecuarias? El estudio se realizó a escala de paisaje, considerándolo como un sistema de mesoescala (escala de decenas a cientos de kilómetros) donde los elementos del paisaje se encuentran estructurados en forma de mosaico, por áreas ambientalmente diferentes (denominadas parches), los cuales poseen una conexión y dinámica interrelacionadas (Sarmiento 2001, Durán 2002). Se utilizó como sistema de estudio a la región de Marqués de Comillas, Chiapas, en la que se encuentran selvas húmedas con una elevada diversidad de especies vegetales (INE 2000). Esta región ilustra un ejemplo de modificación de ecosistemas naturales debido a actividades antrópicas (Challenger y Dirzo 2009), y actualmente presenta un paisaje heterogéneo, con diferentes tipos de uso agropecuario del suelo coexistiendo con vegetación en distintos estados de conservación y regeneración.

# OBJETIVOS

---

## **Objetivo general**

Explorar los efectos de la pérdida de bosque maduro sobre la diversidad funcional de comunidades de especies arbóreas y sus potenciales efectos en las funciones y servicios ecosistémicos en paisajes modificados por actividades agropecuarias.

## **Objetivos específicos**

Cuantificar la variación de la diversidad funcional de seis rasgos funcionales, indicadores de diversas funciones y servicios ecosistémicos, en comunidades de especies arbóreas a través un gradiente de reducción de cobertura de bosque en paisajes modificados por actividades agropecuarias.

Explorar la existencia de puntos de quiebre (*tipping-points*) que pueden llevar al colapso de la diversidad funcional durante el proceso de pérdida de la cobertura de bosques en paisajes modificados por actividades humanas.

# HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

---

## **Hipótesis principal (efecto de filtros ambientales)**

Si en los bosques maduros los filtros bióticos propician una alta diversidad funcional (a través de la complementariedad de nicho), y en los sitios abiertos (perturbados) los filtros abióticos reducen la diversidad funcional (debido a procesos de convergencia), se espera que en los paisajes con mayor cobertura de bosque maduro se tenga una diversidad funcional alta y que ésta se reduzca a medida que disminuye el bosque maduro (aumentando los sitios abiertos) en el paisaje.

## **Hipótesis alternativa (heterogeneidad del paisaje)**

Si en los bosques maduros y en los sitios abiertos se establecen las especies funcionalmente más adaptadas a las condiciones presentes en cada uno de ellos, se esperaría que la máxima diversidad funcional se encuentre en paisajes con niveles intermedios de cobertura de bosque maduro y sitios abiertos que permita la presencia de las especies dominantes de ambos tipos de hábitats.

## **Predicciones**

### *Predicciones de diversidad funcional*

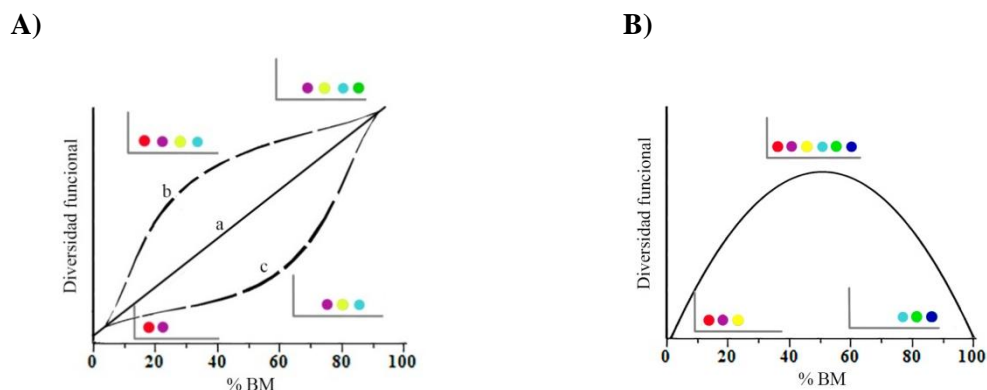
De acuerdo con la hipótesis sobre el efecto de los filtros ambientales (asumiendo que se reduce el bosque maduro y aumenta la cobertura de campos agropecuarios) se esperaría que

la diversidad funcional disminuyera linealmente con la reducción de la cobertura del bosque maduro en el paisaje (Fig. 3A, línea a).

Una biomasa alta de especies funcionales en los bosques secundarios que son diferentes a las del bosque maduro podría aumentar la diversidad funcional de la comunidad de árboles en el paisaje, generándose una trayectoria convexa de disminución de la diversidad funcional a medida que se reduce el bosque maduro en el paisaje (Fig. 3A, línea b). Es también posible que este tipo de trayectoria se presente si en los bosques secundarios se presentan con un alto valor de biomasa especies funcionales que en el bosque maduro tienen baja biomasa. Por el contrario, si las especies de los bosques secundarios tienen una alta redundancia funcional respecto a las del bosque maduro o representan una pobre proporción de biomasa, aunado a una pérdida acelerada de especies funcionales en bosque maduro (*e.g.* por efectos de borde), la diversidad funcional podría reducirse notablemente, generándose una trayectoria de reducción de tipo exponencial de la diversidad funcional a medida que se disminuye la cobertura del bosque maduro en el paisaje (Fig. 3A, línea c).

Considerando a la *hipótesis alternativa*, se esperaría encontrar una trayectoria parabólica, que presente baja diversidad funcional en los extremos del gradiente de cobertura de bosque maduro en el paisaje. Debido a la dominancia de especies con estrategias conservativas en un paisaje con mayor cobertura de bosque maduro y la dominancia de especies con estrategias adquisitivas en el extremo de paisajes sin cobertura de bosque maduro, se puede esperar que en los paisajes con un mosaico de diversos tipos de usos de suelo (bosque maduro, bosques secundarios, y campos de uso agropecuario) de

encuentren especies con estrategias tanto conservativas como adquisitivas, aumentando la diversidad funcional (Fig. 3B).



**Figura 3.** Trayectorias hipotéticas del cambio de la diversidad funcional de comunidades de especies arbóreas en un gradiente de paisajes con diferentes porcentajes de cobertura de bosque maduro (%BM) de acuerdo con la hipótesis de filtros ambientales (A) y heterogeneidad del paisaje (B). Las líneas negras representan trayectorias hipotéticas; en A) las trayectorias son lineales (a), convexas (b) o exponenciales (c). Dentro de cada panel, en diferentes partes de la trayectoria de pérdida de bosque se representa el espacio funcional absoluto (que considera los valores de rasgo de todos los paisajes juntos) con la diversidad funcional en esa parte de la trayectoria. Los esquemas de espacio funcional presentan un orden ascendente de valores del rasgo en el eje de las X's; los diferentes colores de los círculos representan diferentes valores de rasgo, la posición de los círculos dentro del intervalo de variación funcional representa su valor funcional y el espacio en blanco representa la ausencia de especies con esos valores funcionales. Así, por ejemplo, si el rasgo es la densidad de madera (DM), en (B) el paisaje con 80% de BM contiene principalmente especies con valores altos de DM, el paisaje con alrededor del 50% de BM contiene especies con valores altos, medios y bajos de DM, y el paisaje con un 10% cobertura de BM contiene principalmente especies con DM baja.

### *Predicciones de la media ponderada de la comunidad*

Si la dominancia de especies con estrategias conservativas es un factor común en los paisajes con mayor cobertura de bosque maduro y la dominancia de especies con estrategias adquisitivas es común en paisajes con mayor cobertura de sitios abiertos, se espera que la media ponderada de la comunidad de los rasgos funcionales aumente o disminuya (según el rasgo) a medida que se reduce la cobertura de bosque en el paisaje (Cuadro 2).

**Cuadro 2.** Dirección del cambio de la media ponderada de la comunidad (*MPC*) de diferentes rasgos funcionales en un gradiente de reducción de bosque maduro en el paisaje.

<b>Rasgo funcional</b>	<b>Dirección de la <i>MPC</i> en el gradiente de reducción de cobertura de bosque maduro en el paisaje</b>
Área Foliar Específica	Aumento
Área Foliar	Aumento
Contenido de Materia Seca en la Hoja	Disminución
Grosor de la Hoja	Disminución
Densidad de la Madera	Disminución
Síndrome de Dispersión Biótico	Disminución



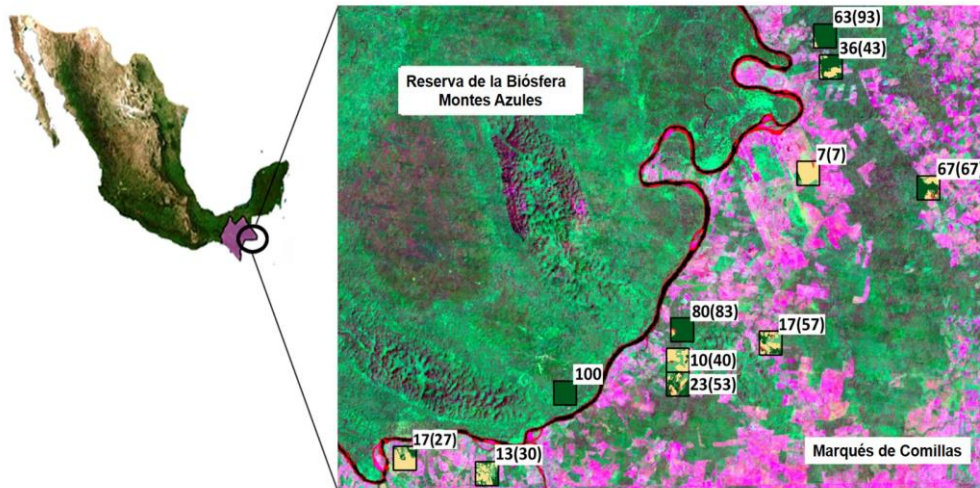
# METODOLOGÍA GENERAL

---

## **Sitio de estudio**

El estudio se realizó en el municipio de Marqués de Comillas, ubicado al sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas (Fig. 4). La región presenta un clima cálido-húmedo, con un promedio de temperatura anual que varía entre los 24°C a 26°C, con un promedio de precipitación anual que varía entre 2500 y 3500 mm. Se compone de diversos tipos de vegetación entre los que destacan la selva alta perennifolia y la selva mediana subperennifolia (INE 2000).

La región experimentó un proceso de colonización humana en la década de los años setentas del siglo pasado por inmigrantes de diversos estados del país que recibieron tierras repartidas por el gobierno mexicano. Asimismo, en las décadas de los setentas y ochentas del siglo XX se dio una intensa actividad de extracción de madera y de ganadería extensiva, que desencadenaron fuertes procesos de deforestación en la zona (Tejeda-Cruz 2003). Actualmente, la expansión de la frontera agropecuaria sigue siendo una de las causas principales de pérdida de bosque maduro (Carabias *et al.* 2012). El proceso de conversión de bosques en campos agropecuarios ha resultado en paisajes conformados por mosaicos de usos de suelo (campos agrícolas, pastizales ganaderos, bosques secundarios en diferentes estados de regeneración y remanente de bosque maduro) dentro de la región.



**Figura 4.** Sitio de estudio en la región de Marqués de Comillas, Chiapas. A la derecha: los once paisajes de estudio, que representan un gradiente de pérdida de bosque maduro; en los paisajes se indica el porcentaje de bosque maduro y en paréntesis el porcentaje de bosque remanente (bosque maduro + bosque secundario). Dentro de los recuadros, los colores indican los distintos usos de suelo (verde oscuro: bosque maduro, verde claro: bosque secundario, amarillo: uso agropecuario).

### Sistema de estudio

El presente trabajo se realizó en base a un sistema de estudio que consiste de 11 paisajes de 3 x 3 km, que conforman un gradiente de cobertura de bosque maduro remanente que varía entre un 7% y 100%. Cada paisaje presenta tres usos de suelo en diferentes proporciones: *bosque maduro* (BM; sitios de bosque tropical lluvioso sin remoción de cobertura vegetal evidente), *bosque secundario* (BS; sitios con vegetación leñosa en regeneración en campos agropecuarios abandonados), y *campos agropecuarios* (CA; áreas de pastizales para la crianza de ganado bovino, cultivos permanentes y cultivos temporales; Pingarrón, *tesis en proceso*).

En cada paisaje se delimitó un área de muestreo de 1 x 1 km. En esta área se ubicaron al azar 30 parcelas de muestreo circulares (15 m de radio). En las parcelas de muestreo se registró la identidad taxonómica y las dimensiones (altura y diámetro del tallo

a la altura del pecho –DAP-) de todos los árboles con  $DAP \geq 10$  cm (Pingarroni, *tesis en proceso*).

### **Especies dominantes**

En cada uno de los paisajes se estimó la biomasa de todos los árboles registrados en las 30 parcelas de muestreo y se obtuvo la biomasa total por especie y por paisaje. Con esta información, se seleccionaron a las especies dominantes, considerando como tal a aquellas que conformaron el 80% de la biomasa total de la comunidad de árboles en cada paisaje, de acuerdo a la hipótesis de razón de masa (Grime 1998).

La biomasa de cada árbol se estimó empleando la ecuación alométrica propuesta por Chave *et al.* (2014) para árboles de bosques tropicales:  $AGB_{est} = 0.0673 * [\rho D^2 (\exp(.0893 - E + 0.760 \ln(D) - 0.0340 [\ln(D)]^2))]^{.976}$ . Esta ecuación considera el estrés bioclimático ( $E$ ), el DAP ( $D$ , cm) del árbol, así como la gravedad específica (o densidad) de la madera ( $\rho$ , g/cm<sup>3</sup>) de la especie a la que pertenece el árbol. El parámetro  $E$  es una medida de estrés ambiental, cuyo valor aumenta con el tiempo que una planta está expuesta a temperaturas elevadas y a bajos niveles de disponibilidad de agua (Chave *et al.* 2014). El estrés bioclimático del sitio de estudio ( $E = 0.157$ ) se estableció como el promedio de  $E$  estimado para las dos estaciones meteorológicas automáticas (EMA) más cercanas: EMA Las Guacamayas ( $E = 0.173$ ) y EMA Lacantún ( $E = 0.140$ ) [CONAGUA 2014]. Los valores de  $\rho$  se obtuvieron de mediciones en campo (ver más adelante), referencias bibliográficas (Álvarez *et al.* 2013, Cabrera-Guerrero 1992, Chave *et al.* 2009, Hager 2012, Lascurain *et al.* 2007, Machado-neto y Brandao 2015, Martínez y Martínez-Pinillos 1996, Sotomayor y Maldonado 2012, Tamarit-Urias, 1996, Zanne *et al.* 2009) y estudios previos realizados en la zona. Para los

árboles identificados sólo hasta el nivel taxonómico de género, se usó el promedio de  $\rho$  de varias especies congénéricas encontradas en la misma región biogeográfica. Para los árboles sin identificación taxonómica, la biomasa se determinó con base en la ecuación alométrica propuesta por Brown (1997) que se basa en altura y DAP y no requiere de la densidad de madera para su cálculo; del total de árboles registrados (5289) sólo en el 2.17% de ellos se realizó este cálculo.

En las especies dominantes se incluyeron sólo especies con identificación a nivel de género y se eliminaron aquellas sin identificación taxonómica: en el paisaje con 63% de BM se eliminó la morfoespecie “chipilcoite” que contribuía con un 3.6% de la biomasa total del paisaje, y en el paisaje con 23% de BM, se excluyeron dos morfoespecies (especie 2 y 7) que comprendían un 2.2% y un 1.48% de la biomasa total. De las 52 especies dominantes, sólo dos no se identificaron hasta nivel de especie. El número de especies dominantes y el porcentaje de dominancia por paisaje, así como los paisajes con los porcentajes de cobertura por uso de suelo, se presentan en los cuadros I y III de los anexos.

### **Rasgos funcionales**

El estudio consideró seis rasgos funcionales: área foliar (*AF*), área foliar específica (*AFE*), contenido de materia seca (*CMS*), grosor de la hoja (*GH*), densidad de la madera (*DM*) y síndrome de dispersión (*SD*). Estos rasgos se han considerado como fuertemente relacionados a procesos, funciones y servicios ecosistémicos (Cuadro 2), además de ser *rasgos suaves (soft traits)* que se juzgan adecuados cuando se trabaja con una gran cantidad de especies (Petchey y Gaston 2006). Dentro del estudio se usó un valor promedio por especie en cada rasgo funcional, es decir, no se consideró la variación intraespecífica

debido a la escala y el número de especies involucrados en la pregunta de estudio (Cornelissen et al. 2003). El listado de las especies arbóreas dominantes de los paisajes y sus valores en los diversos rasgos funcionales se encuentran en la Cuadro II de los anexos.

Los valores de los seis rasgos funcionales de las especies dominantes se obtuvieron a partir de mediciones directas en campo, estudios previos realizados en la zona de estudio (Lohbeck 2014, Schüller *et al.* 2013, Tauro 2013) y referencias bibliográficas. La medición de los rasgos funcionales se realizó en árboles de las especies dominantes ubicados en bordes de camino, bosques secundarios y remanentes de bosque maduro dentro del área de estudio y siguiendo los protocolos establecidos por Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013), Cornelissen *et al.* (2003) y Onoda *et al.* (2011), considerando las modificaciones desarrolladas por Madelon Lohbeck (com. pers.).

Los rasgos funcionales foliares se midieron en hojas jóvenes de sitios soleados, totalmente expandidas y sin daños por herbívora, de árboles aparentemente sanos de alrededor de 5 m de altura. Las mediciones se realizaron en al menos 15 hojas por especie, colectadas de 3 a 6 árboles. El procedimiento para la toma de datos se detalla a continuación:

Para las mediciones de características foliares, las hojas colectadas se rehidrataron por al menos una hora. Las hojas rehidratadas se digitalizaron con el uso de un scanner. La imagen de la lámina de la hoja se analizó con el programa *Image J* (Rasband 2008) para estimar el *Área Foliar (AF)* en  $\text{cm}^2$ . Las hojas frescas sin peciolo (y sin raquis en hojas compuestas) se pesaron (peso fresco saturado, g) en una balanza analítica (0.01 mg). Se midió el *grosor de la hoja (GH)* con un vernier electrónico (con resolución de 0.01 mm), tomando dos mediciones en el centro de la hoja y evitando las venaciones foliares.

Finalmente, las hojas se secaron a 70°C por 48 horas (hasta alcanzar un peso seco constante) y se pesaron (peso seco de la hoja, mg). Posteriormente se obtuvo el *Área Foliar Específica (AFE)* dividiendo el área foliar entre el peso seco de la hoja y el *Contenido de Materia Seca (CMS)* dividiendo el peso seco entre el peso fresco de la hoja. Los valores de estos rasgos para cada especie se obtuvieron promediando los valores de las 15 hojas analizadas.

*Densidad de madera.* Los valores de densidad de la madera se obtuvieron de información de estudios previos (Lohbeck 2014, Schüller *et al.* 2013), por consulta bibliográfica (ver referencias en el apartado de *especies dominantes*) y trabajo de campo. En campo, se tomaron muestras de árboles (>10 cm de DAP), utilizando una barrena de pressler y barrenando hasta el centro del árbol. Las muestras se conservaron húmedas en campo y hidrataron completamente por una hora antes de las mediciones. Cada muestra de madera se dividió en tres partes iguales, y se realizaron mediciones para cada una de ellas. Se midió el volumen mediante el método de desplazamiento de agua utilizando una balanza analítica (0.01 mg). Posteriormente se secaron por 72 horas (hasta alcanzar peso constante) y se pesaron (Chave 2005). La densidad de madera se obtuvo dividiendo el peso seco sobre el volumen fresco. Este procedimiento se realizó para dos especies (*Erblichia odorata* y *Oecopetalum greenmanii*), utilizando 1 y 2 muestras respectivamente.

*Síndrome de dispersión.* El modo de dispersión de las especies dominantes se obtuvo de referencias bibliográficas (Rodríguez *et al.* 2009) y estudios previos en la región (Tauro 2013). Para las especies de las cuales no se encontró información acerca del método o el agente dispersor, el método de dispersión se infirió mediante síndromes de dispersión, de acuerdo a la propuesta de Van der Pijl (1982). Las características de los frutos y semillas

se obtuvieron de referencias bibliográficas especializadas (Pennington y Sarukhán 2005, Ibarra-Manríquez y Cornejo-Tenorio 2010, Ibarra-Manríquez y Sinaca 1996, Ibarra-Manríquez *et al.* 2015, Gómez-Pompa *et al.* 2010, Cordero y Boshier 2003, Lobova *et al.* 2009, Sánchez-Garfias *et al.* 1991, Palacios 2006, Pérez *et al.* 1998, Davidse *et al.* 2009, Croat 1978). El método de dispersión de las especies se delimitó a dos categorías: dispersión abiótica = 0 y dispersión biótica = 1.

## **Análisis de datos**

### *Medición de la diversidad funcional*

Se estimó la diversidad funcional y la media ponderada de la comunidad (*MPC*) para cada uno de los seis rasgos funcionales analizados y para cada uno de los 11 paisajes estudiados. La diversidad funcional se describió con base en cuatro índices mono-rasgo que se describen a continuación (Mason *et al.* 2005, Schleuter *et al.* 2010).

*Riqueza funcional (FRci) y número de especies funcionales (EF).* *FRci* es una métrica relativa que compara el intervalo de variación de una comunidad con el intervalo de variación del conjunto total de especies de todas las comunidades juntas (intervalo de variación absoluto). Esta aproximación no considera los espacios vacíos en el espacio funcional, por lo que comunidades con igual número de especies, pero con valores similares en un rasgo presentan una menor riqueza funcional que otras comunidades con mayor variación en los valores de rasgo. El *FRci* indica el espacio funcional potencialmente usado o no usado, teniendo implicaciones en la productividad del ecosistema y en su vulnerabilidad a la invasión de especies (Mason *et al.* 2005). *FRci* se calcula restando el

valor mínimo al valor máximo de un rasgo en una comunidad y dividiéndolo entre el intervalo de variación absoluto (resta del valor mínimo al máximo de un rasgo considerando a todas las especies de todas las comunidades juntas; Mason *et al.* 2005, Schleuter *et al.* 2010). Como medida complementaria a *FRci*, se obtuvo el número de *especies funcionales (EF)* y se consideró como una aproximación del espacio ocupado en el espacio funcional. Las especies funcionales son aquellas que poseen valores de rasgo diferentes en un rasgo funcional (Mason *et al.* 2003); diferentes especies taxonómicas que poseen un mismo valor de rasgo se consideraron una misma especie en términos funcionales.

*Regularidad funcional (FRO)*. Esta métrica cuantifica la uniformidad con la que se distribuyen los valores de rasgo y las abundancias relativas de las especies en el espacio funcional. Adopta valores en una escala de 0 a 1, donde 1 indica que las especies son igualmente abundantes y funcionalmente equidistantes y valores cercanos a 0 indican la existencia de pocas especies dominantes en abundancia y una alta similitud en los valores de los rasgos funcionales de las especies. El índice no presenta unidades (Mason *et al.* 2005, Mouillot *et al.* 2005). *FRO* se calcula con la siguiente fórmula ( $X_i$ : Valor de rasgo de  $i$ -ésima especie,  $A_i$ : Abundancia relativa de  $i$ -ésima especie):

$$FRO = \sum_{i=1}^{N-1} \min \left( \frac{|X_{i+1} - X_i|}{|A_{i+1} + A_i|}, \frac{1}{\sum_{i=1}^{N-1} \frac{|X_{i+1} - X_i|}{|A_{i+1} + A_i|}}, \frac{1}{N-1} \right)$$

*Divergencia funcional (FDvar)*. Esta métrica cuantifica la varianza de los valores del rasgo funcional ponderada por la abundancia relativa de las especies. Se expresa en una escala del 0 al 1, valores bajos indican que las especies más abundantes tienen valores de rasgo funcional muy semejantes y se encuentran muy cercanas al valor medio del rasgo,



mientras que valores altos indican que las especies más abundantes tienen valores extremos en el espacio funcional. Esta métrica no tiene unidades (Mason *et al.* 2003, Pla *et al.* 2012, y Schleuter *et al.* 2010). *FDvar* se cuantifica mediante la fórmula:

$$FDvar = \frac{2}{\pi} \arctan \left[ 5 \left( \sum_{i=1}^N A_i (\ln X_i \pm (\sum_{i=1}^N A_i * \ln X)^2) \right) \right]$$

*Media ponderada de la comunidad (MPC)*. Esta métrica cuantifica la contribución relativa de las especies para un rasgo funcional a través de ponderar (multiplicar) el valor de rasgo de cada especie ( $X_i$ ) por la abundancia relativa de esa especie ( $A_i$ ) y sumando los valores ponderados de todas las especies que conforman una comunidad (ver fórmula abajo; Garnier *et al.* 2004). La *MPC* indica el valor de rasgo que mejor representa a la comunidad lo que permite reconocer el impacto de la comunidad en el funcionamiento del ecosistema (Pla *et al.* 2012, Violle *et al.* 2007). Para variables categóricas como el síndrome de dispersión, la *MPC* cuantifica el peso de las categorías en función de las abundancias relativas de las especies (Lepš *et al.* 2006). En el caso del síndrome de dispersión se utilizaron dos categorías, 0 (dispersión abiótica) y 1 (dispersión biótica). La divergencia funcional y la *MPC* se calcularon con el Macro de Excel FunctDiv (Lepš *et al.* 2006).

$$MPC = \sum_{i=1}^S A_i X_i$$

### *Selección de modelos*

Para describir el cambio de las métricas de diversidad funcional (*FRci*, *EF*, *FRO*, *FDvar*) y la *MPC* a través del gradiente de pérdida de bosque maduro en el paisaje, se realizaron regresiones lineales y no lineales. En los análisis se observó que el porcentaje de pérdida de

bosque maduro (variable independiente) explicó pobremente la variación de estas métricas. Sin embargo, el porcentaje de bosque remanente (bosque maduro + bosque secundario; %BR) resultó ser una mejor predictor del cambio de las métricas. Esto se debió a que la cobertura del bosque secundario en los paisajes varió independiente de la cobertura del bosque maduro, es decir, la cobertura de bosque secundario no aumento proporcionalmente a la disminución de bosque maduro en el paisaje, sino que su cobertura fue muy diversa en cada uno de ellos. Asimismo, la edad de los bosques secundarios también fluctuó entre paisajes (anexo III). Debido a esto, el aporte de biomasa y los valores de rasgo funcionales de las especies encontradas en los bosques secundarios incidieron en la diversidad funcional de los paisajes. Por ello, en los análisis subsiguientes, el %BR se empleó como variable explicativa de los cambios en diversidad funcional y la *MPC*.

Asimismo, en las regresiones se observó la presencia de posibles valores atípicos (outliers), por lo que se realizó una evaluación de outliers mediante un análisis de residuales estudentizados (Venables y Ripley 2002). Los residuales estudentizados se cotejaron contra un valor crítico de una prueba de T-Student de dos colas (2.26), con un grado de confianza de 95% y 9 grados de libertad. Se consideraron como observaciones atípicas a los datos con residuales estudentizados por encima de ese valor crítico. La prueba mostró consistentemente al paisaje La Escolar (%BR = 27) como un outlier. De acuerdo con la propuesta de Murphy y Lau (2008) para el manejo de outliers, se procedió en la exclusión de este paisaje en los análisis estadísticos finales de la tesis, los cuales consideran solamente diez paisajes (N = 10).

Considerando los dos aspectos anteriores, se analizó la relación de las métricas de diversidad funcional (*EF*, *FRci*, *FRO*, *FDvar*) y la *MPC* con el %BR empleando modelos

lineales y no lineales. En todos los casos, la selección del mejor modelo se realizó por medio del criterio de información de Akaike (AIC, modelos con  $\Delta AIC \leq 4$  fueron considerados como modelos con igual soporte), cuando el  $\Delta AIC$  fue menor a 4 puntos, se eligió el modelo más parsimonioso y con un mejor ajuste a los datos de acuerdo a la  $R^2$  (Gómez-Aparicio *et al.* 2013). Las regresiones se realizaron utilizando el programa R versión 3.2.3, JMP versión 12 y Past3 (R Core Team 2015, SAS Institute 2015, Hammer *et al.* 2001).

#### *Variación de la diversidad funcional al interior de los paisajes*

A fin de conocer la contribución de los árboles de las especies dominantes ubicados en diferentes usos de suelo (bosque maduro, bosque remanente y campo agropecuario) a la diversidad funcional de los paisajes, se calcularon las cuatro métricas de diversidad funcional y la *MPC*, para cada rasgo funcional estudiado, considerando la adición gradual de los árboles de las especies dominantes registrados en los distintos usos de suelo. Es decir, para cada paisaje, primero se calculó la diversidad funcional considerando: i) solamente a los árboles registrados en el bosque maduro, ii) añadiendo a los árboles presentes en el bosque remanente (bosque maduro + bosque secundario) y iii) añadiendo a los árboles que se registraron en el uso de suelo agropecuario, es decir en la totalidad del paisaje (bosque maduro + bosque secundario + campos agropecuarios). Finalmente, se evaluó si las trayectorias de cambio de la diversidad funcional, en función del porcentaje de cobertura de bosque remanente, diferían entre estas tres mediciones de la diversidad funcional. Para ello, se observó el grado de superposición de los intervalos de confianza de los modelos de regresión que tuvieron el mejor ajuste a la variación de la diversidad

funcional calculada de bosque maduro, al porcentaje de bosque remanente y al total del paisaje. Se observó que los intervalos de confianza de los modelos de bosque maduro, bosque remanente y el total del paisaje mostraron una sobreposición muy alta en todos los rasgos funcionales. Por ello, que en adelante se consideró el total de especies e individuos dentro del todo el paisaje, es decir sin diferenciar entre usos de suelo dentro de los paisajes.

#### *Influencia del paisaje con menor cobertura de bosque remanente en las trayectorias observadas*

Los análisis finales mostraron una reducción de la diversidad funcional a medida que disminuía la cobertura del bosque remanente. Sin embargo, estos resultados parecían estar fuertemente influenciados por un paisaje (7% de bosque remanente), por lo que se realizaron regresiones excluyendo este paisaje a fin de identificar si se mantenía la tendencia en las trayectorias.

#### **Identificación de puntos críticos**

Se realizaron regresiones segmentadas para estimar los puntos críticos (considerando un intervalo de confianza del 90%) asociados a las trayectorias de cambio de la diversidad funcional y la *MPC* con la reducción del %BR. Para este análisis se utilizó el paquete *segmented* de R (Muggeo 2015). En el análisis se agregó un punto más en las regresiones siguiendo la línea de tendencia, debido a que el bajo número de datos no permitía realizar el cálculo.

# RESULTADOS

---

## **Variación de la diversidad funcional en el gradiente de paisajes e identificación de puntos críticos de pérdida**

La diversidad funcional cuantificada mediante el número de especies funcionales (*EF*), la riqueza funcional (*FRci*), la regularidad funcional (*FRO*) y la divergencia funcional (*FDvar*), así como la *MPC* de los seis rasgos funcionales estudiados se redujeron a medida que disminuyó el %BR en el paisaje, aunque esta reducción no fue significativa en todos los casos. Se encontró que la diversidad funcional de los rasgos estudiados y sus *MPC* cambiaron con la reducción del %BR siguiendo tres tipos de trayectorias: i) disminución progresiva con trayectorias convexas, sin mostrar un punto de quiebre (*tipping point*), caso que se encontró en trece de los 21 casos estudiados (5 rasgos con 4 métricas y la *MPC* del síndrome de dispersión ), ii) disminución hasta un punto de quiebre después del cual la diversidad funcional declinó radicalmente, caso encontrado para la riqueza funcional (*FRci*) de *AFE*, la regularidad funcional (*FRO*) de *CMS* y para la media ponderada de la comunidad (*MPC*) de *CMS* y *DM*; y iii) cambio en forma de parábola, con un máximo de diversidad funcional en valores intermedios del %BR, caso del *AF* (riqueza y divergencia funcional). Cuando se detectó un punto de quiebre de la diversidad funcional, según el análisis de regresión segmentada, este se presentó entre un 16 y un 53 %BR. Por otro lado, se observó que los valores máximos de regularidad y divergencia funcional de los diferentes rasgos, en general, oscilaron de 0.3 a 0.6 y de 0.14 a 0.6, respectivamente, los cuales se sugieren una reducida complementariedad y niveles importantes de redundancia

funcional (Mason *et al.* 2005). A continuación, se detallan los resultados de los rasgos y métricas estudiadas.

#### *Reducción progresiva de la diversidad funcional*

El grosor de hoja (*GH*) y la densidad de madera (*DM*) presentaron una reducción significativa de *FRci* a medida que disminuyó el %BR. Asimismo, el área foliar específica (*AFE*), el área foliar (*AF*), el contenido de materia seca foliar (*CMS*), el grosor de la hoja (*GH*) y la densidad de la madera (*DM*) presentaron una reducción significativa de *EF* a largo del gradiente (Fig. 5). Tal reducción indica la pérdida de especies funcionales, así como la reducción del intervalo de variación en estos rasgos a medida que se pierde el bosque remanente en el paisaje.

El *AFE*, *AF*, *GH* y *DM* presentaron una reducción significativa en la regularidad funcional (*FRO*) a medida que se redujo el %BR (Fig. 5). Esta trayectoria implica que la distribución de la biomasa en el espacio funcional se volvió menos equitativa a medida que se redujo el %BR. Considerando la divergencia funcional (*FDvar*), solamente el *AFE* mostró una reducción significativa, implicando una mayor similitud funcional entre las especies dominantes a medida que se redujo el %BR.

Respecto a la *MPC*, solamente la proporción de biomasa con síndrome de dispersión biótico mostró una reducción progresiva a medida que disminuyó el %BR (Fig. 6). Lo que significa una reducción de la proporción de biomasa de árboles que representan alimento potencial para animales frugívoros a medida que se reduce la cobertura de bosques en el

paisaje. El *AFE*, *AF* y *GH* no presentaron cambios significativos de la *MPC* con respecto al %BR (Tabla 3).

#### *Trayectoria parabólica de la diversidad funcional*

La riqueza (*FRci*) y divergencia funcional (*FDvar*) del *AF* mostraron una trayectoria parabólica con respecto al %BR, con valores bajos hacía ambos extremos del gradiente de %BR y con los valores más altos hacia el centro del espacio funcional. Este resultado indica que en los paisajes con coberturas intermedias de bosque remanente se presentó un aumento del intervalo de variación del espacio funcional de este rasgo. Dicho de otra manera, existió una mayor similitud funcional en *AF* entre los paisajes con predominancia de un cierto tipo de uso de suelo (extremos del gradiente) y un mayor grado de diferenciación funcional en los paisajes con coberturas intermedias de bosque remanente y campos agropecuarios.

#### *Reducción de la diversidad funcional con puntos críticos de pérdida*

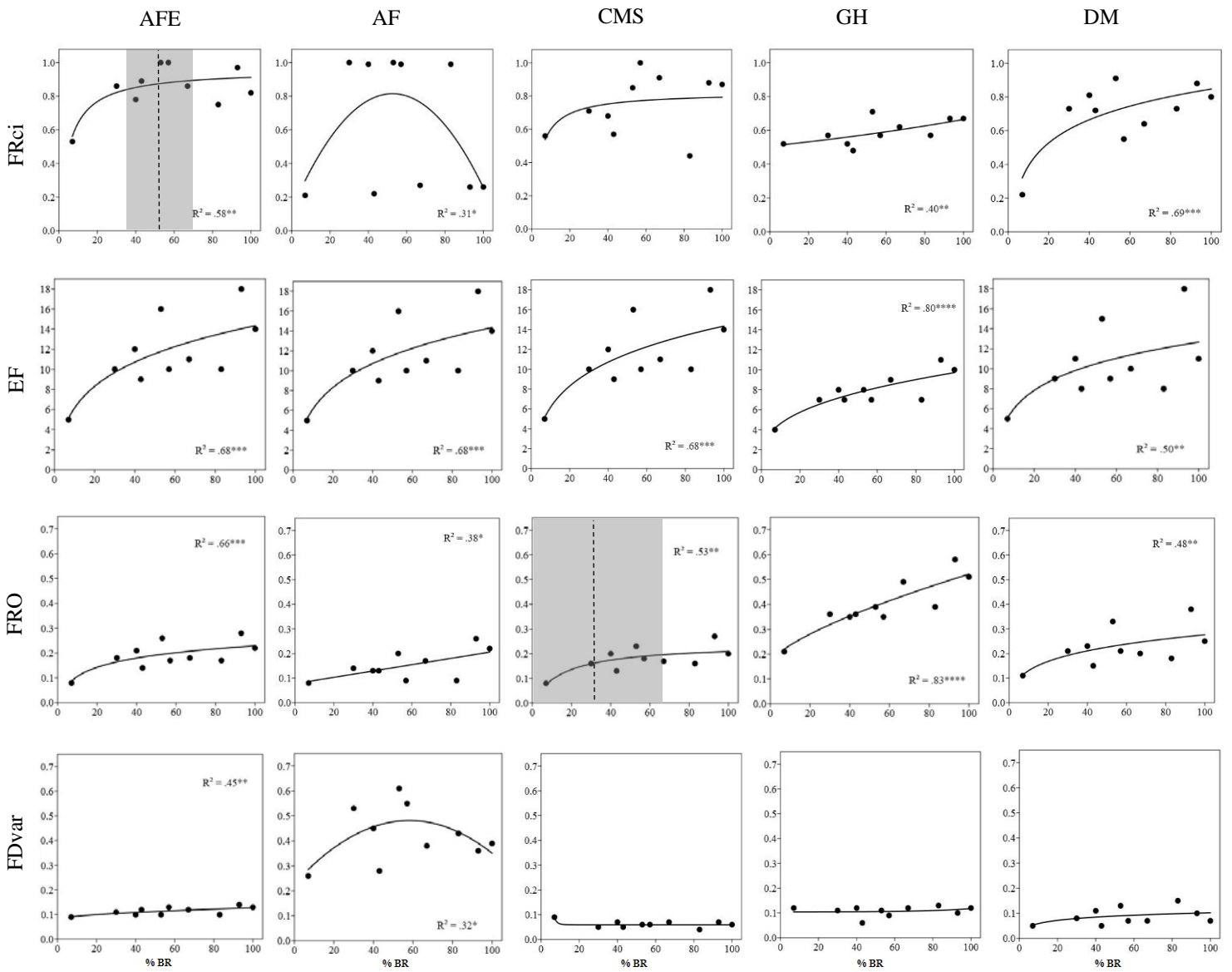
La riqueza funcional del *AFE* varió de manera independiente (alrededor de 0.85) a medida que se redujo la cobertura de bosques hasta el paisaje con un 27% de BR; después de este punto, la reducción fue drástica (Fig. 5). El punto crítico de pérdida de *FRci* se estimó en un 53% de BR en el paisaje (Intervalo de Confianza de 90% -IC- de 36% a 70%; Fig. 5). El *CMS* presentó un punto crítico de pérdida de la regularidad funcional (*FRO*) en el 32% de BR (IC de 90%: 0% y 67%). De una manera similar, la media ponderada del *CMS* mostró un punto crítico de pérdida hacia el 50% de BR (IC al 90%: 27.3% y 72.7%), mientras que

la media ponderada de la comunidad de la *DM* presentó un punto de quiebre en el 16% de BR (IC al 90%: 4% y 27%; Fig.5).

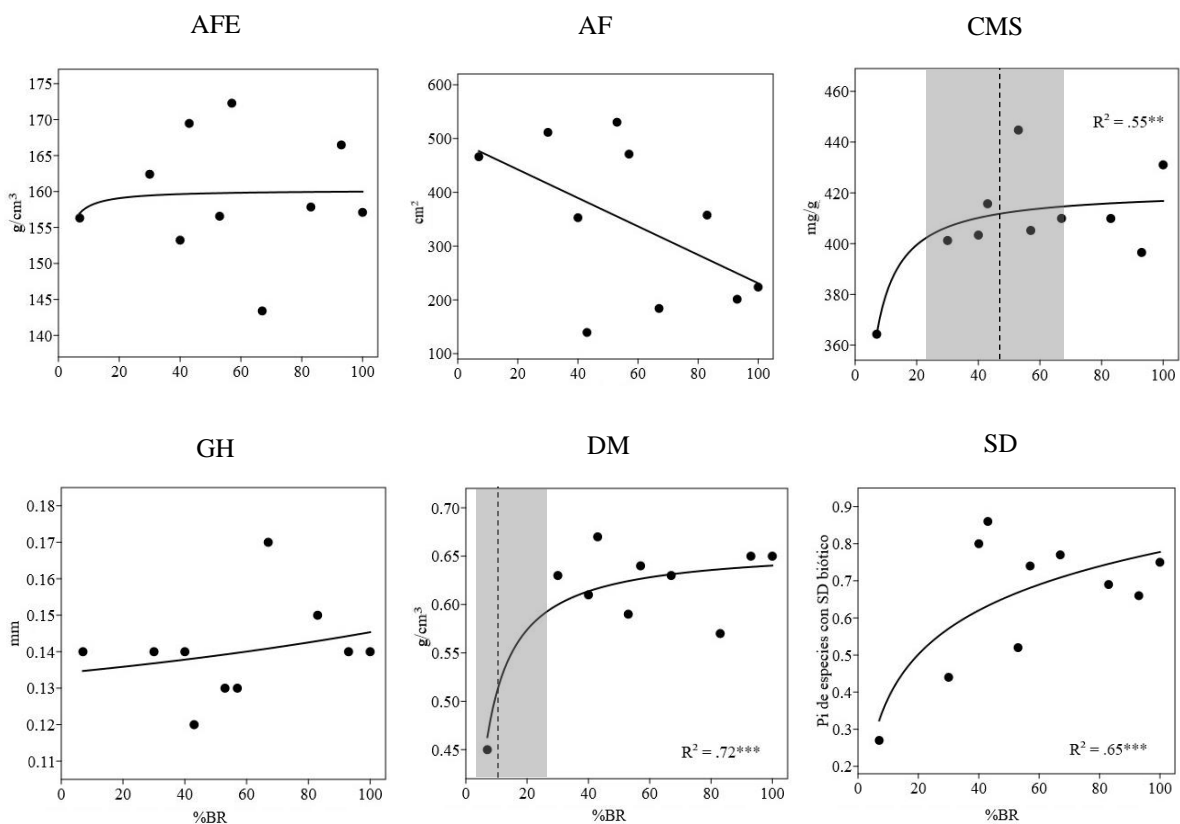
*Influencia del paisaje con poca cobertura de bosque remanente (7%) en las trayectorias de DF.*

Los modelos que no incluyeron al paisaje con la cobertura de bosque remanente más baja (7%) continuaron mostrando una tendencia de la reducción de la diversidad funcional a través del gradiente de reducción del %BR. Sin embargo, solamente algunas de estas trayectorias resultaron estadísticamente significativas (23%; Tabla 3): la *FRci* y la *FRO* del grosor de la hoja (modelo exponencial,  $R^2 = 0.52$ ,  $P = 0.028$  y modelo exponencial,  $R^2 = 0.65$ ,  $P = 0.008$ , respectivamente), la *FRO* del área foliar específica (modelo exponencial,  $R^2 = 0.65$ ,  $P = 0.009$ ) y la *MPC* del síndrome de dispersión biótico (modelo logístico de 3 parámetros,  $R^2 = 0.49$ ,  $P = 0.024$ ). Estos resultados indican que varios componentes de la diversidad funcional del grosor de la hoja, del área foliar específica y del síndrome de dispersión biótico son particularmente sensibles a la pérdida de bosques en el paisaje.





**Figura 5.** Trayectorias de cambio de la diversidad funcional [riqueza funcional (*FRci*), número de especies funcionales (*EF*), regularidad funcional (*FRO*), divergencia funcional (*FDvar*)] de rasgos funcionales [área foliar específica (*AFE*), área foliar (*AF*), contenido de materia seca (*CMS*), grosor de la hoja (*GH*), densidad de madera (*DM*)] de comunidades de especies arbóreas dominantes a medida que cambia el porcentaje de cobertura de bosque remanente (%BR; bosque maduro + bosque secundario). Se presentan la cantidad de variación explicada por el modelo ( $R^2$ ) y se indican los valores con significancia estadística:  $P < 0.001=****$ ,  $P < 0.01=***$ ,  $P < 0.05=**$  y  $P < 0.10=*$ .



**Figura 6.** Trayectorias de cambio de la media ponderada de la comunidad (*MPC*) de rasgos funcionales [área foliar específica (*AFE*), área foliar (*AF*), contenido de materia seca (*CMS*), grosor de la hoja (*GH*), densidad de madera (*DM*) y síndrome de dispersión (*SD*)] de comunidades de especies arbóreas dominantes a medida que cambia el porcentaje de cobertura de bosque remanente (%BR; bosque maduro + bosque secundario). Se presentan la cantidad de variación explicada por el modelo ( $R^2$ ) y se indican los valores con significancia estadística:  $P < 0.001$ =\*\*\*,  $P < 0.01$ =\*\*,  $P < 0.05$ =\* y  $P < 0.10$ =.

**Tabla 3.** Descripción de los modelos con mejor ajuste de los índices de diversidad funcional (*FRci*, *EF*, *FRO*, *FDvar*, *MPC*) de rasgos funcionales (*AFE*: área foliar específica, *AF*: área foliar, *CMS*: contenido de materia seca, *GH*: grosor de la hoja, *SD*: síndrome de dispersión) de especies dominantes a nivel de paisaje en un gradiente de paisajes con reducción de bosque remanente. Se indica cuando los análisis incluyeron el paisaje detectado como outlier (+) y cuando éste no fue incluido (-), el modelo que presentó el mejor ajuste, la variación explicada por el modelo ( $R^2$ ), el valor de significancia (P) y la calidad del modelo de acuerdo al Criterio de Akaike (AIC). Se marcan en negrillas las P's que eran mayores a un valor de significancia (.1, .05, .01, .001) en los análisis donde se incluyó el outlier y que resultaron menores a este valor en los análisis donde no se incluyó.

	Outlier	Riqueza funcional (FRci)				Especies funcionales (EF)				Regularidad funcional (FRO)				Divergencia funcional (FDvar)				Media ponderada de la comunidad (MPC)			
		Modelo	R <sup>2</sup>	P	AIC	Modelo	R <sup>2</sup>	P	AIC	Modelo	R <sup>2</sup>	P	AIC	Modelo	R <sup>2</sup>	P	AIC	Modelo	R <sup>2</sup>	P	AIC
<b>AFE</b>	+	Michaelis Menten	0.47	0.020	-10.31	Potencial	0.28	0.096	71.26	Potencial	0.37	0.047	-25.17	Potencial	0.38	0.044	-60.18	Potencial	0.01	0.721	83.20
	-	Michaelis Menten	0.58	<b>0.010</b>	-14.54	Potencial	0.68	<b>0.003</b>	52.23	Potencial	0.66	<b>0.004</b>	-30.61	Potencial	0.45	0.034	-54.45	Michaelis Menten	0.01	0.773	75.94
<b>AF</b>	+	Logístico de 2 parámetros	0.07	0.448	18.28	Potencial	0.28	0.096	71.26	Potencial	0.27	0.099	-30.38	Michaelis Menten	0.13	0.280	-9.13	Lineal	0.30	0.080	144.85
	-	Cuadrático	0.31	<b>0.096</b>	17.09	Potencial	0.68	<b>0.003</b>	52.23	Lineal	0.38	0.057	-27.59	Cuadrático	0.32	<b>0.088</b>	-7.94	Lineal	0.27	0.122	130.05
<b>CMS</b>	+	Michaelis Menten	0.15	0.244	-3.69	Potencial	0.28	0.096	71.26	Potencial	0.34	0.060	-26.25	Potencial	0.26	0.110	-63.48	Michaelis Menten	0.53	0.011	97.55
	-	Michaelis Menten	0.16	0.247	-2.46	Potencial	0.68	<b>0.003</b>	52.23	Michaelis Menten	0.53	<b>0.017</b>	-33.26	Potencial	0.24	0.154	-56.27	Michaelis Menten	0.55	0.015	86.55
<b>GH</b>	+	Potencial	0.05	0.489	-13.08	Potencial	0.39	0.041	52.94	Potencial	0.62	0.004	-21.93	Exponencial	0.01	0.824	-50.25	Lineal	0.03	0.639	-59.65
	-	Exponencial	0.40	<b>0.049</b>	-23.34	Potencial	0.80	<b>0.000</b>	33.70	Potencial	0.83	<b>0.000</b>	-26.36	Exponencial	0.02	0.700	-44.67	Exponencial	0.07	0.476	-53.68
<b>DM</b>	+	Potencial	0.50	0.015	-1.87	Potencial	0.23	0.135	67.49	Potencial	0.23	0.135	-17.48	Potencial	0.09	0.361	-35.92	Michaelis Menten	0.72	0.001	-36.21
	-	Potencial	0.69	<b>0.002</b>	-6.37	Potencial	0.50	<b>0.021</b>	55.24	Potencial	0.48	<b>0.025</b>	-21.55	Potencial	0.24	0.152	-36.49	Michaelis Menten	0.72	0.002	-34.77
<b>SD biótico</b>	+																	Potencial	.60	.005	-8.38
	-																		Potencial	.65	.004

# DISCUSIÓN

---

El presente estudio exploró efectos de la pérdida de cobertura de bosques en paisajes agroforestales sobre la diversidad funcional de comunidades de especies arbóreas y sus potenciales consecuencias sobre funciones y servicios ecosistémicos. Aunque el objetivo inicial fue evaluar e interpretar los cambios de la diversidad funcional a medida que se pierde el bosque maduro en el paisaje, el porcentaje de cobertura de bosque remanente (bosque maduro más bosque secundario) explicó mejor tal variación. La contribución de estos dos tipos de hábitats boscosos sobre la diversidad funcional de los paisajes fue distinta. Mientras que el bosque maduro generalmente tuvo una mayor aportación a la riqueza funcional ( $FR_{ci}$  y  $EF$ ), el bosque secundario aportó, principalmente, a la biomasa de las especies.

## **Trayectorias de cambio de la diversidad funcional en un gradiente de paisajes con reducción de cobertura de bosque remanente**

En general, los resultados obtenidos concordaron con la hipótesis principal de estudio (Fig. 1A, entre línea a y b) que propuso una reducción de la diversidad funcional a través del gradiente de pérdida de cobertura de bosques en el paisaje. La reducción de la diversidad funcional y  $MPC$  se dio principalmente mediante trayectorias convexas (Fig. 5 y 6). En las trayectorias con puntos críticos de pérdida (*tipping points*) de diversidad funcional y  $MPC$  estos se presentaron entre el 16 y el 53% de bosque remanente. Estos resultados sugieren una lenta disminución o mantenimiento de la diversidad funcional hasta niveles  $> 30\%$  de

cobertura de bosque remanente en el paisaje, después de los cuales la diversidad se reduce aceleradamente (colapso; Fig. 5 y 6).

Estas trayectorias se debieron principalmente a que las especies dominantes se distribuyen indistintamente en los diferentes usos de suelo (bosque maduro, secundario y uso agropecuario). Considerando todos los paisajes estudiados, solamente un 27% de las especies (14 de 52) se presentaron en un solo uso de suelo: 12 especies en el bosque maduro y 2 especies en los campos agropecuarios. Esto quiere decir que en todos los usos del suelo, y a través del gradiente de paisajes, se presentaron tanto especies con estrategias adquisitivas (especies con valores altos de área foliar específica, baja densidad de madera y bajo contenido de materia seca foliar) como conservativas (especies con valores bajos de área foliar específica, baja densidad de madera y bajo contenido de materia seca foliar), resultando en niveles de complementariedad y diversidad funcional similares hasta paisajes con > 30% de cobertura de bosque remanente. Estas observaciones no concuerdan del todo con el planteamiento de que en las especies con estrategias conservativas se presentan sobre todo en hábitats con una baja disponibilidad de recursos (*e.g.* bosque maduro) y las especies con estrategias adquisitivas principalmente en hábitats abiertos (Wright *et al.* 2004, Chave *et al.* 2009, Lavorel *et al.* 2007). Esta amplia distribución espacial de especies funcionalmente contrastantes puede explicar por qué los valores de la media ponderada de la comunidad (*MPC*), de la mayoría de los rasgos funcionales, analizados fueron similares a través de gran parte o todo el gradiente de paisajes. La presencia de especies con estrategias conservativas en los bosques secundarios se puede explicar por el hecho de que el proceso sucesional implica en sí un reemplazo de especies con estrategias adquisitivas por especies con estrategias conservativas (Lohbeck *et al.* 2013, 2015). Algunos factores que permiten la

presencia de especies conservativas en bosques secundarios son: i) la presencia de remanentes de bosque maduro que son fuente de propágulos de distintas especies e influyen en la composición funcional de diversos usos de suelo (Magnago *et al.* 2014), ii) el aumento de nichos funcionales a través de la sucesión (Lohbeck *et al.* 2014b) y, iii) el recambio de especies con estrategias adquisitivas a conservativas en etapas relativamente tempranas de la sucesión (Mason 2011). Por otro lado, la presencia de especies conservativas en sitios de uso agropecuario podría deberse a la práctica de dejar árboles remanentes de bosque maduro en pie dentro de tierras agrícolas y pastizales debido a que proveen diversos bienes y servicios (áreas de descanso o sombra para el ganado, leña y madera; FAO 2002). Finalmente, la presencia de especies adquisitivas en el bosque maduro podría deberse a la dinámica de claros del bosque, que permite el desarrollo de estas especies en bosque maduro (Wright *et al.* 2004, Chave *et al.* 2009, Lavorel *et al.* 2007). De hecho, algunos puntos de muestreo de los censos realizados en bosque maduro fueron reportados como claros (Pingarroni *comunicación personal*). Sí bien la plasticidad en los rasgos funcionales pudo haber influido en la distribución de las especies a través de distintos usos de suelo, esta posible variación intraespecífica no se consideró, ya que, debido a la escala de trabajo, el número de especies considerado, así como la pregunta de estudio resultó más conveniente trabajar con un valor de rasgo promedio por especie sin considerar la variabilidad intraespecífica (Cornelissen *et al.* 2003).

La importante pérdida de diversidad funcional en paisajes con un bajo porcentaje de cobertura de bosque remanente se podría deber a un aumento de la dominancia de especies con estrategias adquisitivas en esos paisajes. Esto pudo presentarse, por un lado, porque los fragmentos de bosque maduro remanentes de esos paisajes son más pequeños y con mayor

efecto de borde. Se ha observado que este efecto propicia una mayor mortalidad de árboles y mayor colonización de árboles pioneros que tienen estrategias adquisitivas (Laurance *et al.* 1998, Laurance *et al.* 2002; Magnago *et al.* 2014). Así, se observó que en el paisaje con el menor porcentaje de cobertura de bosque remanente (7%), las especies que contribuyeron con el 75% de la biomasa del bosque tuvieron valores de *AFE* por arriba del promedio general y el 50% presentaron densidades de madera bajas, típicas de especies con estrategias adquisitivas (Chave *et al.* 2009). Además de ello, la contribución de los campos agropecuarios a la biomasa total del paisaje aumentó al reducirse la cobertura de bosques en los paisajes (particularmente en el paisaje con 7% de BR), aportando principalmente especies con estrategias adquisitivas (*e.g.* árboles pioneros). Las especies pioneras prevalecen en sitios abiertos con altos niveles de disponibilidad de recursos lumínicos (Reich *et al.* 2003).

Los resultados encontrados en el presente estudio concuerdan con aquellos reportados por Torralba (2012) y Mayfield *et al.* (2005 en Lohbeck 2014) quienes observaron una mayor diversidad funcional en bosques maduros que en campos agropecuarios. En el presente estudio esto se reflejó en la reducción de la diversidad funcional a medida que aumentó el porcentaje de cobertura de campos agropecuarios en el paisaje. Asimismo, los resultados se ajustan parcialmente a lo esperado de acuerdo con la teoría de estrategias de inversión y retorno de recursos (Wright 2004, Chave *et al.* 2009, Reich 2014, Lavorel *et al.* 2007), ya que se observó una dominancia de especies con estrategias adquisitivas en el paisaje con mayor cobertura de sitios abiertos (paisaje con 7% de cobertura de bosque), y por otro lado, se observó una mayor diversidad funcional en paisajes con las mayores coberturas de bosque remanente. En otro trabajo (Pingarroni *en*

*proceso*), desarrollado en el sistema de estudio empleado en esta tesis, se encontró que la diversidad de especies de árboles disminuye al reducirse el porcentaje de bosque remanente en el paisaje. Dado que diferentes métricas de diversidad funcional de los rasgos analizados mostraron esta misma trayectoria, los resultados de esta tesis también concuerdan con la hipótesis que propone que la diversidad funcional aumenta con la diversidad de especies cuando existen procesos de complementariedad de nicho (Tilman *et al.* 1997, Tilman *et al.* 2001, Aquino 2009, Mouillot *et al.* 2005).

Los puntos críticos de pérdida de diversidad funcional oscilaron alrededor de un 30% de bosque remanente en el paisaje, aunque el intervalo de variación fue entre el 16% y el 53% (Fig. 5 y 6). Este resultado concuerda con el umbral (30%) detectado para el colapso de la integridad filogenética (un indicador indirecto de diversidad funcional) de comunidades de vertebrados en paisajes de la Mata Atlántica en Brasil (Banks-Leite *et al.* 2014). El amplio intervalo de puntos críticos de colapso de la diversidad funcional y de la MPC (para la densidad de madera y el contenido de materia seca foliar), observado en el presente estudio, pudo deberse al reducido tamaño de muestra de paisajes agroforestales empleado ( $n = 10$ ). También pudo deberse a la existencia de otras fuentes de variación (por ejemplo, diferentes historias y tiempos de deforestación y fragmentación de los paisajes, diferentes estructuras de paisajes con una misma composición, entre otras) que no fueron consideradas en este estudio.



## **Cambios en la diversidad funcional y sus implicaciones en funciones y servicios ecosistémicos**

### *Área foliar específica (AFE)*

A medida que se redujo la cobertura del bosque aumentó la biomasa de especies con valores altos de *AFE* (entre 159-188 g/cm<sup>2</sup>) y se perdieron especies con valores intermedios (*AFE*: 134-152 cm<sup>2</sup>/g). Esto propició una reducción de la regularidad (*FRO*) y la divergencia funcional (*FDvar*; Fig. 5). El *AFE* se relaciona positivamente con la tasa fotosintética y el crecimiento relativo de las plantas (Cuadro 1: Poorter y Bongers 2006, Poorter y Garnier 1999, Reich *et al.* 1997), por lo que estos resultados sugieren que paisajes con bajos porcentajes de cobertura de bosque remanente tienen una alta redundancia de especies con tasas fotosintéticas y de crecimiento relativo elevadas. Tal redundancia puede propiciar la competencia entre especies por los recursos lumínicos (Mason *et al.* 2005) y una menor eficiencia en la utilización de recursos del espacio funcional (baja *FRO*). Por otro lado, la existencia de vacíos en el espacio funcional podría, a su vez, aumentar la vulnerabilidad del ecosistema forestal a la invasión de especies (Zhang 2012).

La pérdida de especies con valores de *AFE* extremos (máximos y mínimos) en el paisaje con menor porcentaje de cobertura de bosque remanente (lo que redujo la riqueza funcional; *FRci*), así como el aumento de la biomasa de especies con valores altos de *AFE* en ese paisaje, determinó que la *MPC* de este rasgo funcional variase independientemente del porcentaje de cobertura de bosque remanente (Fig. 5). Sin embargo, es de destacar que la pérdida de especies con valores de *AFE* extremos implica también la pérdida de especies con roles funcionales especializados, lo que puede tener consecuencias importantes para el funcionamiento del ecosistema (Dehling *et al.* 2014, Tilman *et al.* 1997). Por ejemplo, dado

que la capacidad fotosintética se relaciona positivamente con el *AFE* (Cuadro 1: Poorter y Bongers 2006, Poorter y Garnier 1999, Reich *et al.* 1997), al perderse especies con valores altos de *AFE* es de esperarse una reducción en la capacidad fotosintética de la comunidad de árboles. Por el otro lado, dado que la tasa de descomposición de hojas y la vulnerabilidad a la herbivoría de las mismas se relaciona de manera positiva con el *AFE* (Cuadro 1: Poorter y Bongers 2006, Poorter y Garnier 1999), es de esperarse que al perderse especies con valores bajos de *AFE* aumenten las tasas de descomposición foliar y la resistencia a la herbivoría (Cuadro 1: Poorter y Bongers 2006, Reich *et al.* 1997, De Bello *et al.* 2010). Tales cambios sugieren que funciones (como la productividad primaria) y servicios (como la captura de carbono) del ecosistema forestal pueden presentarse con niveles semejantes en paisajes que tienen distintos arreglos de los componentes que determinan la diversidad funcional.

#### *Área foliar (AF)*

El flujo de vapor de agua en el ecosistema (evapotranspiración) está determinado tanto por la transpiración de las plantas como por la evaporación física del agua. La transpiración potencial aumenta con el *AF* de las plantas mientras que la evaporación del agua del suelo disminuye con la cobertura de la vegetación (Cuadro 1: Bazzaz y Pickett 1980, Singh *et al.* 2003, Milcu *et al.* 2016, Yates *et al.* 2010). La *MPC* del *AF* fue variable e independiente del porcentaje de cobertura remanente en el paisaje, lo que sugiere que el flujo de vapor de agua determinado por el componente arbóreo de los paisajes es muy variable (Fig. 6). Es interesante notar, sin embargo, que la diversidad funcional del *AF* sí varió de manera significativa a través del gradiente de paisajes mostrando diferentes trayectorias. Por un

lado, el hecho de que la riqueza ( $FRci$ ) y la divergencia funcional ( $FDvar$ ; Fig. 5) mostraran trayectorias parabólicas, con máximos en los paisajes con porcentajes de cobertura de bosque remanente intermedios, indica que en esos paisajes se mezclan especies con áreas foliares muy contrastantes, con roles diferentes para el flujo agua. Por otro lado, el hecho de que la  $MPC$  del área foliar (indicador de la transpiración potencial del ensamble de especies) variara indistintamente con el porcentaje de cobertura de bosque remanente en el paisaje pero que la diversidad funcional variara significativamente en el gradiente de paisajes, sugiere que en los paisajes agroforestales diferentes combinaciones de diversidad funcional pueden dar lugar a niveles semejantes de transpiración potencial de la comunidad de árboles por unidad de superficie.

#### *Contenido de materia seca de la hoja (CMS) y grosor de la hoja (GH)*

El  $CMS$  y  $GH$  están relacionados de manera positiva con la resistencia a la herbivoría y de manera inversa con la tasa de descomposición y de mineralización de las hojas (Cuadro 1; Onoda *et al.* 2011, Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013, Poorter y Garnier *et al.* 1999, Garnier *et al.* 2004). El hecho de que el número de especies funcionales ( $EF$ ), la riqueza funcional ( $FRci$ ), y la regularidad funcional ( $FRO$ ) de estos rasgos disminuyeron a medida que se perdió la cobertura de bosques en el paisaje (Fig. 5), sugiere una reducción en la diversidad de recursos foliares para los herbívoros, con posibles consecuencias para el mantenimiento de la diversidad de estos animales. Por otro lado, el hecho de que la  $MPC$  del contenido de materia seca foliar disminuyera notablemente en el paisaje con menor cobertura de bosque (Fig. 6), sugiere que en esos paisajes la tasa de descomposición foliar debería ser mayor y que la resistencia a herbívoros menor que en los paisajes con altos porcentajes de cobertura

de bosque (*e.g.* >30%). Finalmente, la disminución de la diversidad funcional del *CMS* y el *GH* también sugiere que al perderse la cobertura de bosques en el paisaje quedan abiertos nichos funcionales potenciales, haciendo vulnerable a la comunidad de árboles a la invasión de especies (Mason *et al.* 2005).

#### *Densidad de la madera (DM)*

La disminución de la riqueza funcional (*FRci*) de la densidad de la madera (Fig. 5) implicó la pérdida de especies con  $DM > 0.60 \text{ g/cm}^3$ , las cuales se consideran como maderas duras de acuerdo con la clasificación de Sotomayor (2008). Estas especies se presentaron en todos los paisajes, excepto en aquel con el menor porcentaje de cobertura de bosque remanente, donde el valor de *DM* más alto fue de  $0.52 \text{ g/cm}^3$ . La pérdida de especies con maderas duras fue la principal razón de la notable disminución de la *MPC* de la densidad de madera en el paisaje con menor cobertura de bosque (Fig. 6). Las especies de madera dura almacenan más carbono en sus tejidos por unidad de volumen que aquellas con densidad de madera medianas y bajas (Chave *et al.* 2009). Por ello, esta reducción en la *MPC* de la *DM* implica que en los paisajes con mayor deforestación se presenta una reducción importante del almacén de carbono del ecosistema forestal por unidad de área. Asimismo, se sabe que especies con densidades de madera baja son más susceptibles a los daños físicos (*e.g.* vientos, tormentas severas, golpes mecánicos) y bióticos (*e.g.* ataque de patógenos y parásitos), por ello, se esperaría que a medida que se reduce la *MPC* de la densidad de madera en el paisaje disminuya la resistencia de la comunidad de árboles al disturbio (Cuadro 1; Chave *et al.* 2009). Como corolario es importante señalar que para mantener

acervos importantes de carbono y una alta resistencia a disturbios es esencial mantener en los paisajes agroforestales niveles importantes de cobertura de bosque remanente.

### *Síndrome de dispersión (SD)*

La gran cantidad de especies con síndrome de dispersión biótica presente en las selvas húmedas ofrecen un amplio espectro de recursos alimenticios para los animales frugívoros, muchos de los cuales funcionan como agentes de dispersión de semillas (Howe y Smallwood 1982, Levey *et al.* 2002). De las 52 especies dominantes estudiadas en el presente trabajo 60% presentaron síndrome de dispersión biótico con frutos carnosos o semillas ariladas. Por lo tanto, la trayectoria de reducción de la MPC de especies con síndrome de dispersión biótico, a medida que disminuyó el porcentaje de cobertura de bosque remanente en el paisaje (Fig. 6), sugiere que la deforestación reduce la oferta de recursos alimenticios para diversos grupos de animales frugívoros (insectos, aves, murciélagos, mamíferos terrestres y arborícolas). Ya que muchos de estos animales juegan un papel como dispersores de semillas, esta reducción también implica una disminución en el potencial de dispersión de semillas y en la cantidad de especies que pueden participar en la regeneración natural de bosques secundarios en campos abandonados en paisajes severamente deforestados (Martínez-Ramos *et al.* 2016).

Si bien la mayoría de los animales frugívoros no dependen de una sola especie de planta para su alimentación, en las selvas húmedas existen algunas especies arbóreas clave que representan una fuente fundamental de recursos alimenticios para muchas especies frugívoras (Estrada *et al.* 1984). Por ejemplo, en la selva Lacandona se ha documentado que los frutos de dos especies arbóreas (*Licania platypus* y *Pouteria sapota*) son

consumidos por una amplia variedad de mamíferos (Camargo y Mendoza 2016). En el presente estudio, estas especies se registraron como dominantes en paisajes con altos porcentajes de cobertura de bosques (> 65%) pero disminuyeron en biomasa en los paisajes con menor cobertura de bosques y *P. sapota* no se registró en el paisaje con el menor porcentaje de cobertura de bosque remanente. Por lo tanto, la deforestación no sólo disminuye la diversidad de recursos alimenticios para los frugívoros, sino también puede conducir a la pérdida de especies clave para ellos. La disminución de la oferta de recursos alimenticios podría tener efectos negativos sobre la riqueza de fauna (Banks-Leite *et al.* 2014, Mendoza y Camargo 2014, Bueno *et al.* 2013). Además, los frutos de algunas de las especies con dispersión biótica (como por ejemplo el “mamey” *P. sapota*) son consumidos por las personas, por lo que la reducción/pérdida de las poblaciones de dichas especies representa la disminución/pérdida de un servicio ecosistémico. Sin embargo, para evaluar adecuadamente el impacto de la deforestación sobre la provisión de alimentos para la fauna y para la gente se requiere analizar otros aspectos como la productividad de frutos y la calidad de los mismos, entre otros aspectos (Casanoves 2011).

#### *Puntos atípicos en el gradiente de paisajes*

En el estudio se identificó al paisaje La Escolar como un valor atípico, ya que para su valor de porcentaje de bosque remanente presentó valores muy altos de las diferentes métricas de diversidad funcional. Este paisaje se encuentra muy cercano al poblado de Loma Bonita y hace varios años fue un sitio utilizado para extraer leña y madera y actualmente la extracción ha cesado (Gilberto Jamangapé *comunicación personal*). La tala selectiva puede iniciar un proceso de regeneración en los claros creados (Hartshorn 1995), permitiendo la

entrada de especies funcionalmente heterogéneas y aumentando la diversidad funcional (Torralba 2012). Es posible que un proceso similar haya ocurrido en el paisaje La Escolar, lo que podría explicar su elevada diversidad funcional.

### *Implicaciones para la conservación*

El bosque maduro fue el elemento del paisaje que aportó la mayor riqueza funcional (*FRci* y *EF*). Por lo tanto, para mantener niveles importantes de diversidad funcional en el paisaje es crucial conservar remanentes grandes de bosques maduros, maximizando su cobertura en el paisaje. El bosque secundario es un importante aportador de biomasa en el paisaje, por lo que su mantenimiento dentro del paisaje podría aumentar la magnitud que puedan tener los procesos ecosistémicos en el paisaje. Las propiedades funcionales de los bosques secundarios varían con su edad de desarrollo (Tauro 2014, Lohbeck 2014). En Marqués de Comillas es común que los bosques secundarios se talen antes de los 10 años. Los bosques secundarios considerados en el presente estudio tuvieron una edad promedio de 16 años. Esta edad es aún temprana para tener bosques secundarios bien desarrollados (Chazdon 2014), por lo que es deseable favorecer bosques secundarios de mayor edad en los paisajes. Por último, se observó que los árboles remanentes también contribuyen a las especies dominantes y por tanto a los procesos ecosistémicos en el paisaje, por lo que sería recomendable el continuar, y fomentar, la práctica de dejar árboles remanentes en los sitios de uso agropecuario.

## RECOMENDACIONES

---

Se recomienda que en estudios futuros se considere un número mayor de paisajes al aquí usado, abarcando de manera representativa todo el intervalo de variación de porcentajes de cobertura de bosque remanente en el paisaje (0-100%). Este procedimiento mejoraría la definición de las trayectorias de cambio de la diversidad funcional con la conversión de bosques a sistemas agropecuarios, así como la estimación de los puntos críticos de pérdida de diversidad funcional.

Aunque se observó que en gran medida la diversidad funcional se mantiene hasta altos niveles de pérdida de bosque remanente, la magnitud de las funciones y servicios ecosistémicos relacionados con la diversidad funcional está mediada, en gran parte, por la biomasa de las especies arbóreas presentes en el paisaje. Por ello, para tener una mejor comprensión de los efectos de la conversión de bosques en campos agropecuarios es necesario investigar de manera directa el efecto de la pérdida de biomasa arbórea sobre las funciones y servicios ecosistémicos relacionados con la diversidad funcional aquí estudiada. Por ejemplo, dos paisajes con una misma diversidad funcional, uno con la biomasa de 100 árboles y otro con la biomasa de 50 árboles del mismo tamaño, tendrían acervos de carbono diferentes.

Finalmente, se observó que la diversidad funcional a nivel de paisaje es el resultado de la aportación de especies con diferentes estrategias funcionales distribuidos a través de sitios con diferentes usos de suelo. Tal aporte seguramente está determinado por diversos procesos ecológicos y de manejo antrópico los cuales son cambiantes a través del tiempo (por ejemplo, debido al cambio climático global y a muchos factores socio-económicos). En este contexto, los esfuerzos por mantener la diversidad funcional en los paisajes



modificados por actividades humanas requieren reconocer que tales paisajes son dinámicos. Un enfoque de estudio de manejo adaptativo y de manejo sustentable de sistemas socio-ecosistemas es crucial en este contexto (Christensen *et al.* 1996).

## CONCLUSIONES

---

La diversidad funcional se redujo a través del gradiente de pérdida de cobertura de bosques en el paisaje principalmente mediante trayectorias convexas, y en menor medida mediante trayectorias que presentan puntos críticos de pérdida de diversidad funcional. Estos puntos de quiebre se presentaron entre el 16% y el 53% de cobertura de bosque remanente. Existió una lenta disminución de la diversidad funcional hasta niveles intermedios (> 30%) de porcentaje de cobertura de bosque remanente en el paisaje, después de los cuales la pérdida se acelera. El bosque maduro es esencial para mantener la diversidad funcional en los paisajes agroforestales al ser el principal aportador de la riqueza funcional (*FRci* y *EF*).

La diversidad funcional de especies dominantes a lo largo del gradiente de paisajes estudiado se debió tanto al aporte de especies con estrategias adquisitivas como de especies con estrategias conservativas. Especies de ambos tipos de estrategias se encontraron en todos los tipos de uso de suelo (bosque maduro, bosque secundario y campos agropecuarios). La amplia distribución de las especies con diferentes estrategias funcionales es el resultado de un complejo de factores tales como el flujo (migración a través de la dispersión de semillas) de especies entre parches, procesos de sucesión secundaria en campos abandonados, procesos de degradación de los bosques maduros y el manejo antrópico. La diversidad funcional de los ensambles de árboles en los paisajes agroforestales es, entonces, el resultado de un complejo de factores ecológicos y antrópicos. El mantenimiento de esta diversidad, así como de las funciones y servicios asociadas, depende de desarrollar formas de manejo que permitan generar un mosaico de diferentes usos del suelo en los que la cobertura de bosques maduros y secundarios sea importante.

La *MPC* de diversos rasgos funcionales estudiados varió independientemente del porcentaje de cobertura de bosque remanente, lo que sugiere que diferentes arreglos funcionales pueden determinar niveles similares de funciones y servicios ecosistémico. La disminución de la diversidad funcional implicó la reducción de la complementariedad funcional y un aumento en la redundancia de especies con estrategias adquisitivas a medida que se reduce la cobertura de bosques en el paisaje. Esta tendencia implica la pérdida de especies con rasgos importantes para las funciones y servicios ecosistémicos asociadas. En particular, dicha pérdida podría tener consecuencias negativas para la productividad del ecosistema forestal, para su resistencia a la invasión de especies, para la robustez de las comunidades de árboles a disturbios, para el almacenamiento de carbono por unidad de superficie cubierto por árboles y para la variedad de oferta de recursos alimenticios para herbívoros así como para la fauna frugívora (y sus potenciales consecuencias para la regeneración de bosques en campos abandonados).

# LITERATURA CITADA

---

Aquino, S., 2009. Impactos humanos en la provisión de servicios ecosistémicos por bosques tropicales muy húmedos: un enfoque de ecología funcional. Tesis de maestría. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Costa Rica. 96 p.

Álvarez, E., Benítez, D., Velásquez, C., Cogollo, A., 2013. Densidad básica del fuste de árboles del bosque seco en la costa caribe de Colombia. *Intropica.*, 8, 17-28

Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Humans Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.

Balvanera, P., Arias-González, J.E., Rodríguez-Estrella, R., Almeida-Leñero, L., Schmitter-Soto, J.J. (Eds.), 2016. Una mirada al conocimiento de los ecosistemas de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México. 441 p.

Banks-Leite, C., Pardini, R., Tambosi, L.R., Pearse, W.D., Bueno, A.A., Bruscagin, R.T., Condez, T.H., Dixó, M., Igari, A.T., Martensen, A.C., Metzger, J.P., 2014. Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. *Science*. 345, 1041–1045.

Bazzaz, S.T.A., Pickett, F.A., 1980. Physiological Ecology of Tropical Succession: A Comparative Review. *Annu. Rev.* 11, 287–310.

Brown, S., 1997. Estimating Biomass and Biomass Change of Tropical Forests: a Primer. FAO Forestry Paper - 134. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome.

Bueno, R.S., Guevara, R., Ribeiro, M.C., Culot, L., Bufalo, F.S., Galetti, M., 2013. Functional Redundancy and Complementarities of Seed Dispersal by the Last Neotropical Megafrugivores. *PLoS One* 8.

Cabrera-Guerrero, M.A., 1992. Algunas características tecnológicas de diez maderas tropicales en Chiapas. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma Chapingo. México. 101 p.

Camargo-Sanabria, A.A., Mendoza, E., 2016. Interactions between terrestrial mammals and the fruits of two neotropical rainforest tree species. *Acta Oecologica* 73, 45–52.

Carabias, J., Meli, P., Hernández, G., 2012. Evaluación de los impactos de proyectos de desarrollo sustentable sobre la reducción del cambio de uso de suelo en ejidos de Marqués de Comillas, Chiapas. Coordinación del Programa de Cambio Climático. UNAM-INE. D.F. México. 122 p.

Casanoves, F., 2012. Evaluación de la diversidad funcional [WWW Document]. file:///C:/Users/L/Downloads/Fernando

Casanoves, F., Pla, L., Di Rienzo, J.A., Díaz, S., 2011. FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods Ecol. Evol.* 2, 233–237.

Challenger, A., Dirzo, R., 2009. Factores de cambio y estado de la biodiversidad en Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. CONABIO, México, pp. 37-73

Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., Díaz, S., 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234–42.

Chave, J., 2005. Measuring wood density for tropical forest trees. A field manual for the CTFSS sites. France.

Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G., Zanne, A.E., 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.* 12, 351–366.

Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M.S., Delitti, W.B.C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P.M., Goodman, R.C., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., Mugasha, W.A., Muller-Landau, H.C., Mencuccini, M., Nelson, B.W., Ngomanda, A., Nogueira, E.M., Ortiz-Malavassi, E., Péliissier, R., Ploton, P., Ryan, C.M., Saldarriaga, J.G., Vieilledent, G., 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Glob. Chang. Biol.* 20, 3177–3190.

Chazdon R.L., 2014. *Second Growth: The Promise of Tropical Forest Regeneration in an Age of Deforestation*. University of Chicago Press. 472 p.

Chazdon, R.L., Harvey, C.A., Komar, O., Griffith, D.M., Ferguson, B.G., Mart, M., 2009. Beyond Reserves: A Research Agenda for Conserving Biodiversity in Human-modified Tropical Landscapes. *Biotropica* 41, 142–153.

CONAGUA. 2014. Estaciones Meteorológicas Automáticas (EMAS). México. <http://smn.cna.gob.mx/es/emas>

Cordero, J., Boshier, D., (eds). 2003, *Árboles de Centroamérica: un manual para extensionistas*. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Oxford, Reino Unido. 1079 p.

Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Steege, H. Ter, Morgan, H.D., Heijden, M.G. a. Van Der, Pausas, J.G., Poorter, H., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51, 335.

Christensen, N.L., Bartuska, A.M., Brown, J.H., Carpenter, S., Antonio, C.D., Francis, R., Franklin, J.F., Macmahon, J.A., Noss, R.F., Parsons, D.J., Peterson, C.H., Turner, M.G., Woodmansee, R.G., Applications, S.E., Aug, N., Brown, J.H., Antonio, C.D., Franklin, J.F., 1996. The Report of the Ecological Society of America Committee on the Scientific Basis for Ecosystem Management. *Ecol. Appl.* 6, 665–691.

Croat, T., 1978. *Flora de Barro Colorado Island*. Standford University Press. Standford. 956 p.

Davidse G, Sousa SM, Knapp S., Chiang CF (eds.) 2009+. *Flora Mesoamericana*. Universidad Nacional Autónoma de México-Missouri Botanical Garden. México D.F.-St. Louis, Missouri. <http://www.tropicos.org/Project/FM>

de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., Berg, M.P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., da Silva, P.M., Potts, S.G., Sandin, L., Sousa, J.P., Storkey, J., Wardle, D.A., Harrison, P.A., 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodivers. Conserv.* 19, 2873–2893.

Dehling, D.M., Fritz, S.A., Töpfer, T., Päckert, M., Estler, P., Böhning-Gaese, K., Schleuning, M., 2014. Functional and phylogenetic diversity and assemblage structure of frugivorous birds along an elevational gradient in the tropical Andes. *Ecography (Cop.)*. 37, 1047–1055.

del Val y Boege (Coord.) 2012. *Ecología y evolución de las interacciones bióticas*. Fondo de Cultura Económica. México. 275 p.

Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F.S., Tilman, D., 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biol.* 4, 1300–1305.

Díaz, S., Lavorel, S., Chapin, F.S., Paula, I.I.I., Diego, A.T., Karl, E.G., 2007. Functional diversity – at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters. *Change*. Chapter 7. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer Berlin Heidelberg.

Durán, E., Galicia, L., Pérez, G.E., Zambrano, L., 2002. El paisaje en ecología. *Ciencias* 67, 44–50.

Estrada, A., Coates-estrada, R., Vazquez-yanes, C., 1984. Observations on Fruiting and Dispersers of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 16, 315–318.

FAO. 2002. *Los árboles fuera del bosque. Hacia una mejor consideración*. Roma.

FAO. 2016. *El Estado de los bosques del mundo 2016. Los bosques y la agricultura: desafíos y oportunidades en relación con el uso de la tierra*. Roma.

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J.P., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630–2637.

Gómez-Aparicio, L., Avila, J.M., Cayuela, L., 2013. Métodos de máxima verosimilitud en ecología y su aplicación en modelos de vecindad. *Ecosistemas* 22, 12–20.

Gómez-Pompa, A., Kromer, T., Castro-Cortés (Coord). 2010. *Atlas de la flora de Veracruz. Un patrimonio natural en peligro*. Gobierno del estado de Veracruz, Universidad Veracruzana. 528 p.

Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J. Ecol.* 86, 902–910.

Guariguata, M.R., Ostertag, R., 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *For. Ecol. Manage.* 148, 185–206.

Hager, A., 2012. The effects of management and plant diversity on carbon storage in coffee agroforestry systems in Costa Rica. *Agroforest Syst.* 86, 159-174

Hammer, O., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4,9

Hartshorn, G. S., 1995. Ecological basis for sustainable development in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 155-175.

Howe, H.E., Smallwood, J., 1982. Ecology of Seed Dispersal. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13, 201–228.

Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Morales, M., Cornejo-Tenorio, G., 2015, Frutos y semillas del bosque tropical perennifolio. Región de Los Tuxtlas. Veracruz. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 348 p.

Ibarra-Manríquez, G., Sinaca, C.S., 1996, Estación de biología tropical "Los Tuxtlas" Veracruz, México: Lista florística comentada (Mimosaceae e Verbenaceae). *Rev. Biol. Trop.* 44, 41-60

Instituto Nacional de Ecología. 2000. Programa de Manejo. Reserva de la Biósfera Montes Azules. México. 257p.

Jamangapé G. 2014. Comunicación personal

Lascurain, M., Angeles, A.G., Escalona, O.F., Ordoñez, C.V.R., Ambrosio, M., Avedaño, S., 2007. Características anatómicas y mecánicas de la madera de *Oecopetalum mexicanum*. *Madera y bosques* 13, 83-95

Laurance, W.F., Ferreira L.V., Rankin-de Merona J.M., Laurance S.G. 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology.* 79, 2032-2040

Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, P.C., Gascon, C., Bierregaard, R.O., Laurance, S.G., Sampaio, E., 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. *Conserv. Biol.* 16, 605–618.

Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J.J.H.C., Garnier, E., Harrison, S.P., McIntyre, S., Pausas, J.G., Pérez-Harguindeguy, N., Roumet, C., Urcelay, C., Catherine, N.P., Carlos, R., 2007. Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? In: *Terrestrial Ecosystems in a Changing World. The IGBP Series, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.* pp. 149–160.

Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16, 545–556.

Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., Forbes, T., 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol. Evol.* 12, 474–478.

Lepš, J., de Bello F., Lavorel, S., Berman, S., 2006, Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia* 78, 481–501

Levey, D.J., Silva, W.R., Galetti, M., (Eds), 2002. Seed Dispersal and Frugivory: ecology, evolution and conservation, *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation.* CABI Publishing, Sao Paulo, Brazil. 511 p.

Lobova, A.T., Geiselman, K.C., Mori, A.S., 2009. Seed dispersal by bats in the neotropics. *The New York Botanical Garden.* USA. 465 p.

Lohbeck, M., 2014. Functional ecology of tropical forest recovery. Tesis de doctorado. Wageningen University. Países Bajos. 224 p.

Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J.A., Poorter, L., Bongers, F., 2015. Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are similar but differ in their consequences for succession. *PLoS One* 10, 1–15.

Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J.A., Paz, H., Pérez-García, E.A., Romero-Pérez, I.E., Tauro, A., Bongers, F., 2013. Sucesional changes in functional composition dry and wet tropical forest. *Ecol. Soc. Am.* 94, 1211–1216.

Lohbeck, M., Poorter, L., Martínez-Ramos, M., Rodríguez-Velázquez, J., van Breugel, M., Bongers, F., 2014b. Changing drivers of species dominance during tropical forest succession. *Funct. Ecol.* 28, 1052–1058.

Loreau, M., Downing, a., Emmerson, M., Gonzalez, a., Hughes, J., Inchausti, P., Joshi, J., Norberg, J., Sala, O., 2002. A new look at the relationship between diversity and stability. *Biodivers. Ecosyst. Funct. Synth. Perspect.* 283.

Machado-neto, A., Brandao, S.C.F., 2015. Densidade e poder calorífico como base para prevenção de incendios florestais sob linhas de transmissão. *Nativa, Sinop*, 3, 09-15

Magnago, L.F.S., Edwards, D.P., Edwards, F. a., Magrach, A., Martins, S. V., Laurance, W.F., 2014. Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *J. Ecol.* 102, 475–485.

Martínez, C.J.L., Martínez-Pinillos, C.E., 1996. Características de maquinado de 32 especies de madera. *Madera y Bosques* 2, 45-61.

Martínez-Ramos, M. 2008. Grupos funcionales, en *Capital natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO. México. pp. 365-412.

Martínez-Ramos, M., Pingarroni, A., Rodríguez-Velázquez, J., Toledo-Chelala, L., Zermeño-Hernández, I., Bongers, F., 2016. Natural forest regeneration and ecological restoration in human-modified tropical landscapes. *Biotropica* 48, 745–757.

Martín-López, B., González, J., Díaz, S., Castro, I., García-Llorente, M., González, J.A., 2007. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. *Ecosistemas* 16, 69–80.

Mason, N.W., Carswell, F.E., Richardson, S.J., Burrows, L.E., 2011. Leaf palatability and decomposability increase during a 200-year-old post-cultural woody succession in New Zealand. *J. Veg. Sci.* 22, 6–17.

Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B., 2005. Functional richness, functional and functional evenness divergence: the primary of functional components diversity. *Oikos* 111, 112–118.

Mason, W.H.N., MacGillivray, K., Steel, J.B., Wilson, J.B., 2003. An index of functional diversity. *J. Veg. Sci.* 14, 571–578.

Melo, F.P.L., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M., Tabarelli, M., 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends Ecol. Evol.* 28, 462–8.

Mendoza, E., Camargo, A., 2014. Interacciones entre plantas y mamíferos un elemento clave para conservar la diversidad de las selvas. *Biodiversitas* 115, 1–6.

Milcu, A., Eugster, W., Bachmann, D., Guderle, M., Roscher, C., Gockele, A., Landais, D., Ravel, O., Gessler, A., Lange, M., Ebeling, A., Weisser, W.W., Roy, J., Hildebrandt, A., Buchmann, N.,



2016. Plant functional diversity increases grassland productivity- related water vapor fluxes: an Ecotron and modeling approach. *Ecol. Soc. Am.* 97, 2044–2054.

Mouillot, D., Mason, W.H.N., Dumay, O., Wilson, J.B., 2005. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia* 142, 353–359.

Muggeo, M.R.V., 2015. Package segmented. Regression Models with Breakpoints/Changepoints Estimation. Versión 0.5-1.4. <https://cran.r-project.org/web/packages/segmented/segmented.pdf>

Murphy T, Lau T. A. 2008. Manejo de valores atípicos. Cómo se evalúa un valor aberrante o inconsistente único. Standardizations news. ASTM International. [http://www.astm.org/SNEWS/SPANISH/SPND08/datapoints\\_spnd08.html](http://www.astm.org/SNEWS/SPANISH/SPND08/datapoints_spnd08.html)

Naeem, S., Wright, J.P., 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecol. Lett.* 6, 567–579.

Onoda, Y., Westoby, M., Adler, P.B., Choong, A.M.F., Clissold, F.J., Cornelissen, J.H.C., Díaz, S., Dominy, N.J., Elgart, A., Enrico, L., Fine, P.V. a, Howard, J.J., Jalili, A., Kitajima, K., Kurokawa, H., McArthur, C., Lucas, P.W., Markesteijn, L., Pérez-Harguindeguy, N., Poorter, L., Richards, L., Santiago, L.S., Sosinski, E.E., Van Bael, S. a, Warton, D.I., Wright, I.J., Wright, S.J., Yamashita, N., 2011. Global patterns of leaf mechanical properties. *Ecol. Lett.* 14, 301–12.

Palacios, E., 2006, Ficha técnica de *Bravaisia integerrima*. Cuarenta y ocho especies de la flora de Chiapas incluidas en el PROY-NOM-059- ECOL-2000. Instituto de Historia Natural y Ecología. Bases de datos. SNIB CONABIO. Proyecto No. W008. México. D. F.

Pennington, D.T., Sarukhán, J., 2005, Árboles tropicales de México. Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica. 3ra ed. México DF. 523 p.

Perez D, Espinoza R, Masís A, Guadamuz A, Chavarría F. 1998. Species Page de *Lonchocarpus guatemalensis* (Fabaceae), 20 mayo 1998. Species Home Pages, Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica. [http://www.acguanacaste.ac.cr/paginas\\_especie/plantae\\_online/magnoliophyta/fabaceae/lonchocarpus\\_guatemalensis/l\\_guatemalensis20may98/l\\_guatemalensis20may98.html](http://www.acguanacaste.ac.cr/paginas_especie/plantae_online/magnoliophyta/fabaceae/lonchocarpus_guatemalensis/l_guatemalensis20may98/l_guatemalensis20may98.html)

Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., Vos, A.C. de, Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., Steege, H. ter, Heijden, M.G.A. van der, Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M. V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., 2013. New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 23, 167–234.

Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol. Lett.* 9, 741–758.

Pingarroni A. 2014. Comunicación personal.

Pingarroni, A.A., en proceso. Diversidad de árboles en una región tropical antropizada. Una paisajística. Tesis de maestría. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

- Pla, L., Casanoves, F., Di Rienzo, J., 2012. Quantifying Functional Biodiversity. Springer Science & Business Media.
- Poorter, H., Garnier, E., 1999. Ecological significance of relative growth rate and its components, en in Pugnaire I.F., Valladares, F., (eds). Handbook of Functional Plant Ecology. Marcel Dekker. New York. 81-120
- Poorter, L., Bongers, F., 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87, 1733–43.
- R Core Team, 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rasband, W.S., 2008. ImageJ. US National Institutes of Health, Bethesda.
- Reich, P.B., 2014. The world-wide “fast–slow” plant economics spectrum: a traits manifesto. *J. Ecol.* 102, 275–301.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S., 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 94, 13730–4.
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M., Walters, M.B., 2003. The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. *Int. J. Plant Sci.* 164, S143–S164.
- Rodríguez, V.J., Sinaca, C.P, Jamangapé, G.G., 2009. Frutos y semillas de árboles tropicales de México. INE-SEMARNAT. México. 119 p.
- Salgado-Negret, B. (Ed.), 2016. La Ecología Funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C. Colombia. 236p.
- Sánchez-Garfias, B., Ibarra-Manríquez, G., González-García, L., 1991. Manual de identificación de frutos y semillas anemócoros de árboles y lianas de la Estación "Los Tuxtlas", Veracruz, México. Cuadernos 12. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 86p.
- Sarmiento, F.O., 2001. Diccionario de Ecología de Paisajes, Conservación y Desarrollo Sustentable para Latinoamérica. Editorial Abya-Yala. Ecuador.
- SAS Institute Inc. 2015. Using JMP 12. Cary, NC: SAS Institute Inc
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., Argillier, C., 2010. A user’s guide to functional diversity indices. *Ecol. Monogr.* 80, 469–484.
- Schuller E, Martínez-Ramos M, H.P., 2013. Radial Gradients in Wood Specific Gravity, Water and Gas Content in Trees of a Mexican Tropical Rain Forest. *Biotropica* 45, 1–8.
- Singh, D.K.A., Bird, P.R.A., Saul, G.R.A., 2003. Maximising the use of soil water by herbaceous species in the high rainfall zone of southern Australia : a review. *Aust. J. Agric. Res.* 677–691.
- Sotomayor, C.J.R., Maldonado, H.S.A., 2012. Características elásticas de maderas mexicanas. Tesis de maestría. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México. 78p

- Sundstrom, S.M., Allen, C.R., Barichievy, C., 2012. Species, Functional Groups, and Thresholds in Ecological Resilience. *Conserv. Biol.* 26, 305–314.
- Tamarit-Urias, J.C., 1996. Determinación de los índices de calidad de pulpa para papel de 132 maderas latifoliadas. *Madera y Bosques* 2, 29-41.
- Tauro, A., 2013. Sucesión y dimensiones ecológicas en bosques tropicales secundarios. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 100 p.
- Tejeda Cruz, C., Márquez Rosano, C., 2006. Apropiación territorial y aprovechamiento de recursos forestales en la comunidad Frontera Corozal, Selva Lacandona, Chiapas, México. *Rev. Geogr. Agrícola* 37, 79–95.
- Thompson, I., 2011. Biodiversidad, umbrales ecosistémicos, resiliencia y degradación forestal. *Unasyuva* 62, 25–30.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., Lehman, C., 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*. 294, 843–845.
- Torralba, M., 2012. Análisis de la variación de la diversidad funcional en los principales usos del suelo en sierra morena. Tesis Master. Universidad Autónoma de Madrid-Universidad Complutense de Madrid. España.
- Van der Pijl, L., 1982. Principles of Dispersal in Higher Plants, 3ra ed. Springer -Verlag Berlin Heidelberg. New York. 214 p.
- Venables, W.N., Ripley, B.D., 2002, Modern Applied Statistics with S. 4ta ed. Springer.
- Veraart, A.J., Faassen, E.J., Dakos, V., van Nes, E.H., Lürling, M., Scheffer, M., 2012. Recovery rates reflect distance to a tipping point in a living system. *Nature* 481, 357–9.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional ! *Oikos* 116, 882–892.
- Walker, B., Holling, C.S., Carpenter, S.R., Kinzig, A., 2004. Resilience, Adaptability and Transformability in Social – ecological Systems. *Ecol. Soc.* 9.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., Villar, R., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821–827.
- Yates, M.J., Verboom, G.A., Rebelo, A.G., Cramer, M.D., 2010. Ecophysiological significance of leaf size variation in Proteaceae from the Cape Floristic Region 485–492.
- Zanne, A.E., López-González G., Coomes, D.A., Ilic, J., Jansen. S., Lewis, S.L., Miller, R.B., Swenson, N.G., Wiemann. M.C., Chave, J., 2009 Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum. Dryad Digital Repository. doi:10.5061/dryad.234

Zhang, J., Fan, L., Li, M., 2012. Functional diversity in plant communities: Theory and analysis methods. *African J. Biotechnol.* 11, 1014–1022.

# ANEXOS

**Cuadro I.** Número de especies dominantes y el porcentaje de dominancia por paisaje

	Cobertura de bosque maduro (%)										
	100	80	67	63	36	23	17	17	13	10	7
Especies dominantes	14	9	11	18	10	16	10	24	10	12	5
% de biomasa de especies dominantes en el paisaje	80.9	80.3	81.5	80	81.2	80.6	81.0	80.3	80.7	81.6	88.3
Total de especies en el paisaje	111	84	73	85	73	85	85	77	61	64	16

**Cuadro II.** Valores de rasgo de en distintos rasgos funcionales de especies arbóreas dominantes en paisajes de Marqués de Comillas, Chiapas, México. Área foliar (*AF*), área foliar específica (*AFE*), contenido de materia seca (*CMS*), grosor de la hoja (*GH*), densidad de madera (*DM*), síndrome de dispersión (*SD*).

ESPECIE	FAMILIA	AF (cm <sup>2</sup> )	AFE (cm <sup>2</sup> /g)	CMS (mg/g)	GH (mm)	DM (g/cm <sup>3</sup> )	SD (0: abiótico 1: biótico)
1 <i>Albizia leuocalyx</i>	Leguminosae	780.96	175.7	464.08	0.1	0.52	0
2 <i>Ampelocera hottlei</i>	Ulmaceae	122	118	425.16	0.2	0.66	1
3 <i>Astronium graveolens</i>	Anacardiaceae	119	121.2	480	0.08	0.82	0
4 <i>Blepharidium guatemalense</i>	Rubiaceae	285.37	120.78	305.57	0.17	0.5	0
5 <i>Bravaisia integerrima</i>	Acanthaceae	210.55	128.19	292.32	0.16	0.43	0
6 <i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae	56.9	124.4	467.7	0.12	0.7	1
7 <i>Brosimum guianense</i>	Moraceae	31	159.4	434.43	0.13	0.87	1
8 <i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae	336.8	134	250	0.2	0.41	1
9 <i>Calophyllum brasiliense</i>	Clusiaceae/Guttiferae	65.3	141.6	388.93	0.17	0.61	1
10 <i>Cassipourea guianensis</i>	Rhizophoraceae	146.8	81.8	518.71	0.21	0.74	1
11 <i>Castilla elastica</i>	Moraceae	669.98	158.97	334.9	0.12	0.34	1
12 <i>Cecropia peltata</i>	Cecropiaceae	2506	141.1	381.3	0.16	0.24	1
13 <i>Ceiba pentandra</i>	Bombacaceae	205	130.61	402.41	0.22	0.29	0
14 <i>Clethra macrophylla</i>	Clethraceae	138.69	107.24	357.47	0.15	0.4	0
15 <i>Cojoba arborea</i>	Leguminosae	748.17	141.12	455.91	0.17	0.64	1
16 <i>Cordia bicolor</i>	Boraginaceae	80.82	77.71	546.42	0.2	0.56	1
17 <i>Dalbergia glabra</i>	Leguminosae	164	145.8	410.57	0.2	0.88	0
18 <i>Dialium guianense</i>	Leguminosae	91.2	240	358.33	0.13	0.76	1
19 <i>Erblichia odorata</i>	Turneraceae	41.74	143.5	308	0.15	0.55	0

20	<i>Ficus maxima</i>	Moraceae	118.67	150.67	287.24	0.14	0.49	1
21	<i>Gliricidia sepium</i>	Leguminosae	110.9	202.3	239.94	0.1	0.64	0
22	<i>Guarea glabra</i>	Meliaceae	78	172.9	367.24	0.13	0.51	1
23	<i>Handroanthus guayacan</i>	Bignoniaceae	635.18	109.56	431.92	0.15	0.85	0
24	<i>Hirtella americana</i>	Chrysobalanaceae	56	91.64	448.68	0.28	0.71	1
25	<i>Inga vera</i>	Fabaceae	500.71	125.31	511.95	0.11	0.59	1
26	<i>Licania hypoleuca</i>	Chrysobalanaceae	31.4	139.34	516.26	0.13	0.86	1
27	<i>Licania platypus</i>	Chrysobalanaceae	248.82	106.56	447.88	0.2	0.57	1
28	<i>Lonchocarpus cruentus</i>	Leguminosae	194.7	114.09	389.81	0.21	0.46	0
29	<i>Luehea sp</i>	Malvaceae	136.34	111.37	470.16	0.14	0.67	0
30	<i>Luehea speciosa</i>	Malvaceae	167.92	144.22	470.66	0.1	0.67	0
31	<i>Oecopetalum greenmanii</i>	Icacinaceae	55.13	124.26	518.05	0.1	0.7	1
32	<i>Oreopanax peltatus</i>	Araliaceae	2264.7	149.6	286.92	0.22	0.37	1
33	<i>Ormosia isthmensis</i>	Leguminosae	822.11	84.21	471.57	0.16	0.65	0
34	<i>Pachira aquatica</i>	Bombacaceae	761.24	102.83	347.69	0.21	0.4	0
35	<i>Pithecellobium macrandrium</i>	Fabaceae	161.96	111.75	527.7	0.15	0.63	1
36	<i>Pouteria durlandii</i>	Sapotaceae	189.82	94.78	480.83	0.16	0.8	1
37	<i>Pouteria sapota</i>	Sapotaceae	446.64	113.81	408.13	0.13	0.81	1
38	<i>Pseudolmedia glabrata</i>	Moraceae	137.64	164.93	415.57	0.1	0.7	1
39	<i>Pterocarpus rohrii</i>	Fabaceae	572.86	211.37	355.02	0.07	0.45	0
40	<i>Schizolobium parahyba</i>	Leguminosae	2868.68	162.55	403.15	0.11	0.44	0
41	<i>Spondias mombin</i>	Anacardiaceae	291.84	188.71	304.8	0.12	0.38	1
42	<i>Spondias radlkoferi</i>	Anacardiaceae	430.5	138	260.95	0.21	0.35	1
43	<i>Talisia oliviformis</i>	Sapindaceae	272.57	152.3	410.04	0.12	0.87	1
44	<i>Terminalia amazonia</i>	Combretaceae	22.2	99.92	448.96	0.23	0.64	0
45	<i>Trichospermum mexicanum</i>	Tiliaceae	84.9	166.63	378.13	0.17	0.24	0
46	<i>Trophis racemosa</i>	Moraceae	82.08	146.61	422.82	0.12	0.71	1
47	<i>Vatairea lundellii</i>	Leguminosae	350.9	190.3	394.57	0.11	0.64	0
48	<i>Virola koschnyi</i>	Myristicaceae	224.4	161.01	337.03	0.1	0.42	1
49	<i>Vitex sp</i>	Lamiaceae	96.84	98.02	518.14	0.16	0.71	1
50	<i>Vochysia guatemalensis</i>	Vochysiaceae	80.46	107.35	293.5	0.21	0.37	0
51	<i>Zanthoxylum acuminatum</i>	Rutaceae	1603.19	112.34	434.9	0.14	0.41	1
52	<i>Zanthoxylum riedelianum</i>	Rutaceae	690.8	107.7	447.68	0.22	0.48	1

**Cuadro III.** Porcentajes de cobertura de los usos de suelo por paisaje. Bosque maduro (*BM*), bosque secundario (*BS*), bosque remanente (*BR* = suma de porcentajes de cobertura de bosque maduro y bosque secundario), campos agropecuarios (*CA*).

<b>SITIO</b>	<b>% BM</b>	<b>% BS</b>	<b>% BR</b>	<b>% CA</b>
Pico de Oro	7	0	7	93
Playón 1	10	30	40	60
Gilberto	13	7	20	80
La Escolar	17	10	27	73
Flor de Marqués	17	30	47	53
Playón 2	23	30	53	47
Reforma 2	36	7	43	57
Reforma	63	30	93	7
Belizario Domínguez	67	0	67	33
Reforma 3	80	3	83	17
Montes Azules	100	0	100	0