



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD

**RESPUESTA DE LA DIVERSIDAD TAXONÓMICA Y FUNCIONAL DE BRINZALES A LOS
CAMBIOS EN LA COMPOSICIÓN Y CONFIGURACIÓN ESPACIAL DEL PAISAJE EN
BOSQUES TROPICALES FRAGMENTADOS**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

RICARD ARASA GISBERT

TUTOR PRINCIPAL:

DR. VÍCTOR ARROYO RODRÍGUEZ

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN, JUNIO, 2021



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD IIES - Morelia

OFICIO CPCB/485/2021

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **22 de febrero de 2021**, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS**, del estudiante **ARASA GISBERT RICARD**, con número de cuenta **518491273** con la tesis titulada **“RESPUESTA DE LA DIVERSIDAD TAXONÓMICA Y FUNCIONAL DE BRINZALES A LOS CAMBIOS EN LA COMPOSICIÓN Y CONFIGURACIÓN ESPACIAL DEL PAISAJE EN BOSQUES TROPICALES FRAGMENTADOS”**, realizada bajo la dirección del **DR. VÍCTOR ARROYO RODRÍGUEZ**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. FRANCISCO JAVIER LABORDE DOVALÍ
Vocal: DR. JUAN MANUEL DUPUY RADA
Vocal: DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ
Vocal: DRA. MARÍA DEL CONSUELO BONFIL SANDERS
Secretario: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 25 de mayo de 2021

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



Agradecimientos institucionales

- Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por darme las herramientas necesarias para poder formarme como Doctor en Ciencias.
- Al Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad por todo el apoyo académico y logístico que me ha brindado.
- Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme la beca de doctorado, sin la cual no hubiera sido posible realizar esta tesis.
- Al Proyecto SEP-CONACYT (2015-253946) por el apoyo económico recibido para el trabajo de campo.
- A mi tutor, Víctor Arroyo Rodríguez, por todo su apoyo y sus enseñanzas a lo largo de mi formación como Doctor en Ciencias.
- A los miembros del Comité Tutoral, Jorge Meave y Miguel Martínez Ramos, por todos sus consejos y comentarios, que sin duda contribuyeron a mejorar esta tesis.

Agradecimientos personales

A mi familia, especialmente a mi padre Xavi, a mi hermana Sylvia, a mi madre Mila, a mi abuela Emilia y a mi pareja Maya, por siempre apoyarme y estar en los momentos buenos y malos, por estar siempre dispuestos a llevarme de la mano para superar cualquier dificultad y por impulsarme paso a paso en este proceso personal, académico y profesional. Creísteis siempre en mí. Esta tesis también es vuestra. *Us estimo*.

A mis amigos Bel, Xavi, Nando, Alex y Pau, quienes, a pesar de vivir en otro continente, siempre confiaron en mí y me apoyaron desde la distancia, demostrando que la amistad no entiende de fronteras. A David, Dahl, Alex y Gual, por compartir conmigo desde el inicio este bonito camino de la biología y la ecología, y por estar ahí siempre apoyándome y creyendo en mí.

A mi tutor, Víctor, por confiar en mí desde la primera vez que nos conocimos y darme la oportunidad de integrarme a su laboratorio. Porque estuvo guiándome en todo momento, dándome consejos muy valiosos, ofreciéndome su amistad, calidez, alegría y cercanía y por mostrarme esas características académicas que hacen de él un investigador excepcional.

A Jorge Meave, por ir más allá de su responsabilidad como miembro del comité tutor y ofrecerme su cercanía, amistad, buen humor y sus excelentes conocimientos.

A mis compañeros de laboratorio (fragmentados), por todo el apoyo que he recibido siempre que lo he necesitado, por sus conocimientos, por el trabajo en equipo y por el esfuerzo y colaboraciones que han ido surgiendo durante esta trayectoria. Especial mención a mis colegas Carmen y Martín, por su amistad y por haber compartido conmigo bonitos momentos.

Al Herbario Nacional, especialmente a Esteban Martínez, Angélica Ramírez Roa, Alberto Reyes y Gilda Ortiz, por recibirme tan amablemente durante mi estancia, por ayudarme desinteresadamente en la identificación de decenas de especies y por mostrarme su gran calidad humana. Indudablemente, su experiencia en la identificación fue vital para mi tesis doctoral.

A mis guías de campo Santiago Sinaca y Gilberto Jamangapé, por ayudarme en la identificación de centenares de especies tropicales. Sin vuestra ayuda, esta tesis no hubiera sido posible. Gracias Gilberto por tu enorme cercanía y bondad, por compartirme un pedacito de tu vida y por las interminables horas en campo que, con tus historias, hacías menos duras y más amenas. Las aventuras que vivimos en esos 5 meses de campo quedarán grabadas en mi memoria para siempre.

Por último, quiero agradecer enormemente a los 60 propietarios de los fragmentos de Los Tuxtlas, Marqués de Comillas y Norte de Chiapas en los que tuve el placer de trabajar. Nunca nadie me puso ningún impedimento por trabajar en sus tierras, y muchos de ellos se interesaban por mi investigación e incluso se ofrecían a ayudarnos. Sin sus fragmentos, esta tesis tampoco hubiera sido posible.

"Destruir las selvas tropicales para obtener dinero es como usar una obra de arte del Renacimiento para hacer fuego para preparar comida".

E. O. Wilson

Índice

| | | |
|------------------------|--|-----|
| Lista de figuras | v | |
| Lista de tablas | xii | |
| Resumen | 1 | |
| Abstract..... | 4 | |
| Capítulo 1 | Introducción general | 7 |
| | Objetivos | 17 |
| | Métodos generales | 18 |
| Capítulo 2 | El debate sobre los efectos de la fragmentación del hábitat: causas y consecuencias..... | 34 |
| Capítulo 3 | Regeneración de plantas leñosas en fragmentos de bosque tropical húmedo: estructura de la comunidad y nuevos registros para Chiapas, Tabasco y México..... | 58 |
| Capítulo 4 | Tree recruitment failure in old-growth forest patches across human-modified rainforests | 104 |
| Capítulo 5 | La pérdida de bosque y las matrices abiertas reducen la diversidad funcional y algunos atributos clave para la regeneración forestal en paisajes tropicales deforestados | 155 |
| Capítulo 6 | Discusión general y conclusiones | 190 |

Lista de figuras

Capítulo 1

Figura 1. Variación de los dos componentes de la estructura del paisaje (i.e. composición y configuración) con respecto al incremento de la heterogeneidad espacial. Cada cuadro representa un paisaje, y los colores dentro de éstos representan distintas coberturas terrestres. Un incremento de la heterogeneidad composicional implica un aumento en el número de coberturas distintas en el paisaje y, al mismo tiempo, una reducción de la cantidad relativa ocupada por cada cobertura (figuras a y c o b y d). Por otro lado, un incremento de la heterogeneidad configuracional implica un aumento en el número de parches de cada cobertura y/o una distribución diferente de éstas en el paisaje (figuras a y b o c y d). Modificado de Fahrig et al. 2011.

Figura 2. Comunidad leñosa en regeneración (i.e. brinzales) de un fragmento forestal en el Norte de Chiapas.

Figura 3. Esquema conceptual, basado en la literatura, en el que se muestran algunos (no todos) los posibles efectos esperados de las métricas del paisaje (en verde) sobre algunos procesos ecológicos (en rojo) que influyen sobre la diversidad de brinzales (particularmente en especies especialistas de bosque) en paisajes fragmentados. Los procesos ecológicos influyen, a su vez, sobre diferentes mecanismos (en amarillo) que, conjuntamente, pueden causar la limitación en el reclutamiento. Las flechas continuas indican relaciones positivas entre las variables (i.e. el aumento de una variable ocasiona el aumento de la otra), mientras que las flechas punteadas indican una relación negativa (i.e. el aumento de una variable causa la disminución de la otra).

Figura 4. Localización de los fragmentos de estudio (círculos rojos) en las regiones de Marqués de Comillas (A), Los Tuxtlas (B) y Norte de Chiapas (incluyendo un fragmento en el estado de Tabasco; C).

Figura 5. El interior de los fragmentos de bosque maduro de Marqués de Comillas destaca por su diversidad de estratos y de especies de plantas, como el de la imagen A. El paisaje predominante de la región es un conjunto heterogéneo de coberturas (imagen B), entre las que destacan fragmentos de bosque primario y secundario (en el fondo de la imagen) y cultivos (al frente de la imagen). Fotos tomadas por Ricard Arasa Gisbert.

Figura 6. (A) La mayoría de fragmentos en Los Tuxtlas son pequeños y se encuentran relativamente aislados, como el de la imagen A. La matriz de Los Tuxtlas está compuesta en gran parte por potreros y cultivos, separados entre ellos por cercas vivas y salpicados por algunos árboles aislados (imagen B). Fotos tomadas por Ricard Arasa Gisbert.

Figura 7. En la región del Norte de Chiapas, la mayoría de fragmentos de bosque maduro remanentes son deforestados para crear pastizales para el ganado (A). A pesar de la escasa cobertura forestal restante, en la región aún habitan importantes dispersores como el mono aullador (B). Fotos tomadas por Ricard Arasa Gisbert.

Capítulo 2

Figura 1. Las principales causas y consecuencias del debate acerca de los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la biodiversidad. El debate es causado por diferencias en la definición y conceptualización de la fragmentación, las cuales provocan que los estudios utilicen diferentes metodologías de análisis. En conjunto, estas diferencias tienen importantes consecuencias teóricas y aplicadas.

Figura 2. Diseños de muestreo en estudios que definen la fragmentación como proceso y como patrón. Los estudios que definen la fragmentación como proceso suelen evaluarla a diferentes escalas espaciales. En los estudios a escala de sitio, la parcela o transecto es la unidad muestral (A). En los estudios a escala de parche, el parche es la unidad muestral, y se evalúan métricas derivadas de la Teoría de Biogeografía de Islas como el tamaño de parche (B). Los estudios a escala de paisaje que miden la fragmentación como un proceso comparan paisajes continuos con paisajes fragmentados, y su tamaño de muestra a escala de paisaje es usualmente $n = 1$ (C). Los estudios que definen la fragmentación como patrón trabajan siempre a escala de paisaje. Eso significa que la variable explicativa (p. ej., fragmentación) es evaluada a nivel de paisaje, si bien la variable respuesta puede ser obtenida en un sitio concreto dentro del parche (estudios sitio-paisaje, D), en todo el parche (estudios parche-paisaje, E) o en todo el paisaje (estudios a escala de paisaje, F). En las mediciones de la fragmentación como patrón a escala de paisaje, la cantidad de hábitat se mantiene constante para controlar su efecto (40% de cantidad de hábitat en todos los paisajes en D, E y F). El recuadro alrededor de los fragmentos representa el paisaje. En verde se muestra el hábitat; en blanco, la matriz de no-hábitat y en marrón, el borde. Los cuadros amarillos representan las unidades muestrales.

Figura 3. Los estudios sobre los efectos de la fragmentación per se concluyen que sus efectos sobre la biodiversidad son en su mayoría débiles, aunque positivos cuando son significativos, resaltando así el gran valor de conservación de los parches de hábitat (A). Sin embargo, el modelo de diseño de reservas clásico, que prioriza parches grandes por encima de los pequeños, puede provocar la desaparición de fragmentos forestales pequeños, como el de la imagen B, para establecer pastizales para el ganado (C y D). Imagen A, paisaje fragmentado de Los Tuxtlas, Veracruz, México; imagen B, fragmento < 5 ha en Los Tuxtlas; imágenes C y D, fragmentos deforestados para establecer pastizales para el ganado en Juárez, Chiapas, México. Fotos tomadas por Ricard Arasa-Gisbert.

Capítulo 3

Figura 1. Localización de los fragmentos de estudio (círculos rojos) en las regiones de Marqués de Comillas, Los Tuxtlas y Norte de Chiapas (incluyendo un fragmento en el estado de Tabasco).

Figura 2. Análisis de ordenación NDMS de 60 fragmentos de estudio en base a la composición de plantas leñosas en regeneración en tres regiones del sureste de México (Marqués de Comillas, en rojo; Los Tuxtlas, en verde; Norte de Chiapas, en azul).

Figura 3. Tres nuevos registros de plantas leñosas: uno para Tabasco (*Coccoloba acuminata*, A), uno para México (*Piper philodendroides*, B) y uno para Chiapas (*Piper phytolaccifolium*, C).

Figura 4. Abundancia relativa (\log_{10}) de especies de plantas leñosas en regeneración en tres regiones tropicales de México. Se indican el factor de equidad (EF) y las especies más abundantes para cada región. * = *singletons* (especies con un sólo individuo); ** = *doubletons* (especies con sólo dos individuos). Nombre de las especies: A. aph., *Aphelandra aurantiaca*; A. div., *Acalypha diversifolia*; A. hot., *Ampelocera hottlei*; B. ali., *Brosimum alicastrum*; B. cos., *Brosimum costaricanum*; C. bif., *Clarisia biflora*; C. mex., *Compsonera mexicana*; F. occ., *Faramea occidentalis*; N. amb., *Necatandra ambigens*; P. adu., *Piper aduncum*, P. arb., *Piper arboreum*; P. def., *Palicourea deflexa*; P. poe., *Psychotria poeppigiana*; R. gua., *Rinorea guatemalensis*.

Figura 5. Densidad de especies de plantas leñosas en regeneración por fragmento (cajas) y por región (números arriba de las cajas), separando las especies generalistas, tolerantes a la sombra y pioneras, en tres regiones tropicales de México. Las diferentes letras indican diferencias significativas entre las cajas (ver texto). La línea horizontal dentro de las cajas representa la mediana, los límites de las cajas

son el primer y el tercer cuartil y los bigotes son el rango (min-máx) de valores. Se excluyen los valores atípicos.

Figura 6. Distribución de *Coccoloba acuminata* Kunth, *Piper philodendroides* Standl. & Steyerm. y *Piper phytolaccifolium* Opiz en toda su área de distribución y en el sitio de estudio.

Capítulo 4

Figure 1. Location of the three study regions in Mexico: Marqués de Comillas (LDR), Los Tuxtlas (IDR) and Northern Chiapas (HDR). The red sites correspond to the focal forest patches and circles indicate the maximum spatial scale considered (1300-m radius). We show in detail one of these sites, including the 13 spatial scales considered in the study and the sampling design used to obtain the data of the response variables.

Figure 2. Effect of composition and configuration landscape metrics on (a) number of species (0D) and (b) number of common species (1D) of sapling old-growth forest specialists and (c) number of species and (d) number of common species of forest generalists in LDR (low-deforestation region), IDR (intermediate-deforestation region) and HDR (high-deforestation region). In each panel, on the x-axis, the length of the bars represent the sum of the Akaike weights ($\sum w_i$), which show the importance of each landscape predictor (FC = Forest Cover, MO = Matrix Openness, PD = Patch Density) on the different response variables. The positive (+) or negative (-) effects of each landscape predictor on each response variable are also shown. The percentage of explained deviance by complete models (pseudo- R^2) is shown in the top of the panels. Landscape predictor bars were removed when the unconditional variance was higher than the model-averaged parameter estimates (see Table S4).

Figure 3. Relationship between the proportion of old-growth forest specialist (OGS) species over the total in each forest site for each region and the two most important landscape metrics: (a) forest cover (%) and (b) matrix openness (%). The blue line shows the predicted estimates from the binomial regression using a generalized linear model. The blue area enclosed by the two red lines represents the 95% confidence interval. The percentage of explained deviance (pseudo- R^2) is shown in the top of the panels. Black points indicate the forest sites in each region (n = 20).

Figure S1. Pearson's correlation between the Hill number of order 1 (1D = exponential of Shannon index) and the Hill number of order 2 (2D = inverse of Simpson index).

Figure S2. Effect of forest cover (FC), matrix openness (MO), and forest patch density (PD) on the expected number of tree sapling species based on a coverage extrapolation procedure (i.e., sample coverage = 1 in all samples), separately assessing species richness (0D) and the Shannon index (1D) of old-growth forest specialists and forest generalists in three rainforest regions with different deforestation level: LDR (low-deforestation region), IDR (intermediate-deforestation region) and HDR (high-deforestation region). In each panel, on the x-axis, the length of the bars represent the sum of the Akaike weights ($\sum w_i$), which show the importance of each landscape predictor on each response variable. The effects (+/-) of each landscape predictor on each response are also shown. The percentage of explained deviance by complete models (pseudo- R^2) is shown in the top of each panel. We excluded PD from all panels because the unconditional variance was higher than the model-averaged parameter estimates (i.e., the parameter estimates included zero).

Figure S3. Effect of forest cover and matrix openness on the proportion of common species (1D) of old-growth forest specialist (OGS) saplings in each forest site in three rainforest regions with different deforestation level (LDR: low-deforestation region; IDR: intermediate-deforestation region; HDR: high-deforestation region). The blue line shows the predicted estimates from the binomial regression using a generalized linear model. The blue area enclosed by the two red lines represents the 95% confidence interval. The percentage of explained deviance (pseudo- R^2) is shown in the top of the panels. Black points indicate the forest sites in each region (n = 20).

Figure S4. Effect of forest cover and matrix openness on the species richness (0D) and number of common species (1D) of old-growth specialist (OGS) adult trees in three rainforest regions with different deforestation levels (LDR, low-deforestation region; IDR, intermediate-deforestation region; HDR, high-deforestation region). We indicate the predicted estimates from the poisson (0D) and gaussian (1D) regressions using a generalized linear model (blue line), and the 95% confidence interval (area enclosed by the two red lines). The percentage of explained deviance (pseudo- R^2) is shown in the bottom of the panels. Black points indicate the forest sites in each region (LDR: n = 19; IDR: n = 20; HDR: n = 18).

Figure S5. Effect of forest cover and matrix openness on the proportion of immigrant saplings of old-growth forest specialist (OGS) species in three regions with different deforestation levels (LDR, low-deforestation region; IDR, intermediate-deforestation region; HDR, high-deforestation region). The immigrant saplings are species present in the sapling assemblage that were not present in the

adult tree assemblage. We indicate the predicted estimates from the binomial regression using a generalized linear model (blue line), and the 95% confidence interval (area enclosed by the two red lines). The percentage of explained deviance (pseudo- R^2) is shown in the top of the panels. Black points indicate the forest sites in each region ($n = 20$ per region).

Capítulo 5

Figura 1. Localización de los fragmentos de estudio (círculos rojos) en las regiones de Marqués de Comillas, Los Tuxtlas y Norte de Chiapas.

Figura 2. Efecto de la composición y configuración de las métricas del paisaje sobre (a) la riqueza funcional (FRic), (b) la uniformidad funcional (FEve) y (c) la divergencia funcional (FDiv) en las tres regiones de estudio: RPB (región con perturbación baja), RPI (región con perturbación intermedia) y RPA (región con perturbación alta). En cada panel en el eje x, la longitud de las barras negras representan la suma de los pesos de Akaike ($\sum w_i$), los cuales muestran la importancia de cada métrica del paisaje (FC = cobertura forestal, MO = apertura de matriz, PD = densidad de parche) sobre cada uno de los índices de diversidad funcional. También se muestra el signo, tanto positivo (+) como negativo (-), de la relación entre la métrica de paisaje y el índice de diversidad funcional. Arriba de los paneles se muestra el porcentaje de devianza explicada (pseudo- R^2), que sirve para medir el poder explicativo del modelo. Las barras de las métricas del paisaje fueron eliminadas cuando la varianza incondicional del modelo fue superior a las estimaciones promediadas del parámetro del modelo.

Figura 3. Efecto de la composición y configuración de las métricas del paisaje sobre (a) la altura máxima (Hmax), (b) el peso de la semilla (SM), (c) el área foliar específica (SLA), (d) el tamaño del fruto y (e) la densidad de la madera en las tres regiones de estudio: RPB (región con perturbación baja), RPI (región con perturbación intermedia) y RPA (región con perturbación alta). En cada panel en el eje x, la longitud de las barras negras representan la suma de los pesos de Akaike ($\sum w_i$), los cuales muestran la importancia de cada métrica del paisaje (FC = cobertura forestal, MO = apertura de matriz, PD = densidad de parche) sobre cada uno de los índices de diversidad funcional. También se muestra el signo, tanto positivo (+) como negativo (-), de la relación entre la métrica de paisaje y el índice de diversidad funcional. Arriba de los paneles se muestra el porcentaje de devianza explicada (pseudo- R^2), que sirve para medir el poder explicativo del modelo. Las barras de las

métricas del paisaje fueron eliminadas cuando la varianza incondicional del modelo fue superior a las estimaciones promediadas del parámetro del modelo.

Lista de tablas

Capítulo 2

Tabla 1. Definición de los conceptos clave.

Capítulo 3

Tabla 1. Las 10 familias con más especies en cada una de las regiones de estudio y en total considerando todas las regiones. Abreviaturas: #S = número de especies por familia; Melastomataceae: Melast.; Moraceae: Mor.; Rutaceae: Rut.; Lauraceae: Lau.; Sapotaceae: Sap.

Tabla 2. Las 10 familias, 10 géneros y 10 especies más abundantes en cada una de las regiones, y en total, considerando todas las regiones (N = número de individuos).

Tabla 3. Localizaciones de los nuevos registros de *Coccoloba acuminata* Kunth, *Piper philodendroides* Standl. & Steyerm. y *Piper phytolaccifolium* Opiz en México. Se incluye el tamaño del fragmento en hectáreas. N = número de individuos; MC = Marqués de Comillas; NC = Norte de Chiapas (incluye el fragmento F1 en el estado de Tabasco).

Apéndice 1. Listado de las plantas leñosas en regeneración encontradas en 60 fragmentos de bosque tropical en los tres paisajes fragmentados estudiados: Marqués de Comillas (MC), Los Tuxtlas (LT) y Norte de Chiapas (NC). La región del norte de Chiapas incluye un fragmento en el estado de Tabasco. Seguimos la nomenclatura establecida por la base de datos electrónica del Jardín Botánico de Missouri disponible en <http://www.tropicos.org>. Indicamos la abundancia de cada especie en cada región y mostramos, entre paréntesis, los fragmentos ocupados por la especie del total de fragmentos de la región (n = 20 fragmentos por región). También se señalan la estrategia de regeneración de cada especie, la referencia bibliográfica que se usó para establecer dicha estrategia, su categoría de riesgo (si se encuentra en alguna) y los nuevos registros. Estrategia de Regeneración (Est. Reg.): T = tolerante a la sombra; G = generalista; P = pionera; I = introducida; ND = datos no disponibles. Categoría de riesgo referente a la Norma Oficial Mexicana NOM-059-Semarnat-2010: * = Sujeta a Protección especial; ** = Amenazada; *** = En Peligro de Extinción. Nuevos registros = †.

Capítulo 4

Table 1. Number of species and individuals of tree saplings recorded in three Mexican rainforest regions with different disturbance level (LDR, low-deforestation region; IDR, intermediate-deforestation region; and HDR, high-deforestation region). In each region we recorded the total number of species (γ -diversity), and mean (\pm SD) species richness (${}^0D_\alpha$) and number of common species (${}^1D_\alpha$) per forest patch (sampled area per patch = 200 m²), separately considering all sampled species, old-growth forest specialist and forest generalist species.

Table 2. Generalized Linear Models assessing the effects of fragmentation *per se* (patch density effects controlled by forest cover effects) on species diversity (${}^0D_\alpha$ and ${}^1D_\alpha$) of old-growth forest specialist and forest generalist sapling species in three rainforest regions with different deforestation level. Significant relationships ($P < 0.05$) are shown in bold.

Table S1. Total abundance and species richness in each study fragment. Number of singletons, doubletons and sample coverage (\hat{C}_n) are also included. In bold, sites studied within a continuous forest.

Table S2. Scale of effect (landscape radius in m) of each landscape metric (forest cover, matrix openness, patch density and edge density) on species diversity (0D and 1D) of old-growth forest specialist and forest generalist tree species in three fragmented rainforests from southeastern Mexico. LDR: low-deforestation region; IDR: intermediate-deforestation region; HDR: high-deforestation region.

Table S3. Additive models constructed to assess the effects of three different landscape metrics: forest cover (FC), matrix openness (MO) and patch density (PD), on species diversity (0D and 1D) of old-growth forest specialist (OGS) and forest generalist sapling species in three rainforest regions of Mexico.

Table S4. Values of model-averaged parameter estimates (β) and unconditional variance (UV) of information-theoretic based model selection and multimodel inference for the four response variables and the three-landscape metrics in the three study regions.

Table S5. Proportion of individuals of sapling species that represent 50% of the abundance in each study region, and the ecological group (i.e., old-growth forest specialist species, OGS; or forest generalist species, FG) to which each species belongs.

Capítulo 5

Tabla 1. Atributos funcionales y sus rasgos funcionales asociados, junto con el respectivo porcentaje de las especies para las cuales se registró información respecto al total.

Tabla 2. Promedio (\pm desviación estándar) de los atributos e índices funcionales para cada una de las tres regiones de estudio: región con perturbación baja (RPB), región con perturbación intermedia (RPI) y región con perturbación alta (RPA). Todas las variables excepto el tamaño del fruto y el síndrome de dispersión son numéricas. El tamaño del fruto es una variable ordinal y consta de 5 categorías distintas, siendo la categoría 1 la más pequeña y la 5 la más grande. El síndrome de dispersión consta de 4 categorías de dispersión distintas: Zoo (zoocoria), Ane (anemocoria), Auto (autocoria) y Baro (barocoria).

Tabla S1. La escala del efecto (en metros de radio) para cada métrica del paisaje (cobertura forestal, apertura de matriz, densidad de parches y densidad de borde) sobre la diversidad funcional (FRic, FEve y FDiv) y los diferentes atributos funcionales (peso de la semilla, tamaño del fruto, densidad de la madera, área foliar específica (SLA) y altura máxima) en tres bosques tropicales del sureste de México.

Resumen

Cada año, millones de hectáreas de bosque son deforestadas y convertidas en campos agrícolas y ganaderos, especialmente en los trópicos. Como consecuencia, una proporción cada vez mayor de la biodiversidad global habita paisajes fragmentados, donde los fragmentos de bosque remanente están rodeados por matrices antropogénicas. Entender los factores que determinan la biodiversidad en estos paisajes es crucial para diseñar planes efectivos de conservación. Sin embargo, nuestro entendimiento sobre este tema es aún muy limitado, especialmente para los brinzales (i.e. árboles y arbustos jóvenes). Estudiar la respuesta de estas plantas jóvenes a los cambios que ocurren en el paisaje puede ser particularmente valioso para predecir y prevenir potenciales alteraciones en la composición y estructura de los bosques del futuro. Sin embargo, aún se desconoce cómo afecta la estructura del paisaje (e.g. pérdida y fragmentación del bosque, incremento de áreas abiertas en la matriz) a la comunidad de brinzales, y cómo dicho efecto puede variar entre regiones con diferente grado de deforestación. De hecho, los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la biodiversidad han sido particularmente debatidos.

La presente tesis evalúa el efecto de la estructura del paisaje sobre la diversidad de brinzales en tres bosques tropicales húmedos de México (Marqués de Comillas y Norte de Chiapas en el estado de Chiapas y Los Tuxtlas en Veracruz) con distintas historias y patrones de cambio de uso de suelo. Primero se introduce el marco conceptual y teórico de la tesis (Capítulo 1). Después se revisan las causas y consecuencias del debate acerca de los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la biodiversidad (Capítulo 2). En este capítulo planteo que el debate se debe principalmente al uso de diferentes conceptualizaciones y evaluaciones de los efectos de la fragmentación, lo que ha resultado en metodologías y resultados diferentes, generando una importante confusión. Los siguientes tres capítulos abordan la composición y estructura de la comunidad de brinzales muestreada en 60 fragmentos de bosque (20 por región). En particular, el Capítulo 3 describe la composición de especies en estos fragmentos, incluyendo nuevos registros para las floras de Chiapas (*Piper phytolaccifolium* Opiz – Piperaceae), Tabasco (*Coccoloba acuminata* Kunth – Polygonaceae) y México (*Piper philodendroides* Standl. & Steyerm. – Piperaceae). En total, se registraron 24,612 individuos pertenecientes a 431 especies, 220 géneros y 70 familias. La composición florística varió entre regiones. La región mejor conservada (Marqués de Comillas) presentó la mayor densidad media de especies (71.1 ± 11.9 especies) y menor dominancia (mayor equitatividad), mientras que la región más degradada (Norte de Chiapas) presentó la menor

densidad media de especies (43.9 ± 8.2 especies) y mayor dominancia. Entre el 5 y 6% de las especies registradas fueron catalogadas como especies amenazadas. Este capítulo destaca el gran potencial regenerativo de los fragmentos de bosque maduro y su elevado valor de conservación en paisajes fragmentados.

El Capítulo 4 evalúa el efecto de la cobertura forestal, la superficie de matrices abiertas (e.g. pastizales y cultivos anuales), el número de parches (fragmentación) y los bordes forestales sobre la riqueza y diversidad de especies de brinzales en los 60 fragmentos mencionados arriba. Utilizando una aproximación multi-escalar, encontramos que el impacto de la estructura del paisaje es diferente en especies especialistas de bosque (i.e. especies de sucesión tardía) y especies generalistas (i.e. especies de sucesión intermedia). Las primeras respondieron negativamente a los cambios en el paisaje, mientras que las segundas son favorecidas por dichos cambios. En particular, la diversidad de especies especialistas disminuyó en paisajes más deforestados y con mayor proporción de matriz abierta, especialmente en las regiones más deforestadas. Las especies generalistas mostraron respuestas opuestas: incrementaron su diversidad en paisajes más deforestados y con más matrices abiertas. Estos resultados sugieren una sustitución gradual de las especies especialistas de bosque por especies generalistas en las regiones más deforestadas, lo que podría causar extinciones locales y el empobrecimiento de la flora en regeneración en los fragmentos estudiados en los próximos años.

Para entender el impacto que estos cambios en la composición y estructura de la comunidad pueden tener para el funcionamiento del ecosistema, el Capítulo 5 evalúa el efecto de la estructura del paisaje sobre la diversidad funcional de brinzales. Los rasgos funcionales seleccionados incluyeron el peso de la semilla, el tamaño del fruto, el modo de dispersión, el área foliar específica, la densidad de la madera y la altura máxima. Se seleccionaron estos rasgos funcionales por ser sensibles a los cambios del paisaje. Se calculó la media ponderada de la comunidad (CWM) para cada rasgo, con el fin de detectar variaciones en los valores medios de los rasgos para los diferentes cambios del paisaje. Para evaluar la pérdida de diversidad funcional se calcularon tres métricas complementarias de diversidad funcional: la riqueza funcional (FRic), la uniformidad funcional (FEve) y la divergencia funcional (FDiv). Los resultados indican que la pérdida de cobertura forestal y el aumento de la superficie de matrices abiertas reducen la diversidad funcional y disminuyen drásticamente el tamaño poblacional de especies con ciertos atributos funcionales en

las regiones más deforestadas. En particular, las especies de dosel, con semillas más pesadas, tamaño de fruto más grande y con mayor densidad de madera parecen ser las más vulnerables a la deforestación y a la expansión de matrices abiertas en el paisaje (especies perdedoras), por lo que podrían desaparecer de algunos paisajes en los próximos años, lo que puede comprometer las funciones y resiliencia futura de los fragmentos de bosque.

El Capítulo 6 discute integralmente los resultados obtenidos y destaca las principales aportaciones teóricas e implicaciones de conservación. En conjunto, los resultados sugieren que la pérdida de cobertura forestal (no su fragmentación) y la proporción de superficie ocupada por la matriz abierta alrededor de los fragmentos pueden limitar el reclutamiento de especies especialistas de bosque y favorecer el reclutamiento de las generalistas. Este proceso puede generar una sustitución taxonómica gradual y un empobrecimiento funcional de la comunidad en regeneración, poniendo en riesgo las funciones ecosistémicas y la provisión de servicios. Sin embargo, las tres regiones estudiadas aún albergan una importante diversidad local y regional, así como especies aún no descritas a nivel estatal y nacional, por lo que estos fragmentos de bosque aún tienen un gran valor de conservación. Por tanto, si queremos evitar el potencial colapso de la flora tropical en estos paisajes, debemos detener la deforestación, evitando incluso la desaparición de los fragmentos más pequeños. Aumentar la cobertura forestal (mediante la restauración y la regeneración natural) también es crucial para asegurar el correcto funcionamiento de los procesos ecológicos y así fomentar el reclutamiento de brinzales. Incrementar la cobertura arbórea en la matriz es también muy importante para asegurar la fuente de semillas y favorecer el movimiento de dispersores a través del paisaje. Esto puede lograrse convirtiendo las áreas abiertas en sistemas agroforestales, así como fomentando el uso de cercas vivas y árboles nativos aislados en los campos agrícolas y ganaderos. No obstante, para que todas estas medidas puedan llevarse a cabo, hay que prestar atención al componente socio-económico de estas regiones tropicales. La pobreza y la falta de proyectos que promuevan actividades económicamente sustentables (e.g. ecoturismo) fuerza a las comunidades de estas regiones a buscar opciones económicas rentables, como establecer pastizales para el ganado o monocultivos como la palma de aceite, actividades normalmente precedidas de deforestación. Por lo tanto, deben fomentarse estrategias de conservación que promuevan y apoyen la creación de proyectos sustentables y económicamente rentables, junto con una mayor educación ambiental. Sólo así se podrá asegurar la permanencia a largo plazo de estos valiosos remanentes de bosque tropical.

Abstract

Every year millions of hectares of forest are deforested and converted into agricultural and livestock fields, especially in the tropics. As a consequence, an increasing proportion of global biodiversity inhabits fragmented landscapes, where the remaining forest fragments are surrounded by anthropogenic matrices. Understanding the factors that determine the biodiversity in these landscapes is crucial to designing effective conservation plans. However, our understanding of this topic is still very limited, especially for saplings (i.e., regenerating trees and shrubs). Studying the response of these juvenile plants to changes occurring in the landscape can be particularly valuable in predicting and preventing potential alterations in the composition and structure of future forests. However, it is still unknown how the landscape structure (e.g., forest loss and fragmentation, increase of open areas in the matrix) affects the sapling community, and how this effect may vary between regions with different degrees of deforestation. In fact, the effect of habitat fragmentation on biodiversity has been particularly debated.

This thesis evaluates the effect of the landscape structure on sapling diversity in three rainforests of Mexico (Marqués de Comillas and Northern Chiapas in the Chiapas state and Los Tuxtlas in Veracruz) with different histories and patterns of land use change. First, I introduce the conceptual and theoretical framework of the thesis (Chapter 1). Then I review the causes and consequences of the debate about the effects of habitat fragmentation on biodiversity (Chapter 2). In this chapter we show that the debate is mainly caused by the use of different conceptualizations and evaluations of the effects of fragmentation, which has resulted in different methodologies and results, generating significant confusion on the subject. Then, I present three different papers focused on the composition and structure of the sapling community sampled in 60 forest fragments (20 per region). In particular, Chapter 3 describes the species composition in these forest fragments, including new records for the floras of Chiapas (*Piper phytolaccifolium* Opiz – Piperaceae), Tabasco (*Coccoloba acuminata* Kunth – Polygonaceae) and México (*Piper philodendroides* Standl. & Steyerl. – Piperaceae). In total, 24,612 individuals belonging to 431 species, 220 genera and 70 families were registered. Interestingly, the floristic composition varied between regions. The best conserved region (Marqués de Comillas) presented the highest mean species density (71.1 ± 11.9 species) and the least dominance (greater uniformity), while the most degraded region (Northern Chiapas) presented the lowest mean species density (43.9 ± 8.2 species) and highest

dominance. Between 5 and 6% of the registered species were classified as threatened species. This chapter highlights the great regenerative potential of mature forest fragments and their high conservation value in fragmented landscapes.

Chapter 4 assesses the effect of forest cover, open matrices (e.g., pastures and annual crops), the number of patches (fragmentation) and the number of forest edges on the richness and diversity of sapling species in the 60 fragments mentioned above. Using a multi-scale approach, we found that the impact of landscape structure on sapling diversity varies widely between old-growth forest specialist species (i.e., late-successional species) and generalist species (i.e., mid-successional species). Old-growth forest specialist species responded negatively to changes in the landscape, while generalist species were favored. In particular, the diversity of old-growth specialist species decreased in more deforested landscapes and with more open matrices, especially in the most deforested regions. Generalist species showed opposite responses: they increased their diversity in more deforested landscapes with more open matrices. These results suggest a gradual replacement of old-growth forest specialist species by generalist species in the most deforested regions, which could cause local extinctions and the impoverishment of the regenerating flora in the fragments studied in the coming years.

To understand the impact that these changes in community composition and structure may have on ecosystem functioning, Chapter 5 assesses the effect of landscape structure on the functional diversity of saplings. The selected functional traits included seed weight, fruit size, dispersal mode, specific leaf area, wood density, and maximum height. These functional traits were selected for being sensitive to changes in the landscape. The community weighted mean (CWM) was calculated for each trait, in order to detect variations in the mean values of the traits for the different landscape changes. To evaluate the loss of functional diversity, three complementary functional diversity metrics were calculated: functional richness (FRic), functional uniformity (FEve) and functional divergence (FDiv). The results indicate that forest loss and the increase in open matrices reduce the functional diversity and cause the disappearance of species with certain functional attributes in the most deforested regions. In particular, canopy species, with heavier seeds, larger fruit size and higher wood density seem to be the more vulnerable to deforestation and the expansion of open matrices in the landscape ('loser' species), so these species could

disappear from some landscapes in the coming years, which may compromise the functions and future resilience of forest fragments.

Chapter 6 discusses all the results obtained and highlights the main theoretical contributions and conservation implications. Taken together, the results suggest that forest cover loss (not its fragmentation) and the presence of open matrices surrounding the fragments may limit the recruitment of old-growth forest specialist species and favor the recruitment of generalist species. This process can lead to gradual taxonomic substitution and functional impoverishment of the regenerating community. This taxonomic and functional impoverishment puts ecosystem functions and service provision at risk. However, the three regions studied still harbor significant local and regional diversity, as well as species not yet described at the state and national level, so these forest fragments still have a great conservation value. Therefore, in order to avoid the potential collapse of the tropical flora in these landscapes, we must stop deforestation, conserving even the smallest fragments. Increasing forest cover (restoration) is also crucial to ensure the correct functioning of ecological processes and to improve sapling recruitment. Increasing tree cover in the matrix is very important to ensure additional seed sources and to favor the movement of dispersers through the landscape. This can be achieved by converting open areas into agroforestry systems, as well as encouraging the use of live fences and isolated native trees in agricultural and ranching fields. However, we also have to pay attention to the socio-economic circumstances of these tropical regions so that all these measures can be carried out. Poverty and the lack of projects that promote economically sustainable activities (e.g., ecotourism) force communities in these regions to seek profitable economic options, such as establishing pastures for livestock or monocultures such as oil palm, activities normally preceded by deforestation. Therefore, conservation strategies that promote and support the creation of sustainable and economically profitable projects should be encouraged, along with a greater environmental education. This is the only way to ensure the long-term permanence of these valuable remnants of tropical forest.

Capítulo 1

Introducción general

Ricard Arasa

El cambio de uso de suelo en los trópicos

La superficie forestal mundial sigue disminuyendo a un ritmo alarmante, y esta situación es más grave en los bosques tropicales (Hansen et al. 2013). En 2019 se perdieron globalmente 11.9 millones de hectáreas de bosques tropicales, de las cuales, aproximadamente un tercio (3.8 millones) correspondieron a bosques tropicales maduros (GFW 2020). La deforestación en bosques tropicales es especialmente alarmante si tenemos en cuenta la gran cantidad de especies que alberga (Gibson et al. 2011, Slik et al. 2015, ter Steege et al. 2016) y los servicios ecosistémicos fundamentales que provee a la población local (e.g. madera, agua o comida, González et al. 2014) y al planeta (e.g. almacén de carbono, regulación climática e hidrológica o servicios culturales; Balvanera 2012). Por lo tanto, los bosques tropicales (y, en especial, los bosques maduros) han sido considerados críticos e irremplazables para los esfuerzos de conservación a nivel global (Gibson et al. 2011).

La agricultura y la ganadería son las principales causas de la pérdida de cobertura forestal en los trópicos, ya que juntas representan el 73% de la deforestación total (FAO y UNEP 2020). Como consecuencia de esta elevada deforestación, cada vez más superficie de bosque tropical se encuentra fragmentada - actualmente hay 130 millones de fragmentos de bosque tropical, pero este número aumentará en los próximos años (Taubert et al. 2018). En México, la deforestación y fragmentación de los bosques tropicales sigue tendencias similares a las observadas a nivel mundial. En los últimos 30 años, México ha perdido el 34% de la cobertura de bosques tropicales (CONABIO y SEMARNAT 2009, INEGI 2014), y en 2019 fue el noveno país del mundo con mayor área de bosques maduros perdidos, en su mayoría bosques tropicales (Global Forest Watch 2020). Estos datos demuestran que un creciente número de especies y de poblaciones habitan en paisajes fragmentados. Sin embargo, desconocemos en gran medida los factores que afectan a la biodiversidad en este tipo de paisajes, por lo que es crucial investigar los efectos del cambio de uso de suelo sobre la biodiversidad (Melo et al., 2013).

El paisaje y su estructura

El término ‘paisaje’ puede ser definido de muchas maneras distintas (ver Turner y Gardner 2015). En esta tesis se define como un área espacialmente heterogénea (en al menos un factor de interés)

compuesta por un mosaico de diferentes tipos de coberturas (Turner 2005, Turner y Gardner 2015). La estructura del paisaje depende de dos componentes: su composición y configuración espacial (Fig. 1). La composición espacial hace referencia a los tipos diferentes de coberturas y su abundancia en el paisaje (e.g. el porcentaje de cobertura forestal o de áreas abiertas en la matriz; Dunning et al. 1992). La configuración espacial hace referencia a la fisonomía y distribución de estas coberturas en el paisaje (e.g. número de parches de bosque, o grado de aislamiento entre ellos). La composición y configuración espacial del paisaje tiene efectos diferentes sobre los procesos que determinan la variable de respuesta estudiada (Wiens 1995, Turner y Gardner 2015).

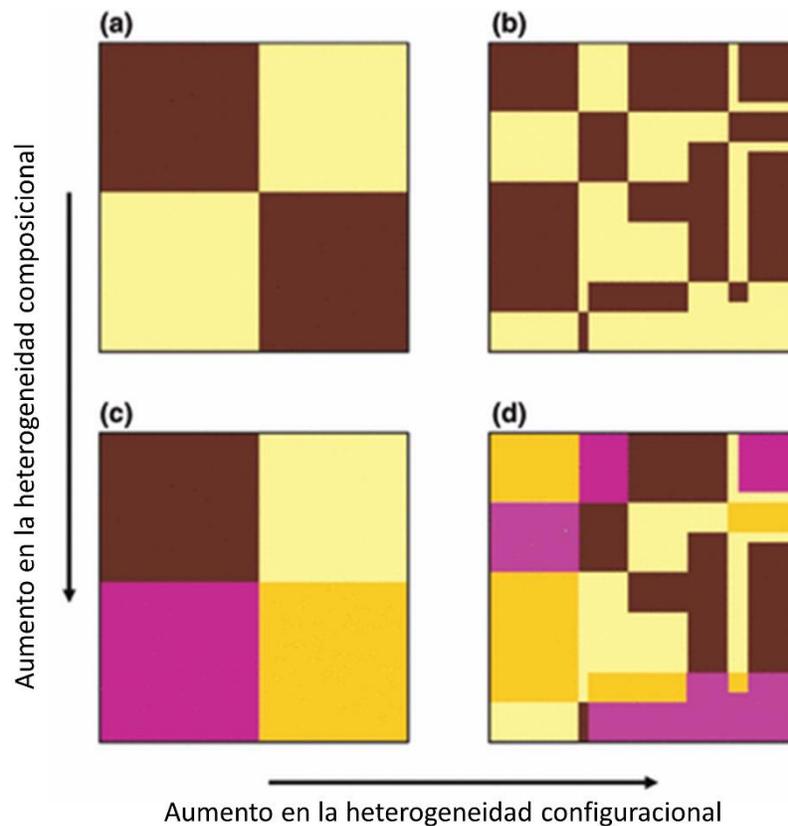


Figura 1. Variación de los dos componentes de la estructura del paisaje (i.e. composición y configuración) con respecto al incremento de la heterogeneidad espacial. Cada cuadro representa un paisaje, y los colores dentro de éstos representan distintas coberturas terrestres. Un incremento de la heterogeneidad composicional implica un aumento en el número de coberturas distintas en el paisaje y, al mismo tiempo, una reducción de la cantidad relativa ocupada por cada cobertura (figuras a y c o b y d). Por otro lado, un incremento de la heterogeneidad configuracional implica un aumento en el número de parches de cada cobertura y/o una distribución diferente de éstas en el paisaje (figuras a y b o c y d). Modificado de Fahrig et al. 2011.

El efecto de los cambios en el paisaje sobre la biodiversidad

La ecología de paisaje es una disciplina emergente de la ecología que estudia el efecto de la estructura del paisaje en los patrones y procesos ecológicos (Turner y Gardner 2015). Los cambios en el paisaje pueden influir en una gran variedad de patrones y procesos, entre los que se encuentran el movimiento de los animales (Fahrig 2007), la persistencia poblacional de las especies (Fraterrigo et al. 2009), las funciones del ecosistema (Lovett et al. 2005) o las interacciones entre especies (Polis et al. 2004). La evidencia empírica sugiere que las variables de composición tienen un efecto más importante sobre la biodiversidad que las variables de configuración en paisajes fragmentados (revisado por Arroyo-Rodríguez et al. 2020). Por ejemplo, la hipótesis de la cantidad de hábitat (*sensu* Fahrig 2013) postula que la densidad de especies en un sitio dado (e.g. parcela o transecto dentro de un parche) depende más de la cantidad de hábitat (métrica de composición) alrededor del sitio que del tamaño o aislamiento del parche (métricas de configuración) donde se localiza el sitio. Un meta-análisis global reciente sugiere que esta hipótesis es cierta para varios grupos taxonómicos, entre los que se encuentran las aves, los mamíferos y las plantas (Watling et al. 2020).

La pérdida de hábitat (i.e. deforestación para las especies especialistas de bosque) es, de hecho, considerada la mayor amenaza para la biodiversidad (Brooks 2002, Fahrig 2003, Newbold et al. 2016, Thompson et al. 2017, Arroyo-Rodríguez et al. 2020, Watling et al. 2020). Esto es cierto para muchos organismos, incluyendo anfibios y reptiles (Russildi et al. 2016), artrópodos (Sánchez-de-Jesús et al. 2016), aves (Carrara et al. 2015), mamíferos (Garmendia et al. 2013, Galán-Acedo et al. 2019, Arce-Peña et al. 2019) y plantas (Rocha-Santos et al. 2016). Estos resultados no son sorprendentes, ya que la pérdida de cobertura forestal reduce la disponibilidad de recursos para muchas especies forestales, reduciendo su tamaño poblacional gradualmente (Pardini et al. 2017). Si la pérdida de cobertura forestal continúa, algunas especies o sus poblaciones pueden cruzar los denominados “umbrales de extinción” y desaparecer del paisaje (Hanski y Ovaskainen 2002; Swift y Hannon 2010; Macchi et al. 2019).

La matriz antrópica incluye diferentes coberturas terrestres, como campos agrícolas, pastizales para ganado, asentamientos humanos, cercas vivas y bosques secundarios. La composición de la matriz puede jugar un papel clave en el mantenimiento de las especies y los procesos ecológicos en los que participan (Chazdon et al. 2009, Franklin y Lindenmayer 2009). Sin embargo, la matriz ha sido considerada históricamente como una cobertura de poca importancia

para las especies forestales. Con la aplicación de la teoría de biogeografía de islas a los paisajes fragmentados, la matriz fue considerada como un territorio inhóspito para las especies forestales, parecido al océano en sistemas insulares (Franklin y Lindenmayer 2009). No obstante, este paradigma ha cambiado, y cada vez más estudios destacan la importancia de la matriz para muchas especies (Watling et al. 2011, Biz et al. 2017, Reider et al. 2018). De hecho, algunas matrices pueden ser beneficiosas para ciertas especies, y otras pueden tener efectos perjudiciales (Reider et al. 2018). Las matrices más parecidas al hábitat original tienden a ser más beneficiosas para la biodiversidad que las menos parecidas (más contrastantes) al hábitat original (Prevedello y Vieira 2010). Así, las primeras son consideradas matrices de mayor calidad para la biodiversidad (Brady et al. 2011). Ejemplos de estas matrices en paisajes forestales incluyen los bosques secundarios (Chazdon et al. 2009), los sistemas agroforestales (Perfecto et al. 2009), los elementos conectores como cercas vivas (Pulido-Santacruz y Renjifo 2011) y los árboles aislados en el paisaje (Prevedello et al. 2018). En contraste, las matrices dominadas por áreas abiertas (e.g. pastizales, cultivos anuales) contienen menos recursos para las especies forestales y limitan su movimiento en el paisaje, por lo que son en general consideradas matrices de menor calidad (Galán-Acedo et al. 2019).

Aunque menos estudiadas a escala de paisaje, las métricas de configuración también pueden influir sobre las especies y los procesos ecológicos. Algunas de las más estudiadas, como por ejemplo el tamaño y el grado de aislamiento de los parches o la densidad de éstos en el paisaje, son consideradas como métricas que describen la fragmentación del hábitat. Sin embargo, el uso de algunas de estas métricas ha generado una fuerte controversia en los últimos años. Esta controversia es conocida como el debate sobre los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la biodiversidad. Para unos, la fragmentación es un proceso que está causando la pérdida de biodiversidad a nivel global (Haddad et al. 2015, Fletcher et al. 2018) mientras que, para otros, la fragmentación es un patrón más del paisaje cuyos efectos sobre la biodiversidad suelen ser débiles, aunque mayormente positivos cuando son significativos (Fahrig 2017, Fahrig et al. 2019). Las causas y consecuencias de este debate (i.e. el por qué de esta divergencia en los resultados) son discutidas con mayor profundidad en el Capítulo 2. Sin embargo, a grandes rasgos, estas diferencias de resultados destacan la importancia de evaluar bajo qué contextos la fragmentación puede influir en la biodiversidad.

En este sentido, la hipótesis del umbral de fragmentación predice que el efecto de las variables de configuración (e.g. densidad de borde, número de parches) puede ser especialmente fuerte en regiones con <30% de hábitat remanente (Andrén 1994). Algunos estudios de simulación predicen efectos más fuertes de la configuración en paisajes con 20-30% de hábitat remanente (e.g. Fahrig 1998, Flather y Bevers 2002), mientras que otros predicen efectos más fuertes a mayor cantidad de hábitat (i.e. 30-50% de cantidad de hábitat, Villard y Metzger 2014). Por su parte, los escasos estudios empíricos basados en datos de campo sugieren que dicho umbral puede variar mucho entre especies (Martensen et al. 2012) o sencillamente no existir (Trzcinski et al. 1999, Cushman y McGarigal 2003, Holland et al. 2005, Rueda et al. 2015). Por lo tanto, es importante evaluar el efecto de la fragmentación en diferentes regiones para poder detectar bajo qué circunstancias su efecto sobre las especies puede ser más importante. Dado que el efecto de cada métrica del paisaje puede tener diferentes efectos sobre la biodiversidad, evaluar por separado el efecto relativo de cada una de ellas es crucial para tomar acciones de conservación efectivas (Fahrig 2003; Watling et al. 2011).



Figura 2. Comunidad leñosa en regeneración (i.e. brinzales) de un fragmento forestal en el Norte de Chiapas, Chiapas, México.

¿Cómo pueden afectar los cambios en el paisaje a los brinzales?

En la presente tesis, se consideraron los brinzales como aquellos árboles y arbustos ≥ 30 cm de altura y < 1 cm de diámetro a la altura del pecho (Fig. 2). Los brinzales son un componente clave de los ecosistemas, ya que proporcionan información esencial sobre la composición y estructura futura de los bosques. Su corta edad (en comparación con los árboles adultos) hacen de este conjunto de plantas un excelente modelo biológico para evaluar el efecto de los cambios recientes en el paisaje sobre las comunidades de plantas del futuro. La distribución espacial de los brinzales puede estar determinada, en gran medida, por procesos a escala de paisaje como la polinización de las flores, la dispersión de las semillas o la movilidad de los dispersores (Schupp et al. 1989, Weiher et al. 2011, Reid y Holl 2013, Peña-Domene et al. 2018, Fig. 3). Por ejemplo, la pérdida de cobertura forestal y la expansión de matrices abiertas pueden dificultar la movilidad de los polinizadores (Steffan-Dewenter & Tschardt 1999, Montoya-Pfeiffer et al. 2019) y reducir la producción de semillas (i.e. limitación en la fuente, Fig. 3). Las matrices menos arboladas también reducirán la producción de semillas de forma directa, ya que en ellas hay un menor número de árboles adultos disponibles en el paisaje (Clark et al. 1998). Las matrices abiertas también pueden disminuir el movimiento de los dispersores entre los parches (Biz et al. 2017; Magalhães Silva et al. 2020), dificultando la dispersión de semillas (Medellin y Gaona 1999, San-José et al. 2020). Además, dado que la dispersión de semillas en paisajes tropicales es mediada mayoritariamente por animales (Howe y Smallwood 1982), las regiones altamente defaunadas pueden presentar una fuerte limitación de dispersión (Norden et al. 2009, San-José et al. 2020, Fig. 3).

El aumento de la densidad de borde, causada por la deforestación y la fragmentación, también puede afectar el establecimiento de los brinzales forestales. Una mayor densidad de borde, combinada con matrices más abiertas, favorece la incidencia de los efectos de borde (e.g. mayor incidencia del viento, luz, proliferación de lianas y desecación del dosel), mismos que pueden llegar a penetrar cientos de metros al interior de los fragmentos (Murcia 1995, Gascon et al. 2000, Laurance et al. 2000, Santos et al. 2008). Estos efectos negativos de borde pueden causar la mortalidad de los árboles adultos al interior del fragmento (Laurance et al. 1998, 2000, Mesquita et al. 1999), lo que conlleva la creación de más claros y de mayor tamaño. Ante esta situación, los brinzales especialistas de bosque pueden tener dificultades para llegar a establecerse (i.e. limitación en el establecimiento, Fig. 3).

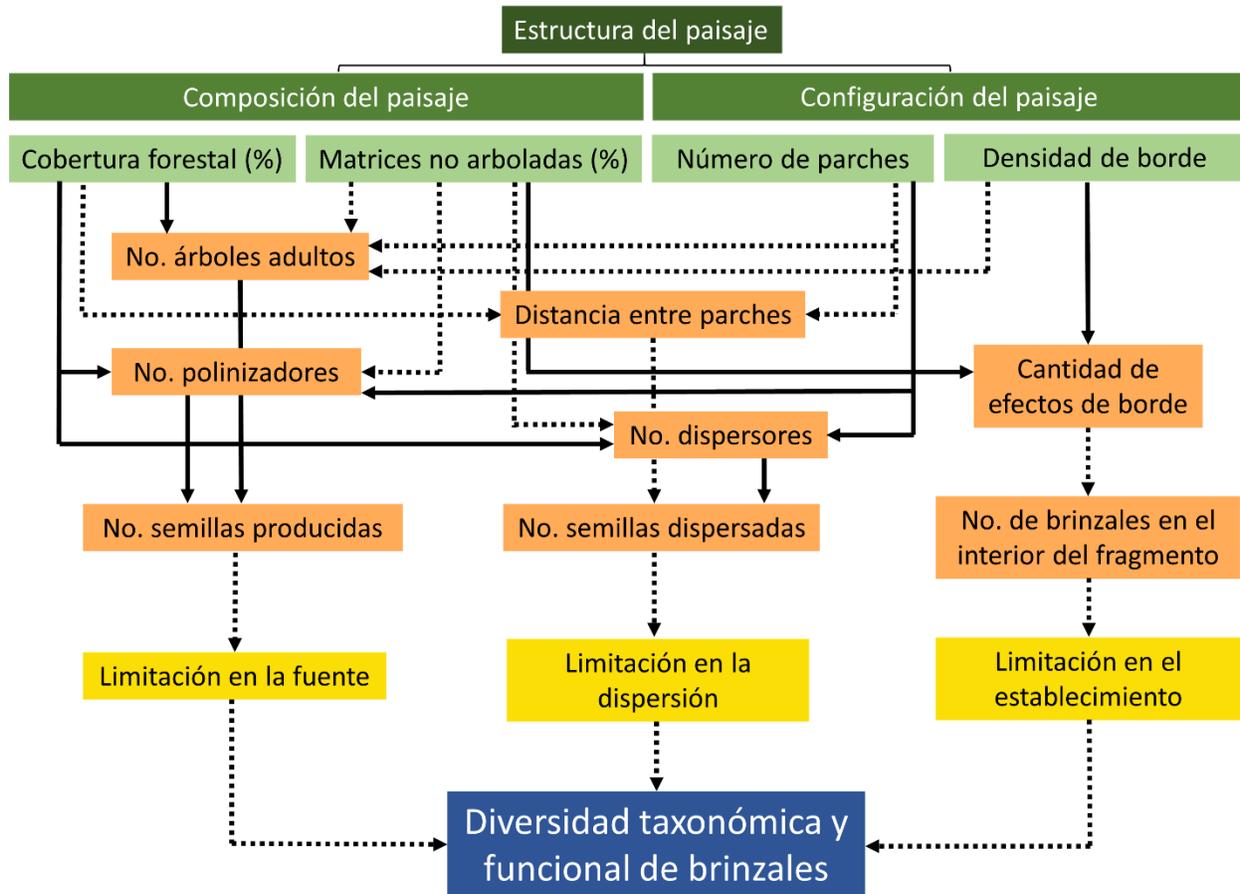


Figura 3. Esquema conceptual, basado en la literatura, en el que se muestran algunos (no todos) de los posibles efectos esperados de las métricas del paisaje (en verde) sobre ciertos patrones y procesos ecológicos (en naranja) que, a su vez, pueden estar afectando la diversidad taxonómica y funcional de brinzales especialistas de bosque (en azul) en paisajes fragmentados. Los patrones y procesos ecológicos son mediados por diferentes mecanismos (en amarillo). Las flechas continuas indican relaciones positivas entre las variables (i.e. el aumento de una variable ocasiona el aumento de la otra), mientras que las flechas punteadas indican una relación negativa (i.e. el aumento de una variable causa la disminución de la otra). No. = Número.

Las tres limitaciones mencionadas pueden provocar el declive de las poblaciones de las especies especialistas de bosque (i.e. especies tolerantes a la sombra), ya que presentan una mayor especialización del hábitat y toleran menos las perturbaciones (i.e. especies ‘perdedoras’, Baskin 1998). Este hecho facilita aumentos en la abundancia y diversidad de las especies pioneras (i.e. especialistas de áreas abiertas y de claros) y de las generalistas de hábitat (i.e. especies que pueden desarrollarse en un amplio espectro de hábitats, conocidas también como especies de sucesión intermedia), las cuales presentan una alta tolerancia a los disturbios antrópicos y tienen mayor facilidad para reproducirse, dispersarse y establecerse en estas nuevas condiciones (i.e. especies

‘ganadoras’, *sensu* Tabarelli et al. 2012). Este reemplazo de especies perdedoras por ganadoras puede causar una homogenización biótica de los ensamblajes (Filgueiras et al. 2021) – un proceso documentado para árboles adultos del bosque Atlántico de Brasil (Santos et al. 2008, Tabarelli et al. 2012, Joly et al. 2014, Rocha-Santos et al. 2016).

Se espera que las especies generalistas proliferen en paisajes más degradados porque poseen atributos funcionales (e.g. rápido crecimiento, alta tolerancia a la luz, semillas pequeñas dispersadas por un gran número de especies animales diferentes) que incrementan su competitividad en estos paisajes. En este sentido, la hipótesis de la selección de atributos funcionales mediada por el paisaje (Tschardt et al. 2012) postula que los cambios en el paisaje pueden conducir a la selección de especies que presenten un conjunto de atributos funcionales favorables para la supervivencia en el nuevo ambiente, en detrimento de otros atributos más vulnerables. Como hemos visto más arriba, las matrices abiertas pueden dificultar la dispersión de semillas ya que dificultan el movimiento de los dispersores, pero semillas pequeñas y/o con estructuras para ser dispersadas por viento podrían moverse sin problemas o incluso beneficiarse de las matrices abiertas (Santos et al., 2008). De igual forma, una mayor apertura de claros en el interior de los fragmentos causada por los efectos de borde facilita la entrada de mayor cantidad de recursos (e.g. espacio, luz), lo que puede ser aprovechado por las especies con semillas pequeñas, baja densidad de la madera y alta superficie foliar específica (King et al. 2005, Magnago et al. 2014), las cuales presentan elevadas tasas de crecimiento, especialmente en situaciones de elevados recursos (Poorter et al. 2008, 2019).

No obstante, la evidencia empírica sobre la hipótesis de la selección de atributos funcionales aún es escasa. Algunos estudios sugieren que especies con gran altura máxima (Laurance et al. 2000), tolerantes a la sombra (Rocha-Santos et al. 2017), con semillas y frutos grandes (Freitas et al. 2013, Magnago et al. 2014, Rocha-Santos et al. 2020) y elevada densidad de madera (Berenguer et al. 2018) pueden ser negativamente afectadas por la deforestación y la fragmentación. Sin embargo, estos estudios han sido llevados a cabo con árboles adultos y han usado pocas métricas del paisaje (generalmente cobertura forestal) y pocos atributos funcionales. Falta entonces conocer en profundidad cómo las diferentes métricas del paisaje pueden afectar a los diferentes atributos funcionales y cuáles de estos pueden verse favorecidos o perjudicados por dichos cambios en el

paisaje. Esto sería de gran importancia para conocer el estado actual de los bosques y predecir cambios en la funcionalidad del ecosistema.

Hasta la fecha, solamente un estudio con enfoque paisajístico (Rigueira et al. 2013) ha evaluado los efectos de la estructura del paisaje (concretamente, cobertura forestal) sobre la diversidad taxonómica de brinzales. Sin embargo, hasta la presente tesis, ningún estudio había evaluado el efecto de varias variables del paisaje sobre la diversidad taxonómica y funcional de brinzales, ni tampoco considerado varias regiones con diferentes patrones de historia de uso de suelo y grado de deforestación.

Objetivos

El objetivo general de esta tesis es entender los efectos de los cambios en la estructura del paisaje sobre la diversidad taxonómica y funcional de la comunidad de brinzales. Para ello, se plantearon los siguientes objetivos específicos:

1. Entender las causas y consecuencias del debate acerca de los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la biodiversidad (Capítulo 2).
2. Conocer la composición, abundancia y riqueza de especies de brinzales en fragmentos de bosque tropical perennifolio, y cómo varían entre tres regiones del trópico húmedo de México con diferente grado de deforestación (Capítulo 3).
3. Entender cómo afecta la estructura del paisaje a la diversidad taxonómica de brinzales, y el papel que juega al respecto la especialización del hábitat (especialistas de bosque) o su ausencia (generalistas) y el contexto regional (Capítulo 4).
4. Conocer qué efectos tiene la estructura del paisaje sobre la diversidad funcional de brinzales, identificar los rasgos funcionales que aumentan, se mantienen o están en declive debido a estos efectos y explorar si los patrones observados varían entre las regiones de estudio (Capítulo 5).
5. Sintetizar el conocimiento adquirido en este estudio y destacar sus aportaciones teóricas y sus implicaciones de conservación (Capítulo 6).

Métodos generales

Descripción de las regiones de estudio

El estudio se llevó a cabo en tres regiones del trópico mexicano con el mismo tipo de vegetación nativa (bosque tropical perennifolio, Rzedowski 1978) pero con diferente patrón e historia de disturbio (Fig. 4).

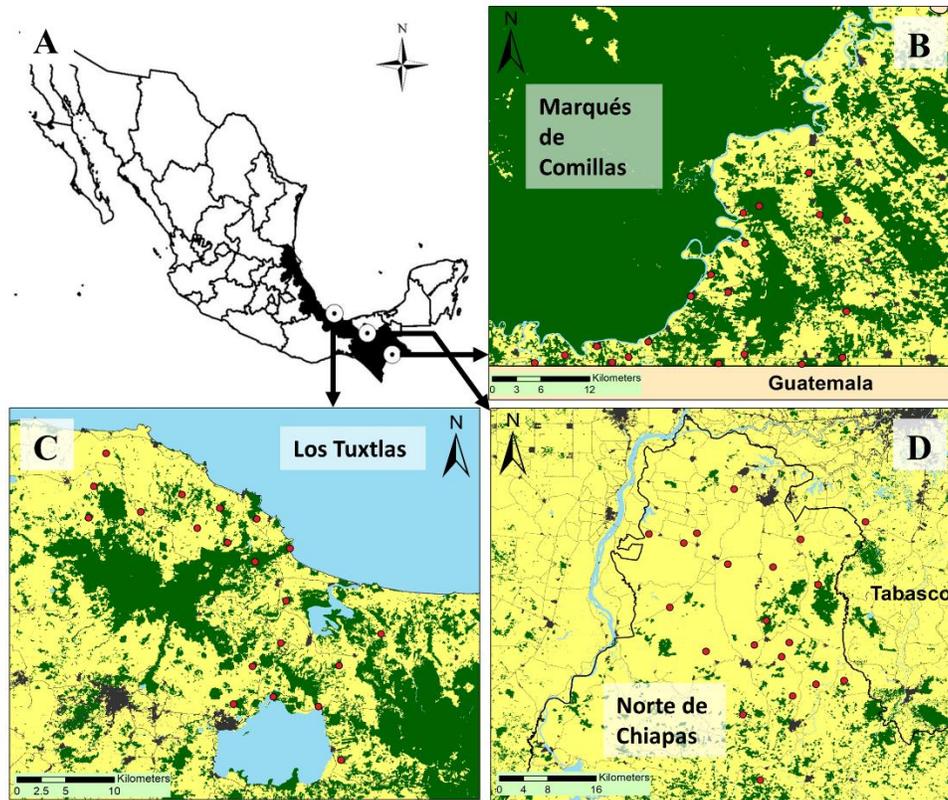


Figura 4. Localización de los fragmentos de bosque tropical perennifolio (círculos rojos) en las tres regiones de México (A) estudiadas: (B) Marqués de Comillas, Chiapas; (C) Los Tuxtlas, Veracruz y (D) Norte de Chiapas, en Chiapas y un fragmento en Tabasco.

Marqués de Comillas, Chiapas ($91^{\circ} 6' - 90^{\circ} 41' O$; $16^{\circ} 19' - 16^{\circ} 2' N$). Es la región mejor conservada y de más reciente deforestación, correspondiente a una de las porciones no protegidas de la Selva Lacandona. El trabajo de campo se desarrolló casi en su totalidad en el municipio de Marqués de Comillas, pero también se trabajó en algunos fragmentos situados en el municipio de Ocosingo (Fig. 4B). La temperatura media anual es de $24^{\circ} C$ y la precipitación anual alcanza los 3,000 mm, con un período de menor pluviosidad entre febrero y abril (van Breugel et al. 2006,

Gobierno de Chiapas 2013). Por su tamaño (~13,000 km²) y riqueza florística (alberga más del 50% de las especies de bosque húmedo del país; Fig. 5A) este sitio es considerado uno de los bosques tropicales húmedos más importantes de México (Romaní Cortés 2011, Villaseñor et al. 2018). No obstante, un programa gubernamental federal de colonización de tierras a finales de los años 70, junto con apoyos de programas internacionales a principios de la década de los 80 (e.g. los ejidatarios recibieron apoyos económicos por parte del ACNUR – Alto Comisionado de la Organización de las Naciones Unidas para los Refugiados), causó la pérdida de más de la mitad de los bosques primarios de la región (Carabias et al. 2015). Actualmente, el 45% del municipio de Marqués de Comillas está cubierto por fragmentos medianos y grandes de bosque maduro (Carabias et al. 2015), rodeados por una matriz heterogénea compuesta por bosques secundarios, plantaciones de árboles y cultivos anuales, asentamientos humanos y pastizales (San-José et al. 2020; Fig. 5B). Afortunadamente, la presencia de fragmentos de bosque de gran tamaño (> 1000 ha) ha permitido la persistencia de especies de animales amenazadas como el jaguar, el tapir, el mono araña, el mono aullador, el pecarí y la guacamaya roja (Garmendia et al. 2013, Carrara et al. 2015, Arce-Peña et al. 2019).



Figura 5. El interior de los fragmentos de bosque maduro de Marqués de Comillas destaca por su diversidad de estratos y de especies de plantas (imagen A). El paisaje predominante de la región es un conjunto heterogéneo de coberturas (imagen B), entre las que destacan fragmentos de bosque primario y secundario (en el fondo de la imagen) y cultivos (al frente de la imagen). Fotos tomadas por Ricard Arasa Gisbert.

Los Tuxtlas, Veracruz (95° 24' – 94° 96' O; 18° 68' – 18° 38' N). Es la segunda región estudiada mejor conservada. El trabajo de campo se llevó a cabo principalmente en el municipio de

Catemaco, si bien también se visitaron algunos fragmentos situados en el municipio de San Andrés Tuxtla (Fig. 4C). La temperatura media anual es de 22 °C y la precipitación anual supera los 4,000 mm, aunque la pluviosidad disminuye entre marzo y mayo (INEGI 2008, Instituto de Biología 2017). La región de Los Tuxtlas alberga los bosques tropicales húmedos más septentrionales de América (Dirzo y García 1992) y una gran diversidad florística, con aproximadamente el 40% de las especies de plantas vasculares tropicales de México (Villaseñor et al. 2018). Actualmente, menos del 20% del territorio está cubierto por selvas, debido a la intensa deforestación provocada, primero, por la agricultura de “roza, tumba y quema” en los años 50 y 60 y, a partir de la década de los 70, por la ganadería extensiva (CONANP 2011, Von Thaden et al. 2020). La mayoría de fragmentos de bosque maduro de la región son pequeños (la mayoría < 8 ha, Fig. 6A) y se encuentran inmersos en una matriz de potreros, campos de cultivo, cercas vivas y árboles aislados (Arroyo-Rodríguez et al. 2008, Guevara y Laborde 2012, Fig. 6B). Los fragmentos remanentes presentan poblaciones muy reducidas o ausentes de vertebrados medianos y grandes (Dirzo y Miranda 1991), aunque algunos dispersores de semillas (e.g. monos aulladores) aún están presentes en algunos fragmentos (Arroyo-Rodríguez et al. 2008, Galán-Acedo et al. 2018).



Figura 6. La mayoría de los fragmentos en Los Tuxtlas son pequeños y se encuentran relativamente aislados (imagen A). La matriz de Los Tuxtlas está compuesta en gran parte por potreros y cultivos, separados entre ellos por cercas vivas y con algunos árboles aislados en su interior (imagen B). Fotos tomadas por Ricard Arasa Gisbert.

Norte de Chiapas (93° 33' – 93° 00' O; 17° 87' – 17° 42' N). Es la región estudiada más perturbada. El trabajo de campo se ubicó principalmente en el municipio de Juárez y, en menor medida, en los

municipios de Pichucalco y Reforma (todos en Chiapas, excepto un fragmento ubicado en Tabasco y perteneciente al municipio Centro, Fig. 4D). La temperatura media anual es de 25.4 °C y la precipitación oscila entre los 2,500 y 4,000 mm anuales, con una estación seca entre noviembre y abril (Gobierno de Chiapas 2013). Esta región, situada en la planicie costera del Golfo de México, ha sufrido una intensa deforestación en los últimos 70 años. La introducción del ganado en la década de los 50 y las prospecciones petrolíferas de los 70 causaron la pérdida del 95% de los bosques tropicales húmedos de la región (Anzures-Dadda y Manson 2007, Fig. 7A). Actualmente, tan sólo el 5% del territorio es ocupado por bosques primarios y los pocos fragmentos remanentes son extremadamente pequeños (< 5 ha) y se encuentran rodeados por una matriz de pastizales inducidos y carreteras (Anzures-Dadda y Manson 2007, Renaissance Oil Corp 2017). Debido a esto, una gran parte de los vertebrados de tamaño mediano y grande (e.g. jaguar, tapir, mono araña) se han extinguido localmente y muchos otros (e.g. jaguarundi, pecarí, venado de cola blanca) están muy amenazados y es posible que se extingan en los próximos años (Renaissance Oil Corp 2017). No obstante, aún persisten algunas poblaciones de monos aulladores (Galán-Acedo et al. 2018, Fig. 7B) y de otros dispersores de gran importancia, como aves y murciélagos (Renaissance Oil Corp 2017).



Figura 7. En la región del Norte de Chiapas, la mayoría de fragmentos de bosque maduro remanentes son deforestados para crear pastizales para el ganado (imagen A). A pesar de la escasa cobertura forestal restante, en la región aún habitan importantes dispersores como el mono aullador (imagen B). Fotos tomadas por Ricard Arasa Gisbert.

Esquema de la tesis

En los últimos años, ha surgido un intenso debate dentro de la comunidad científica acerca del término fragmentación, ya que los investigadores lo interpretan y lo evalúan de formas distintas. Esto está causando que se reporten resultados muy distintos, muchas veces contradictorios, por lo que urge abordar con mayor profundidad esta problemática. Por tanto, el Capítulo 2 revisa las causas y consecuencias de este debate, identifica algunas debilidades importantes en los estudios de fragmentación y establece algunos criterios objetivos para ayudar a mejorar la concepción y el diseño del presente y futuros estudios sobre la fragmentación del hábitat.

Los estudios florísticos en el trópico mexicano son habituales, pero generalmente son llevados a cabo en áreas protegidas y suelen realizarse a escala local. Sin embargo, los estudios florísticos en paisajes fragmentados son muy escasos, especialmente aquellos centrados en fragmentos de tamaño reducido y en regiones perturbadas. Por esta razón, el Capítulo 3 analiza la composición florística y la riqueza de especies de la flora en regeneración en 60 fragmentos de bosque primario ubicados en las tres regiones de estudio, con el fin de conocer el estado de la flora en regeneración en este tipo de paisajes modificados por el hombre y evaluar su potencial de conservación.

La mayoría de los estudios centrados en averiguar los efectos del cambio de uso del suelo sobre las plantas en bosques tropicales se han realizado a escalas locales, se han centrado en los árboles adultos y no han tenido en cuenta el contexto regional. Hasta la fecha, ningún estudio ha usado una perspectiva paisajística para evaluar el efecto de diferentes atributos del paisaje sobre la flora en regeneración (i.e. brinzales). Por lo anterior, la presente tesis evalúa el efecto relativo de cuatro atributos de la estructura del paisaje sobre la diversidad taxonómica (Capítulo 4) y funcional (Capítulo 5) de brinzales en tres regiones tropicales de México con distinto grado de deforestación e historia de uso del suelo. Los resultados derivados de estos dos capítulos son fundamentales para entender los efectos de la estructura del paisaje sobre la regeneración forestal y con base en ello poder establecer directrices de conservación adecuadas que aseguren la persistencia a largo plazo de los fragmentos de bosque tropical remanente. Finalmente, el Capítulo 6 de la tesis resume los resultados de los capítulos anteriores y señala las implicaciones teóricas y de conservación más relevantes.

Literatura citada

- Andrén, H. (1994). Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, *71*, 355–366.
- Anzures-Dadda, A. y Manson, R. H. (2007). Patch- and landscape- scale effects on howler monkey distribution and abundance in rainforest fragments. *Animal Conservation*, *10*, 69–76.
- Arce-Peña, N. P., Arroyo-Rodríguez, V., Dias, P. A. D., Franch-Pardo, I. y Andresen, E. (2019). Linking changes in landscape structure to population changes of an endangered primate. *Landscape Ecology*, *34*, 2687–2701.
- Arroyo-Rodríguez, V., Mandujano, S. y Benítez-Malvido, J. (2008). Landscape attributes affecting patch occupancy by howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, *70*, 69–77.
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F. P. L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R. L., Meave, J. A., et al. (2017). Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*, *92*, 326–340.
- Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Tabarelli, M., Watling, J.I., Tischendorf, L., Benchimol, M. et al. 2020. Designing optimal human-modified landscapes for forest biodiversity conservation. *Ecology Letters*, *23*, 1404–1420.
- Balvanera, P. (2012). Los servicios ecosistémicos que ofrecen los bosques tropicales. *Ecosistemas*, *21*, 136–147.
- Baskin, Y. (1998). Winners and losers in a changing world. *Bioscience*, *48*, 788–792.
- Berenguer, E., Gardner, T. A., Ferreira J., Aragao, L. E. O. C. y Nally R. M. (2018). Seeing the woods through the saplings: Using wood density to assess the recovery of human-modified Amazonian forests. *Journal of Ecology*, *106*, 2190-2203.
- Biz, M., Cornelius, C. y Metzger, J. P. W. (2017). Matrix type affects movement behavior of a Neotropical understory forest bird. *Perspectives in Ecology and Conservation*, *15*, 10–17.

- Brady, M. J., Mcalpine, C., Possingham, H. P., Miller, C. J. y Baxter, G. S. (2011). Matrix is important for mammals in landscapes with small amounts of native forest habitat. *Landscape Ecology*, 26, 617–628.
- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., Rylands, A. B., Konstant, W. R. et al. (2002). Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology*, 16, 909–923.
- Carabias, J., De la Maza, J. y Cadena, R. (2015). *Conservación y desarrollo sustentable en la selva Lacandona: 25 años de actividades y experiencias*. Ciudad de México: Natura y Ecosistemas Mexicanos, A.C.
- Carrara, E., Arroyo-Rodríguez, V., Vega-Rivera, J. H., Schondube, J. E., Freitas, S. M. y Fahrig, L. (2015). Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation*, 184, 117–126.
- Von Thaden, J. J., Laborde, J., Guevara, S. y Mokondoko-Delgadillo, P. (2020). Dinámica de los cambios en el uso del suelo y cobertura vegetal en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (2006-2016). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 91, e913190.
- Castro-Díez, P., Puyravaud, J. P., Cornelissen, J. H. C. y Villar-Salvador, P. (1998). Stem anatomy and relative growth rate in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia*, 116, 57–66.
- Chao, A. y Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples. *Ecology*, 93, 2533–2547.
- Chazdon, R. L., Peres, C. A., Dent, D., Sheil, D., Lugo, A. E., Lamb, D. et al. (2009). The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology*, 23, 1406–1417.
- Clark, J. S., Macklin, E. y Wood, L. (1998). Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs*, 68, 213–235.

- CONABIO y SEMARNAT. (2009). *Cuarto Informe Nacional de México al Convenio sobre Diversidad Biológica (CDB)*. México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- CONANP. (2011). Actualización de la tasa de cambio del uso del suelo en la Reserva de la biosfera de Los Tuxtlas, Informe Final. Proyecto Sierra de Santa Marta, A. C. Recuperado el 24 de febrero de 2021 de: https://simec.conanp.gob.mx/pdf_evaluacion/tuxtlas.pdf.
- Cushman, S. A. y McGarigal, K. (2003). Landscape-level patterns of avian diversity in the Oregon coast range. *Ecological Monographs*, 73, 259–281.
- Dirzo, R. y Miranda, A. (1991). Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case of study of the possible consequences of contemporary defaunation. En P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes y W. W. Benson (Eds.), *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions* (pp. 273–287). Nueva York: John Wiley & Sons.
- Dirzo, R. y García, M. C. (1992). Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in Veracruz, Mexico. *Conservation Biology*, 6, 84–90.
- Dunning, J. B., Danielson, B. J. y Pulliam, H. R. (1992). Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65, 169–175.
- Fahrig, L. (1998). When does fragmentation of breeding habitat affect population survival? *Ecological Modelling*, 105, 273–292.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487–515.
- Fahrig, L. (2007). Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology*, 21, 1003–1015.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J. et al. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14, 101–112.

- Fahrig, L. (2017). Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics*, 48, 1–23.
- Fahrig, L., Arroyo-Rodríguez, V., Bennett, J. R., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D. J. et al. (2019). Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation*, 230, 179–186.
- FAO y UNEP. (2020). *The State of the World's Forests. Forest, Biodiversity and People*. Rome. <https://doi.org/10.4060/ca8642en>
- Filgueiras, B. K. C., Peres, C. A., Melo, F. P. L., Leal, I. R. y Tabarelli, M. (2021). Winner–Loser Species Replacements in Human-Modified Landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*.
- Flather, C.H. y Bevers, M. (2002). Patchy reaction-diffusion and population abundance: the relative importance of habitat amount and arrangement. *The American Naturalist*, 159, 40–56.
- Fletcher, R. J., Didham, R. K., Banks-Leite, C., Barlow, J., Ewers, R. M., Rosindell, J. et al. (2018). Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological Conservation*, 226, 9–15.
- Franklin, J. F. y Lindenmayer, D. B. (2009). Importance of matrix habitats in maintaining biological diversity. *PNAS*, 106, 349–350.
- Fraterrigo, J. M., Pearson, S. M. y Turner, M. G. (2009). Joint effects of habitat configuration and temporal stochasticity on population dynamics. *Landscape Ecology*, 24, 863–877.
- Galán-Acedo, C., Arroyo-Rodríguez, V., Estrada, A. y Ramos-Fernández, G. (2018). Drivers of the spatial scale that best predict primate responses to landscape structure. *Ecography*, 41, 2027–2037.
- Galán-Acedo, C., Arroyo-Rodríguez, V., Estrada, A., y Ramos-Fernández, G. (2019). Forest cover and matrix functionality drive the abundance and reproductive success of an endangered primate in two fragmented rainforests. *Landscape Ecology*, 34, 147–158.
- Garmendia, A., Arroyo-Rodríguez, V., Estrada, A., Naranjo E. J. y Stoner, K. E. (2013). Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 29, 331–344.

- Gascon, C., Williamson, B. y Fonseca, G. A. B. (2000). Receding forest edges and vanishing reserves. *Science*, 288, 1356–1358.
- GFW (2020). *Global Forest Watch*. Obtenido de: <https://www.globalforestwatch.org/>
- Gibson, L., Lee, T. M., Koh, L. P., Brook, B. W., Gardner, T. A., Barlow, J. et al. (2011). Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, 478, 378–381.
- Gobierno de Chiapas (2013). Informe de Gobierno, Región VIII-Norte. http://www.ceieg.chiapas.gob.mx/productos/files/MAPASTEMREG/REGION_VIII_NORTE_Post.pdf. Última vez consultado: 24 de febrero de 2021.
- González, P., Kroll, B., Vargas, C. R. (2014). Tropical rainforest biodiversity and aboveground carbon changes and uncertainties in the Selva Central, Peru. *Forest Ecology and Management*, 312, 78–91.
- Guevara, S., Laborde, J. 2012. The Mesoamerican rain forest environmental history. Livestock and landscape biodiversity at Los Tuxtlas, Mexico. *Pastos*, 42, 219–248.
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D. et al. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth’s ecosystems. *Science Advances*, 1, e1500052.
- Hansen, M. C., Potapov, F. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S. A., Tyukavina, A. et al. (2013). High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*, 432, 850–853.
- Hanski, I. y Ovaskainen, O. (2002). Extinction debt at extinction threshold. *Conservation Biology*, 16, 666–673.
- Holland, J. D., Fahrig, L. y Cappuccino, N. (2005). Fecundity determines the extinction threshold in a Canadian assemblage of longhorned beetles (Coleoptera: *Cerambycidae*). *Journal of Insect Conservation*, 9, 109-119.
- Howe, H. F. y Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 13, 201–228.
- INEGI (2008). IRIS, Información referenciada geoespacialmente integrada a un sistema. Aguascalientes, Ags.

- INEGI (2014). Información de Uso del Suelo y Vegetación. Escala 1:250000. Recuperado el 24 de febrero de 2021 de: <https://www.inegi.org.mx/temas/bosques/default.html#Tabulados>.
- Instituto de Biología, UNAM. Estación de Biología Los Tuxtlas. Recuperado el 24 de febrero de 2021 de: <http://www.ibiologia.unam.mx/tuxtlas/localizacion/generalidades/frame.htm>.
- Joly, C. A., Metzger, J. P. y Tabarelli, M. (2014). Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. *New Phytologist*, 204, 459–473.
- King, D. A., Davies, S. J., Nur Supardi, M. N., Tan. S. (2005). Tree growth is related to light interception and wood density in two mixed dipterocarp forests of Malaysia. *Functional Ecology*, 19, 445–453.
- Laurance, W. F., Ferreira, L. V., Rankin-de-Merona, J. M., Laurance, S. G., Hutchings, R. W. y Lovejoy, T. E. (1998). Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conservation Biology*, 12, 460–464.
- Laurance, W. F., Delamônica, P., Laurance, S. G., Vasconcelos, H. L. y Lovejoy, T. E. (2000). Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*, 404, 836.
- Macchi, L., Baumann, M., Bluhm, H., Baker, M., Levers, C., Grau, H. R., et al. (2019). Thresholds in forest bird communities along woody vegetation gradients in the South American Dry Chaco. *Journal of Applied Ecology*, 56, 629–639.
- Magalhães Silva, C., Costa Pereira, J. A., Passos Gusmões, J. D. S., Penha Mendes, B. E., Valente, H., Morgan, A. P. et al. (2020). Birds' gap-crossing in open matrices depends on landscape structure, tree size, and predation risk. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 18, 73–82.
- Magnago, L. F. S., Edwards, D. P., Edwards, F. A., Magrach, A., Martins, S. V. y Laurance, W. F. (2014). Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *Journal of Ecology*, 102, 475–85.
- Medellin, R. A. y Gaona, O. (1999). Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 31, 478–485.

- Melo, F. P. L., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M., Tabarelli, M. (2013). On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, *28*, 61–468.
- Mesquita, R. C. G., Delamônica, P., & Laurance, W. F. (1999). Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*, *91*, 129–134.
- Montoya-Pfeiffer, P. M., Rodrigues, R. R. y dos Santos, I. A. (2020). Bee pollinator functional responses and functional effects in restored tropical forests. *Ecological Applications*, *30*, e02054.
- Muller-Landau, H. C. (2004). Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica*, *36*, 20–32.
- Murcia, C. Edge Effects in Fragmented Forests: Implications for Conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, *10*, 58-62.
- Newbold, T., Hudson, L. N., Arnell, A. P., Contu, S., De Palma, A., Ferrier, S. et al. (2016). Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science*, *353*, 288–291.
- Norden, N., Chazdon, R. L., Chao, A., Jiang, Y-H. y Vílchez-Alvarado, B. (2009). Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters*, *12*, 385–394.
- Pardini, R., Nichols, E. y Püttker, T. (2017). Biodiversity response to habitat loss and fragmentation. En: Deltasala, D. A., Goldstein, M. I. (eds.), *Encyclopedia of the Anthropocene*, pp. 229-239. Elsevier, Ámsterdam, Países Bajos.
- Peña-Domene, M., Martínez-Garza, C., Ayestarán-Hernández, L. M. y Howe, H. F. (2018). Plant attributes that drive dispersal and establishment limitation in tropical agricultural landscapes. *Forests*, *9*, 620.
- Perfecto, I., VanderMeer, J. y Wright, A. (2009). Nature's Matrix: Linking Agriculture, Conservation and Food Sovereignty. Routledge, Londres, 242 pp.

- Polis, G. A., Power, M. E. y Huxel, G. R. (eds) (2004). *Food Webs at the Landscape Level*. University of Chicago Press, Chicago.
- Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manriquez, G. et al. (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology*, *89*, 1908–1920.
- Prevedello, J. A. y Vieira, M. V. (2010). Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodiversity Conservation*, *19*, 1205–1223.
- Prevedello, J. A., Almeida-Gomes, M. y Lindenmayer, D. B. (2018). The importance of scattered trees for biodiversity conservation: A global meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, *55*, 205–214.
- Pulido-Santacruz, P. y Renjifo, L. M. (2011). Live fences as tools for biodiversity conservation: a study case with birds and plants. *Agroforestry Systems*, *81*, 15–30.
- Reid, J. L. y Holl, K. D. (2013). Arrival \neq Survival. *Restoration Ecology*, *21*, 153–155.
- Reider, I. J., Donnelly, M. A. y Watling, J. I. (2018). The influence of matrix quality on species richness in remnant forest. *Landscape Ecology*, *33*, 1147–1157.
- Renaissance Oil Corp. (2017). Manifiesto de Impacto Ambiental Regional (MIA-R) para las áreas contractuales 11 (Campo Malva), 15 (Campo Mundo Nuevo) y 25 (Campo Topén). Recuperado el 24 de febrero de 2021 de: http://104.209.210.233/gobmx/2018/2do_T/A73/FI_201806/d/R-09-DLA0605-10-17-DGGEERC.pdf.
- Rigueira, D. M. G., da Rocha, P. L. B. y Mariano-Neto, E. (2013). Forest cover, extinction thresholds and time lags in woody plants (Myrtaceae) in the Brazilian Atlantic Forest: resources for conservation. *Biodiversity Conservation*, *22*, 3141–3163.
- Rocha-Santos, L., Pessoa, M. S., Cassano, C. R., Talora, D. C., Orihuela, R. L. L. et al. (2016). The shrinkage of a forest: Landscape-scale deforestation leading to overall changes in local forest structure. *Biological Conservation*, *196*, 1-9.

- Rocha-Santos, L., Benchimol, M., Mayfield, M. M., Faria, D., Pessoa, M. S., Talora, D. C. et al. (2017). Functional decay in tree community within tropical fragmented landscapes: Effects of landscape-scale forest cover. *PLoS ONE*, *12*, e0175545.
- Rocha-Santos, L., Mayfield, M. M., Lopes, A. V., Pessoa, M.S., Talora, D. C., Faria, D. et al. (2020). The loss of functional diversity: A detrimental influence of landscape-scale deforestation on tree reproductive traits. *Journal of Ecology*, *108*, 212–223.
- Romaní Cortés, J. (2011). De necesidades a necesidades. Anatomía de un conflicto agrario-ambiental en la zona norte de la Lacandona. México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Rueda, M., Moreno Saiz, J. C., Morales-Castilla, I., Albuquerque, F. S., Ferrero, M. y Rodríguez, M. A. (2015). Detecting fragmentation extinction thresholds for forest understory plant species in Peninsular Spain. *PLoS ONE*, *10*, e0126424.
- Russildi, G., Arroyo-Rodríguez, V., Hernández-Ordóñez, O., Pineda, E. y Reynoso, V. H. (2016). Species- and community-level responses to habitat spatial changes in fragmented rainforests: assessing compensatory dynamics in amphibians and reptiles. *Biodiversity and Conservation*, *25*, 375–392.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. Limusa. México. DF, 432 pp.
- San-José, M., Arroyo-Rodríguez, V. y Meave, J.A. (2020). Regional context and dispersal mode drive the impact of landscape structure on seed dispersal. *Ecological Applications*, *30*, e02033.
- Sánchez-de-Jesús, H. A., Arroyo-Rodríguez, V., Andresen, E. y Escobar, F. (2016). Forest loss and matrix composition are the major drivers shaping dung beetle assemblages in a fragmented rainforest. *Landscape Ecology*, *31*, 843–854.
- Santos, B. A., Peres, C. A., Oliveira, M. A., Grillo, A., Alves-Costa, C. P. y Tabarelli, M. (2008). Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation*, *141*, 249–260.

- Schupp, E. W., Howe, H. F., Augspurger, C. K. y Levey, D. J. (1989). Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology*, *70*, 562–564.
- Slik, J. W. F., Arroyo-Rodríguez, V., Aiba, S-I., Alvarez-Loayza, P., Alves, L. F., Ashton, P. et al. (2015). An estimate of the number of tropical tree species. *PNAS*, *112*, 7472–7477.
- Steffan-Dewenter, I. y Tschardtke, T. (1999). Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia*, *121*, 432–440.
- Swift, T. L. y Hannon, S. J. (2010). Critical thresholds associated with habitat loss: A review of the concepts, evidence, and applications. *Biological Reviews*, *85*, 35–53.
- ter Steege, H., Vaessen, R. W., Cárdenas-López, D., Sabatier, D., Antonelli, A., de Oliveira, S. M. et al. (2016). The discovery of the Amazonian tree flora with an updated checklist of all known tree taxa. *Scientific Reports*, *6*, 29549.
- Tabarelli, M., Peres, C. A., Melo, F. P. (2012). The ‘few winners and many losers’ paradigm revisited: emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biological Conservation*, *155*, 136–140.
- Taubert, F., Fischer, R., Groeneveld, J., Lehmann, S., Müller, M.S., Rödig, E. et al. (2018). Global patterns of tropical forest fragmentation. *Nature*, *554*, 519–522.
- Thompson, P. L., Rayfield, B., Gonzalez, A. 2017. Loss of habitat and connectivity erodes species diversity, ecosystem functioning, and stability in metacommunity networks. *Ecography*, *40*, 98–108.
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Recuperado el 24 de febrero de 2020 de: <http://www.tropicos.org>.
- Trzcinski, M. K., Fahrig, L. y Merriam, G. (1999). Independent effects of forest cover and fragmentation on the distribution of forest breeding birds. *Ecological Applications*, *9*, 586–593.
- Tschardtke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batary, P. et al. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological Reviews*, *87*, 661–685.

- Turner, M. G. (2005). Landscape ecology: what is the state of the science? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *36*, 319–344.
- Turner, M. G. y Gardner, R. H. (2015). Landscape ecology in theory and practice. Pattern and process. Springer-Verlag, New York.
- van Breugel, M., Martínez-Ramos, M. y Bongers, F. (2006). Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, *22*, 663–674.
- Van Gelder, H. A., Poorter, L. y Sterck, F. J. (2006). Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist*, *171*, 367– 378.
- Villard, M. A. y Metzger, J. P. (2014). Beyond the fragmentation debate: a conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology*, *51*, 309–318.
- Villaseñor, J. L., Ortiz, E. y Campos-Villanueva, A. (2018). High Richness of Vascular Plants in the Tropical Los Tuxtlas Region, Mexico. *Tropical Conservation Science*, *11*, 1–12.
- Watling, J. I., Nowakowski, A. J., Donnelly, M. A. y Orrock, J. L. (2011). Meta-analysis reveals the importance of matrix composition for animals in fragmented habitat. *Global Ecology and Biogeography*, *20*, 209–217.
- Watling, J. I., Arroyo-Rodríguez, V., Pfeifer, M., Baeten, L., Banks-Leite, C., Cisneros, L. M. et al. (2020). Support for the habitat amount hypothesis from a global synthesis of species density studies. *Ecology Letters*, *23*, 674–681.
- Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T. y Bentivenga, S. (2011). Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, *366*, 2403–2413.
- Wiens, J. A., Crist, T. O., With, K. A. y Milne, B. T. (1995). Fractal patterns of insect movement in microlandscape mosaics. *Ecology*, *76*, 663–666.

Capítulo 2

El debate sobre los efectos de la fragmentación del hábitat: causas y consecuencias

Ricard Arasa-Gisbert, Víctor Arroyo-Rodríguez y Ellen Andresen

En revisión en la revista *Ecosistemas*

Resumen

El debate sobre los efectos de la fragmentación del hábitat: causas y consecuencias. Con la creciente pérdida y fragmentación de los ecosistemas naturales, entender cómo responden las especies a estos cambios nunca ha sido más urgente. Hoy existe consenso acerca del fuerte impacto negativo de la pérdida de hábitat sobre la biodiversidad. Sin embargo, el efecto de la fragmentación del hábitat ha sido muy debatido. En esta revisión, analizamos las causas y consecuencias de este debate. Encontramos que este debate es causado por el uso de diferentes definiciones y conceptualizaciones de la fragmentación, las cuales promueven el uso de diferentes metodologías de análisis. Algunos estudios consideran la fragmentación como un *proceso* inseparable de la pérdida de hábitat y de otras amenazas (p.ej. efectos de borde y aislamiento), y miden sus efectos a escala de sitio, de parche o de paisaje. Otros consideran la fragmentación como un *patrón* que describe la configuración del hábitat en el paisaje, y cuyo efecto puede y debe ser evaluado independientemente del efecto de la cantidad de hábitat (i.e. fragmentación per se) usando el paisaje como unidad de análisis. El uso de diferentes definiciones, conceptualizaciones y metodologías tiene importantes consecuencias a nivel teórico y aplicado. Los primeros estudios concluyen que la fragmentación tiene efectos fuertes y negativos sobre la biodiversidad, mientras que los segundos concluyen que dichos efectos son generalmente débiles, y positivos cuando son significativos. Por tanto, entender las causas y consecuencias de este debate es crítico para evitar desconcierto y confusión en personas interesadas en el tema, y aplicar medidas de conservación más adecuadas.

Palabras clave: cambio de uso del suelo; debate científico; deforestación; ecología de paisaje; escala espacial; fragmentación per se; pérdida de hábitat

Abstract

The debate of the habitat fragmentation effects: causes and consequences. Understanding how species respond to the increasing loss and fragmentation of natural ecosystems has never been more urgent. Today there is consensus on the negative impact of habitat loss on biodiversity. However, the effect of fragmentation is strongly debated. In this review, we analyze the causes and consequences of this debate. We found that this debate is caused by the use of different definitions and conceptualizations of fragmentation, which promote the use of different analysis

methodologies. Some studies consider fragmentation as a *process* to be inseparable from habitat loss and other threats (e. g. edge and isolation effects), and measure its effects at the site, patch, or landscape scale. Others consider fragmentation as a *pattern* that describes the configuration of the habitat in the landscape, and whose effect can and should be evaluated independently of the effect of the habitat amount (i.e., fragmentation per se) using the landscape as the unit of analysis. The use of different definitions, conceptualizations and methodologies has important consequences at the theoretical and applied level. The former group conclude that fragmentation has strong and negative effects on biodiversity, while the latter group conclude that these effects are generally weak, and positive when they are significant. Therefore, understanding the causes and consequences of this debate is critical to avoid confusion in people interested in the subject, and to apply more appropriate conservation measures.

Key words: land-use change; scientific debate; deforestation; landscape ecology; spatial scale; fragmentation per se; habitat loss

Introducción

La creciente pérdida y fragmentación de los ecosistemas naturales a nivel mundial está forzando a un número cada vez mayor de especies a habitar paisajes modificados por actividades humanas (Hansen et al. 2013; Taubert et al. 2018). Ante esta situación, los científicos han evaluado durante décadas los efectos que tienen la pérdida y fragmentación del hábitat sobre las especies, con el objetivo último de conocer sus requisitos ecológicos y, de esta forma, poder remediar el daño que causan a la biodiversidad. La evidencia científica sobre el efecto de la pérdida de hábitat es clara: la mayoría de las especies responden negativamente, y este fenómeno se considera una de las principales causas contemporáneas del declive de la biodiversidad a nivel mundial (Fahrig 2003; Newbold et al. 2016; Betts et al. 2017; Thompson et al. 2017; Powers y Jetz 2019; Gonçalves-Souza et al. 2020; Watling et al. 2020). A medida que el hábitat desaparece, la disponibilidad de recursos se reduce, provocando, a corto y mediano plazo, la reducción del tamaño poblacional de las especies (Pardini et al. 2017). Si la pérdida de hábitat continúa, las poblaciones pueden llegar a cruzar los denominados “umbrales de extinción”, y desaparecer (Hanski y Ovaskainen 2002; Swift y Hannon 2010; Macchi et al. 2019). Este hecho es especialmente relevante para los organismos que son especialistas de cierto tipo de hábitat, por lo que su flexibilidad ecológica a los cambios de

uso del suelo es significativamente menor que la de especies generalistas (Pardini et al. 2010; Morante-Filho et al. 2015; revisado por Arroyo-Rodríguez et al. 2020).

En contraste con lo anterior, el efecto de la fragmentación del hábitat sobre la biodiversidad ha sido fuertemente debatido (Fahrig 2003, 2017; Fletcher et al. 2018; Fahrig et al. 2019). Por un lado, existen estudios que sugieren que la fragmentación es una de las mayores causas de la pérdida de diversidad a nivel mundial (p. ej., Haddad et al. 2015; Betts et al. 2019). Sin embargo, otros estudios sugieren que los efectos de la fragmentación son generalmente débiles, y cuando son significativos, la mayoría de las respuestas a la fragmentación son positivas, no negativas (Fahrig 2017). Las causas de estas conclusiones tan contrastantes parecen originarse en diferentes concepciones filosóficas y metodológicas del concepto ‘fragmentación’ (Miller-Rushing et al. 2019). Por tanto, vale la pena analizarlas en mayor detalle para evitar confusión, particularmente cuando está en juego la toma de decisiones con fines de conservación (Fahrig et al. 2019).

En este trabajo identificamos y analizamos de forma crítica las principales causas y consecuencias del debate sobre los efectos de la fragmentación del hábitat (**Fig. 1**). Para mejorar el entendimiento de este debate, analizamos las causas distales y las proximales por separado. Con relación a las consecuencias, discutimos tanto las implicaciones teóricas como las aplicadas. Al final, mencionamos algunos elementos que deberían ser incorporados en estudios futuros sobre fragmentación, con el fin de mejorar su concepción y diseño.

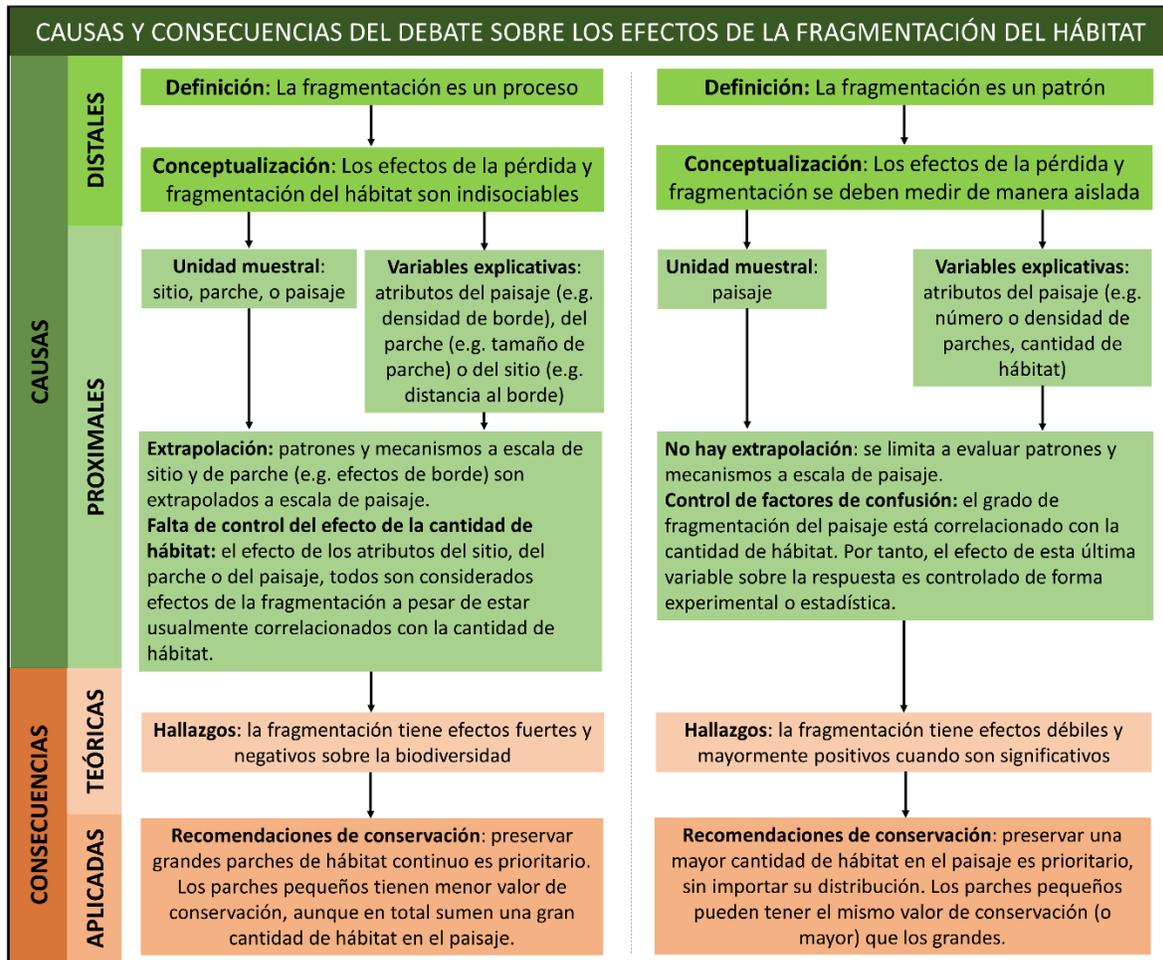


Figura 1. Las principales causas y consecuencias del debate acerca de los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la biodiversidad. El debate es causado por diferencias en la definición y conceptualización de la fragmentación, las cuales provocan que los estudios utilicen diferentes metodologías de análisis. En conjunto, estas diferencias tienen importantes consecuencias teóricas y aplicadas.

Causas distales del debate

Diferentes definiciones: ¿Fragmentación como proceso o como patrón?

Quizás la causa distal más importante del debate sobre los efectos de la fragmentación del hábitat ('fragmentación' de aquí en adelante) es el empleo de distintas definiciones del término fragmentación. La fragmentación ha sido históricamente definida como un *proceso* mediante el cual un hábitat continuo es dividido en parches de hábitat cada vez más pequeños y aislados, y con mayor superficie de borde expuesta a la matriz (Wilcove et al. 1986; Ewers y Didham 2006; **Tabla 1**). Por tanto, los estudios que definen la fragmentación como proceso consideran que todas las

respuestas de las especies a los cambios en el paisaje (p.ej. cantidad de hábitat), en el parche (p.ej. tamaño y aislamiento del parche), y/o en los bordes de los parches (i.e. escala de sitio), son en primera instancia, causadas por el proceso de fragmentación.

En contraste con esta definición, desde finales del siglo pasado e inicios del presente, Fahrig (1997, 1999, 2003, 2017) propuso que la cantidad de hábitat y su grado de fragmentación deben ser definidos como *patrones* espaciales del hábitat en el paisaje. En particular, la cantidad de hábitat es un patrón que describe la composición del paisaje (i.e. el área del paisaje que está compuesta por hábitat), y la fragmentación describe la configuración espacial del hábitat en el paisaje (p.ej. el número o densidad de parches de hábitat en el paisaje). Como se discute más adelante, esta definición implica que para estudiar los efectos de la fragmentación debemos utilizar el paisaje como unidad de análisis, ya que las respuestas de las especies a variables locales (p.ej. distancia al borde) o de los parches no pueden ser extrapoladas a escala de paisaje (Fahrig et al. 2019).

El efecto relativo (independiente) de la pérdida y fragmentación del hábitat

El uso de distintas definiciones de fragmentación (patrón o proceso) también ha resultado en diferentes conceptualizaciones, causando importantes debates acerca de sus efectos (**Fig. 1**). En particular, los estudios que definen la fragmentación como un proceso que es causado por la pérdida progresiva del hábitat y su división en parches cada vez más pequeños y aislados, argumentan que ambos procesos son colineales, que ocurren al mismo tiempo y que, por tanto, probar sus efectos independientes no es posible ni necesario (Didham et al. 2012; Fletcher et al. 2018). Dado que todos estos cambios en el paisaje (p.ej. pérdida de hábitat, fragmentación, reducción del tamaño de parches, incremento del aislamiento, formación de bordes de hábitat) ocurren al mismo tiempo, Didham et al. (2012) proponen que todas estas variables explicativas se deben incluir en modelos estadísticos adecuados (p.ej. modelos de ecuaciones estructurales o análisis de caminos) para identificar el efecto directo e indirecto de la pérdida de hábitat sobre la biodiversidad.

Tabla 1. Definición de los conceptos clave.

| Concepto | Definición | Referencia |
|-----------------------------|--|--|
| Fragmentación como proceso | Proceso mediante el cual un hábitat determinado es transformado en un conjunto de parches más pequeños con un área total más pequeña, aislados entre sí por una matriz de hábitat diferente del original | Wilcove et al. (1986) |
| Fragmentación per se | Patrón que describe el grado de rotura o división del hábitat en paisajes que tienen la misma cantidad total de hábitat | Fahrig (2003) |
| Estudio a escala de sitio | Investigación del efecto de una o varias variables locales, medidas en muestras (p.ej. parcelas, trampas, recorridos) localizadas en diferentes localidades o espacios (p.ej. borde o interior del bosque). La unidad muestral es la localidad (o sitio) | McGarigal y Cushman (2002) |
| Estudio a escala de parche | Investigación del efecto de una o varias características (variables) de fragmentos de un tipo de cobertura (p.ej. bosque). La unidad muestral es el fragmento (o parche) | McGarigal y Cushman (2002) |
| Estudio a escala de paisaje | Investigación del efecto de una o varias características (variables explicativas) del paisaje sobre una o varias respuestas medidas en todo el paisaje. Tanto la variable explicativa como la variable de respuesta están medidas a nivel de paisaje | McGarigal y Cushman (2002), Bennet et al. 2006 |
| Estudio sitio-paisaje | Investigación del efecto de una o varias características del paisaje (variables explicativas) sobre una o varias respuestas medidas en localidades (sitios) ubicadas en el centro de cada paisaje de estudio. La variable explicativa se mide alrededor de cada localidad de estudio | McGarigal y Cushman (2002) |
| Estudio parche-paisaje | Investigación del efecto de una o varias características del paisaje (variables explicativas) sobre una o varias respuestas medidas en diferentes fragmentos (parches) ubicados en el centro de cada paisaje de estudio. La variable explicativa se mide alrededor de cada parche | McGarigal y Cushman (2002) |
| Escala del efecto | Extensión espacial dentro de la cual la relación entre una variable de paisaje y una variable de respuesta es más fuerte | Miguet et al. (2016) |

En contraste con esta conceptualización, los estudios que definen la cantidad de hábitat y su grado de fragmentación como diferentes patrones del paisaje, sugieren que el efecto de ambos atributos puede y debe ser medido de forma independiente para evitar efectos potenciales de confusión (Fahrig 1997, 1999, 2003, 2017). Aunque ambos patrones pueden estar correlacionados (McGarigal y Cushman 2002; Smith et al. 2009; Villard y Metzger 2014), cada uno mide diferentes características del paisaje, por lo que pueden tener efectos distintos sobre la biodiversidad. De hecho, debido al impacto fuerte y negativo que la pérdida de hábitat tiene sobre la biodiversidad (ver arriba), Fahrig (1997, 1999, 2003, 2017) y otros autores (p.ej. Lindenmayer y Fischer 2007) argumentan que es importante controlar su efecto para entender mejor el efecto puro de la fragmentación. A este efecto, Fahrig (1999) lo denominó '*fragmentación per se*' (i.e. efecto de la fragmentación, controlando la influencia de la pérdida del hábitat; **Tabla 1**).

El control del efecto de la cantidad de hábitat puede hacerse de forma experimental o estadística (Fahrig et al. 2019). Por ejemplo, los estudios experimentales y de modelación pueden crear paisajes con la misma cantidad de hábitat, pero con diferente grado de fragmentación (i.e., número de parches), para evaluar el efecto de la fragmentación per se (Fahrig 2003). Esta misma estrategia puede llevarse a cabo en estudios observacionales, evaluando paisajes con una cantidad de hábitat similar, pero con diferente número de parches de hábitat (Fahrig 2003). Dado que esta alternativa no siempre es posible, muchos estudios sobre fragmentación per se optan por controlar el efecto de la cantidad de hábitat de forma estadística (Fahrig 2017). Para ello, se pueden usar regresiones múltiples y/o modelos de ecuaciones estructurales (Fahrig et al. 2019). También se pueden utilizar regresiones lineales simples para evaluar el efecto de la cantidad de hábitat sobre una variable de respuesta determinada, y evaluar después si los residuales del modelo de regresión simple (i.e. componente de la varianza no explicada por la cantidad de hábitat) se asocian con la fragmentación. Sin embargo, esta última metodología ha sido criticada, ya que puede producir resultados sesgados al inflar la magnitud del efecto directo de la pérdida de hábitat, y debilitar el poder explicativo de la fragmentación per se (Didham et al. 2012; Fletcher et al. 2018). De cualquier forma, los estudios que definen la fragmentación como proceso no aprueban el uso de técnicas estadísticas para controlar el efecto de la pérdida de hábitat, ya que consideran que conceptualmente ambos procesos (pérdida y fragmentación) ocurren simultáneamente, y son indisolubles (Fletcher et al. 2018).

Causas proximales del debate

El uso de diferentes escalas de análisis

Dependiendo de la definición y conceptualización de la fragmentación, las variables explicativas que son evaluadas en cada estudio, así como su escala de análisis, pueden ser muy diferentes (**Fig. 2**). Esta es una de las causas directas de confusión y debate más importantes en los estudios de fragmentación (**Fig. 1**). En particular, debido a que el *proceso* de fragmentación promueve cambios en el hábitat a diferentes escalas (i.e. sitio, parche y paisaje), los estudios que definen la fragmentación como proceso pueden evaluar el efecto de variables medidas a múltiples escalas, aunque la mayoría evalúa el efecto de variables locales, como la distancia de un sitio (p. ej. transecto, cuadrante, trampa) al borde, o el tamaño y aislamiento del parche (Hadley y Betts 2016; **Fig. 2A y 2B**). Esta aproximación ha generado una gran confusión y ambigüedad en relación al efecto de la fragmentación, ya que una gran variedad de respuestas biológicas a diferentes variables explicativas son todas consideradas respuestas a la fragmentación (Lindenmayer y Fischer 2007). Además, es común que cuando se evalúan respuestas a escala de paisaje, los estudios comparen una o más muestras en un paisaje continuo (i.e. no fragmentado) con una o varias muestras en un paisaje fragmentado (**Fig. 2C**). Esta aproximación también ha sido criticada, ya que su tamaño de muestra a escala de paisaje es $n = 1$, y por tanto, no es posible evaluar la magnitud de la respuesta al gradiente de fragmentación (i.e. únicamente evalúan si la respuesta biológica difiere entre ambas condiciones; Fahrig 2003).

Por otro lado, los estudios que definen la fragmentación como un patrón del paisaje, miden su efecto solamente a escala de paisaje, evaluando cómo varía la respuesta de interés en paisajes con diferente grado de fragmentación (Fahrig et al. 2019). Para ello, se pueden utilizar tres tipos de diseños experimentales: estudios sitio-paisaje, estudios parche-paisaje, y estudios a escala de paisaje. La selección del diseño depende de la pregunta del estudio, y la interpretación de los resultados también va a ser diferente. En todos ellos, la variable explicativa es medida a escala de paisaje (p.ej. número o densidad de parches dentro de éste), pero la escala a la que se mide la respuesta (escala de sitio, escala de parche o escala de paisaje) depende del diseño mediante el cual se recaban los datos de campo de la variable de interés. Los estudios sitio-paisaje (**Fig. 2D**) miden la respuesta (p.ej. riqueza de especies) en un sitio determinado (p.ej. en una parcela) y evalúan cómo responde a la fragmentación del paisaje que lo rodea. Este diseño tiene la ventaja de usar un

esfuerzo de muestreo constante (i.e. sitios o muestras del mismo tamaño) en todos los paisajes, evitando así el llamado “efecto de muestreo”. Dicho efecto debe ser controlado en estudios parche-paisaje (**Fig. 2E**) ya que, en estos estudios, los parches de mayor tamaño representan muestras de mayor tamaño y, por lo tanto, pueden contener más especies simplemente porque fueron muestreados más intensamente (Galán-Acedo et al. 2019). Aunque los estudios a escala de paisaje tienen la ventaja de poder evaluar las respuestas a dicha escala (**Fig. 2F**), son más difíciles de llevar a cabo, lo que puede limitar el número de paisajes de estudio. Además, las muestras del paisaje que se localizan cerca del borde de éste pueden estar más fuertemente influenciadas por atributos de paisajes vecinos y, por tanto, estos estudios deberían de evitar muestrear el borde para evitar este potencial efecto de confusión.

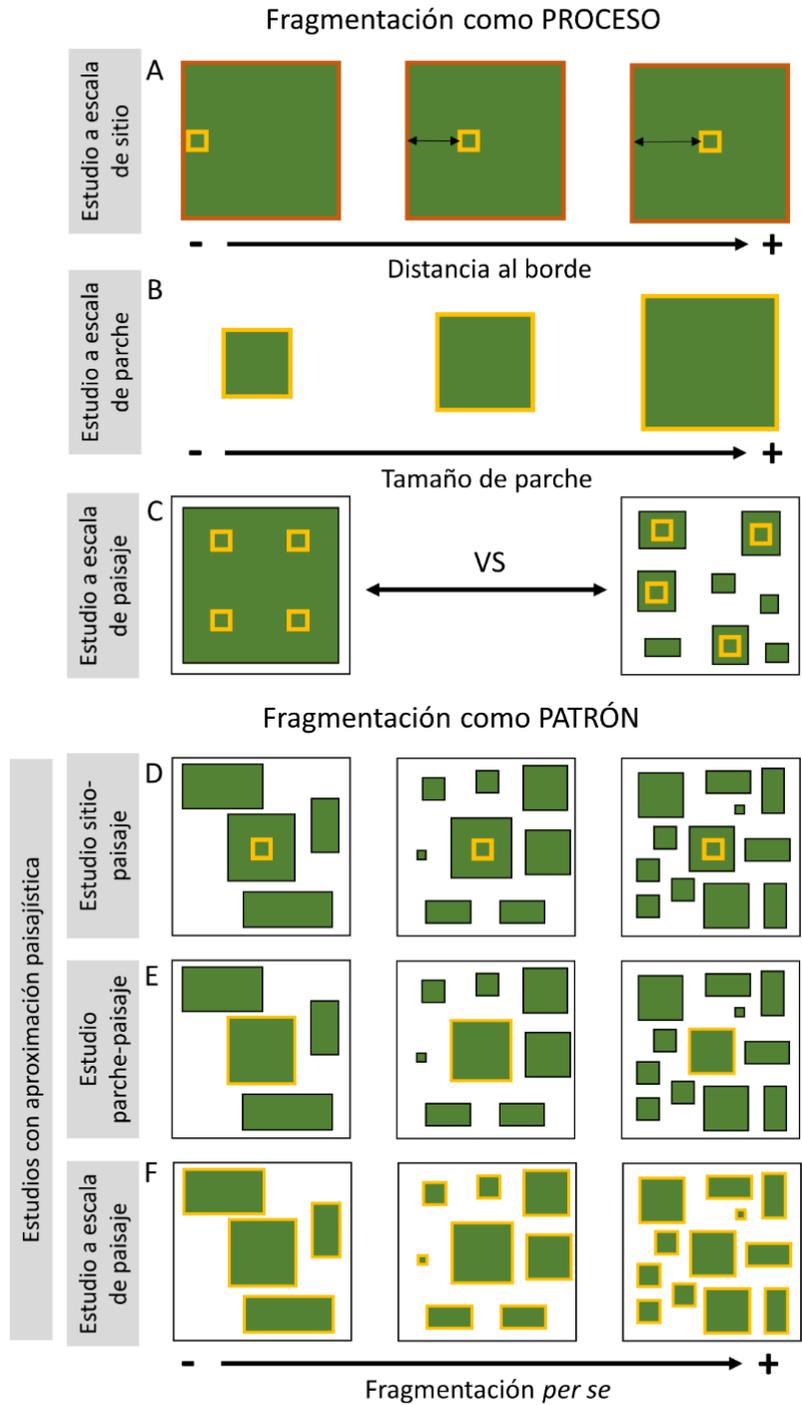


Figura 2. Diseños de muestreo en estudios que definen la fragmentación como proceso y como patrón. Los estudios que definen la fragmentación como proceso suelen evaluarla a diferentes escalas espaciales. En los estudios a escala de sitio, la parcela o transecto es la unidad muestral (A). En los estudios a escala de parche, el parche es la unidad muestral, y se evalúan métricas derivadas de la Teoría de Biogeografía de Islas como el tamaño de parche (B). Los estudios a escala de paisaje que miden la fragmentación como un proceso

comparan paisajes continuos con paisajes fragmentados, y su tamaño de muestra a escala de paisaje es usualmente $n = 1$ (C). Los estudios que definen la fragmentación como patrón trabajan siempre a escala de paisaje. Eso significa que la variable explicativa (p. ej., fragmentación) es evaluada a nivel de paisaje, si bien la variable de respuesta puede ser obtenida en un sitio concreto dentro del parche (estudios sitio-paisaje, D), en todo el parche (estudios parche-paisaje, E) o en todo el paisaje (estudios a escala de paisaje, F). En las mediciones de la fragmentación como patrón a escala de paisaje, la cantidad de hábitat se mantiene constante para controlar su efecto (40% de cantidad de hábitat en todos los paisajes en D, E y F). El recuadro alrededor de los fragmentos representa el paisaje. En verde se muestra el hábitat; en blanco, la matriz de no-hábitat y en marrón, el borde. Los cuadros amarillos representan las unidades muestrales. Nota: todos los paisajes están simplificados para mejorar la comprensión de las ideas aquí expuestas, por lo que no reflejan la complejidad paisajística que se da en paisajes reales.

Un aspecto crucial a la hora de medir el efecto de una variable de paisaje es considerar a qué escala (extensión espacial) debe medirse (i.e. el tamaño del paisaje; Jackson y Fahrig 2015). Dado que esta información no suele estar disponible, se han desarrollado métodos para seleccionar el tamaño del paisaje óptimo para medir el efecto de cada variable. Dicho tamaño o escala óptima es denominada ‘*escala del efecto*’ (**Tabla 1**), y se refiere a la extensión espacial dentro de la cual, la asociación entre una variable de paisaje y una respuesta se hace más fuerte o evidente (Jackson y Fahrig 2015). Para ello, se sugiere medir la variable de paisaje a diferentes escalas concéntricas (i.e. con radios de diferente tamaño) para identificar la escala que resulta en asociaciones paisaje-respuesta más fuertes (Jackson y Fahrig 2015). Este tema no es trivial, ya que si se evalúa el efecto de la fragmentación a la escala incorrecta (p.ej. demasiado pequeña o demasiado grande), podemos concluir erróneamente que dicho efecto es débil o nulo. Por esta razón, cada vez más estudios optan por usar una aproximación multiescalar para identificar con mayor precisión y confiabilidad el efecto de la estructura del paisaje sobre la biodiversidad (Galán-Acedo et al. 2018; Martin 2018).

Las características del sitio y del parche son medidas ambiguas de la fragmentación

Como señalamos arriba, los estudios que definen la fragmentación como proceso evalúan comúnmente el efecto de variables locales, como la distancia al borde o el tamaño del parche y su aislamiento. Esto se debe en gran medida a la extrapolación que hizo Levins (1970) de la Teoría de la Biogeografía de Islas (MacArthur y Wilson 1967) a los ecosistemas terrestres fragmentados. En particular, los parches de hábitat rodeados por una matriz antrópica asemejaban las islas rodeadas de mar, por lo que parecía lógico pensar que los principios utilizados en esta teoría debían funcionar en los ecosistemas fragmentados. En particular, dado que esta teoría propone que las

islas más pequeñas y aisladas tienen mayor probabilidad de extinción y menor probabilidad de ser colonizadas, el número de estudios acerca del efecto del tamaño y aislamiento del parche se incrementó exponencialmente (Fahrig 2019). Estas dos variables son las más usadas en estudios de fragmentación, y han sido frecuentemente asociadas con los efectos negativos de la fragmentación sobre las especies (p. ej., Van Dorp y Opdam 1987; Beier et al. 2002; Hill y Curran 2003; Bailey et al. 2010). De hecho, el aislamiento y la reducción del tamaño del parche son consideradas a menudo como las consecuencias más perjudiciales de la fragmentación, ya que pueden interrumpir o dificultar la dispersión de los individuos y reducir el tamaño de las poblaciones (Haddad et al. 2015; Fletcher et al. 2018). Además, los parches más pequeños tienen una mayor proporción de superficie expuesta a las condiciones de la matriz antrópica, lo que puede provocar cambios que afecten negativamente a la biodiversidad, como la alteración del microclima, el incremento de la mortalidad de árboles, y el aumento en la incidencia de caza, tala selectiva y fuegos (Laurance et al. 2000, 2002; Fletcher et al. 2018).

El uso del tamaño del parche, el aislamiento y la cantidad de borde del parche como medidas de fragmentación ha sido muy criticado, ya que la pérdida de hábitat por sí misma (i.e. sin que haya fragmentación) también resulta en parches más pequeños, aislados y con mayor proporción de borde (Fahrig 2003; Fahrig et al. 2019). De hecho, como demuestra Fahrig (2003), estas medidas están significativamente relacionadas con la pérdida de hábitat. En particular, los parches más pequeños y aislados se localizan usualmente en paisajes que han sufrido mayores pérdidas de hábitat. Por tanto, estas variables del parche son medidas ambiguas de la fragmentación, y no deben de ser usadas como sinónimos de ella.

Otro aspecto crucial relacionado con la escala es que las respuestas biológicas a variables locales no pueden ser extrapoladas a escala de paisaje. Si bien es cierto que a medida que aumenta el grado de fragmentación se reduce el tamaño de los parches, el efecto del tamaño del parche no puede ser extrapolado a escala de paisaje, ya que pueden existir mecanismos ecológicos a escala de paisaje que debilitan o anulan el efecto del tamaño del parche a esta escala (Fahrig et al. 2019). Por ejemplo, el tamaño de la población de una especie puede ser menor en parches más pequeños, pero eso no implica que en paisajes con muchos parches pequeños debamos encontrar menos individuos. Esta extrapolación puede ser una hipótesis de trabajo, pero no una evidencia de que la fragmentación tiene efectos negativos, ya que a medida que aumenta el número de parches, la

distancia entre parches se reduce (no aumenta), lo que puede favorecer la dispersión de individuos entre parches y la disponibilidad de recursos. Estos y otros mecanismos a escala de paisaje pueden anular las respuestas negativas de la biodiversidad a las características de los sitios o del parche (Fahrig et al. 2019; Chase et al. 2018, 2019). De hecho, Chase et al. (2018, 2019) demuestran que, al cambiar de una escala a otra, el efecto de una variable puede aumentar, disminuir y, en un 10% de los casos, hasta cambiar de sentido (de negativo a positivo, o viceversa). Por lo tanto, el efecto de una o varias variables locales no debería ser extrapolado a escala de paisaje.

Consecuencias teóricas: diferentes metodologías generan diferentes resultados

Las diferentes definiciones, conceptualizaciones y metodologías empleadas para estudiar la fragmentación en distintos estudios tienen importantes consecuencias teóricas y aplicadas. En relación a las implicaciones teóricas, es interesante que los estudios que definen la fragmentación como un proceso y que no controlan el efecto de la cantidad de hábitat, típicamente concluyen que la fragmentación tiene efectos fuertes y negativos (p.ej. Haddad et al. 2015). En contraste, los estudios que definen la fragmentación como un patrón, y que controlan el efecto de la cantidad de hábitat, usualmente concluyen que la fragmentación per se tiene efectos mayormente nulos, aunque positivos cuando son significativos (revisado por Fahrig 2017). Esta discrepancia de resultados parece estar asociada a la presencia o ausencia (control) del efecto de confusión generado por la cantidad de hábitat. Por ejemplo, Haddad et al. (2015) evalúan, en 76 estudios experimentales de largo plazo, el efecto del proceso de fragmentación sobre diferentes grupos taxonómicos (p. ej., plantas, aves, artrópodos) y procesos ecológicos (p. ej., acumulación de carbono y biomasa). Para cuantificar el efecto de la fragmentación, usaron atributos del parche, como su tamaño, grado de aislamiento y la proporción borde/interior. Los investigadores observaron una reducción del número de especies, su abundancia y la productividad del ecosistema de entre el 13% y 75% a medida que disminuye el tamaño del parche, y aumentan su aislamiento y proporción de borde. No obstante, como discutimos arriba, es posible que las respuestas observadas fueran causadas por la pérdida de hábitat a escala de paisaje y no por la fragmentación per se.

En contraste con lo anterior, Fahrig (2017) revisó todos los estudios sobre fragmentación per se realizados a escala de paisaje. Del total de artículos encontrados, seleccionó solamente aquéllos que reportaron efectos significativos de la fragmentación del hábitat, aunque encontró que

en la mayoría de casos (71%) la fragmentación no tenía ningún efecto significativo. De los 381 efectos significativos reportados en la literatura (de un total de 118 estudios), 290 efectos (76%) fueron positivos. Vale la pena destacar que esta proporción mayor de efectos positivos que negativos fue independiente del grupo taxonómico, de las variables de fragmentación estudiadas (p. ej., número de parches o densidad de borde), la localización geográfica del paisaje (p.ej. zona tropical vs. templada), el tipo de variable de respuesta o el estatus de conservación de las especies, por lo que no encontró apoyo a la hipótesis de que las respuestas a la fragmentación debían ser mayores en los trópicos, especialmente en especies especializadas y más amenazadas.

Consecuencias aplicadas: el valor de conservación de los parches pequeños

El propósito último de los estudios de fragmentación es entender los requerimientos espaciales de las especies y los procesos ecológicos, para así poder dar recomendaciones que favorezcan su conservación a largo plazo. En este sentido, los estudios que definen la fragmentación como proceso concluyen que las estrategias de conservación deben enfocarse en preservar los parches de hábitat continuo y más grandes o extensos, y establecer y mantener corredores que disminuyan los efectos de aislamiento provocados por la fragmentación del hábitat (Gilbert-Norton et al. 2010; Haddad et al. 2017). Esta ha sido, históricamente, la recomendación dada por gran parte de la comunidad científica interesada en la conservación biológica (p. ej., Diamond 1975; Wilcox y Murphy 1985), a pesar de provenir de la Teoría de Biogeografía de Islas y de contar con poca (o nula) evidencia científica (ver Simberloff y Abele 1976, 1982). Esta recomendación tuvo (y sigue teniendo) una gran influencia en gestores, administraciones y organizaciones conservacionistas de todo el mundo. Por ejemplo, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés; IUCN 1980) recomendó el diseño de reservas que priorizaran hábitats continuos por encima de paisajes fragmentados, lo cual tuvo un fuerte impacto en las recomendaciones de conservación de las administraciones públicas (p. ej., las políticas de gestión forestal en Ontario, Canadá, recomiendan eliminar del paisaje los parches de hábitat pequeños, Fahrig et al. 2019).

En contraste, los resultados provenientes de los estudios que definen la fragmentación como un patrón sugieren justo lo contrario: como los efectos de la fragmentación per se son mayormente neutros (o positivos cuando son significativos), el objetivo de conservación tiene que ser conservar

la mayor cantidad de hábitat posible, sin importar el tamaño y distribución espacial de los parches (Arroyo-Rodríguez et al. 2020). De esta forma, no se prioriza la conservación en función del tamaño de los parches; parches pequeños podrían tener el mismo valor de conservación, o incluso mayor, que parches grandes (Volenc y Dobson 2020). Esto es especialmente importante dado que, normalmente, los parches pequeños se encuentran en sitios muy deforestados, por lo que podrían ser los últimos remanentes de flora y fauna autóctona de la región (Hernández-Ruedas et al. 2014; Fahrig 2020). Sin embargo, la creciente evidencia empírica sobre la importancia de los pequeños fragmentos de bosque como reservorios de biodiversidad (p. ej., Hernández-Ruedas et al. 2014; Galán-Acedo et al. 2019; Palmeirim et al. 2019; Arasa-Gisbert et al. en prensa) aún no ha sido trasladada a la gestión y diseño de reservas, por lo que muchos fragmentos pequeños están en riesgo de desaparecer. Este podría ser el destino final de gran parte de los parches forestales del trópico. Por ejemplo, en regiones tropicales de México, como Los Tuxtlas (**Fig. 3A**) o el norte de Chiapas, donde la riqueza biológica es elevada pero también la deforestación, la mayoría de los parches forestales tienen un tamaño que no supera las 8 ha (**Fig. 3B**; Guevara y Laborde, 2012). Como el programa de pago por servicios ambientales sólo incentiva económicamente a los propietarios de parches de bosque de más de 100 ha (CONAFOR 2020), los parches de menor tamaño están siendo deforestados para crear pastizales para el ganado (**Fig. 3C y 3D**).

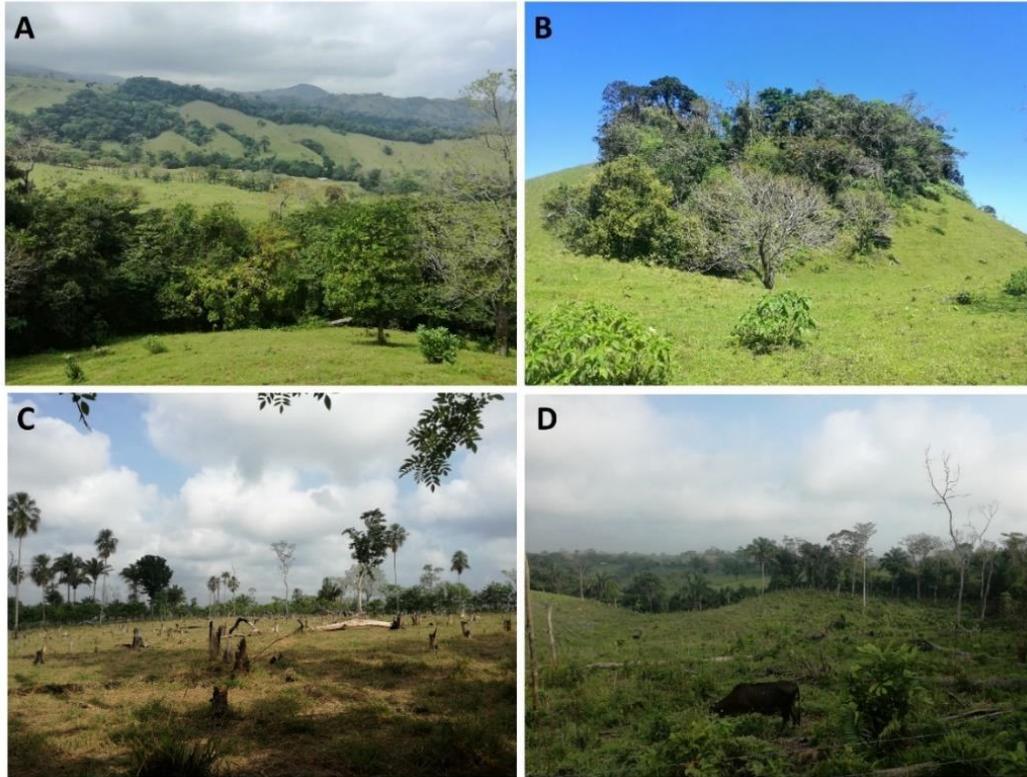


Figura 3. Los estudios sobre los efectos de la fragmentación per se concluyen que sus efectos sobre la biodiversidad son en su mayoría débiles, aunque positivos cuando son significativos, resaltando así el gran valor de conservación de los parches de hábitat (A). Sin embargo, el modelo de diseño de reservas clásico, que prioriza parches grandes por encima de los pequeños, puede provocar la desaparición de fragmentos forestales pequeños, como el de la imagen B, para establecer pastizales para el ganado (C y D). Imagen A, paisaje fragmentado de Los Tuxtlas, Veracruz, México; imagen B, fragmento < 5 ha en Los Tuxtlas; imágenes C y D, fragmentos deforestados para establecer pastizales para el ganado en Juárez, Chiapas, México. Fotos tomadas por Ricard Arasa-Gisbert.

Recomendaciones para estudios futuros

El debate acerca de los efectos de la fragmentación sobre la biodiversidad es uno de los debates en ecología más importantes de los últimos tiempos. El análisis de sus causas y consecuencias puede ayudar a mejorar la concepción y el diseño de este tipo de estudios (Miller-Rushing et al. 2019). En este sentido, creemos que es importante tener en cuenta las siguientes consideraciones. Primero, dado que la fragmentación es un fenómeno paisajístico, los estudios sobre sus efectos deberían ser diseñados a escala de paisaje, tratando de controlar experimental o estadísticamente los efectos de confusión de otras variables importantes, como la cantidad de hábitat. El control de variables de

confusión es una práctica básica en diseño experimental, y debería ser una prioridad en este tipo de estudios. Con esto, no queremos decir que los estudios a escala de sitio y de parche no sean valiosos. Al contrario, muchos procesos ecológicos dependen de estas variables locales, pero las conclusiones de estos estudios deberían de limitarse a esta escala de análisis para evitar confusión. Aunque el proceso de fragmentación puede promover cambios en el hábitat a nivel local, creemos que es más claro y útil llamar a cada variable por su nombre. Por ejemplo, si evaluamos la distancia al borde, hablemos de efectos de borde, si evaluamos la distancia entre parches, hablemos del efecto del aislamiento, etc. Denominar a todos estos efectos ‘efectos de fragmentación’ es confuso y no contribuye a mejorar nuestro entendimiento de dichos efectos. Por otro lado, es evidente que necesitamos más estudios para esclarecer los mecanismos detrás de los efectos positivos de la fragmentación per se sobre la biodiversidad (Fahrig et al. 2019). Algunos de los mecanismos que podrían explicar estos efectos positivos son: (1) mayor diversidad de hábitats, (2) mayor conectividad en el paisaje, (3) dinámicas de complementación y suplementación en el paisaje, (4) estabilización de las relaciones entre depredador y presa, y (5) evitar la proliferación de los competidores más fuertes (Fahrig et al. 2019). Las evidencias empíricas sobre estos mecanismos son aún escasas (pero ver Hernández-Ruedas et al. 2018), por lo que necesitamos más estudios sobre el tema. Otro aspecto poco conocido es la interacción entre la fragmentación y otras amenazas, como las enfermedades emergentes y el cambio climático. Entender estas interacciones permitirá diseñar estrategias de conservación y manejo mucho más efectivas. Por último, pero no menos importante, debemos ampliar el número de variables de respuesta que son evaluadas, ya que además de la riqueza de especies, es importante conocer cómo afecta la fragmentación a otras variables importantes, como la persistencia poblacional, la salud de los individuos, la natalidad/mortalidad, los patrones de dispersión y el uso del hábitat, entre otras. En conjunto, todas estas consideraciones contribuirán a la generación de un conocimiento mucho más completo y profundo de los efectos de la fragmentación, permitiendo así diseñar paisajes amigables con la biodiversidad y los humanos.

Agradecimientos

Juan Manuel Dupuy, Guillermo Ibarra-Manríquez, Javier Laborde, Leonel López-Toledo, Consuelo Bonfil y Jorge A. Meave hicieron valiosos comentarios sobre las primeras versiones del

manuscrito. RAG recibió una beca de doctorado de CONACYT. Esta publicación forma parte del programa de doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Contribución de los autores

Ricard Arasa-Gisbert: Conceptualización, Redacción – Borrador inicial, Redacción – Revisión y edición, Visualización. Víctor Arroyo-Rodríguez: Conceptualización, Supervisión, Redacción – Revisión y edición, Visualización. Ellen Andresen: Supervisión, Redacción – Revisión y edición.

Referencias

- Arasa-Gisbert, R., Arroyo-Rodríguez, V., Ortiz-Díaz, J.J., Martínez, E. (en prensa). Regeneración de plantas leñosas en fragmentos de bosque tropical húmedo: estructura de la comunidad y nuevos registros para Chiapas, Tabasco y México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*.
- Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Tabarelli, M., Watling, J.I., Tischendorf, L., Benchimol, M., et al. 2020. Designing optimal human-modified landscapes for forest biodiversity conservation. *Ecology Letters* 23:1404-1420.
- Bailey, D., Schmidt-Entling, M.H., Eberhart, P., Herrmann, J.D., Hofer, G., Kormann, U., et al. 2010. Effects of habitat amount and isolation on biodiversity in fragmented traditional orchards. *Journal of Applied Ecology* 47:1003-1013.
- Beier, P., Van Drielen, M., Kankam, B.O. 2002. Avifaunal collapse in West African forest fragments. *Conservation Biology* 16:1097-1111.
- Betts, M.G., Wolf, C., Ripple, W.J., Phalan, B., Millers, K.A., Duarte, A. et al. 2017. Global forest loss disproportionately erodes biodiversity in intact landscapes. *Nature* 547:441-444.
- Betts, M.G., Wolf, C., Pfeifer, M., Banks-Leite, C., Arroyo-Rodríguez, V., Ribeiro, D.B., et al. 2019. Extinction filters mediate the global effects of fragmentation. *Science* 366:1236-1239.
- Chase, J.M., McGill, B.J., McGlenn, D.J. May, F., Blowes, S.A., Xiao, X., et al. 2018. Embracing scale-dependence to achieve a deeper understanding of biodiversity and its change across communities. *Ecology Letters* 21:1737-1751.

- Chase, J.M., McGill, B.J., Thompson, P.L., Antão, L.H., Bates, A.E., Blowes, S.A., et al. 2019. Species richness change across spatial scales. *Oikos* 128:1079-1091.
- CONAFOR. 2020. *Apoyos CONAFOR*. Comisión Nacional Forestal, Ciudad de México, México. Disponible en: www.gob.mx/conafor/acciones-y-programas/apoyos-conafor.
- Diamond, J.M. 1975. The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation* 7:129-146.
- Didham, R.K., Kapos, V., Ewers, R.M. 2012. Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos* 121:161-170.
- van Dorp, D., Opdam, P.F.M. 1987. Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. *Landscape Ecology* 1:59-73.
- Ewers, R. M., Didham, R. K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81:117-142.
- Fahrig, L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on species extinction. *The Journal of Wildlife Management* 61:603-10.
- Fahrig L. 1999. Forest loss and fragmentation: which has the greater effect on persistence of forest-dwelling animals? En: Rochelle J., Lehmann L. and Wisniewski J. (eds.), *Forest fragmentation: wildlife and management implications*, pp. 87-95. Brill, Lieden, Países Bajos.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:487-515.
- Fahrig, L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* 40:1649-1663.
- Fahrig, L. 2017. Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 48:1-23.
- Fahrig, L. 2019. Habitat fragmentation: A long and tangled tale. *Global Ecology and Biogeography* 28(1):33-41.
- Fahrig, L., Arroyo-Rodríguez, V., Bennett, J.R., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D.J., et al. 2019. Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation* 230:179-186.
- Fletcher, R.J., Didham, R.K., Banks-Leite, C., Barlow, J., Ewers, R.M., Rosindell, J., et al. 2018. Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological Conservation* 226:9-15.

- Galán-Acedo, C., Arroyo-Rodríguez, V., Estrada, A., Ramos-Fernández, G. 2018. Drivers of the spatial scale that best predict primate responses to landscape structure. *Ecography* 41: 2027-2037.
- Galán-Acedo, C., Arroyo-Rodríguez, V., Andresen, E., Arregoitia, L.V., Vega, E., Peres, C.A., et al. 2019. The conservation value of human modified landscapes for the world's primates. *Nature Communications* 10:152.
- Gilbert-Norton, L., Wilson, R., Stevens, J.R., Beard, K.H. 2010. A meta-analytic review of corridor effectiveness. *Conservation Biology* 24:660-668.
- Gonçalves-Souza, D., Verburg, P.H., Dobrovolski, R. 2020. Habitat loss, extinction predictability and conservation efforts in the terrestrial ecoregions. *Biodiversity Conservation* 246: 108579.
- Guevara, S., Laborde, J. 2012. The Mesoamerican rain forest environmental history. Livestock and landscape biodiversity at Los Tuxtlas, Mexico. *Pastos* 42:219-248.
- Haddad, N.M., Brudvig, L.A., Clobert, J., Davies K.F., Gonzalez, A., Holt, R.D., et al. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances* 1:e1500052.
- Haddad, N.M., Gonzalez, A., Brudvig, L.A., Burt, M.A., Levey, D.J., Damschen, E.I. 2017. Experimental evidence does not support the habitat amount hypothesis. *Ecography* 40:48-55
- Hadley, A.D., Betts, M.C. 2016. Refocusing habitat fragmentation research using lessons from the last decade. *Current Landscape Ecology Reports* 1:55-66.
- Hansen, M.C., Potapov, P.V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S.A., Tyukavina, A., et al. 2013. High-resolution global maps of 21st-Century forest cover change. *Science* 342:850-853.
- Hanski, I., Ovaskainen, O. 2002. Extinction debt at extinction threshold. *Conservation Biology* 16:666-673.
- Hernández-Ruedas, M.A., Arroyo-Rodríguez, V., Meave, J.A., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Martínez, E., et al. 2014. Conserving tropical tree diversity and forest structure: the value of small rainforest patches in moderately-managed landscapes. *PLoS ONE* 9:e98931.

- Hernández-Ruedas, M.A., Arroyo-Rodríguez, V., Morante-Filho, J.C., Meave, J.A., Martínez-Ramos, M. 2018. Fragmentation and matrix contrast favor understory plants through negative cascading effects on a strong competitor palm. *Ecological Applications* 28:1546–1553
- Hill, J.L., Curran, P.J. 2003. Area, shape and isolation of tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implications for conservation. *Journal of Biogeography* 30:1391-1403.
- IUCN. 1980. *World conservation strategy: Living resource conservation for sustainable development*. Gland, Switzerland: International Union for Conservation of Nature and Natural Resources.
- Jackson, H.B., Fahrig, L. 2015. Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography* 24:52-63.
- Laurance, W.F., Delamônica, P., Laurance, S.G., Vasconcelos, H.L., Lovejoy, T.E. 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404:836.
- Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, P.C., et al. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16:605-618.
- Lindenmayer, D. B., Fischer, J. 2007. Tackling the habitat fragmentation panchreston. *Trends in Ecology and Evolution* 22:127-132.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O. 1967. *The theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, New Jersey, Estados Unidos.
- Macchi, L., Baumann, M., Bluhm, H., Baker, M., Levers, C., Grau, H.R., et al. 2019. Thresholds in forest bird communities along woody vegetation gradients in the South American Dry Chaco. *Journal of Applied Ecology* 56:629-639.
- Martin, A.E. 2018. The spatial scale of a species' response to the landscape context depends on which biological response you measure. *Current Landscape Ecology Reports* 3:23-33.
- McGarigal, K., Cushman, S.A. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* 12:335-345.
- Miguet, P., Jackson, H.B., Jackson, N.D., Martin, A.E., Fahrig, L. 2016. What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landscape Ecology* 31:1177-1194.

- Miller-Rushing, A.J., Primack, R.B., Devictor, V., Corlett, R.T., Cumming, G.S., Loyola, R., et al. 2019. How does habitat fragmentation affect biodiversity? A controversial question at the core of conservation biology. *Biological Conservation* 232:271-273.
- Morante-Filho, J.C., Faria, D., Mariano-Neto, E. and Rhodes, J. 2015. Birds in anthropogenic landscapes: the responses of ecological groups to forest loss in the Brazilian Atlantic Forest. *PLoS One* 10:e0128923.
- Palmeirim, A.F., Figueiredo, M.S.L., Grelle, C.E.V., Carbone, C., Vieira, M.V. 2019. When does habitat fragmentation matter? A biome-wide analysis of small mammals in the Atlantic Forest. *Journal of Biogeography* 46:2811-2825.
- Pardini, R., Bueno, A.A., Gardner, T.A., Prado, P.I., Metzger, J.P. 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS ONE* 5:e13666.
- Pardini, R., Nichols, E., Püttker, T. 2017. Biodiversity response to habitat loss and fragmentation. En: Dellasala, D.A., Goldstein, M.I. (eds.), *Encyclopedia of the Anthropocene*, pp. 229-239. Elsevier, Amsterdam, Países Bajos.
- Powers, R.P., Jetz, W. 2019. Global habitat loss and extinction risk of terrestrial vertebrates under future land-use-change scenarios. *Nature Climate Change* 9:323-329.
- Ruffell, J., Banks-Leite, C., Didham, R.K. 2016. Accounting for the causal basis of collinearity when measuring the effects of habitat loss versus habitat fragmentation. *Oikos* 125:117-125.
- Simberloff, D.S., Abele, L.G. 1976. Island Biogeography Theory and Conservation Practice. *Science* 191:285-286.
- Simberloff, D. S., Abele, L. G. 1982. Refuge design and island biogeographic theory: Effects of fragmentation. *The American Naturalist* 120:41-50.
- Smith, A.C., Koper, N., Francis, C.M., Fahrig, L. 2009. Confronting collinearity: comparing methods for disentangling the effects of habitat loss and fragmentation. *Landscape Ecology* 24:1271-1285.
- Swift, T.L., Hannon, S.J. 2010. Critical thresholds associated with habitat loss: A review of the concepts, evidence, and applications. *Biological Reviews* 85:35–53.
- Taubert, F., Fischer, R., Groeneveld, J., Lehmann, S., Müller, M.S., Rödig, E., et al. 2018. Global patterns of tropical forest fragmentation. *Nature* 554:519-522.

- Thompson, P.L., Rayfield, B., Gonzalez, A. 2017. Loss of habitat and connectivity erodes species diversity, ecosystem functioning, and stability in metacommunity networks. *Ecography* 40:98-108.
- Volenc, Z.M., Dobson, A.P. 2020. Conservation value of small reserves. *Conservation Biology* 34:66-79.
- Watling, J.I., Arroyo-Rodríguez, V., Pfeifer, M., Baeten, L., Banks-Leite, C., Cisneros, L.M., et al. 2020. Support for the habitat amount hypothesis from a global synthesis of species density studies. *Ecology Letters* 23:674-681.
- Wilcove, D.S., McLellan, C.H., Dobson, A.P. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. En: Soulé, M.E. (ed.), *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*, pp. 237-256. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Estados Unidos de América.
- Wilcox, B.A., Murphy, D.D. 1985. Conservation strategy: The effects of fragmentation on extinction. *The American Naturalist* 125:879-887.

Capítulo 3

Regeneración de plantas leñosas en fragmentos de bosque tropical húmedo: estructura de la comunidad y nuevos registros para Chiapas, Tabasco y México

Ricard Arasa-Gisbert, Víctor Arroyo-Rodríguez, Juan Javier Ortiz-Díaz y
Esteban Martínez

Aceptado para su publicación en la *Revista Mexicana de Biodiversidad*

Resumen

Este estudio presenta la lista florística de árboles, arbustos y palmas en regeneración muestreados en 60 fragmentos de bosque tropical húmedo en tres regiones distintas (n = 20 por región): Marqués de Comillas (Chiapas), Los Tuxtlas (Veracruz) y región Norte de Chiapas. En cada fragmento registramos las plantas leñosas en regeneración presentes en 25 parcelas circulares de 8 m² (200 m² por fragmento). En total, registramos 24,612 individuos pertenecientes a 431 especies, 220 géneros y 70 familias, incluyendo tres nuevos registros, dos a nivel estatal (*Piper phytolaccifolium* Opiz y *Coccoloba acuminata* Kunth) y uno a nivel nacional (*Piper philodendroides* Standl. & Steyerl). La densidad media de especies fue significativamente más alta en el paisaje mejor conservado (Marqués de Comillas) que en el más degradado (Norte de Chiapas); Los Tuxtlas presentó un valor intermedio. De acuerdo a la estrategia de regeneración, 43 % de las especies fueron generalistas (especies de sucesión intermedia), 31 % tolerantes a la sombra y 13 % pioneras (sucesión temprana). Todas las regiones fueron dominadas por pocas especies; la mayoría fueron raras. El porcentaje de especies amenazadas no difirió entre regiones (5.5-6 %). Este estudio destaca el potencial regenerativo de los fragmentos de selva y su elevado valor de conservación frente a la creciente deforestación y degradación que amenazan su persistencia.

Palabras clave: brinzal; composición florística; conservación; diversidad; regeneración de avanzada; riqueza taxonómica; selva alta perennifolia

Abstract

This study presents the floristic list of regenerating trees, shrubs and palms sampled in 60 tropical rainforests fragments in three different regions (n = 20 per region): Marqués de Comillas (Chiapas), Los Tuxtlas (Veracruz) and Northern region of Chiapas. In each fragment, we record saplings in 25 8 m²-circular plots (200 m² per fragment). In total, we recorded 24,612 individuals belonging to 431 species, 220 genera and 70 families, including three new records, two at the state level (*Piper phytolaccifolium* Opiz and *Coccoloba acuminata* Kunth) and one at the national level (*Piper philodendroides* Standl. & Steyerl). Mean species density was significantly higher in the best-preserved landscape (Marqués de Comillas) than in the most degraded (North of Chiapas), and Los Tuxtlas presented an intermediate value. According to the regeneration strategy, 43% of the species

were generalists (intermediate succession species), 31 % shade tolerant and 13 % pioneers (early succession). All regions were dominated by few species; most were rare. The percentage of threatened species did not differ between regions (5.5-6 %). This study highlights the regenerative potential of forest fragments and their high conservation value in the face of increasing deforestation and degradation that threaten their persistence.

Key words: advance regeneration; conservation; diversity; floristic composition; sapling; taxonomic richness; tropical rainforests

Introducción

Los bosques tropicales son el bioma más diverso del planeta (Slik et al., 2015) y proporcionan servicios ecosistémicos fundamentales para las sociedades humanas (Balvanera et al., 2006). Sin embargo, el aumento de las poblaciones humanas y de sus demandas de recursos naturales han provocado un incremento de la deforestación en las regiones tropicales (Hansen et al., 2020; Song et al., 2018). Como resultado, grandes extensiones de bosque tropical continuo han sido convertidas en paisajes fragmentados compuestos, en su mayoría, por pequeños fragmentos de bosque remanente (Taubert et al., 2018). En muchos casos, estos fragmentos se encuentran aislados y rodeados de una matriz no arbolada (e.g. pastizales y campos agrícolas). Esto dificulta el movimiento de muchos animales en el paisaje, limitando la dispersión de semillas y la regeneración natural de los bosques (Arroyo-Rodríguez et al., 2017; Peña-Domene et al., 2018; San-José et al., 2020). Sorprendentemente, la mayoría de los estudios en paisajes fragmentados se centran en árboles adultos. Muy pocos prestan atención a los individuos en estado inmaduro que han logrado germinar y establecerse (i.e. regeneración de avanzada), a pesar de su papel clave en el ecosistema, ya que determinan la composición y estructura futura de los bosques (Arroyo-Rodríguez et al., 2017; Chazdon y Guariguata, 2016).

En los últimos 30 años, México ha perdido el 34 % de la cobertura de bosques tropicales, amenazando la supervivencia de un gran número de especies de plantas y animales (CONABIO y SEMARNAT, 2009; INEGI, 2014). Chiapas y Veracruz son el segundo y tercer estado con mayor diversidad de plantas de México (Villaseñor, 2016) pero son también los que han sufrido mayor deforestación. En la mayor selva tropical húmeda de México, la Selva Lacandona (Chiapas), se

perdió el 31 % de la superficie forestal en tan sólo 40 años (De Jong et al., 2000). Una situación más alarmante la vive la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, en Veracruz, donde hoy queda poco más del 15 % de las selvas de tierras bajas (Castillo-Campos y Laborde, 2004; CONANP, 2011).

Aunque las plantas son uno de los grupos taxonómicos más estudiados, son pocos los estudios florísticos y de ecología que analizan la composición y pérdida de la flora nativa (Cayuela et al., 2012; Fazey et al., 2005). Este hecho es especialmente relevante en las regiones tropicales, donde muchas especies no han sido aún descritas (Joppa et al., 2011; Prance et al., 2000) y muchas otras carecen de información relativa a su distribución, abundancia e interacciones y dinámicas ecológicas (Collen et al., 2008; Hubbell, 2013). En este sentido, contar con información ecológica como la estrategia de regeneración es clave para predecir la estructura, composición y dinámica futura de los bosques ubicados en paisajes modificados por el hombre (Arroyo-Rodríguez et al., 2017; Bugmann, 1996; Larson y Funk, 2016).

El objetivo de este trabajo es brindar información acerca de los atributos de la comunidad de plantas leñosas en regeneración en fragmentos de bosque tropical húmedo de tres regiones con diferente patrón e historia de deforestación del sureste de México: Marqués de Comillas (Chiapas), Los Tuxtlas (Veracruz) y región Norte de Chiapas. El fin último es mejorar el conocimiento de la flora tropical mexicana, especialmente de la regeneración de avanzada, para resaltar el potencial regenerativo y la enorme diversidad que albergan los fragmentos de bosque. Esta información puede ser útil para promover acciones de investigación, conservación y manejo en paisajes tropicales fragmentados (Arroyo-Rodríguez et al., 2020).

Métodos

Las tres regiones de estudio muestran el mismo tipo de vegetación nativa (bosque tropical húmedo) pero difieren en el grado de deforestación e historia de cambio de uso del suelo (Fig. 1). La mejor conservada es la región de Marqués de Comillas, que forma parte de la Selva Lacandona, Chiapas (91°6'–90°41'W; 16°19'–16°2'N). Este bosque tropical húmedo es el más importante de México, tanto por su tamaño (~13,000 km²) como por su riqueza florística, ya que alberga más del 50 % de las especies propias de este tipo de vegetación del país (Romaní Cortés, 2011; Villaseñor et al.,

2018). Sin embargo, un programa gubernamental de colonización de tierras a finales de los años 70 provocó la pérdida de más de la mitad de los bosques primarios de la región (Carabias et al., 2015). Como consecuencia, el municipio de Marqués de Comillas está hoy dominado por fragmentos de bosque primario de diferente tamaño, los cuales cubren cerca del 45 % de la superficie del municipio (Carabias et al., 2015). Sin embargo, la presencia de fragmentos de bosque de gran tamaño (> 1000 ha) ha permitido la persistencia de especies de animales amenazados como el jaguar, tapir, mono araña, mono aullador, pecarí y guacamaya roja (Arce-Peña et al., 2019; Carrara et al., 2015; Garmendia et al., 2013).

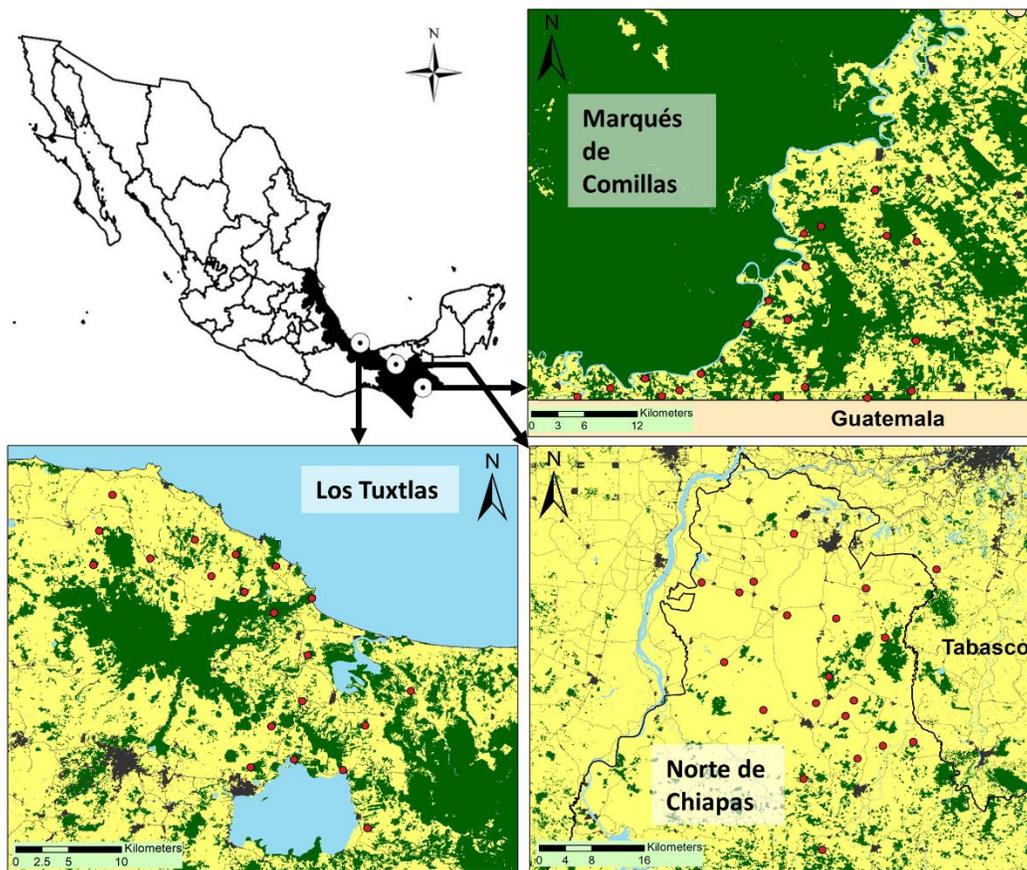


Figura 1. Localización de los fragmentos de estudio (círculos rojos) en tres regiones de México: Marqués de Comillas, Los Tuxtlas y Norte de Chiapas (incluyendo un fragmento en el estado de Tabasco).

La región de Los Tuxtlas, en Veracruz ($95^{\circ}24' - 94^{\circ}96' W$; $18^{\circ}68' - 18^{\circ}38' N$) preserva los bosques tropicales húmedos más septentrionales de América (Dirzo y García, 1992) y albergan ~40 % de las especies de plantas vasculares tropicales de México (Villaseñor et al., 2018). Sin embargo, la intensa deforestación provocada por la ganadería extensiva durante la década de los 50's ha

provocado que actualmente sólo el 20 % del territorio esté cubierto por selvas (Castillo-Campos y Laborde, 2004; CONANP, 2011). La mayoría de fragmentos de la región son pequeños (la mayoría < 8 ha) y se encuentran inmersos en una matriz de potreros y campos de cultivo (Arroyo-Rodríguez et al., 2008; Guevara y Laborde, 2012). Los fragmentos remanentes presentan poblaciones muy reducidas o ausentes de vertebrados medianos y grandes (Dirzo y Miranda, 1991; González-Christen y Coates, 2019), aunque algunos dispersores de semillas (e.g. monos aulladores) aún están presentes en algunos fragmentos (Arroyo-Rodríguez et al., 2008; Galán-Acedo et al., 2018).

La región de estudio más deforestada es la región Norte de Chiapas (93°33'–93°00' W; 17°87'–17.42' N). Debido a la escasez de fragmentos de bosque primario en la región, uno de los 20 fragmentos de estudio de esta región (ver abajo) está ubicado fuera del estado de Chiapas, en Tabasco (Fig. 1). La introducción del ganado en la década de los 50's y las prospecciones petrolíferas de los 70's provocaron una intensa deforestación en la región (INEGI, 1999). Actualmente, tan sólo el 5 % del territorio es ocupado por bosques primarios y los pocos fragmentos remanentes son extremadamente pequeños (< 5 ha) y se encuentran rodeados por una matriz de pastizales inducidos y carreteras (Anzures-Dadda y Manson, 2007; Renaissance Oil Corp, 2017). Debido a esto, una gran parte de los vertebrados de tamaño mediano y grande (e.g. jaguar, tapir, mono araña) se han extinguido localmente y muchos otros (e.g. jaguarundi, pecarí, venado de cola blanca) están muy amenazados y es posible que se extingan en los próximos años (Renaissance Oil Corp, 2017). No obstante, aún persisten algunas poblaciones de monos aulladores (Galán-Acedo et al., 2018) y de otros dispersores de gran importancia, como aves y murciélagos (Renaissance Oil Corp, 2017).

Según la clasificación climática de Köppen, las tres regiones quedan encuadradas dentro del clima tropical ecuatorial, aunque presentan variaciones pluviométricas: en Los Tuxtlas se supera los 4,000 mm al año (Instituto de Biología), mientras que en el Norte de Chiapas oscila entre los 2,500 y 4,000 mm (Gobierno de Chiapas, 2013), y en Marqués de Comillas llueve unos 3,000 mm (Breugel et al., 2006). A pesar de presentar un régimen de lluvias constantes durante todo el año, las tres regiones presentan una marcada estación seca. Ésta se presenta entre marzo y mayo en Los Tuxtlas (Instituto de Biología) y de febrero a abril en las otras dos regiones (Breugel et al., 2006; Gobierno de Chiapas, 2013).

El muestreo de campo se llevó a cabo de enero a mayo de 2018. En cada región se seleccionaron arbitrariamente 20 fragmentos de bosque primario que cumplieran los siguientes criterios: (1) estar en un rango de tamaño de 1 a 150 ha (con excepción de un fragmento de 640 ha en Los Tuxtlas, y otro de 3,410 ha en Marqués de Comillas); (2) presentar una distancia mínima de 1.5 km con los otros fragmentos de estudio (para poder llevar a cabo, más adelante, estudios a escala de paisaje), (3) sin signos evidentes de perturbación antrópica (e.g. árboles talados, senderos humanos, etc.) y (4) estar a una misma elevación (< 600 m s.n.m.) y presentar un tipo de suelo similar (Fig. 1). En el centro de cada fragmento (previamente identificado con Google Earth y accedido a él incorporando las coordenadas al GPS) se establecieron 25 parcelas circulares de 8 m^2 cada una (200 m^2 por fragmento), formando una cuadrícula de 5×5 parcelas, con una separación de 30 m entre sí. En cada parcela contamos e identificamos todas las plantas leñosas (i.e. árboles y arbustos) y palmas en regeneración (i.e. ≥ 30 cm de altura y < 1 cm de diámetro a la altura del pecho). Cabe destacar que la gran mayoría de las especies de palmas muestreadas alcanzan la madurez con tamaños mayores al considerado aquí (e.g. Burelo-Ramos et al., 2009; Oyama, 1987; Piñero et al., 1977; Quero y Pérez-Farrera, 2010; Standley y Steyermark, 1952). Aunque algunas especies como *Chamaedorea elegans* y *C. ernesti-augusti* pueden presentar individuos adultos con tamaños dentro del intervalo seleccionado aquí, nosotros excluimos todos los individuos con estructuras reproductivas o con signos de haberlas tenido para enfocarnos en las palmas juveniles. De hecho, tras esta exclusión, sólo registramos un individuo de *C. elegans* y 10 de *C. ernesti-augusti*. El mismo protocolo fue utilizado con los arbustos de las especies que pudiesen presentar individuos adultos con tamaños dentro del intervalo considerado.

Los individuos no identificados en campo fueron colectados para su posterior identificación en el Herbario Nacional de México (MEXU, Ciudad de México). Usamos la nomenclatura de Tropicos (Jardín Botánico de Missouri; <http://www.tropicos.org>). Una vez identificadas, clasificamos a todas las especies con base en su estrategia de regeneración siguiendo la clasificación de Hill y Curran (2003), Arroyo-Rodríguez y Mandujano (2006) y Chazdon (2014): (1) especies pioneras (o especies sucesionales tempranas); (2) especies generalistas (o especies sucesionales intermedias); y (3) especies tolerantes a la sombra. También incluimos a las especies introducidas como un grupo independiente. Las plantas pioneras son especies de rápido crecimiento y vida corta, que típicamente producen una gran cantidad de semillas (a menudo pequeñas) y que germinan y se establecen únicamente en áreas abiertas (i.e. claros dentro del

bosque y bordes forestales; Martínez-Ramos, 1994). En contraste, las especies tolerantes a la sombra son de lento crecimiento y vida más larga, que usualmente producen semillas de mayor tamaño que las plantas pioneras, con mayores reservas y que, por tanto, tienen adaptaciones para germinar y establecerse en áreas cerradas, con muy poca luz (Martínez-Ramos, 1994). En un punto intermedio se encuentran las especies generalistas, que pueden germinar en sitios sombríos y soleados, con un crecimiento relativamente rápido, especialmente en sitios soleados, y con una esperanza de vida mayor a la de las plantas pioneras (por esta razón, también son llamadas ‘especies de sucesión intermedia’; Martínez-Ramos, 1994; Poorter et al., 2004; Chazdon, 2014). La clasificación se basó en diversas fuentes, incluyendo libros, listas de especies, artículos y floras (Apéndice 1).

Para conocer la estructura de la comunidad de plantas leñosas en regeneración, realizamos curvas de rango-abundancia en cada región de estudio. Para cuantificar el grado de dominancia en cada región, calculamos el factor de equidad (EF, por sus siglas en inglés) propuesto por Jost (2010). Este índice representa la proporción de especies dominantes en la comunidad. El índice es 1 cuando la comunidad es totalmente equitativa, y se aproxima a 0 cuando se incrementa la dominancia (i.e. pocas especies dominan, por lo que la mayoría de las especies son raras). Para calcular el índice, consideramos el número efectivo de especies dominantes (2D) y el número total de especies (0D). El factor de equidad se calcula como: $EF = {}^2D / {}^0D$ (ver formulas descritas por Jost, 2006), y para el cálculo de 0D y 2D utilizamos la paquetería entropart (Marcon y Herault, 2015) presente en el software de R 3.4.3 (R Core Team, 2013).

Para evaluar cómo varía la composición de especies entre fragmentos y entre regiones, llevamos a cabo un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS, por sus siglas en inglés). Este análisis multivariado permite ordenar los fragmentos en un espacio de dos dimensiones en función de su disimilitud composicional (índice de Bray-Curtis). Para evaluar si la composición florística difirió significativamente entre regiones, llevamos a cabo un análisis permutacional de la varianza (Permanova) con la paquetería pairwiseAdonis (Arbizu, 2020).

Además, calculamos la densidad de especies (número de especies/200 m²) en cada sitio, y el número total de especies (diversidad gamma) para cada región y tipo de regeneración. Para evaluar si la densidad de especies difirió entre regiones y estrategia de regeneración, usamos un modelo lineal generalizado (GLMs) con error Poisson, considerando los efectos aislados y el

combinado (interacción) de estos dos factores categóricos. El modelo no presentó sobredispersión. Por último, para la elaboración del mapa de distribución de los nuevos registros, utilizamos las localizaciones de los especímenes almacenados en herbarios, cuyas coordenadas están disponibles en la web del Jardín Botánico de Missouri (www.tropicos.org), así como las nuevas localizaciones reportadas en este trabajo.

Resultados

En total, registramos 24,612 individuos pertenecientes a 431 especies, 220 géneros y 70 familias (Apéndice 1). Por regiones, Los Tuxtlas fue la región con mayor diversidad gamma (265 especies), seguida de Marqués de Comillas (217 especies) y el Norte de Chiapas (188 especies). La mayoría de las especies (185 especies; 43 %) fueron clasificadas como generalistas, 134 especies (31.2 %) como tolerantes a la sombra, 55 (12.8 %) como pioneras, 7 (1.6 %) como introducidas y 48 especies (11.2 %) no pudieron ser clasificadas (12 de ellas por falta de datos de la especie, y las 36 restantes porque no se pudo identificar la especie). De las 36 morfoespecies, 17 fueron identificadas a nivel de género y 19 quedaron como morfoespecies.

Las familias más ricas en especies fueron muy similares en todas las regiones, siendo las familias Fabaceae y Rubiaceae las más representativas (Tabla 1). Sin embargo, las familias, los géneros y las especies más abundantes difirieron entre las tres regiones, es decir, cada región estuvo dominada por distintos taxones (Tabla 2). De hecho, a nivel de especie, la composición florística difirió significativamente entre regiones (Fig. 2, Permanova, $F = 8.37$, $p < 0.001$), siendo la región de Los Tuxtlas la que presentó una composición florística más distinta a las otras dos. Los Tuxtlas también fue la región con una mayor variación en la composición florística entre sus fragmentos, seguida del Norte de Chiapas y de Marqués de Comillas (Fig. 2).

Tabla 1. Las 10 familias con más especies en cada una de las regiones de estudio y en total considerando todas las regiones. Abreviaturas: #S = número de especies por familia; Melastomataceae: Melast.; Moraceae: Mor.; Rutaceae: Rut.; Lauraceae: Lau.; Sapotaceae: Sap.

| Marqués de Comillas | | Los Tuxtlas | | Norte de Chiapas | | Total | |
|---------------------|----|-------------|----|------------------|----|----------|----|
| Familia | #S | Familia | #S | Familia | #S | Familia | #S |
| Fabaceae | 25 | Rubiaceae | 25 | Fabaceae | 22 | Fabaceae | 44 |

| | | | | | | | |
|---------------|----|---------------|----|------------|----|---------------|----|
| Rubiaceae | 24 | Fabaceae | 24 | Rubiaceae | 18 | Rubiaceae | 43 |
| Melast. | 12 | Lauraceae | 19 | Piperaceae | 12 | Lauraceae | 21 |
| Arecaceae | 10 | Euphorbiaceae | 14 | Malvaceae | 10 | Piperaceae | 20 |
| Piperaceae | 9 | Piperaceae | 13 | Arecaceae | 8 | Euphorbiaceae | 18 |
| Moraceae | 8 | Sapotaceae | 12 | Meliaceae | 8 | Arecaceae | 16 |
| Malvaceae | 7 | Arecaceae | 10 | Moraceae | 8 | Melast. | 14 |
| Sapotaceae | 7 | Myrtaceae | 9 | Myrtaceae | 7 | Myrtaceae | 14 |
| Euphorbiaceae | 6 | Malvaceae | 8 | Melast. | 6 | Sapotaceae | 14 |
| Myrtaceae | 6 | Mor. /Rut. | 7 | Lau. /Sap. | 5 | Malvaceae | 13 |

Tabla 2. Las 10 familias, 10 géneros y 10 especies más abundantes en cada una de las regiones, y en total, considerando todas las regiones (N = número de individuos).

| Familias | N | Géneros | N | Especies | N |
|----------------------------|------|-------------------|------|---------------------------------|-----|
| Marqués de Comillas | | | | | |
| Rubiaceae | 2041 | <i>Brosimum</i> | 1026 | <i>Psychotria poeppigiana</i> | 579 |
| Moraceae | 1325 | <i>Psychotria</i> | 794 | <i>Brosimum alicastrum*</i> | 468 |
| Fabaceae | 676 | <i>Piper</i> | 661 | <i>Acalypha diversifolia</i> | 434 |
| Piperaceae | 661 | <i>Palicourea</i> | 565 | <i>Brosimum costaricanum*</i> | 407 |
| Euphorbiaceae | 655 | <i>Acalypha</i> | 434 | <i>Ampelocera hottlei*</i> | 400 |
| Chrysobalanaceae | 451 | <i>Ampelocera</i> | 400 | <i>Palicourea deflexa</i> | 334 |
| Ulmaceae | 400 | <i>Protium</i> | 304 | <i>Piper aduncum</i> | 324 |
| Lauraceae | 367 | <i>Nectandra</i> | 284 | <i>Palicourea brachiata</i> | 231 |
| Burseraceae | 323 | <i>Licania</i> | 251 | <i>Calophyllum brasiliense*</i> | 229 |
| Violaceae | 295 | <i>Rinorea</i> | 241 | <i>Nectandra salicifolia*</i> | 429 |
| Los Tuxtlas | | | | | |
| Moraceae | 1242 | <i>Piper</i> | 855 | <i>Clarisia biflora*</i> | 403 |
| Piperaceae | 855 | <i>Nectandra</i> | 551 | <i>Trophis mexicana</i> | 364 |
| Acanthaceae | 742 | <i>Clarisia</i> | 403 | <i>Piper arboreum</i> | 343 |
| Lauraceae | 622 | <i>Trophis</i> | 364 | <i>Aphelandra aurantiaca</i> | 312 |
| Rubiaceae | 549 | <i>Aphelandra</i> | 312 | <i>Rinorea guatemalensis</i> | 309 |
| Euphorbiaceae | 455 | <i>Rinorea</i> | 311 | <i>Brosimum alicastrum*</i> | 303 |
| Violaceae | 353 | <i>Brosimum</i> | 304 | <i>Nectandra ambigens*</i> | 303 |

| | | | | | |
|-----------|-----|-------------------|-----|---------------------------------|-----|
| Arecaceae | 346 | <i>Psychotria</i> | 258 | <i>Odontonema callistachyum</i> | 258 |
| Fabaceae | 222 | <i>Odontonema</i> | 258 | <i>Schaueria parviflora</i> | 170 |
| Myrtaceae | 211 | <i>Eugenia</i> | 184 | <i>Omphalea oleifera</i> | 158 |

Norte de Chiapas

| | | | | | |
|---------------|------|--------------------------|-----|-----------------------------------|-----|
| Rubiaceae | 1911 | <i>Faramea</i> | 890 | <i>Faramea occidentalis*</i> | 890 |
| Myristicaceae | 729 | <i>Compsoeura</i> | 729 | <i>Compsoeura mexicana</i> | 729 |
| Violaceae | 555 | <i>Rinorea</i> | 553 | <i>Rinorea guatemalensis</i> | 549 |
| Moraceae | 470 | <i>Piper</i> | 363 | <i>Trophis racemosa</i> | 311 |
| Piperaceae | 363 | <i>Trophis</i> | 324 | <i>Posoqueria latifolia</i> | 304 |
| Fabaceae | 308 | <i>Posoqueria</i> | 304 | <i>Piper aduncum</i> | 241 |
| Euphorbiaceae | 293 | <i>Psychotria</i> | 293 | <i>Psychotria flava</i> | 211 |
| Salicaceae | 292 | <i>Nectandra</i> | 208 | <i>Pleuranthodendron lindenii</i> | 199 |
| Malvaceae | 254 | <i>Pleuranthodendron</i> | 199 | <i>Acalypha diversifolia</i> | 162 |
| Arecaceae | 253 | <i>Acalypha</i> | 162 | <i>Mexocarpus tetragonus</i> | 133 |

Total

| | | | | | |
|---------------|------|-------------------|------|-------------------------------|------|
| Rubiaceae | 4501 | <i>Piper</i> | 1879 | <i>Faramea occidentalis*</i> | 1138 |
| Moraceae | 3037 | <i>Brosimum</i> | 1418 | <i>Rinorea guatemalensis*</i> | 983 |
| Piperaceae | 1879 | <i>Psychotria</i> | 1345 | <i>Brosimum alicastrum*</i> | 842 |
| Euphorbiaceae | 1403 | <i>Faramea</i> | 1138 | <i>Compsoeura mexicana*</i> | 729 |
| Lauraceae | 1228 | <i>Rinorea</i> | 1105 | <i>Acalypha diversifolia</i> | 682 |
| Violaceae | 1206 | <i>Nectandra</i> | 1043 | <i>Piper aduncum</i> | 661 |
| Fabaceae | 1186 | <i>Trophis</i> | 825 | <i>Psychotria poeppigiana</i> | 592 |
| Acanthaceae | 867 | <i>Palicourea</i> | 749 | <i>Trophis racemosa</i> | 443 |
| Myristicaceae | 838 | <i>Compsoeura</i> | 729 | <i>Ampelocera hottlei*</i> | 436 |
| Arecaceae | 766 | <i>Acalypha</i> | 695 | <i>Clarisia biflora*</i> | 429 |

* Especies tolerantes a la sombra (el resto son generalistas)

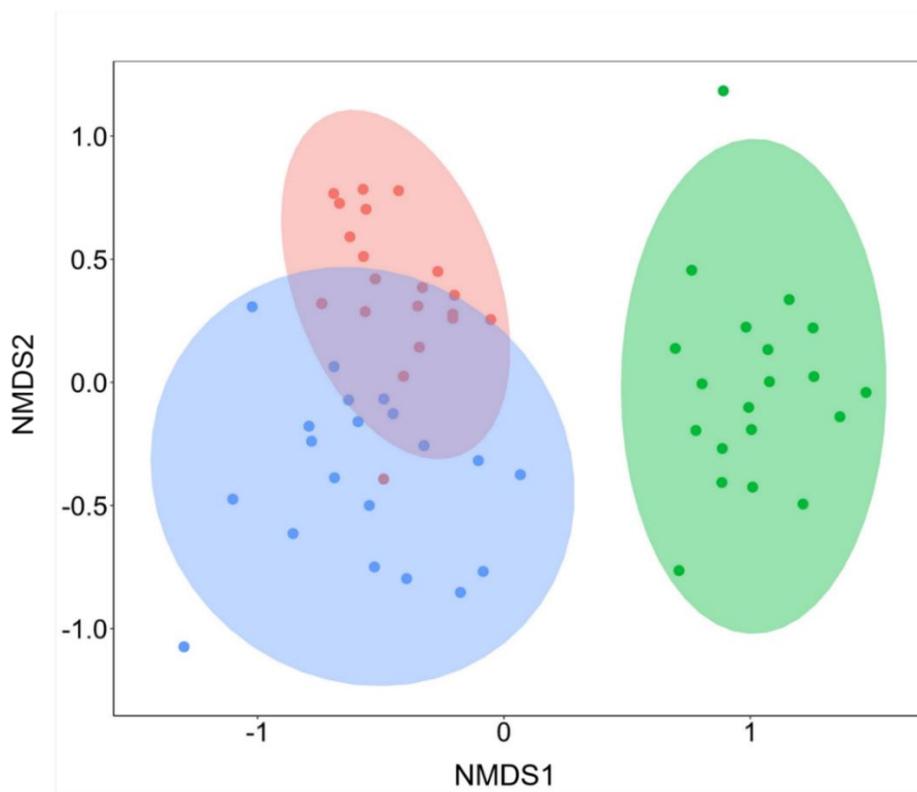


Figura 2. Análisis de ordenación NMDS de 60 fragmentos de estudio con base en la composición de plantas leñosas en regeneración en tres regiones del sureste de México (Marqués de Comillas, en rojo; Los Tuxtlas, en verde; Norte de Chiapas, en azul).

Según la Norma Oficial Mexicana NOM-059-Semarnat-2010, 22 especies encontradas (5 % del total, 6 % en cada región) cuentan con algún tipo de protección. Cuatro de ellas están sujetas a protección especial, 14 se encuentran como amenazadas y *Diospyros konzattii*, *Ormosia isthmensis*, *Vatairea lundellii* y *Mortoni dendron guatemalense* se encuentran en peligro (Apéndice 1). Además, reportamos 3 registros nuevos: *Piper phytolaccifolium* como registro nuevo de Chiapas, *Coccoloba acuminata* como nuevo registro de Tabasco y *Piper philodendroides* como primer registro en México (Fig. 3, Tabla 3).

Tabla 3. Localizaciones de los nuevos registros de *Coccoloba acuminata* Kunth, *Piper philodendroides* Standl. & Steyerl. y *Piper phytolaccifolium* Opiz en México. Se incluye el tamaño del fragmento en hectáreas. N = número de individuos; MC = Marqués de Comillas; NC = Norte de Chiapas (incluye el fragmento F1 en el estado de Tabasco).

| Especie | Fragmento | Tamaño | UTM X | UTM Y | N | Número de folio |
|-------------------------------|-----------|---------|---------|---------|---|-----------------|
| <i>Coccoloba acuminata</i> | F1 (NC) | 3.34 | 0498835 | 1970419 | 3 | MEXU: 1491354 |
| | | | 0498838 | 1970479 | 1 | |
| | | | 0498811 | 1970470 | 2 | |
| | | | 0498752 | 1970518 | 1 | |
| | | | 0498747 | 1970404 | 1 | |
| <i>Piper philodendroides</i> | F2 (MC) | 1.72 | 0742598 | 1779553 | 1 | MEXU: 1491328 |
| <i>Piper phytolaccifolium</i> | F3 (NC) | 2.96 | 0464670 | 1968412 | 1 | MEXU: 1491339 |
| | | | 0464591 | 1968433 | 1 | |
| | | | 0464623 | 1968441 | 1 | |
| | F4 (NC) | 4.75 | 0485566 | 1947747 | 1 | |
| | F5 (NC) | 4.75 | 0483067 | 1953778 | 1 | |
| | F6 (NC) | 44.2 | 0486779 | 1950213 | 1 | |
| | | | 0486708 | 1950146 | 1 | |
| | F7 (NC) | 86 | 0495388 | 1943739 | 1 | |
| | F8 (NC) | 3.38 | 0478033 | 1976058 | 1 | |
| | F9 (MC) | 18.25 | 0706086 | 1778473 | 3 | |
| | F10 (NC) | 10.81 | 0739759 | 1797511 | 1 | |
| F11 (MC) | 5.96 | 0737788 | 1778641 | 3 | | |

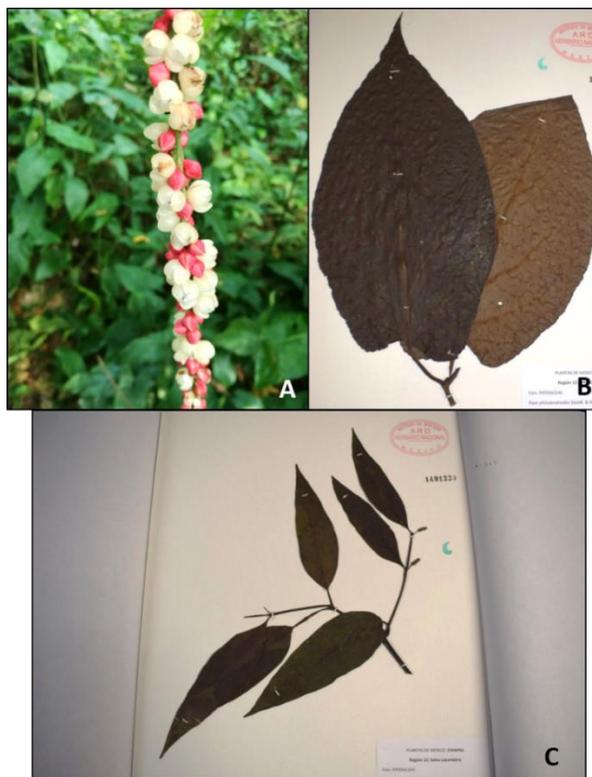


Figura 3. Tres nuevos registros de plantas leñosas: uno para Tabasco (*Coccoloba acuminata*, A), uno para México (*Piper philodendroides*, B) y uno para Chiapas (*Piper phytolaccifolium*, C).

La dominancia fue alta en todas las regiones, ya que entre el 4.8 y el 8.8 % de las especies representaron el 50 % de los individuos en cada región (Fig. 4). El Norte de Chiapas fue la región con mayor dominancia (EF = 0.13), seguida de Los Tuxtlas (EF = 0.16) y Marqués de Comillas (EF = 0.23). En cuanto a la rareza, Los Tuxtlas fue la región con mayor proporción de especies representadas por un solo individuo (*singletons*) (23.8 % de las especies) o con solo dos individuos por muestra (*doubletons*) (10.2 %), seguida de Marqués de Comillas (12 % *singletons* y 8.3 % *doubletons*) y el Norte de Chiapas (12.2 % *singletons* y 7 % *doubletons*) (Fig. 4).

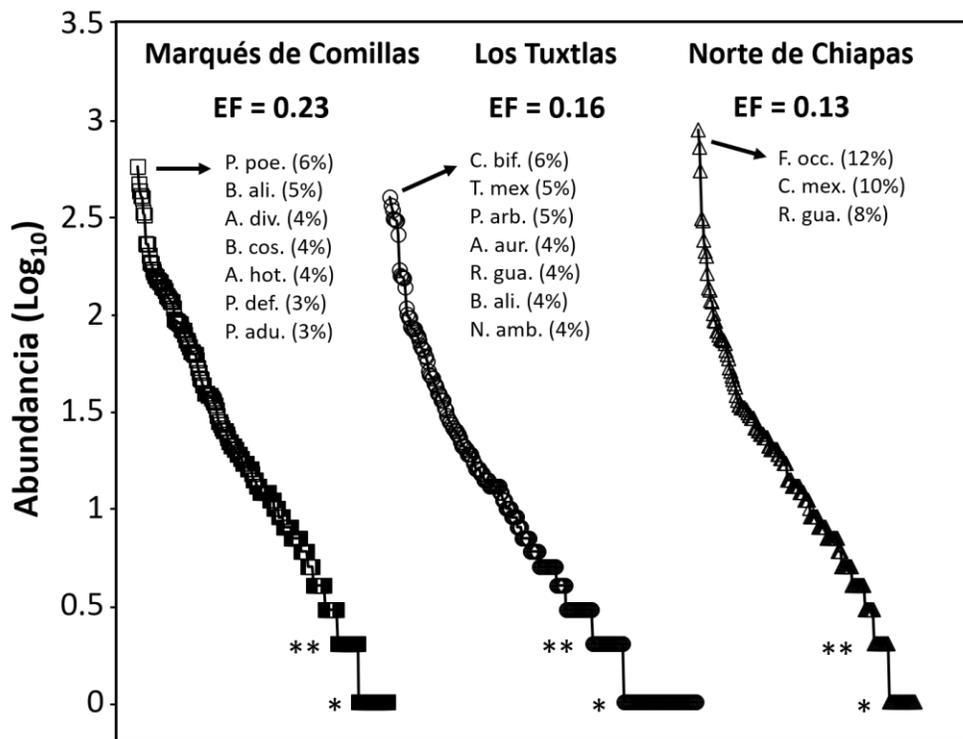


Figura 4. Abundancia relativa (log₁₀) de especies de plantas leñosas en regeneración en tres regiones tropicales de México. Se indican el factor de equidad (EF) y las especies más abundantes para cada región. * = *singletons* (especies con un sólo individuo); ** = *doubletons* (especies con sólo dos individuos). Nombre de las especies: A. aph., *Aphelandra aurantiaca*; A. div., *Acalypha diversifolia*; A. hot., *Ampelocera hottlei*; B. ali., *Brosimum alicastrum*; B. cos., *Brosimum costaricanum*; C. bif., *Clarisia biflora*; C. mex., *Compsonera mexicana*; F. occ., *Faramea occidentalis*; N. amb., *Necatandra ambigens*; P. adu., *Piper aduncum*, P. arb., *Piper arboreum*; P. def., *Palicourea deflexa*; P. poe., *Psychotria poeppigiana*; R. gua., *Rinorea guatemalensis*.

La densidad de especies difirió significativamente entre estrategias de regeneración ($\chi^2 = 9.5$, $p < 0.001$) y entre regiones ($\chi^2 = 53.0$, $p < 0.001$). La interacción entre estos dos factores fue

significativa ($\chi^2 = 27.5$, $p < 0.001$), lo que indica que las diferencias en densidad de especies entre estrategias de regeneración dependen de la región (Fig. 5). En particular, la densidad media (\pm DE) de especies fue 500 % mayor en el grupo de generalistas (309 ± 17.4 especies) que en el de pioneras (62 ± 4.6 especies), y 40 % mayor que en el de tolerantes a la sombra (221 ± 19.4 especies) (Fig. 5). En cuanto a las regiones, Marqués de Comillas presentó la mayor densidad media de especies (71.1 ± 11.9 especies en 200 m^2), 62 % más alta que en el Norte de Chiapas (43.9 ± 8.2 especies) y 25 % mayor que en Los Tuxtlas (56.9 ± 13.1 especies). Sin embargo, como indica la interacción significativa entre factores, aunque la densidad de especies generalistas y tolerantes a la sombra difirió entre regiones, la densidad de especies pioneras fue similar en las tres regiones (Fig. 5).

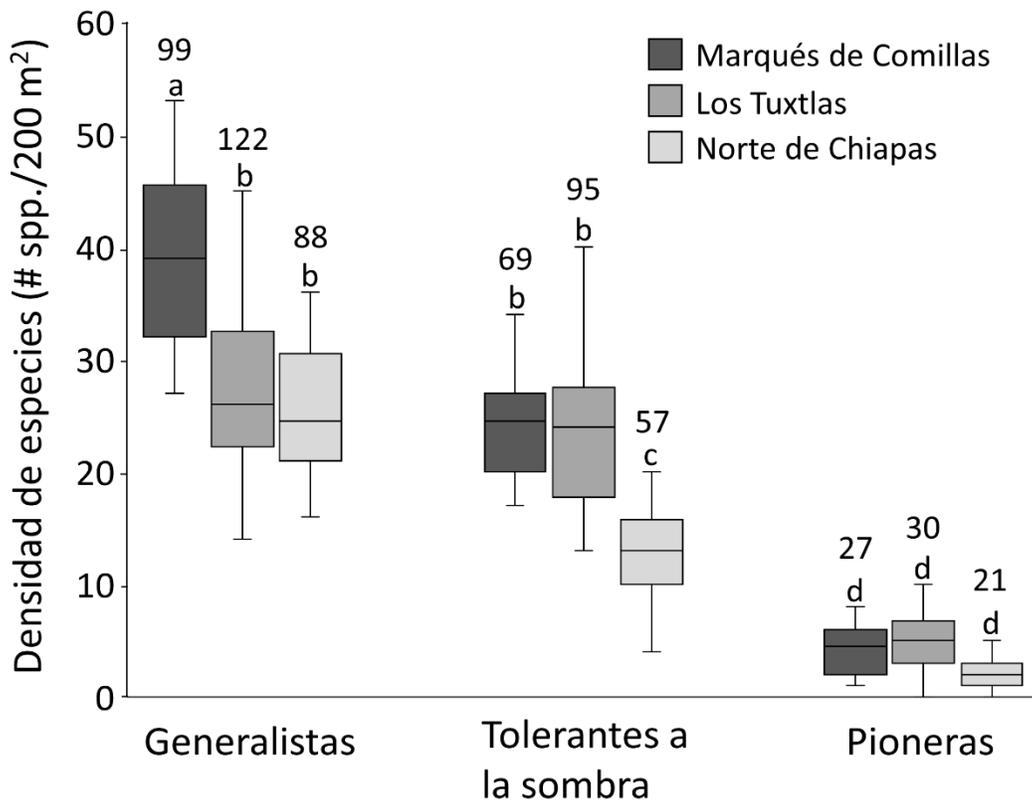


Figura 5. Densidad de especies de plantas leñosas en regeneración por fragmento (cajas y bigotes) y por región (números arriba de las cajas), separando las especies generalistas, tolerantes a la sombra y pioneras, en tres regiones tropicales de México. Las diferentes letras indican diferencias significativas entre las cajas (ver texto). La línea horizontal dentro de las cajas representa la mediana, los límites de las cajas son el primer y el tercer cuartil y los bigotes son el rango (min-máx) de valores. Se excluyen los valores atípicos.

Discusión

El presente estudio destaca el potencial regenerativo y gran valor de conservación que tienen los fragmentos de bosque tropical en tres regiones con diferente grado de perturbación del sureste de México. En tan sólo 1.2 ha de muestreo repartidas en 60 fragmentos, encontramos 431 especies de plantas leñosas en regeneración, incluyendo especies amenazadas y tres nuevos registros, dos para los estados de Chiapas y Tabasco y uno para México. La dominancia y rareza fueron similares en todas las regiones, pero la densidad media de especies difirió significativamente entre regiones, siendo mayor en la región más conservada (Marqués de Comillas) que en la más deforestada (Norte de Chiapas). Las regiones de Los Tuxtlas y Marqués de Comillas presentaron una mayor densidad de especies tolerantes a la sombra que la región del Norte de Chiapas. Sin embargo, la gran diversidad gamma en las tres regiones indica que los fragmentos estudiados aún mantienen, en su conjunto, una considerable proporción de la flora de cada región, por lo que pueden actuar como importantes reservorios de biodiversidad.

La regeneración de avanzada en los fragmentos de estudio contiene una porción significativa de la flora vascular de los bosques tropicales húmedos de México. Por ejemplo, las especies muestreadas representan 16-20 % de las especies de árboles, arbustos y palmas documentadas para el trópico mexicano (Villaseñor et al., 2003; Villaseñor y Ortiz, 2014). De hecho, la diversidad gamma que encontramos en Los Tuxtlas (265 especies), equivale al ~80 % de los 333 árboles, arbustos y palmas reportados para la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas (Ibarra-Manríquez y Sinaca, 1995), mientras que las 217 especies muestreadas en Marqués de Comillas representan ~55 % de las 392 especies leñosas reportadas para la región (Martínez et al., 1994). Es importante destacar que la diversidad de estos fragmentos incluye muchas especies amenazadas y nuevos registros a nivel estatal y nacional. Este hallazgo es consistente con inventarios y expediciones florísticas recientes en otros paisajes tropicales fragmentados (León y Martínez-Gordillo, 2008; Solano-Gómez et al., 2011; Vázquez-García et al., 2013a, b). Otras investigaciones en las regiones de estudio también encuentran que los fragmentos de bosque pueden ser muy ricos en especies de árboles, incluyendo especies amenazadas y nuevos registros para México (e.g. Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006; Arroyo-Rodríguez et al., 2009; Hernández-Ruedas et al., 2014), lo que destaca su alto valor para salvaguardar la biodiversidad de plantas en paisajes tropicales fragmentados.

A pesar de lo anterior, la deforestación a nivel regional parece limitar el potencial regenerativo de los remanentes de bosque. Aunque otros atributos regionales, como la historia biogeográfica, historia de uso, tipo de suelo, densidad humana (e.g., pisoteo, extracción de leña y árboles, apertura de claros y caminos), presencia de ganado (e.g., ramoneo, pisoteo) o clima podrían afectar la densidad de especies (ver Arroyo-Rodríguez et al., 2017), la menor densidad de especies en regiones más deforestadas sugiere que, como ha sido documentado en bosques tropicales de África (Cordeiro y Howe, 2001) y Asia (Stride et al., 2018), la deforestación limita la densidad de especies dentro de los fragmentos. Este patrón fue particularmente evidente al considerar las especies tolerantes a la sombra, sugiriendo que la deforestación tiene un mayor impacto negativo sobre este grupo de especies (especialmente en regiones con baja cobertura forestal regional, como en el Norte de Chiapas). De hecho, estudios con árboles (Santos et al., 2008), aves (Carrara et al., 2015; Morante-Filho et al., 2015), mamíferos (Arce-Peña et al., 2019) y anfibios y reptiles (Russildi et al., 2016) han encontrado una tendencia similar: la deforestación tiene un impacto negativo mayor sobre las especies de bosque maduro. No obstante, estudios adicionales donde se pueda controlar el efecto de otros atributos regionales (e.g. clima, historia de uso) son necesarios para entender mejor el efecto de la deforestación regional *per se* sobre el potencial regenerativo de los fragmentos.

Las familias más ricas en especies fueron similares en todas las regiones, pero cada región tuvo una composición florística distinta. Siete de las diez familias con más riqueza de especies (Fabaceae, Rubiaceae, Piperaceae, Arecaceae, Malvaceae, Sapotaceae y Myrtaceae) estuvieron presentes en las tres regiones de estudio; un resultado consistente con listados florísticos publicados para la Selva Lacandona (Durán-Fernández et al., 2016; Levy-Tacher et al., 2006; Meave et al., 2008), Los Tuxtlas (Ibarra-Manríquez y Sinaca, 1995; Villaseñor et al., 2018) y Tabasco (Cowan, 1983; Vázquez-Negrín et al., 2011). Las diferencias en composición florística entre diferentes regiones tampoco son sorprendentes, ya que es bien sabido que los bosques tropicales tienen un alto recambio de especies (alta diversidad beta) (Arroyo-Rodríguez et al., 2013; Condit et al., 2002; De Cáceres et al., 2011). De hecho, Villaseñor et al. (2018) compararon las floras de la Selva Lacandona y Los Tuxtlas y encontraron que comparten entre ellas el 60 % de las especies de plantas vasculares, por lo que es normal que, en nuestro estudio, cada región haya estado dominada por un conjunto distinto de géneros y de especies.

En relación a la estructura de las comunidades, las tres regiones de estudio muestran un patrón similar de dominancia y rareza. En particular, las comunidades fueron muy inequitativas, con pocas especies dominantes y un gran número de especies raras. Este patrón de distribución de abundancias es común en bosques tropicales de todo el mundo (Slik et al., 2015). La elevada rareza registrada en Los Tuxtlas (i.e. 34 % de especies representadas por uno o dos individuos) es similar a la observada por Villaseñor et al. (2018) en esta misma región. De forma interesante, la dominancia fue ligeramente mayor en el Norte de Chiapas, lo que puede ser interpretado como una señal de homogenización biótica causada por la extrema deforestación que ha sufrido esta región. En particular, como argumentan Tabarelli et al. (2012), y de forma consistente con evidencias empíricas del bosque Atlántico de Brasil (Lôbo et al. 2011), las pocas especies (generalmente pioneras y generalistas) capaces de vivir en regiones altamente deforestadas como ésta, pueden acabar dominando los ensambles en los que se encuentran. En contraste, muchas especies (generalmente tolerantes a la sombra) acaban siendo raras, lo que aumenta la inequidad de la comunidad.

En este estudio reportamos *Piper philodendroides* Standl. & Steyerl. como nuevo registro para México, un importante hallazgo si tenemos en cuenta que hasta ahora esta especie tan sólo había sido observada en el departamento de Izabal, en Guatemala (Standley y Steyermark, 1952; www.tropicos.org). El ejemplar fue encontrado en un fragmento de bosque maduro de 1.72 ha cercano a la frontera con Guatemala (Fig. 6). Debido a la gran distancia que separa las dos localidades donde se ha encontrado la especie (220 km), es muy probable que también esté presente en otros departamentos de Guatemala como Alta Verapaz, Quiché y Petén, así como en otras partes de la Selva Lacandona. Por el contrario, *Piper phytolaccifolium* Opiz tiene una amplia distribución, extendiéndose desde Ecuador hasta México (Fig. 6). Sorprendentemente, la especie fue encontrada tanto en Marqués de Comillas como en el Norte de Chiapas (Fig. 6), y estuvo presente en un total de 9 fragmentos (Tabla 3), indicando que podría ser relativamente abundante en ambas regiones. El tercer nuevo registro es el de *Coccoloba acuminata* Kunth, un arbusto o árbol pequeño de 2 a 8 m de alto que crece a bajas y medianas elevaciones en bosques húmedos y bosques de galería, desde Bolivia hasta México (Davidse et al., 2020). El hallazgo de *C. acuminata* en Tabasco es importante, ya que representa la distribución más septentrional de la especie, lo que sugiere que la distribución histórica de la especie pudo haber sido mucho más amplia (Fig. 6).

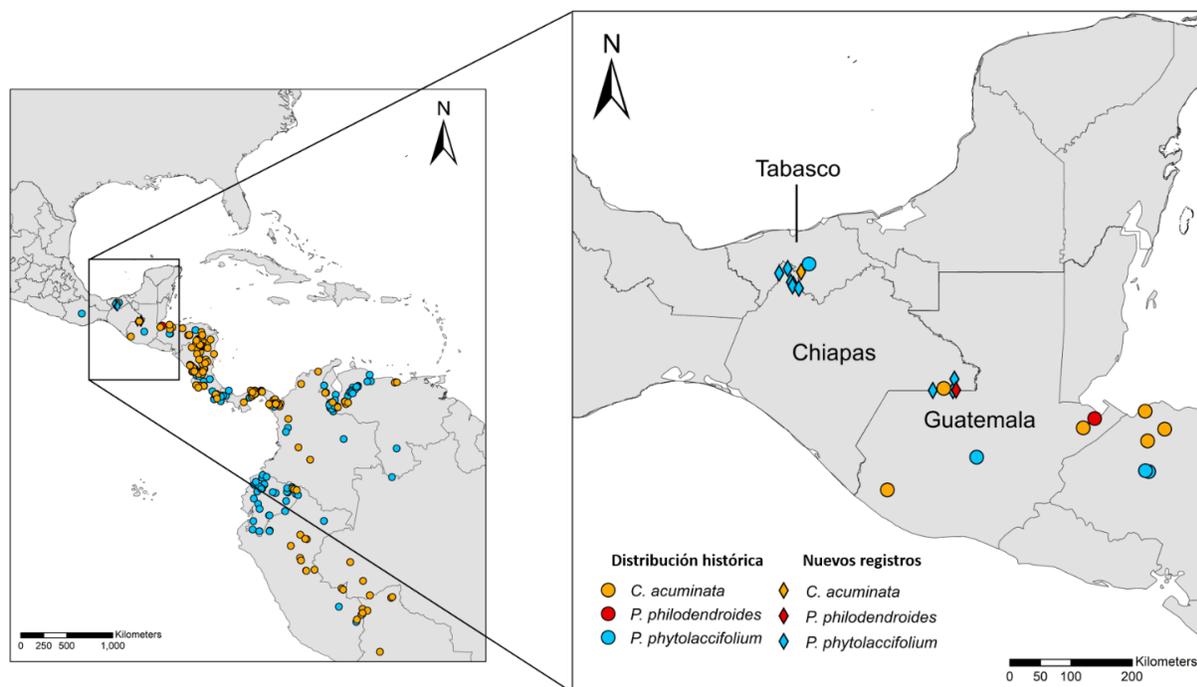


Figura 6. Distribución de *Cocoloba acuminata* Kunth, *Piper philodendroides* Standl. & Steyerl. y *Piper phytolaccifolium* Opiz en toda su área de distribución y en el sitio de estudio.

En conclusión, el presente estudio destaca el potencial regenerativo y el valor de conservación de los fragmentos de selva. Desafortunadamente, en México gran parte de las expediciones botánicas y estudios sobre composición y diversidad florística son llevados a cabo en reservas y grandes extensiones de bosque (e.g. Durán-Fernández et al., 2016; Gómez-Domínguez et al., 2015; Ibarra-Manríquez y Sinaca, 1995; Meave et al., 2008; Ortiz-Rodríguez et al., 2016; Pérez-Farrera et al., 2012), por lo que el valor florístico de los fragmentos puede ser menospreciado. Nuestro estudio pone de manifiesto la necesidad de estudiar las comunidades de plantas que aún están presentes en los fragmentos de bosque, ya que por unidad de área (i.e. densidad de especies), pueden albergar una flora similar o incluso más rica que áreas grandes y mejor conservadas (Fahrig, 2020; Watling et al., 2020). Por esta razón, debemos reforzar los esfuerzos de conservación para evitar la desaparición de estos fragmentos relativamente pequeños (Arroyo-Rodríguez et al., 2020). Además de resguardar muchas especies, estos fragmentos: (i) incrementan la conectividad del paisaje, (ii) constituyen fuentes de propágulos (i.e. semillas) para la futura restauración de la selva en campos o potreros abandonados, (iii) proveen una gran cantidad de recursos (agua, alimento, refugio) para un sinnúmero de especies de animales; y (iv) proveen

importantes bienes (e.g. madera, leña, carne) y servicios (e.g. captura de carbono, protección de cuerpos de agua, polinización, retención de suelo, dispersión de semillas, control de plagas) a las poblaciones humanas (revisado por Arroyo-Rodríguez et al., 2020). Por tanto, los incentivos económicos para la conservación de bosques, como el pago por servicios ambientales, no deberían limitarse a los fragmentos más grandes (>100 ha; CONAFOR, 2020), ya que la exclusión de los fragmentos pequeños de estos programas de apoyo podría poner en riesgo la viabilidad a largo plazo de estos valiosos remanentes de bosque tropical.

Agradecimientos

La investigación fue financiada por el proyecto SEP-CONACYT (proyecto 2015-253946). RAG recibió una beca de doctorado CONACYT. Este trabajo cumple con parte de los requisitos del programa de doctorado del Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional de México (UNAM), al cual RAG agradece todo el apoyo brindado. También agradecemos el apoyo logístico y administrativo dado por el Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES – UNAM). RAG agradece a Angélica Ramírez Roa, Alberto Reyes García, Gilda Ortiz Calderón y Clara H. Ramos (Herbario Nacional, MEXU) por su ayuda en la búsqueda e identificación de especies, a Gilberto Jamangapé y a Santiago Sinaca por su inestimable ayuda en el campo y en la identificación *in situ* de muchos de los ejemplares encontrados, a Miguel Martínez-Ramos por proporcionar información valiosa acerca de la estrategia de regeneración de algunas especies y a Jorge A. Meave por su valioso apoyo en el diseño experimental. Los autores agradecen también a Martín Cervantes-López su gran ayuda en la preparación y elaboración de los análisis NMDS. Finalmente, queremos agradecer a los propietarios de Marqués de Comillas, Los Tuxtlas y el Norte de Chiapas por dejarnos acceder a sus propiedades.

Apéndice 1. Listado de las plantas leñosas en regeneración encontradas en 60 fragmentos de bosque tropical en los tres paisajes fragmentados estudiados: Marqués de Comillas (MC), Los Tuxtlas (LT) y Norte de Chiapas (NC). La región del norte de Chiapas incluye un fragmento en el estado de Tabasco. Seguimos la nomenclatura establecida por la base de datos electrónica del Jardín Botánico de Missouri disponible en <http://www.tropicos.org>. Indicamos la abundancia de

cada especie en cada región y mostramos, entre paréntesis, los fragmentos ocupados por la especie del total de fragmentos de la región (n = 20 fragmentos por región). También se señalan la estrategia de regeneración de cada especie, la referencia bibliográfica que se usó para establecer dicha estrategia, su categoría de riesgo (si se encuentra en alguna) y los nuevos registros. Estrategia de Regeneración (Est. Reg.): T = tolerante a la sombra; G = generalista; P = pionera; I = introducida; ND = datos no disponibles. Categoría de riesgo referente a la Norma Oficial Mexicana NOM-059-Semarnat-2010: * = Sujeta a Protección especial; ** = Amenazada; *** = En Peligro de Extinción. Nuevos registros = †.

| TAXA | MC | LT | NC | Total | Est. Reg. | Ref. |
|--|------------|-------------|-----------|-------|-----------|----------------|
| ACANTHACEAE (5/6) | | | | | | |
| <i>Aphelandra aurantiaca</i> Lindl. | - | 312 (12/20) | - | 312 | G | 1, 2 |
| <i>Bravaisia integerrima</i> (Spreng.) Standl. ** | - | - | 13 (2/20) | 13 | G | 1, 3 |
| <i>Odontonema albiflorum</i> Leonard | 21 (2/20) | - | 78(6/20) | 99 | T | 4 |
| <i>O. callistachyum</i> (Schltdl. & Cham.) Kuntze | - | 258 (13/20) | - | 258 | G | 5 |
| <i>Schaueria parviflora</i> (Leonard) T.F. Daniel | - | 170 (6/20) | - | 170 | G | 6 |
| <i>Stenostephanus silvaticus</i> (Nees) T.F. Daniel | - | - | 15 (3/20) | 15 | G | 4 |
| ACTINIDIACEAE (1/1) | | | | | | |
| <i>Saurauia yasicae</i> Loes. | - | 1 (1/20) | - | 1 | P | 1, 7 |
| AMARANTHACEAE (1/1) | | | | | | |
| <i>Iresine arbuscula</i> Uline & W.L. Bray | 6 (3/20) | 3 (3/20) | 34 (9/20) | 43 | G | 4, 5 |
| ANACARDIACEAE (4/5) | | | | | | |
| <i>Astronium graveolens</i> Jacq. ** | 12 (6/20) | - | - | 12 | G | 1, 8 |
| <i>Mangifera indica</i> L. | - | - | 2 (1/20) | 2 | I | 5 |
| <i>Spondias mombin</i> L. | 6 (6/20) | - | 20 (7/20) | 26 | P | 5, 7, 9, 10 |
| <i>S. radlkoferi</i> Donn. Sm. ** | 1 (1/20) | 5 (4/20) | - | 6 | P | 5, 6, 7 |
| <i>Tapirira mexicana</i> Marchand | - | 6 (4/20) | - | 6 | G | 5, 7 |
| ANNONACEAE (9/12) | | | | | | |
| <i>Annona globiflora</i> Schltdl. | - | 2 (1/20) | - | 2 | G | 4 |
| <i>A. scleroderma</i> Saff. | 2 (1/20) | - | - | 2 | T | 5 |
| <i>Cymbopetalum baillonii</i> R.E. Fr. | - | 57 (14/20) | - | 57 | T | 4, 7 |
| <i>C. mayanum</i> Lundell | 58 (15/20) | - | 13 (8/20) | 71 | T | 4 |
| <i>Guamia</i> sp. | - | 24 (10/20) | - | 24 | ND | - |

| | | | | | | |
|---|------------|------------|------------|-----|----|-------------|
| <i>Guatteria anomala</i> R.E. Fr. ** | 7 (4/20) | - | 1 (1/20) | 8 | T | 9 |
| <i>Mosannonna depressa</i> (Baill.) Chatrou | - | 5 (3/20) | - | 5 | G | 4, 11 |
| <i>Rollinia mucosa</i> (Jacq.) Baill. | - | 3 (2/20) | 2 (2/20) | 5 | P | 5, 12 |
| <i>Stenanona cauliflora</i> (J.W. Walker) G.E. Schatz | - | - | 4 (2/20) | 4 | T | 13 |
| <i>Tridimeris hahniana</i> Baill. | - | 1 (1/20) | - | 1 | T | 14 |
| <i>T. tuxtliensis</i> G.E. Schatz | - | 2 (1/20) | - | 2 | ND | - |
| <i>Xylopia frutescens</i> Aubl. | 74 (8/20) | - | 7 (3/20) | 81 | G | 5, 8, 12 |
| APOCYNACEAE (4/5) | | | | | | |
| <i>Aspidosperma megalocarpon</i> Müll. Arg. | - | 19 (4/20) | - | 19 | T | 4, 8, 9 |
| <i>Stemmadenia donnell-smithii</i> (Rose) Woodson | - | 13 (8/20) | - | 13 | P | 5, 6, 9 |
| <i>S. litoralis</i> (Kunth) L. Allorge | 30 (14/20) | 28 (9/20) | 20 (7/20) | 78 | G | 3 |
| <i>Tabernaemontana alba</i> Mill. | 24 (10/20) | - | 36 (13/20) | 60 | G | 3, 5 |
| <i>Thevetia ahouai</i> (L.) A. DC. | 46 (15/20) | - | 8 (4/20) | 54 | P | 1, 3, 5, 8 |
| AQUIFOLIACEAE (1/2) | | | | | | |
| <i>Ilex quercetorum</i> I.M. Johnst. | - | 1 (1/20) | - | 1 | T | 4, 5, 7 |
| <i>I. valerii</i> Standl. | - | 1 (1/20) | - | 1 | T | 4, 7 |
| ARALIACEAE (1/1) | | | | | | |
| <i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch. | 68 (15/20) | 26 (10/20) | 73 (13/20) | 167 | G | 7, 8, 9, 15 |
| ARECACEAE (8/16) | | | | | | |
| <i>Astrocaryum mexicanum</i> Liebm. ex Mart. | - | 84 (11/20) | 33 (6/20) | 117 | G | 5, 37 |
| <i>Attalea cohune</i> Mart. | 3 (2/20) | - | 5 (4/20) | 8 | ND | - |
| <i>A. liebmannii</i> (Becc.) Zona | - | 1 (1/20) | - | 1 | P | 38 |
| <i>Bactris major</i> Jacq. * | 17 (1/20) | - | 19(3/20) | 36 | G | 1 |
| <i>B. mexicana</i> Mart. | 34 (8/20) | 4 (3/20) | 44 (10/20) | 82 | T | 1, 4 |
| <i>Chamaedorea elatior</i> Mart. ** | - | 1 (1/20) | - | 1 | T | 4, 5 |
| <i>C. elegans</i> Mart. | 1 (1/20) | - | - | 1 | T | 4, 5 |
| <i>C. ernesti-augusti</i> H. Wendl. ** | - | 9 (5/20) | 1 (1/20) | 10 | T | 4, 5 |
| <i>C. oblongata</i> Mart. ** | 62 (9/20) | 79 (12/20) | 7 (2/20) | 148 | T | 1, 5 |
| <i>C. pinnatifrons</i> (Jacq.) Oerst. ** | 28 (12/20) | 74 (14/20) | 7 (4/20) | 109 | T | 1, 4 |
| <i>C. tepejilote</i> Liebm. ** | 14 (6/20) | 60 (12/20) | 137 (5/20) | 211 | T | 1, 5 |
| <i>C. woodsoniana</i> L.H. Bailey ** | - | 9 (2/20) | - | 9 | T | 1, 4 |
| <i>Euterpe precatoria</i> Mart. | 4 (3/20) | - | - | 4 | P | 39 |
| <i>Geonoma interrupta</i> (Ruiz & Pav.) Mart. ** | 3 (2/20) | - | - | 3 | T | 1, 5 |
| <i>Reinhardtia gracilis</i> (H. Wendl.) Drude ex Dammer * | - | 25 (6/20) | - | 25 | T | 1, 5 |

| | | | | | | |
|---|-------------|------------|-----------|-----|----|-------------|
| <i>Sabal mauritiformis</i> (H. Karst.) Griseb. & H. Wendl. | 1 (1/20) | - | - | 1 | P | 5 |
| ASPARAGACEAE (1/1) | | | | | | |
| <i>Dracaena americana</i> Donn. Sm. | 3 (2/20) | - | - | 3 | G | 4 |
| ASTERACEAE (3/3) | | | | | | |
| <i>Critonia morifolia</i> (Mill.) R.M. King & H. Rob. | - | 1 (1/20) | - | 1 | P | 4 |
| <i>Koanophyllon pittieri</i> (Klatt) R.M. King & H. Rob. | - | 44 (12/20) | - | 44 | G | 3, 4, 5 |
| <i>Neurolaena lobata</i> (L.) Cass. | - | 16 (8/20) | - | 16 | P | 1, 3, 7 |
| BIGNONIACEAE (5/7) | | | | | | |
| <i>Amphitecna apiculata</i> A.H. Gentry | 37 (13/20) | - | - | 37 | T | 4 |
| <i>A. tuxtensis</i> A.H. Gentry | - | 10 (5/20) | - | 10 | T | 4, 7, 16 |
| <i>A. steyermarkii</i> (A.H. Gentry) A.H. Gentry | 2 (1/20) | - | - | 2 | T | 4, 17 |
| <i>Handroanthus guayacan</i> (Seem.) S.O.Grose | 2 (2/20) | - | - | 2 | G | 4, 5, 8 |
| <i>Rocheportia spinosa</i> (Jacq.) Urb. | - | 2 (1/20) | - | 2 | P | 4, 7 |
| <i>Parmentiera aculeata</i> (Kunth) Seem. | - | - | 13 (1/20) | 13 | P | 5, 9 |
| <i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) DC. | 2 (1/20) | - | 2 (2/20) | 4 | G | 5, 8, 9, 18 |
| BURSERACEAE (2/3) | | | | | | |
| <i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg. | 19 (8/20) | 3 (3/20) | 11 (7/20) | 33 | G | 9, 10, 19 |
| <i>Protium confusum</i> (Rose) Pittier | 165 (9/20) | - | - | 165 | G | 20 |
| <i>P. copal</i> (Schltdl. & Cham.) Engl. | 139 (17/20) | 7 (2/20) | 20 (5/20) | 166 | T | 9, 15 |
| CALOPHYLLACEAE (3/5) | | | | | | |
| <i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess. ** | 229 (16/20) | 15 (3/20) | 46 (8/20) | 290 | T | 7, 9 |
| <i>Calophyllum</i> aff. <i>brasiliense</i> 1 | | 1 (1/20) | | 1 | ND | - |
| <i>Calophyllum</i> aff. <i>brasiliense</i> 2 | 4 (2/20) | - | 4 (3/20) | 8 | ND | - |
| <i>Aphananthe monoica</i> (Hemsl.) J.-F. Leroy | - | 2 (1/20) | - | 2 | T | 3, 4 |
| <i>Trema micrantha</i> (L.) Blume | 1 (1/20) | - | - | 1 | P | 6, 8, 9 |
| CAPPARACEAE (2/4) | | | | | | |
| <i>Capparidastrum mollicellum</i> (Standl.) Cornejo & Iltis | - | 6 (3/20) | - | 6 | G | 4 |
| <i>C. quiriguense</i> (Standl.) Cornejo & Iltis | 4 (1/20) | - | 5 (1/20) | 9 | T | 4 |
| <i>C. tuxtense</i> Cornejo & Iltis | - | 5 (3/20) | - | 5 | ND | - |
| <i>Crateva tapia</i> L. | - | 9 (5/20) | - | 9 | P | 1, 3, 8 |
| CARICACEAE (3/3) | | | | | | |
| <i>Carica papaya</i> L. | - | 3 (2/20) | 34 (3/20) | 37 | P | 6 |

| | | | | | | |
|--|-------------|-------------|------------|-----|---|----------|
| <i>Jacaratia dolichaula</i> (Donn. Sm.) Woodson | 12 (7/20) | 1 (1/20) | - | 13 | G | 1 |
| <i>Vasconcellea cauliflora</i> (Jacq.) A. DC. | - | 1 (1/20) | - | 1 | G | 4 |
| CELASTRACEAE (4/6) | | | | | | |
| <i>Crossopetalum filipes</i> (Sprague) Lundell | - | 2 (2/20) | - | 2 | G | 4 |
| <i>C. parviflorum</i> (Hemsl.) Lundell | - | 3 (3/20) | - | 3 | T | 7, 8 |
| <i>Elaeodendron xylocarpum</i> (Vent.) DC. | - | 1 (1/20) | - | 1 | G | 4, 21 |
| <i>Haydenoxylon haberianum</i> (Hammel) M. P. Simmons | - | 7 (2/20) | - | 7 | G | 4 |
| <i>Maytenus purpusii</i> Lundell | - | 13 (6/20) | - | 13 | T | 4 |
| <i>M. schippii</i> Lundell | - | 1 (1/20) | - | 1 | T | 4, 7 |
| CHRYSOBALANACEAE (2/5) | | | | | | |
| <i>Hirtella americana</i> L. | 121 (15/20) | - | 1 (1/20) | 122 | G | 1, 4, 5 |
| <i>H. racemosa</i> Lam. | 79 (17/20) | - | 65 (11/20) | 144 | G | 3, 5 |
| <i>H. triandra</i> Sw. | - | 10 (1/20) | - | 10 | G | 3, 4 |
| <i>Licania hypoleuca</i> Benth. | 201 (10/20) | - | 12 (1/20) | 213 | T | 1, 4, 8 |
| <i>L. platypus</i> (Hemsl.) Fritsch | 50 (5/20) | - | 7 (3/20) | 57 | T | 8, 9, 10 |
| CLETHRACEAE (1/1) | | | | | | |
| <i>Clethra macrophylla</i> M. Martens & Galeotti | 1 (1/20) | - | - | 1 | G | 4, 22 |
| CLUSIACEAE (2/2) | | | | | | |
| <i>Garcinia intermedia</i> (Pittier) Hammel | 13 (4/20) | 100 (13/20) | - | 113 | T | 8, 9 |
| <i>Symphonia globulifera</i> L. f. | - | - | 5 (2/20) | 5 | T | 3, 5, 8 |
| COMBRETACEAE (1/1) | | | | | | |
| <i>Terminalia amazonia</i> (J.F. Gmel.) Exell | 8 (6/20) | - | - | 8 | T | 7, 9, 10 |
| CORDIACEAE (1/6) | | | | | | |
| <i>Cordia alliodora</i> Ruiz & Pav.) Oken | - | 3 (2/20) | - | 3 | G | 8, 9, 10 |
| <i>C. bicolor</i> A. DC. | 2 (2/20) | - | - | 2 | G | 3 |
| <i>C. diversifolia</i> Pav. ex A. DC. | 8 (6/20) | 1 (1/20) | - | 9 | G | 3 |
| <i>C. dodecandra</i> DC. | - | 1 (1/20) | - | 1 | G | 3, 7 |
| <i>C. megalantha</i> S.F. Blake | - | 3 (2/20) | - | 3 | G | 5, 7 |
| <i>C. stellifera</i> I.M. Johnst. | - | 7 (2/20) | - | 7 | G | 3, 7 |
| EBENACEAE (1/2) | | | | | | |
| <i>Diospyros conzattii</i> Standl. *** | - | 5 (1/20) | - | 5 | T | 20 |
| <i>D. nigra</i> (J.F. Gmel.) Perr. | - | 36 (7/20) | - | 36 | T | 20 |
| ELAEOCARPACEAE (1/1) | | | | | | |
| <i>Sloanea tuerckheimii</i> Donn. Sm. | 21 (4/20) | - | - | 21 | T | 4, 5 |

ERYTHROXYLACEAE (1/1)

| | | | | | | |
|---------------------------------------|---|----------|-----------|----|---|---|
| <i>Erythroxylum macrophyllum</i> Cav. | - | 8 (3/20) | 12 (7/20) | 20 | G | 4 |
|---------------------------------------|---|----------|-----------|----|---|---|

EUPHORBIACEAE (13/18)

| | | | | | | |
|--|-------------|-------------|------------|-----|----|---------|
| <i>Acalypha diversifolia</i> Jacq. | 434 (11/20) | 86 (6/20) | 162 (9/20) | 682 | G | 1, 8 |
| <i>A. skutchii</i> I.M. Johnst. | - | 13 (3/20) | - | 13 | G | 6 |
| <i>Adelia barbinervis</i> Schltld. & Cham. | - | 17 (2/20) | - | 17 | G | 10 |
| <i>Alchornea chiapasana</i> Miranda | - | 3 (1/20) | - | 3 | ND | - |
| <i>A. latifolia</i> Sw. | 9 (3/20) | 1 (1/20) | - | 10 | G | 6, 7, 8 |
| <i>Cnidocolus multilobus</i> (Pax) I.M. Johnst. | - | 4 (3/20) | - | 4 | P | 6, 7, 9 |
| <i>Croton billbergianus</i> Müll. Arg. | - | 10 (3/20) | - | 10 | G | 4 |
| <i>C. niveus</i> Jacq. | - | 1 (1/20) | - | 1 | G | 4 |
| <i>C. schiedeanus</i> Schltld. | 158 (18/20) | 153 (19/20) | 48 (13/20) | 359 | G | 4 |
| <i>C. soliman</i> Cham. & Schltld. | - | 3 (1/20) | - | 3 | P | 4 |
| <i>Garcia parviflora</i> Lundell | - | 4 (3/20) | - | 4 | T | 4 |
| <i>Gymnanthes lucida</i> Sw. | - | 1 (1/20) | - | 1 | T | 4 |
| <i>Hevea brasiliensis</i> (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg. | - | - | 9 (1/20) | 9 | I | 1, 8 |
| <i>Mabea occidentalis</i> Benth. | 47 (4/20) | - | 74 (4/20) | 121 | T | 8 |
| <i>Omphalea oleifera</i> Hemsl. | - | 158 (12/20) | - | 158 | G | 6 |
| <i>Pleradenophora tuerckheimiana</i> (Pax & K. Hoffm.) A.L. Melo & Esser | 6 (2/20) | - | - | 6 | T | 4 |
| <i>Sapium lateriflorum</i> Hemsl. | 1 (1/20) | - | - | 1 | G | 20 |
| <i>Tetrorchidium rotundatum</i> Standl. ** | - | 1 (1/20) | - | 1 | P | 7 |

FABACEAE (25/44)

| | | | | | | |
|---|-----------|-----------|----------|----|---|------------|
| <i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd. | 17 (4/20) | - | - | 17 | P | 1, 5, 7, 4 |
| <i>A. mayana</i> Lundell | 18 (8/20) | - | 3 (1/20) | 21 | G | 4 |
| <i>A. polyphylla</i> DC. | - | - | 3 (2/20) | 3 | P | 4, 5 |
| <i>Albizia leucocalyx</i> (Britton & Rose) L. Rico | 8 (5/20) | - | - | 8 | P | 23 |
| <i>A. purpusii</i> Britton & Rose | - | 2 (2/20) | - | 2 | P | 4 |
| <i>A. tomentosa</i> (Micheli) Standl | - | 14 (8/20) | - | 14 | P | 4 |
| <i>Calliandra tergemina</i> (L.) Benth. | - | 1 (1/20) | - | 1 | G | 4, 5 |
| <i>Chloroleucon mangense</i> (Jacq.) Britton & Rose | - | 1 (1/20) | - | 1 | P | 4 |
| <i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton & Rose | 4 (2/20) | 1 (1/20) | - | 5 | T | 1, 4, 5 |
| <i>C. graciliflora</i> (S.F. Blake) Britton & Rose | 2 (2/20) | - | - | 2 | G | 4 |
| <i>Cynometra oxacana</i> Brandegees | - | - | 9 (2/20) | 9 | T | 20 |

| | | | | | | |
|---|-------------|------------|------------|-----|---|-------------|
| <i>C. retusa</i> Britton & Rose | - | 8 (5/20) | 1 (1/20) | 9 | T | 4, 7, 20 |
| <i>Dalbergia glomerata</i> Hemsl. | 6 (3/20) | 2 (2/20) | | 8 | G | 4, 7, 24 |
| <i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith | 89 (17/20) | 1 (1/20) | 14 (8/20) | 104 | T | 7, 9 |
| <i>Dussia mexicana</i> (Standl.) Harms | - | - | 2 (1/20) | 2 | T | 7, 9 |
| <i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb. | - | - | 18 (2/20) | 18 | P | 1, 8 |
| <i>Erythrina folkersii</i> Krukoff & Moldenke | 2 (2/20) | 3 (3/20) | - | 5 | G | 6, 9 |
| <i>Haematoxylum campechianum</i> L. | - | - | 4 (1/20) | 4 | P | 4 |
| <i>Indigofera suffruticosa</i> Mill. | 15 (6/20) | - | - | 15 | G | 25 |
| <i>Inga acrocephala</i> Steud. | | 16 (5/20) | - | 16 | G | 4, 7 |
| <i>I. calcicola</i> M. Sousa | 1 (1/20) | - | - | 1 | T | 4 |
| <i>I. mexicana</i> (T.D. Penn.) M. Sousa | - | 21 (8/20) | - | 21 | T | 4 |
| <i>I. paterno</i> Harms | - | 7 (4/20) | - | 7 | G | 5, 7 |
| <i>I. punctata</i> Willd. | 83 (8/20) | 36 (2/20) | 93 (9/20) | 212 | G | 1, 26 |
| <i>I. sapindoides</i> Willd. | 63 (12/20) | 3 (3/20) | 21 (5/20) | 87 | G | 1, 7 |
| <i>I. sinacae</i> M. Sousa & Ibarra-Manr. | - | 6 (3/20) | - | 6 | G | 4, 7 |
| <i>I. thibaudiana</i> DC. | 84 (10/20) | - | - | 84 | G | 1, 4, 8 |
| <i>I. vera</i> Willd. | - | - | 1 (1/20) | 1 | G | 1, 5, 8, 27 |
| <i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit | - | - | 3 (2/20) | 3 | P | 5, 9 |
| <i>Lonchocarpus cruentus</i> Lundell | 62 (14/20) | 13 (2/20) | 75 (11/20) | 150 | T | 7, 9 |
| <i>L. guatemalensis</i> Benth. | 7 (3/20) | 13 (5/20) | 20 (3/20) | 40 | G | 5, 7 |
| <i>L. luteomaculatus</i> Pittier | 8 (4/20) | 2 (1/20) | - | 10 | G | 4 |
| <i>L. rugosus</i> Benth. | - | 1 (1/20) | - | 1 | G | 4, 5 |
| <i>Mariosousa usumacintensis</i> (Lundell) Seigler & Ebinger | 7 (5/20) | - | 6 (4/20) | 13 | G | 4 |
| <i>Ormosia isthmensis</i> Standl. *** | 3 (3/20) | - | 1 (1/20) | 4 | G | 20 |
| <i>O. panamensis</i> Benth. ex Seem. | - | 1 (1/20) | - | 1 | G | 4 |
| <i>Pithecellobium lanceolatum</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Benth. | - | - | 1 (1/20) | 1 | G | 4 |
| <i>P. macrandrium</i> Donn. Sm. | 38 (13/20) | - | 3 (2/20) | 41 | T | 20 |
| <i>Platymiscium dimorphandrum</i> Donn. Sm. | 7 (5/20) | 5 (4/20) | 4 (3/20) | 16 | G | 4 |
| <i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl | 8 (5/20) | 47 (12/20) | 14 (8/20) | 69 | T | 4, 7, 8 |
| <i>Senna papillosa</i> (Britton & Rose) H.S. Irwin & Barneby | 1 (1/20) | 1 (1/20) | - | 2 | P | 1, 7 |
| <i>Swartzia guatemalensis</i> (Donn. Sm.) Pittier | 17 (4/20) | 17 (6/20) | 8 (3/20) | 42 | G | 4 |
| <i>Vatairea lundellii</i> (Standl.) Killip ex Record *** | 116 (16/20) | - | 2 (2/20) | 118 | G | 4, 20 |
| <i>Zygia peckii</i> (B.L. Rob.) Britton & Rose | 10 (4/20) | - | - | 10 | G | 4 |

HYPERICACEAE (1/1)

| | | | | | | |
|--|----------|---|---|---|---|------|
| <i>Vismia camparaguey</i> Sprague & L. Riley | 1 (1/20) | - | - | 1 | P | 3, 5 |
|--|----------|---|---|---|---|------|

ICACINACEAE (1/1)

| | | | | | | |
|------------------------------|---|----------|---|---|---|------|
| <i>Mappia racemosa</i> Jacq. | - | 3 (2/20) | - | 3 | T | 5, 7 |
|------------------------------|---|----------|---|---|---|------|

LACISTEMATACEAE (1/1)

| | | | | | | |
|---|-------------|----------|-----------|-----|---|---------|
| <i>Lacistema aggregatum</i> (P.J. Bergius) Rusby | 147 (19/20) | 2 (2/20) | 26 (9/20) | 175 | G | 1, 4, 5 |
|---|-------------|----------|-----------|-----|---|---------|

LAMIACEAE (2/4)

| | | | | | | |
|---|---|----------|---|---|---|------------|
| <i>Aegiphila costaricensis</i> Moldenke | - | 2 (2/20) | - | 2 | G | 1, 3, 4, 5 |
|---|---|----------|---|---|---|------------|

| | | | | | | |
|------------------------------|----------|----------|---|---|---|------------|
| <i>A. monstrosa</i> Moldenke | 3 (2/20) | 4 (2/20) | - | 7 | P | 1, 3, 4, 5 |
|------------------------------|----------|----------|---|---|---|------------|

| | | | | | | |
|---|---|----------|---|---|---|---|
| <i>Cornutia grandifolia</i> (Schltdl. & Cham.) Schauer | - | 6 (3/20) | - | 6 | G | 5 |
|---|---|----------|---|---|---|---|

| | | | | | | |
|-------------------------|---|----------|---|---|---|---------|
| <i>C. pyramidata</i> L. | - | 1 (1/20) | - | 1 | P | 1, 3, 5 |
|-------------------------|---|----------|---|---|---|---------|

LAURACEAE (4/21)

| | | | | | | |
|-------------------------------------|---|----------|---|---|----|---|
| <i>Cinnamomum pachypes</i> Kosterm. | - | 3 (2/20) | - | 3 | ND | - |
|-------------------------------------|---|----------|---|---|----|---|

| | | | | | | |
|-----------------------|---|----------|---|---|----|---|
| <i>Cinnamomum sp.</i> | - | 1 (1/20) | - | 1 | ND | - |
|-----------------------|---|----------|---|---|----|---|

| | | | | | | |
|---------------------------------|------------|--|------------|-----|---|---|
| <i>Licaria excelsa</i> Kosterm. | 83 (15/20) | | 31 (10/20) | 114 | G | 4 |
|---------------------------------|------------|--|------------|-----|---|---|

| | | | | | | |
|--|---|----------|---|---|---|------|
| <i>L. peckii</i> (I.M. Johnst.) Kosterm. | - | 2 (2/20) | - | 2 | T | 4, 5 |
|--|---|----------|---|---|---|------|

| | | | | | | |
|----------------------------------|---|----------|---|---|---|------|
| <i>L. velutina</i> van der Werff | - | 5 (3/20) | - | 5 | T | 4, 7 |
|----------------------------------|---|----------|---|---|---|------|

| | | | | | | |
|--|----------|-------------|-----------|-----|---|---------|
| <i>Nectandra ambigens</i> (S.F. Blake) C.K. Allen | 9 (5/20) | 303 (10/20) | 75 (5/20) | 387 | T | 4, 7, 9 |
|--|----------|-------------|-----------|-----|---|---------|

| | | | | | | |
|---|-----------|---|-----------|----|---|---|
| <i>N. belizensis</i> (Lundell) C.K. Allen | 10 (4/20) | - | 14 (1/20) | 24 | G | 4 |
|---|-----------|---|-----------|----|---|---|

| | | | | | | |
|----------------------------------|---|----------|---|---|---|---|
| <i>N. coriacea</i> (Sw.) Griseb. | - | 6 (3/20) | - | 6 | G | 4 |
|----------------------------------|---|----------|---|---|---|---|

| | | | | | | |
|----------------------------------|---|----------|---|---|---|---------|
| <i>N. cuspidata</i> Nees & Mart. | - | 2 (2/20) | - | 2 | G | 4, 5, 8 |
|----------------------------------|---|----------|---|---|---|---------|

| | | | | | | |
|--------------------------------|---|-----------|---|----|---|---|
| <i>N. lundellii</i> C.K. Allen | - | 48 (8/20) | - | 48 | T | 4 |
|--------------------------------|---|-----------|---|----|---|---|

| | | | | | | |
|--|------------|----------|-------------|-----|---|------|
| <i>N. reticulata</i> (Ruiz & Pav.) Mez | 36 (11/20) | 9 (5/20) | 118 (16/20) | 163 | G | 4, 5 |
|--|------------|----------|-------------|-----|---|------|

| | | | | | | |
|------------------------------------|-------------|-------------|----------|-----|---|----|
| <i>N. salicifolia</i> (Kunth) Nees | 229 (17/20) | 155 (10/20) | 1 (1/20) | 385 | T | 15 |
|------------------------------------|-------------|-------------|----------|-----|---|----|

| | | | | | | |
|------------------------------------|---|-----------|---|----|---|---|
| <i>N. turbacensis</i> (Kunth) Nees | - | 28 (3/20) | - | 28 | G | 4 |
|------------------------------------|---|-----------|---|----|---|---|

| | | | | | | |
|---------------------------------|---|----------|---|---|---|---|
| <i>Ocotea cernua</i> (Nees) Mez | - | 3 (1/20) | - | 3 | T | 8 |
|---------------------------------|---|----------|---|---|---|---|

| | | | | | | |
|----------------------------|---|----------|---|---|---|------------|
| <i>O. dendrodaphne</i> Mez | - | 6 (4/20) | - | 6 | T | 1, 3, 5, 7 |
|----------------------------|---|----------|---|---|---|------------|

| | | | | | | |
|--|---|-----------|---|----|---|------|
| <i>O. helicterifolia</i> (Meisn.) Hemsl. | - | 19 (2/20) | - | 19 | G | 4, 5 |
|--|---|-----------|---|----|---|------|

| | | | | | | |
|--------------------------|---|------------|---|----|---|-------|
| <i>O. rubriflora</i> Mez | - | 13 (10/20) | - | 13 | T | 7, 10 |
|--------------------------|---|------------|---|----|---|-------|

| | | | | | | |
|--------------------------------|---|----------|---|---|---|----|
| <i>O. sinuata</i> (Mez) Rohwer | - | 1 (1/20) | - | 1 | T | 10 |
|--------------------------------|---|----------|---|---|---|----|

| | | | | | | |
|----------------------------|---|----------|---|---|----|---|
| <i>O. subalata</i> Lundell | - | 9 (1/20) | - | 9 | ND | - |
|----------------------------|---|----------|---|---|----|---|

| | | | | | | |
|--|---|----------|---|---|---|---|
| <i>O. uxpanapana</i> T. Wendt & van der Werff | - | 1 (1/20) | - | 1 | G | 4 |
|--|---|----------|---|---|---|---|

| | | | | | | |
|-------------------|---|----------|---|---|----|---|
| <i>Ocotea sp.</i> | - | 8 (1/20) | - | 8 | ND | - |
|-------------------|---|----------|---|---|----|---|

MAGNOLIACEAE (1/1)

| | | | | | | |
|---|-------------|------------|------------|-----|----|------------------|
| <i>Magnolia sinacacolinii</i> A. Vázquez | - | 1 (1/20) | - | 1 | ND | - |
| MALPIGHIACEAE (2/2) | | | | | | |
| <i>Bunchosia lindeniana</i> A. Juss. | 185 (17/20) | 29 (10/20) | 24 (11/20) | 238 | G | 4, 5 |
| <i>Malpighia glabra</i> L. | - | 5 (2/20) | - | 5 | G | 4, 6 |
| MALVACEAE (11/13) | | | | | | |
| <i>Hampea nutricia</i> Fryxell | - | 51 (14/20) | 32 (8/20) | 83 | G | 4 |
| <i>H. stipitata</i> S. Watson | 7 (2/20) | - | 1 (1/20) | 8 | G | 20 |
| <i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz. | - | 1 (1/20) | - | 1 | P | 1, 6, 9 |
| <i>Lopimia malacophylla</i> (Link & Otto) Mart. | - | - | 2 (1/20) | 2 | G | 4 |
| <i>Luehea speciosa</i> Willd. | 4 (3/20) | - | - | 4 | P | 8, 9 |
| <i>Malvaviscus arboreus</i> Cav. | 1 (1/20) | 1 (1/20) | 25 (1/20) | 27 | G | 4, 5 |
| <i>Mortoniiodendron guatemalense</i> Standl. & Steyerl. *** | - | 1 (1/20) | - | 1 | T | 7, 9 |
| <i>Pachira aquatica</i> Aubl. | 18 (8/20) | - | 116 (5/20) | 134 | T | 5, 8, 20 |
| <i>Pavonia schiedeana</i> Steud. | - | 12 (5/20) | 29 (1/20) | 41 | P | 1, 25 |
| <i>Quararibea funebris</i> (La Llave) Vischer | 4 (2/20) | 3 (2/20) | 7 (2/20) | 14 | T | 5, 7, 9 |
| <i>Q. yunckeri</i> Standl. | 27 (11/20) | 20 (9/20) | 19 (5/20) | 66 | T | 4, 7 |
| <i>Sterculia mexicana</i> R. Br. | - | 6 (3/20) | 17 (4/20) | 23 | G | 4 |
| <i>Theobroma cacao</i> L. | 12 (1/20) | - | 6 (3/20) | 18 | I | - |
| MELASTOMATACEAE (5/14) | | | | | | |
| <i>Aciotis rostellata</i> (Naudin) Triana | 10 (2/20) | - | - | 10 | P | 3, 28 |
| <i>Clidemia petiolaris</i> (Schltdl. & Cham.) Schltdl. ex Triana | 7 (4/20) | 2 (1/20) | - | 9 | G | 20 |
| <i>C. setosa</i> (Triana) Gleason | - | 1 (1/20) | - | 1 | G | 20 |
| <i>Conostegia hirtella</i> Cogn. | 35 (12/20) | - | 3 (2/20) | 38 | G | 20 |
| <i>C. xalapensis</i> (Bonpl.) D. Don ex DC. | 2 (2/20) | 2 (2/20) | - | 4 | P | 3, 7, 8 |
| <i>Miconia argentea</i> (Sw.) DC. | 38 (9/20) | - | 1 (1/20) | 39 | P | 1, 3, 5, 7, 8 |
| <i>M. glaberrima</i> (Schltdl.) Naudin | 25 (9/20) | - | 5 (2/20) | 30 | G | 3, 7 |
| <i>M. hondurensis</i> Donn. Sm. | 25 (11/20) | - | - | 25 | G | 4, 5 |
| <i>M. ibarrae</i> Almeda | - | 1 (1/20) | - | 1 | ND | - |
| <i>M. impetiolaris</i> (Sw.) D. Don ex DC. | 1 (1/20) | - | 1 (1/20) | 2 | P | 3, 5, 8, 21 |
| <i>M. trinervia</i> (Sw.) D. Don ex Loudon | 4 (2/20) | - | 1 (1/20) | 5 | P | 4, 5, 7 |
| <i>Miconia</i> sp. | 1 (1/20) | - | - | 1 | ND | - |
| <i>Mouriri gleasoniana</i> Standl. | 2 (1/20) | - | - | 2 | T | 4 |
| <i>M. myrtilloides</i> (Sw.) Poir. | 137 (15/20) | - | 92 (7/20) | 229 | T | 8, 29 |
| MELIACEAE (3/11) | | | | | | |

| | | | | | | |
|--|-------------|-------------|-------------|-----|----|----------------|
| <i>Guarea glabra</i> Vahl | 64 (14/20) | 77 (17/20) | 23 (9/20) | 164 | T | 7, 9 |
| <i>G. grandifolia</i> DC. | 11 (6/20) | - | 12 (6/20) | 23 | T | 7, 8 |
| <i>Guarea</i> sp. 1 | - | 14 (9/20) | - | 14 | ND | - |
| <i>Guarea</i> sp. 2 | - | - | 11 (3/20) | 11 | ND | - |
| <i>Swietenia macrophylla</i> King | 6 (2/20) | - | 1 (1/20) | 7 | G | 8, 30 |
| <i>Trichilia breviflora</i> S.F. Blake & Standl. | | 39 (10/20) | 30 (5/20) | 69 | T | 4, 7 |
| <i>T. erythrocarpa</i> Lundell | 11 (3/20) | - | 4 (2/20) | 15 | G | 4 |
| <i>T. havanensis</i> Jacq. | 3 (2/20) | - | 4 (3/20) | 7 | G | 7, 5, 9 |
| <i>T. martiana</i> C. DC. | | 1 (1/20) | | 1 | T | 4 |
| <i>T. moschata</i> Sw. | | 6 (4/20) | 82 (8/20) | 88 | T | 4, 7 |
| <i>Trichilia</i> sp | 16 (6/20) | - | - | 16 | ND | - |
| MENISPERMACEAE (1/2) | | | | | | |
| <i>Hyperbaena mexicana</i> Miers | 2 (2/20) | 5 (3/20) | - | 7 | T | 4 |
| <i>Hyperbaena</i> sp. | 2 (2/20) | - | - | 2 | ND | - |
| METTENIUSACEAE (1/2) | | | | | | |
| <i>Oecopetalum greenmanii</i> Standl. & Steyerm. | 12 (9/20) | - | - | 12 | G | 20 |
| <i>O. mexicanum</i> Greenm. & C.H. Thomps. | - | - | 2 (1/20) | 2 | G | 4 |
| MONIMIACEAE (1/1) | | | | | | |
| <i>Mollinedia viridiflora</i> Tul. | 91 (12/20) | 3 (3/20) | 5 (1/20) | 99 | T | 4, 7 |
| MORACEAE (6/9) | | | | | | |
| <i>Brosimum alicastrum</i> Sw. | 468 (15/20) | 303 (12/20) | 71 (10/20) | 842 | T | 7, 15 |
| <i>B. costaricanum</i> Liebm. | 407 (18/20) | - | 9 (5/20) | 416 | T | 3, 4, 5 |
| <i>B. guianense</i> (Aubl.) Huber | 151 (16/20) | 1 (1/20) | 8 (2/20) | 160 | T | 1, 3, 8 |
| <i>Castilla elastica</i> Sessé ex Cerv. | 156 (18/20) | 1 (1/20) | 26 (7/20) | 183 | G | 8, 9 |
| <i>Clarisia biflora</i> Ruiz & Pav. | 3 (3/20) | 403 (12/20) | 23 (6/20) | 429 | T | 1, 3, 4, 7, 31 |
| <i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl. | - | 14 (7/20) | 9 (5/20) | 23 | T | 7, 8, 32 |
| <i>Pseudolmedia glabrata</i> (Liebm.) C.C. Berg | 3 (3/20) | 156 (19/20) | - | 159 | T | 32 |
| <i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau | 5 (4/20) | 364 (19/20) | 13 (7/20) | 382 | G | 4 |
| <i>T. racemosa</i> (L.) Urb. | 132 (16/20) | - | 311 (19/20) | 443 | G | 4, 5, 8 |
| MYRISTICACEAE (2/3) | | | | | | |
| <i>Compsonera mexicana</i> (Hemsl.) Janovec | - | - | 729 (13/20) | 729 | G | 4 |
| <i>Viola guatemalensis</i> (Hemsl.) Warb. | - | 36 (9/20) | - | 36 | T | 1, 5, 7 |
| <i>V. koschnyi</i> Warb. | 73 (7/20) | - | - | 73 | T | 1, 5, 8 |
| MYRTACEAE (6/14) | | | | | | |

| | | | | | | |
|---|-------------|-------------|-------------|-----|---|----------|
| <i>Calyptanthes pallens</i> Griseb. | - | 21 (4/20) | - | 21 | G | 4 |
| <i>Eugenia acapulcensis</i> Steud. | - | 27 (10/20) | - | 27 | G | 4, 7 |
| <i>E. aeruginea</i> DC. | - | 22 (4/20) | - | 22 | G | 4 |
| <i>E. breedlovei</i> Barrie | - | - | 24 (1/20) | 24 | T | 4 |
| <i>E. capuli</i> (Schltdl. & Cham.) Hook. & Arn. | 43 (12/20) | 38 (5/20) | 59 (12/20) | 140 | G | 4, 7 |
| <i>E. colipensis</i> O. Berg | - | 15 (5/20) | - | 15 | T | 4, 7 |
| <i>E. inirebensis</i> P.E. Sánchez | - | 13 (4/20) | - | 13 | T | 4, 7 |
| <i>E. mexicana</i> Steud. | 108 (17/20) | 69 (18/20) | 29 (12/20) | 206 | T | 4 |
| <i>E. nigrita</i> Lundell | 20 (9/20) | - | 9 (6/20) | 29 | G | 20 |
| <i>E. octopleura</i> Krug & Urb. | 20 (2/20) | - | 23 (4/20) | 43 | G | 4, 5 |
| <i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg | - | 1 (1/20) | - | 1 | G | 4, 5 |
| <i>Pimenta dioica</i> (L.) Merr. | - | 5 (3/20) | - | 5 | T | 7, 9, 15 |
| <i>Psidium friedrichsthalianum</i> (O. Berg) Nied. | 94 (10/20) | - | 3 (2/20) | 97 | G | 1, 3, 5 |
| <i>Syzygium jambos</i> (L.) Alston | 1 (1/20) | - | 18 (8/20) | 19 | I | 1, 3, 5 |
| NYCTAGINACEAE (1/2) | | | | | | |
| <i>Neea psychotrioides</i> Donn. Sm. | - | 2 (2/20) | - | 2 | G | 4, 5, 20 |
| <i>N. stenophylla</i> Standl. | 14 (8/20) | - | 8 (2/20) | 22 | G | 4 |
| OCHNACEAE (1/3) | | | | | | |
| <i>Ouratea curvata</i> (A. St.-Hil.) Engl. ex Dwyer | 28 (5/20) | - | 20 (8/20) | 48 | G | 3 |
| <i>O. lucens</i> (Kunth) Engl. | 138 (13/20) | - | 1 (1/20) | 139 | G | 3, 4, 5 |
| <i>O. theophrasta</i> (Planch.) Baill. | - | 1 (1/20) | - | 1 | T | 4, 5 |
| OLEACEAE (1/1) | | | | | | |
| <i>Chionanthus ligustrinus</i> (Sw.) Pers. | - | 2 (2/20) | - | 2 | G | 4 |
| PASSIFLORACEAE (1/1) | | | | | | |
| <i>Erblichia odorata</i> Seem. | - | - | 5 (2/20) | 5 | G | 4 |
| PICRAMNIACEAE (1/3) | | | | | | |
| <i>Picramnia andicola</i> Tul. | 4 (2/20) | 1 (1/20) | 4 (2/20) | 9 | G | 4 |
| <i>P. antidesma</i> Sw. | - | 11 (3/20) | - | 11 | G | 4, 5 |
| <i>P. polyantha</i> (Benth.) Planch. | 8 (1/20) | - | 7 (1/20) | 15 | P | 4 |
| PIPERACEAE (1/20) | | | | | | |
| <i>Piper aduncum</i> L. | 324 (20/20) | 96 (14/20) | 241 (13/20) | 661 | G | 1, 5 |
| <i>P. aequale</i> Vahl | 150 (12/20) | 138 (17/20) | 11 (2/20) | 299 | G | 4 |
| <i>P. amalago</i> L. | - | 12 (8/20) | 18 (4/20) | 30 | G | 6 |
| <i>P. arboreum</i> Aubl. | 21 (9/20) | 343 (12/20) | 6 (4/20) | 370 | G | 1, 4 |

| | | | | | | |
|---|-------------|------------|------------|-----|----|------|
| <i>P. fraguanum</i> Trel. | - | 81 (12/20) | - | 81 | T | 4 |
| <i>P. hispidum</i> Sw. | 64 (6/20) | 67 (13/20) | - | 131 | P | 6, 7 |
| <i>P. ixocubvainense</i> Standl. & Steyerm. | - | - | 7 (1/20) | 7 | ND | - |
| <i>P. lapathifolium</i> (Kunth) Steud. | - | 4 (2/20) | 14 (4/20) | 18 | G | 6 |
| <i>P. obliquum</i> Ruiz & Pav. | - | 96 (2/20) | - | 96 | G | 4 |
| <i>P. oblongum</i> Kunth | - | 1 (1/20) | - | 1 | G | 4 |
| <i>P. philodendroides</i> Standl. & Steyerm. † | 1 (1/20) | - | - | 1 | ND | - |
| <i>P. phytolaccifolium</i> Opiz † | 7 (3/20) | - | 26 (7/20) | 33 | G | 4 |
| <i>P. psilorhachis</i> C. DC. | 2 (1/20) | - | - | 2 | T | 4 |
| <i>P. sancti-felicis</i> Trel. | - | 1 (1/20) | 30 (6/20) | 31 | G | 4 |
| <i>P. sanctum</i> (Miq.) Schldl. ex C. DC. | - | 11 (6/20) | - | 11 | P | 6 |
| <i>P. umbellatum</i> L. | - | 1 (1/20) | - | 1 | P | 6 |
| <i>P. variabile</i> C. DC. | 39 (7/20) | - | 1 (1/20) | 40 | T | 4 |
| <i>P. yzabalanum</i> C. DC. | 53 (11/20) | 4 (2/20) | 2 (1/20) | 59 | T | 5 |
| <i>Piper</i> sp. 1 | - | - | 2 (1/20) | 2 | ND | - |
| <i>Piper</i> sp. 2 | - | - | 5 (1/20) | 5 | ND | - |
| POLYGONACEAE (1/6) | | | | | | |
| <i>Coccoloba acuminata</i> Kunth † | - | - | 8 (1/20) | 8 | G | 4, 5 |
| <i>C. barbadensis</i> Jacq. | - | 3 (2/20) | - | 3 | G | 4 |
| <i>C. belizensis</i> Standl. | 12 (6/20) | - | - | 12 | G | 4, 5 |
| <i>C. hondurensis</i> Lundell | - | 30 (4/20) | 3 (3/20) | 33 | G | 4 |
| <i>C. montana</i> Standl. | - | 7 (4/20) | - | 7 | T | 4, 5 |
| <i>Coccoloba</i> sp. | - | - | 4 (1/20) | 4 | ND | - |
| PRIMULACEAE (3/5) | | | | | | |
| <i>Ardisia compressa</i> Kunth | - | 8 (6/20) | - | 8 | T | 4 |
| <i>A. tuerckheimii</i> Donn. Sm. | - | 11 (6/20) | - | 11 | G | 4 |
| <i>Deherainia smaragdina</i> (Planch. ex Linden) Decne. | - | 65 (2/20) | - | 65 | G | 4 |
| <i>Parathesis konzattii</i> (S.F. Blake) Lundell | 26 (7/20) | 5 (3/20) | 24 (7/20) | 55 | T | 7 |
| <i>P. lenticellata</i> Lundell | 19 (8/20) | 2 (2/20) | 11 (3/20) | 32 | T | 4, 7 |
| PROTEACEAE (1/1) | | | | | | |
| <i>Roupala montana</i> Aubl. | - | 3 (2/20) | - | 3 | P | 3, 5 |
| RHIZOPHORACEAE (1/1) | | | | | | |
| <i>Cassipourea guianensis</i> Aubl. | 11 (6/20) | - | - | 11 | T | 33 |
| RUBIACEAE (20/43) | | | | | | |
| <i>Alibertia edulis</i> (Rich.) A. Rich. | 171 (18/20) | 3 (1/20) | 82 (12/20) | 256 | G | 5, 8 |

| | | | | | | |
|---|-------------|-------------|-------------|------|----|---------------|
| <i>Amaioua corymbosa</i> Kunth | 38 (8/20) | - | - | 38 | G | 3, 5, 8 |
| <i>Appunia guatemalensis</i> Donn. Sm. | 5 (1/20) | - | - | 5 | T | 4 |
| <i>Arachnothryx tuxtzensis</i> (Lorence & Cast.-Campos) Borhidi | - | 3 (1/20) | - | 3 | ND | - |
| <i>Bertiera guianensis</i> Aubl. | 7 (3/20) | - | - | 7 | T | 4 |
| <i>Blepharidium guatemalense</i> Standl. | 16 (7/20) | - | - | 16 | G | 3, 5 |
| <i>Coffea arabica</i> L. | - | 4 (2/20) | 13 (2/20) | 17 | I | - |
| <i>Faramaea occidentalis</i> (L.) A. Rich. | 182 (16/20) | 66 (8/20) | 890 (16/20) | 1138 | T | 4, 7, 8 |
| <i>Genipa americana</i> L. | 3 (1/20) | - | 32 (10/20) | 35 | G | 1, 3, 8, 34 |
| <i>Hamelia longipes</i> Standl. | - | 5 (5/20) | - | 5 | T | 4, 7 |
| <i>H. patens</i> Jacq. | 1 (1/20) | - | 7 (5/20) | 8 | P | 1, 3, 5, 7, 8 |
| <i>Hoffmannia altipetens</i> Dwyer ex Torr.-Montúfar & Ochot.-Booth | - | 1 (1/20) | - | 1 | T | 4 |
| <i>H. discolor</i> (Lem.) Hemsl. | - | 1 (1/20) | - | 1 | T | 3 |
| <i>H. psychotriifolia</i> (Benth.) Griseb. * | - | 5 (1/20) | - | 5 | T | 4 |
| <i>Mexocarpus tetragonus</i> (Donn. Sm.) Borhidi, E. Martínez & Ramos | 146 (18/20) | 84 (17/20) | 133 (18/20) | 363 | G | 1, 7 |
| <i>Morinda panamensis</i> Seem. | 1 (1/20) | - | 1 (1/20) | 2 | P | 1, 3, 4 |
| <i>Palicourea brachiata</i> (Sw.) Borhidi | 231 (17/20) | - | 101 (6/20) | 332 | G | 4 |
| <i>P. deflexa</i> (DC.) Borhidi | 334 (15/20) | - | 12 (3/20) | 346 | G | 4 |
| <i>P. faxlucens</i> (Lorence & Dwyer) Lorence | - | 21 (5/20) | - | 21 | T | 4 |
| <i>P. gardenioides</i> (Scheidw.) Hemsl. | - | 1 (1/20) | - | 1 | G | 4 |
| <i>P. sousae</i> (Lorence & Dwyer) Lorence | - | 49 (1/20) | - | 49 | ND | - |
| <i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Schult. | 71 (15/20) | 14 (7/20) | 304 (12/20) | 389 | G | 4, 8 |
| <i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq. | 90 (13/20) | - | 7 (3/20) | 97 | G | 1 |
| <i>P. costivenia</i> Griseb. | 92 (16/20) | 32 (2/20) | 29 (4/20) | 153 | G | 4 |
| <i>P. flava</i> Oerst. ex Standl. | - | 39 (9/20) | 211 (5/20) | 250 | G | 4 |
| <i>P. limonensis</i> K. Krause | 16 (6/20) | 108 (14/20) | 25 (5/20) | 149 | G | 4, 7 |
| <i>P. marginata</i> Sw. | 12 (5/20) | - | - | 12 | G | 4 |
| <i>P. micrantha</i> Kunth | 1 (1/20) | - | - | 1 | G | 4 |
| <i>P. papantlensis</i> (Oerst.) Hemsl. | - | 4 (2/20) | - | 4 | T | 4 |
| <i>P. pleuropoda</i> Donn. Sm. | 2 (2/20) | - | 8 (2/20) | 10 | T | 4 |
| <i>P. poeppigiana</i> Müll. Arg. | 579 (14/20) | - | 13 (1/20) | 592 | G | 1, 4, 8 |
| <i>P. sarapiquensis</i> Standl. | - | 7 (1/20) | - | 7 | G | 4 |
| <i>P. simiarum</i> Standl. | - | 16 (6/20) | - | 16 | T | 4 |
| <i>P. veracruzensis</i> Lorence & Dwyer | - | 47 (7/20) | - | 47 | G | 4 |
| <i>Psychotria</i> sp. 1 | - | 5 (1/20) | - | 5 | ND | - |

| | | | | | | |
|--|------------|------------|-------------|-----|----|---------|
| <i>Psychotria</i> sp. 2 | 2 (1/20) | - | - | 2 | ND | - |
| <i>Randia armata</i> (Sw.) DC. | 16 (10/20) | - | 23 (9/20) | 39 | G | 4, 5 |
| <i>R. laetevirens</i> Standl. | - | 1 (1/20) | - | 1 | G | 4, 25 |
| <i>R. loniceroides</i> Dwyer & Lorence | - | 1 (1/20) | - | 1 | T | 4 |
| <i>R. pterocarpa</i> Lorence & Dwyer | - | 19 (7/20) | - | 19 | T | 3 |
| <i>Renistipula galeottii</i> (Standl.) Borhidi | - | 13 (4/20) | - | 13 | T | 4 |
| <i>Ronabea latifolia</i> Aubl. | 2 (1/20) | - | - | 2 | G | 1, 5 |
| <i>Simira salvadorensis</i> (Standl.) Steyerm. | 23 (3/20) | - | 20 (7/20) | 43 | T | 3, 9 |
| RUTACEAE (3/9) | | | | | | |
| <i>Amyris</i> sp. | - | 10 (1/20) | - | 10 | ND | - |
| <i>Amyris sylvatica</i> Jacq. | - | 20 (1/20) | - | 20 | G | 4, 5 |
| <i>Citrus</i> × <i>limetta</i> Risso | - | 1 (1/20) | - | 1 | I | - |
| <i>C. × sinensis</i> (L.) Osbeck | - | 2 (1/20) | 33 (6/20) | 35 | I | - |
| <i>Citrus</i> sp. | - | 1 (1/20) | - | 1 | ND | - |
| <i>Zanthoxylum acuminatum</i> (Sw.) Sw. | 4 (2/20) | - | 7 (3/20) | 11 | G | 4 |
| <i>Z. caribaeum</i> Lam. | 1 (1/20) | - | - | 1 | P | 7 |
| <i>Z. limoncello</i> Planch. & Oerst. | - | 1 (1/20) | - | 1 | G | 4 |
| <i>Z. rhoifolium</i> Lam. | - | 2 (2/20) | - | 2 | P | 4 |
| SALICACEAE (5/7) | | | | | | |
| <i>Casearia corymbosa</i> Kunth | 12 (7/20) | 5 (1/20) | 38 (7/20) | 55 | P | 31 |
| <i>C. sylvestris</i> Sw. | 9 (6/20) | 2 (2/20) | 53 (14/20) | 64 | G | 7, 8 |
| <i>C. tacanensis</i> Lundell | - | 1 (1/20) | - | 1 | G | 4 |
| <i>Lunania mexicana</i> Brandegee | - | 1 (1/20) | - | 1 | G | 4 |
| <i>Pleuranthodendron lindenii</i> (Turcz.) Sleumer | 19 (5/20) | 84 (15/20) | 199 (12/20) | 302 | G | 7, 9 |
| <i>Xylosma flexuosa</i> (Kunth) Hemsl. | - | 1 (1/20) | - | 1 | P | 1 |
| <i>Zuelania guidonia</i> (Sw.) Britton & Millsp. | 5 (5/20) | - | 2 (1/20) | 7 | G | 1, 8, 9 |
| SAPINDACEAE (5/9) | | | | | | |
| <i>Allophylus camptostachys</i> Radlk. | - | 2 (2/20) | - | 2 | G | 4, 7 |
| <i>A. cominia</i> (L.) Sw. | - | 1 (1/20) | - | 1 | G | 4 |
| <i>Cupania belizensis</i> Standl. | - | 2 (1/20) | - | 2 | G | 4 |
| <i>C. dentata</i> DC. | 93 (9/20) | - | 62 (14/20) | 155 | G | 5, 9 |
| <i>C. glabra</i> Sw. | 8 (5/20) | 43 (11/20) | 9 (4/20) | 60 | G | 4 |
| <i>C. macrophylla</i> Mart. | - | 1 (1/20) | - | 1 | G | 4 |
| <i>Matayba oppositifolia</i> (A. Rich.) Britton | 10 (4/20) | - | - | 10 | G | 4, 5 |
| <i>Melicoccus oliviformis</i> Kunth | 14 (9/20) | - | 33 (9/20) | 47 | G | 4 |

| | | | | | | |
|--|-------------|------------|-----------|-----|----|-------------|
| <i>Sapindus saponaria</i> L. | 2 (2/20) | 2 (2/20) | - | 4 | P | 1, 5, 8, 9 |
| SAPOTACEAE (4/14) | | | | | | |
| <i>Chrysophyllum mexicanum</i> Brandegees ex Standl. | 32 (9/20) | 5 (5/20) | - | 37 | T | 7, 9 |
| <i>C. venezuelanense</i> (Pierre) T.D. Penn. | - | 1 (1/20) | - | 1 | T | 4 |
| <i>Manilkara chicle</i> (Pittier) Gilly | - | 2 (1/20) | - | 2 | T | 20 |
| <i>M. zapota</i> (L.) P. Royen | 3 (1/20) | - | - | 3 | T | 9, 15 |
| <i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni | 4 (2/20) | 3 (2/20) | 1 (1/20) | 8 | T | 7, 9 |
| <i>P. durlandii</i> (Standl.) Baehni | 39 (14/20) | 25 (12/20) | 33 (8/20) | 97 | G | 20 |
| <i>P. glomerata</i> (Miq.) Radlk. | 13 (3/20) | 3 (1/20) | 1 (1/20) | 17 | G | 4 |
| <i>P. reticulata</i> (Engl.) Eyma | - | 15 (4/20) | - | 15 | T | 7, 8, 9 |
| <i>P. rhynchoarpa</i> T.D. Penn. | - | 14 (6/20) | - | 14 | T | 4 |
| <i>P. sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn | 1 (1/20) | 13 (5/20) | 4 (2/20) | 18 | T | 7, 9 |
| <i>Pouteria</i> sp. | 118 (15/20) | - | 42 (5/20) | 160 | ND | - |
| <i>Sideroxylon capiri</i> (A. DC.) Pittier ** | - | 3 (1/20) | - | 3 | T | 1, 3, 5 |
| <i>S. persimile</i> (Hemsl.) T.D. Penn. | - | 1 (1/20) | - | 1 | T | 1, 3, 7 |
| <i>S. portoricense</i> Urb. | - | 18 (8/20) | - | 18 | G | 4 |
| SIMAROUBACEAE (1/1) | | | | | | |
| <i>Quassia amara</i> L. | 39 (6/20) | - | - | 39 | T | 1, 5, 8, 34 |
| SIPARUNACEAE (1/1) | | | | | | |
| <i>Siparuna thecaphora</i> (Poepp. & Endl.) A. DC. | 17 (8/20) | 33 (10/20) | 5 (2/20) | 55 | P | 6 |
| SOLANACEAE (2/5) | | | | | | |
| <i>Cestrum luteovirescens</i> Francey | - | 1 (1/20) | - | 1 | G | 4 |
| <i>C. oblongifolium</i> Schtdl. | - | 10 (3/20) | - | 10 | G | 4 |
| <i>C. racemosum</i> Ruiz & Pav. | 5 (4/20) | 1 (1/20) | 9 (7/20) | 15 | G | 4, 5, 7 |
| <i>Solanum nudum</i> Dunal | - | 1 (1/20) | - | 1 | G | 1 |
| <i>S. schlechtendalianum</i> Walp. | 1 (1/20) | 1 (1/20) | 2 (1/20) | 4 | P | 1, 20 |
| STAPHYLEACEAE (1/1) | | | | | | |
| <i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) G. Don | - | 2 (2/20) | - | 2 | T | 4, 35 |
| STYRACACEAE (1/1) | | | | | | |
| <i>Styrax glabrescens</i> Benth. | 3 (2/20) | - | 8 (2/20) | 11 | T | 4, 5 |
| SURIANACEAE (1/1) | | | | | | |
| <i>Recchia simplicifolia</i> T. Wendt & E.J. Lott | - | - | 1 (1/20) | 1 | T | 4, 36 |
| SYMPLOCACEAE (1/1) | | | | | | |
| <i>Symplocos excelsa</i> L.O. Williams * | - | 16 (3/20) | - | 16 | T | 4 |
| THYMELAEACEAE (1/1) | | | | | | |

| | | | | | | |
|---|-------------|------------|-------------|-----|---|----------|
| <i>Daphnopsis megacarpa</i> Nevling & Barringer | - | 7 (3/20) | - | 7 | T | 4 |
| ULMACEAE (1/1) | | | | | | |
| <i>Ampelocera hottlei</i> (Standl.) Standl. | 400 (13/20) | 19 (2/20) | 17 (2/20) | 436 | T | 1, 3, 9 |
| URTICACEAE (4/6) | | | | | | |
| <i>Cecropia peltata</i> L. | - | - | 1 (1/20) | 1 | P | 8, 9, 15 |
| <i>Myriocarpa longipes</i> Liebm. | - | 61 (11/20) | - | 61 | G | 6 |
| <i>Pourouma bicolor</i> Mart. | 22 (3/20) | - | - | 22 | G | 8 |
| <i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Gaudich. ex Griseb. | 1 (1/20) | - | 17 (3/20) | 18 | P | 5, 20 |
| <i>U. glabriuscula</i> V.W. Steinm. | - | 24 (7/20) | - | 24 | G | 4 |
| <i>U. simplex</i> Wedd. | - | 23 (7/20) | - | 23 | G | 3, 4 |
| VIOLACEAE (3/5) | | | | | | |
| <i>Hybanthus sylvicola</i> Standl. & Steyerl. | 43 (8/20) | - | - | 43 | T | 4 |
| <i>Orthion oblanceolatum</i> Lundell | - | 42 (6/20) | - | 42 | T | 4, 5 |
| <i>O. subsessile</i> (Standl.) Steyerl. & Standl. | 11 (5/20) | - | 2 (1/20) | 13 | T | 4, 5 |
| <i>Rinorea guatemalensis</i> (S. Watson) Bartlett | 125 (8/20) | 309 (9/20) | 549 (16/20) | 983 | G | 5, 7 |
| <i>R. hummelii</i> Sprague | 116 (8/20) | 2 (1/20) | 4 (1/20) | 122 | G | 4, 5 |
| VOCHYSIACEAE (1/1) | | | | | | |
| <i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm. | 124 (13/20) | 26 (6/20) | 10 (6/20) | 160 | G | 4, 20 |
| NO IDENTIFICADAS (19) | | | | | | |
| Especie 1 | 5 (1/20) | - | 4 (3/20) | 9 | | |
| Especie 2 | 1 (1/20) | - | 3 (3/20) | 4 | | |
| Especie 3 | - | - | 1 (1/20) | 1 | | |
| Especie 4 | 6 (4/20) | - | 5 (3/20) | 11 | | |
| Especie 5 | 12 (3/20) | - | - | 12 | | |
| Especie 6 | 25 (8/20) | - | - | 25 | | |
| Especie 7 | 2 (1/20) | - | - | 2 | | |
| Especie 8 | 9 (5/20) | - | - | 9 | | |
| Especie 9 | 1 (1/20) | - | - | 1 | | |
| Especie 10 | 2 (1/20) | - | - | 2 | | |
| Especie 11 | 1 (1/20) | - | - | 1 | | |
| Especie 12 | - | - | 1 (1/20) | 1 | | |
| Especie 13 | 1 (1/20) | - | - | 1 | | |
| Especie 14 | - | - | 51 (6/20) | 51 | | |
| Especie 15 | - | - | 2 (1/20) | 2 | | |

| | | | | |
|------------|-----------|---|-----------|----|
| Especie 16 | 22 (3/20) | - | 21 (3/20) | 43 |
| Especie 17 | - | - | 1 (1/20) | 1 |
| Especie 18 | 1 (1/20) | - | - | 1 |
| Especie 19 | 13 (5/20) | - | - | 13 |

Referencias bibliográficas: 1. Flora de Nicaragua; 2. Calvo-Irabién e Islas-Luna (1999); 3. Flora Mesoamericana; 4. Revisión de las descripciones de los especímenes en Flora Mesoamericana y en Trópicos; 5. Standley y Steyermark (1952) (Flora of Guatemala); 6. Popma et al. (1988); 7. Arroyo-Rodríguez, V., material no publicado; 8. Condit et al. (2010); 9. Pennington y Sarukhán (2005); 10. Burns et al. (1998); 11. Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY); 12. Lorenzi (1998); 13. Observación personal; 14. Ortiz-Rodríguez et al. (2015); 15. Dickinson et al. (2000); 16. Ortiz-Rodríguez et al. (2016); 17. Pérez-Farrera et al. (2012); 18. Augspurger (1984); 19. Ray y Brown (1995). 20. Miguel Martínez-Ramos, M., material no publicado; 21. Francis (2004); 22. Bárcena (1981); 23. Rico-Arce et al. (2008); 24. Durán-Fernández et al. (2016); 25. Medina-Abreo y Castillo-Campos (1993); 26. Pérez, R.; 27. Lorenzi (1992); 28. Almeda (1997). 29. Richards y Coley (2007); 30. Snook (1993); 31. Ramírez-Angulo et al. (2006); 32. Strauss-Debenedetti y Bazzaz (1991); 33. Toriola et al. (1998); 34. Barwick y Van Der Schans (2004); 35. Fleming y Estrada (1993); 36. Wendt y Lott (1985); 37. Martínez-Ramos, M. (1985); 38. Galeano y Olivares (2013); 40. Castro Rodríguez et al. (2015).

Referencias

- Almeda, F. (1997). Cytological and nomenclatural notes on the Mesoamerican species of *Aciotis* (Melastomataceae). *Novon*, 7, 333–337.
- Anzures-Dadda, A. y Manson, R. H. (2007). Patch- and landscape- scale effects on howler monkey distribution and abundance in rainforest fragments. *Animal Conservation*, 10, 69–76.
- Arbizu, P. M. (2020). pairwiseAdonis: Pairwise multilevel comparison using adonis. R package version 0.4.
- Arce-Peña, N. P., Arroyo-Rodríguez, V., Dias, P. A. D., Franch-Pardo, I. y Andresen, E. (2019). Linking changes in landscape structure to population changes of an endangered primate. *Landscape Ecology*, 34, 2687–2701.
- Arroyo-Rodríguez, V. y Mandujano, S. (2006). The Importance of tropical rain forest fragments to the conservation of plant species diversity in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 15, 4159–4179.
- Arroyo-Rodríguez, V., Mandujano, S. y Benítez-Malvido, J. (2008). Landscape attributes affecting patch occupancy by howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 70, 69–77.

- Arroyo-Rodríguez, V., Pineda, E., Escobar, F. y Benítez-Malvido, J. (2009). Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conservation Biology*, 23, 729–739.
- Arroyo-Rodríguez, V., Rös, M., Escobar, F., Melo, F. P. L., Santos, B. A., Tabarelli, M. et al. (2013). Plant β -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *Journal of Ecology*, 101, 1449–1458.
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F. P. L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R., Meave, J. A. et al. (2017). Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*, 92, 326–340.
- Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Tabarelli, M., Watling, J.I., Tischendorf, L., Benchimol, M. et al. (2020). Designing optimal human-modified landscapes for forest biodiversity conservation. *Ecology Letters*, 23, 1404–1420.
- Augspurger, C. K. (1984). Seedling survival of tropical tree Species: interactions of dispersal distance, light-gaps and pathogens. *Ecology*, 65, 1705–1712.
- Balvanera, P., Pfisterer, A. B., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D. et al. (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9, 1146–1156.
- Bárcena, A. (1981). Clethraceae. En A. Gómez-Pompa, V. Sosa, L. I. Nevling Jr, M. Nee, N. P. Moreno y B. Ludlow-Wiechers (Eds.), *Flora de Veracruz* (pp. 1–18). Xalapa, Veracruz: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos.
- Barwick, M. y Van Der Schans, A. (2004). *Tropical and Subtropical Trees: A Worldwide Encyclopaedic Guide*. London: Thames & Hudson.
- Breugel, M. van, Martínez-Ramos, M. y Bongers, F. (2006). Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 663–674.
- Bugmann, H. (1996). Functional types of trees in temperate and boreal forests: Classification and testing. *Journal of Vegetation Science*, 7, 359–70.
- Burelo-Ramos, C. M., Ortiz-Gil, G. y Almeida-Cerino, C. M. (2009). Notas sobre el género *Bactris* (Arecaceae) en el estado de Tabasco, México. *Kuxulkab'*, 29, 83–87.

- Burns, R. M., Mosquera, M. S., Whitmore, J. L. (1998). *Useful trees of the tropical region of North America*. Washington: North American Forestry Commission publication.
- Calvo-Irabién, L. M. e Islas-Luna, A. (1999). Predispersal predation of an understory rainforest herb *Aphelandra aurantiaca* (Acanthaceae) in gaps and mature forest. *American Journal of Botany*, 86, 1108–1113.
- Carabias, J., De la Maza, J. y Cadena, R. (2015). *Conservación y desarrollo sustentable en la selva Lacandona: 25 años de actividades y experiencias*. Ciudad de México: Natura y Ecosistemas Mexicanos, A.C.
- Carrara, E., Arroyo-Rodríguez, V., Vega-Rivera, J. H., Schondube, J. E., Freitas, S. M. y Fahrig, L. (2015). Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation*, 184, 117–126.
- Castillo-Campos, G. y Laborde, J. (2004). La vegetación. En S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (Eds.), *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra* (pp. 231–265). Xalapa: Instituto de Ecología y Unión Europea.
- Castro Rodríguez, S. Y., Barrera García, J. A., Carrillo Bautista, M. P. y Hernández Gómez, M. S. (2015). *Asaí (Euterpe precatoria): Cadena de valor en el sur de la región amazónica*. Bogotá: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas- Sinchi.
- Cayuela L., Gálvez-Bravo, L., de Albuquerque, F. S., Golicher, D.J., González-Espinosa M., Ramírez-Marcialet, N. et al. (2012). La Red Internacional de Inventarios Forestales (BIOTREE-NET) en Mesoamérica: avances, retos y perspectivas futuras. *Ecosistemas*, 21, 126–135.
- Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY). Flora de la Península de Yucatán. Recuperado el 14 de octubre, 2020 de: <<https://www.cicy.mx/sitios/flora%20digital/index.php>>.
- Chazdon, R. L. (2014). *Second Growth: The Promise of Tropical Forest Regeneration in an age of deforestation*. Chicago, Illinois: The University of Chicago Press.
- Chazdon, R. L. y Guariguata, M. R. (2016). Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. *Biotropica*, 48, 716–730.
- Collen, B., Ram, M., Zamin, T. y McRae, L. (2008). The tropical biodiversity data gap: addressing disparity in global monitoring. *Tropical Conservation Science*, 1, 75–88.

- CONABIO y SEMARNAT. (2009). *Cuarto Informe Nacional de México al Convenio sobre Diversidad Biológica (CDB)*. México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- CONAFOR. (2020). Apoyos CONAFOR. Comisión Nacional Forestal. Recuperado el 14 de octubre, 2020 de: <<https://www.gob.mx/conafor/acciones-y-programas/apoyos-conafor>>.
- CONANP. (2011). Actualización de la tasa de cambio del uso del suelo en la Reserva de la biosfera de Los Tuxtlas, Informe Final. Proyecto Sierra de Santa Marta, A. C. Recuperado el 14 de octubre, 2020 de: <https://simec.conanp.gob.mx/pdf_evaluacion/tuxtlas.pdf>.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E. G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R. B. et al. (2002). Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 295, 666–669.
- Condit, R., Pérez, R. y Daguerre, N. (2010). *Trees of Panama and Costa Rica*. Princeton y Oxford: Princeton University Press.
- Cordeiro, N. J. y Howe, H. F. (2001). Low Recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conservation Biology*, 15, 1733–1741.
- Cowan, C. P. (1983). *Flora de Tabasco*. Ciudad de México, DF: Instituto de Biología, UNAM.
- Davidse, G., Sousa Sánchez, M., Knapp, S. y Chiang Cabrera, F. (2020). Cycadaceae a Connaraceae. En G. Davidse, M. Sousa Sánchez, S. Knapp y F. Chiang Cabrera (Eds.), *Flora Mesoamericana*. St. Louis: Missouri Botanical Garden.
- De Cáceres, M., Legendre, P., Valencia, R., Cao, M., Chang, L-W., Chuyong, G. et al. (2012). The variation of tree beta diversity across a global network of forest plots. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1191–1202.
- De Jong, B. H. J., Ochoa-Gaona S., Castillo-Santiago, M. A., Ramírez-Marcial, N. y Cairns, M. A. (2000). Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio*, 29, 504–511.
- Dickinson, M. B., Whigham, D. F. y Hermann, S. M. (2000). Tree regeneration in felling and natural treefall disturbances in a semideciduous tropical forest in Mexico. *Forest Ecology and Management*, 134, 137–151.
- Dirzo, R. y Miranda, A. (1991). Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case of study of the possible consequences of contemporary defaunation. En P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes y W. W. Benson (Eds.), *Plant-animal interactions:*

- evolutionary ecology in tropical and temperate regions* (pp. 273–287). Nueva York: John Wiley & Sons.
- Dirzo, R. y García, M. C. (1992). Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in Veracruz, Mexico. *Conservation Biology*, 6, 84–90.
- Durán-Fernández, A., Aguirre-Rivera, J. R., García-Pérez, J., Levy-Tacher, S. y Nova-Vázquez, J. A. (2016). Inventario florístico de la comunidad lacandona de Nahá, Chiapas, México. *Botanical Sciences*, 94, 157–184.
- Fahrig, L. (2020). Why do several small patches hold more species than few large patches? *Global Ecology and Biogeography*, 29, 615–628.
- Fazey, I., Fischer, J. y Lindenmayer, D. B. (2005). What do conservation biologists publish? *Biological Conservation*, 124, 63–73.
- Fleming, T. H. y Estrada, A. (1993). *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Flora Mesoamericana. Missouri Botanical Garden. Recuperado el 14 de octubre, 2020 de: <<http://legacy.tropicos.org/Project/FM>>
- Flora de Nicaragua. Missouri Botanical Garden. Recuperado el 14 de octubre, 2020 de: <<http://legacy.tropicos.org/Project/FN>>
- Francis, J. K. (2004). *Wildland shrubs of the United States and its territories: Thamnic descriptions. Volume 1*. San Juan, Puerto Rico: Gen. Tech. Rep. IITF-GTR-26.
- Galán-Acedo, C., Arroyo-Rodríguez, V., Estrada, A. y Ramos-Fernández, G. (2018). Drivers of the spatial scale that best predict primate responses to landscape structure. *Ecography*, 41, 2027–2037.
- Galeano, G. y Olivares, I. (2013). Palma de vino (*Attalea butyracea*). En R. Bernal y G. Galeano (Eds.), *Cosechar sin destruir. Aprovechamiento sostenible de palmas colombianas* (pp. 165–174). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Garmendia, A., Arroyo-Rodríguez, V., Estrada, A., Naranjo E. J. y Stoner, K. E. (2013). Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 29, 331–344.
- Gobierno de Chiapas (2013). Informe de Gobierno, Región VIII-Norte. Recuperado el 24 de febrero, 2021 de:

<http://www.ceieg.chiapas.gob.mx/productos/files/MAPASTEMREG/REGION_VIII_NORTE_Post.pdf>

- Gómez-Domínguez, H., Pérez-Farrera, M. A., Espinosa-Jiménez, J. A. y Marquez-Reynoso, M. I. (2015). Listado florístico del Parque Nacional Palenque, Chiapas, México. *Botanical Sciences*, 93, 559–578.
- González, M. A., Roger, A., Courtois, E. A., Jabot, F., Norden, N., Paine, C. E. et al. (2010). Shifts in species and phylogenetic diversity between sapling and tree communities indicate negative density dependence in a lowland rain forest. *Journal of Ecology*, 98, 137–146.
- González-Christen, A. y Coates, R. (2019). Los mamíferos no voladores de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90, e902580.
- Guevara, S. y Laborde, J. (2012). The Mesoamerican rain forest environmental history. Livestock and landscape biodiversity at Los Tuxtlas, Mexico. *Pastos*, 42, 219–248.
- Hansen, M. C., Wang, L., Song, X-P., Tyukavina, A., Turubanova, S., Potapov, P. V. et al. (2020). The fate of tropical forest fragments. *Science Advances*, 6, eaax8574.
- Hernández-Ruedas, M. A., Arroyo-Rodríguez, V., Meave, J. A., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Martínez, E. et al. (2014). Conserving tropical tree diversity and forest structure: The value of small rainforest patches in moderately-managed landscapes. *PLoS ONE*, 9, e98931.
- Hill, J. L. y Curran, P. J. (2003). Area, shape and isolation of tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implications for conservation. *Journal of Biogeography*, 30, 1391–1403.
- Hubbell, S. P. (2013). Tropical rain forest conservation and the twin challenges of diversity and rarity. *Ecology & Evolution*, 3, 3263–3274.
- Ibarra-Manríquez, G. y Sinaca Colín, S. (1995). Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical*, 43, 75-115.
- INEGI (1999). *Juárez, Estado de Chiapas. Cuaderno Estadístico Municipal*. Mexico: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- INEGI (2014). Información de Uso del Suelo y Vegetación. Escala 1:250000. Recuperado el 24 de febrero, 2021 de: <<https://www.inegi.org.mx/temas/bosques/default.html#Tabulados>>.

- Instituto de Biología, UNAM. Recuperado el 24 de febrero, 2021 de:
<<http://www.ibiologia.unam.mx/tuxtlas/localizacion/generalidades/frame.htm>>.
- Joppa, L. N., Roberts, D. L. y Pimm, S. L. (2011). How many species of flowering plants are there? *Proceedings of the Royal Society B*, 278, 554–559.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113, 363–375.
- Jost, L. (2010). The relation between evenness and diversity. *Diversity*, 2, 207–232.
- Estación de Biología Los Tuxtlas. Larson, J. E. y Funk, J. L. (2016). Regeneration: An overlooked aspect of trait-based plant community assembly models. *Journal of Ecology*, 104, 1284–1298.
- León, B. y Martínez-Gordillo, M. (2008). Especie nueva de *Croton* sección *Eluteria* (Euphorbiaceae) de Chiapas, México. *Novon*, 18, 189–191.
- Levy-Tacher, S., Aguirre-Rivera, J. R., García-Perez, J. D. y Martínez-Romero, M. M. (2006). Aspectos florísticos de Lacanhá Chansayab, Selva Lacandona, Chiapas. *Acta Botanica Mexicana*, 77, 69–98.
- Lôbo, D., Leão, T., Melo, F. P. L., Santos, A. M. M. y Tabarelli, M. (2011). Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Diversity and Distributions*, 17, 287–296.
- Lorenzi, H. (1992). *Brazilian trees, Volume 1. A Guide to the identification and cultivation of Brazilian native trees*. Nova Odessa: Instituto Plantarum de Estudos da Flora.
- Lorenzi, H. (1998). *Brazilian trees, Volume 2. A Guide to the identification and cultivation of Brazilian native trees*. Nova Odessa: Instituto Plantarum de Estudos da Flora.
- Marcon, E. y Herault, B. (2015). entropart: An R Package to measure and partition diversity. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–26.
- Martínez, E., Ramos, C. H. A. y Chiang, F. (1994). Lista Florística de la Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 54, 99–177.
- Martínez-Ramos, M. (1985). Claros, ciclos de vida de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En A. Gómez-Pompa y S. del Amo (Eds.), *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz II* (pp. 191–239). México: Alhambra.
- Martínez-Ramos, M. (1994). Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 54, 179–224.

- Meave, J. A., Romero-Romero, M. A., Valle-Doménech, A., Rincón-Gutiérrez, A., Martínez, E. y Ramos, C. H. (2008). Plant diversity assessment in the Yaxchilán Natural Monument, Chiapas, Mexico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 83, 53–76.
- Medina-Abreo, M. E. y Castillo-Campos, G. (1993). Vegetation and checklist of the Barranca de Acazónica, Veracruz, Mexico. *Botanical Sciences*, 53, 73–111.
- Morante-Filho, J. C., Faria, D., Mariano-Neto, E. y Rhodes, J. (2015). Birds in anthropogenic landscapes: The responses of ecological groups to forest loss in the Brazilian Atlantic Forest. *PLOS ONE*, 10, e0128923.
- Ortiz-Rodríguez, A. E., Sosa, V. y Ruiz-Sánchez, E. (2015). *Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Annonaceae*. Pátzcuaro, Michoacán: Instituto de Ecología A.C.
- Ortiz-Rodríguez, A. E., Burelo Ramos, C. M. y Gomez-Dominguez, H. (2016). A new species of *Amphitecna* (Bignoniaceae) endemic to Chiapas, Mexico. *PhytoKeys*, 65, 15–23.
- Oyama, K. (1987). *Demografía y dinámica poblacional de Chamaedorea tepejilote Liebm. en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz (México) (Tesis de Maestría)*. Facultad de Ciencias, UNAM. Ciudad de México.
- Peña-Domene, M., Martínez-Garza, C., Ayestarán-Hernández, L. M. y Howe, H. F. (2018). Plant attributes that drive dispersal and establishment limitation in tropical agricultural landscapes. *Forests*, 9, 620; doi:10.3390/f9100620.
- Pennington, T. D. y Sarukhán, J. (2005). *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*. Ciudad de México: Ediciones Científicas Universitarias.
- Pérez, R. Árboles, arbustos y palmas de Panamá. Recuperado el 14 de octubre, 2020 de: <<http://ctfs.si.edu/webatlas/findinfo.php?specid=3877&leng=spanish>>.
- Pérez-Farrera, M. A., Martínez-Camilo, R., Martínez-Meléndez, N., Farrera-Sarmiento, O. y Maza-Villalobos, S. (2012). Listado florístico del Cerro Quetzal (Polígono III) de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México. *Botanical Sciences*, 90, 113–142.
- Piñero, D., Sarukhán, J. y González, E. (1977). Estudios demográficos en plantas. *Astrocaryum mexicanum* Liebm. 1. Estructura de las poblaciones. *Botanical Sciences*, 37, 69–118.
- Poorter, L., Bongers, F., Kouamý, F. N'. y Hawthorne, W. D. (2004). *Biodiversity of West African forests: An ecological atlas of woody plant species*. Oxon y Cambridge: Cabi Publishing.

- Popma, J., Bongers, F., Martínez-Ramos, M. y Veneklaas, E. (1988). Pioneer species distribution in treefall gaps in Neotropical rain forest; a gap definition and its consequences. *Journal of Tropical Ecology*, 4, 77–88.
- Prance, G. T., Beentje, H., Dransfield, J. y Johns, R. (2000). The tropical flora remains undercollected. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 87, 67–71.
- Quero, H. J. y Pérez-Farrera, M. A. (2010). El género *Geonoma* (Arecaceae: Arecoideae) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, 231–237.
- R Core Team. (2013). R: A language and environment for statistical computing, versión 3.4.3. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ray, G. J. y Brown, B. J. (1995). Restoring Caribbean dry forests: Evaluation of tree propagation techniques. *Restoration Ecology*, 3, 86–94.
- Renaissance Oil Corp. (2017). Manifiesto de Impacto Ambiental Regional (MIA-R) para las áreas contractuales 11 (Campo Malva), 15 (Campo Mundo Nuevo) y 25 (Campo Topén). Recuperado el 28 de abril, 2020 de: <http://104.209.210.233/gobmx/2018/2do_T/A73/FI_201806/d/R-09-DLA0605-10-17-DGGEERC.pdf>.
- Richards, L. A. y Coley, P. D. (2007). Seasonal and habitat differences affect the impact of food and predation on herbivores: a comparison between gaps and understory of tropical forest. *Oikos*, 116, 31–40.
- Rico-Arce, M. L., Gale, S. L. y Maxted, N. (2008). A taxonomic study of *Albizia* (Leguminosae: Mimosoideae: Ingeae) in Mexico and Central America. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 65, 255–305.
- Romaní Cortés, J. (2011). De necesidades a necesidades. Anatomía de un conflicto agrario-ambiental en la zona norte de la Lacandona. México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Russildi, G., Arroyo-Rodríguez, V., Hernández-Ordóñez, O., Pineda, E. y Reynoso, V. H. (2016). Species- and community-level responses to habitat spatial changes in fragmented rainforests: assessing compensatory dynamics in amphibians and reptiles. *Biodiversity and Conservation*, 25, 375–392.

- San-José, M., Arroyo-Rodríguez, V. y Meave, J. A. (2020). Regional context and dispersal mode drive the impact of landscape structure on seed dispersal. *Ecological Applications*, 30, e02033.
- Santos, B. A., Peres, C. A., Oliveira, M., Grillo, A., Alves-Costa, C. P. y Tabarelli, M. (2008). Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation*, 141, 249–260.
- Slik, J. W. F., Arroyo-Rodríguez, V., Aiba, S-I., Alvarez-Loayza, P., Alves, L. F., Ashton, P. et al. (2015). An estimate of the number of tropical tree species. *PNAS*, 112, 7472–7477.
- Snook, L. K. (1993). *Stand dynamics of mahogany (Swietenia macrophylla King) and associated species after fire and hurricane in the tropical forests of the Yucatan Peninsula, Mexico*. Tesis doctoral. Yale University, Yale.
- Solano-Gómez, R., Jiménez Machorro, R. y Damon, A. A. (2011). Two new records and one rediscovery for Orchidaceae of Mexico. *Acta Botanica Mexicana*, 96, 59–72.
- Song, X-P., Hansen, M. C., Stehman, S. V., Potapov, P. V., Tyukavina, A., Vermote, E. F. et al. (2018). Global land change from 1982 to 2016. *Nature*, 560, 639–643.
- Standley, P. C. y Steyermark, J. A. (1952). *Flora of Guatemala*. Chicago: Chicago Museum of Natural History.
- Strauss-Debenedetti, S. y Bazzaz, F. A. (1991). Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different sucesional positions. *Oecologia*, 87, 377–387.
- Stride, G., Thomas, C. D., Benedick, S., Hodgson, J. A., Jelling, A., Senior, M. J. M. et al. (2018). Contrasting patterns of local richness of seedlings, saplings, and trees may have implications for regeneration in rainforest remnants. *Biotropica*, 50, 889–897.
- Tabarelli, M., Peres, C. A. y Melo, F. P. L. (2012). The ‘few winners and many losers’ paradigm revisited: Emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biological Conservation*, 155, 136–40.
- Taubert, F., Fischer, R., Groeneveld, J., Lehmann, S., Müller, M.S., Rödig, E. et al. (2018). Global patterns of tropical forest fragmentation. *Nature*, 554, 519–522.
- Toriola, D., Chareyre, P. y Buttler, A. (1998). Distribution of primary forest plant species in a 19-year old secondary forest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 14, 323–340.
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Recuperado el 14 de octubre, 2020 de: <<http://www.tropicos.org>>.

- Vázquez-García, J. A., Gómez-Domínguez, H., López-Cruz, A., Espinosa-Jiménez, J. A., Sahagún-Godínez, E. y Muñiz-Castro, M. A. (2013a). *Magnolia perezfarrerae*, a new species and a key to Mexican species of *Magnolia* (section *Talauma*, subsection *Talauma*, Magnoliaceae). *Botanical Sciences*, *91*, 417–425.
- Vázquez-García, J. A., Pérez-Farrera, M. A., Martínez-Camilo, R., Muñiz-Castro, M. A. y Martínez-Meléndez, N. (2013b). *Magnolia lacandonica* (subsection *Talauma*, Magnoliaceae), a new rainforest species from Chiapas, Mexico. *Phytotaxa*, *79*, 30–36.
- Vázquez-Negrín, I., Castillo-Acosta, O., Valdez-Hernández, J. I., Zavala-Cruz, J. y Martínez-Sánchez, J. L. (2011). Estructura y composición florística de la selva alta perennifolia en el ejido Niños Héros Tenosique, Tabasco, México. *Polibotánica*, *32*, 41–61.
- Villaseñor, J. L., Meave, J. A., Ortiz, E. y Ibarra-Manríquez, G. (2003). Biogeografía y conservación de los bosques tropicales húmedos de México. En J. J. Morrone y J. Llorente (Ed.). *Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía* (pp. 209–216). México, DF: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Villaseñor, J. L. y Ortiz, E. (2014). Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl.* *85*, S134–S142.
- Villaseñor, J. L. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *87*, 559–902.
- Villaseñor, J. L., Ortiz, E. y Campos-Villanueva, A. (2018). High Richness of Vascular Plants in the Tropical Los Tuxtlas Region, Mexico. *Tropical Conservation Science*, *11*, 1–12.
- Watling, J. I., Arroyo-Rodríguez, V., Pfeifer, M., Baeten, L., Banks-Leite, C., Cisneros, L. M. et al. (2020). Support for the habitat amount hypothesis from a global synthesis of species density studies. *Ecology Letters*. doi:10.1111/ele.13471.
- Wendt, T. y Lott, E. J. (1985). A new simple-leaved species of *Recchia* (Simaroubaceae) from southeastern Mexico. *Brittonia*, *37*, 219–225.

Capítulo 4

Tree recruitment failure in old-growth forest patches across human-modified rainforests

Ricard Arasa-Gisbert, Víctor Arroyo-Rodríguez, Carmen Galán-Acedo, Jorge
A. Meave y Miguel Martínez-Ramos

Aceptado para su publicación en *Journal of Ecology*

Abstract

1. Land-use change threatens biodiversity in tropical landscapes, but its impact on forest regeneration remains poorly known. In fact, the landscape-scale patterns driving the diversity of regenerating plants within forest fragments have been rarely explored, and we are uncertain whether such drivers vary across regions with different land-use change patterns.

2. We assessed the effect of landscape composition (forest cover and matrix openness) and configuration (forest patch density) on species diversity of sapling assemblages (trees ≥ 30 cm height and < 1 cm diameter) in old-growth forest fragments from three Mexican rainforest regions with different disturbance levels ($n = 20$ landscapes per region). We separately assessed old-growth forest specialists (OGS) and forest generalist (FG) species to test the hypotheses that: (i) OGS species shows recruitment limitation ('loser' species), and can therefore be negatively impacted by landscape changes, especially by forest loss and matrix openness in more deforested regions; and (ii) FG species can regenerate and even proliferate in more disturbed landscapes ('winner' species).

3. We recorded $\sim 24,000$ plants from 415 species. Landscape composition showed stronger effects than landscape configuration. The diversity of OGS species generally decreased in more deforested landscapes dominated by open matrices, and FG species followed the opposite response, especially in regions with high-to-intermediate degree of disturbance. Overall, forest fragmentation (patch density) showed weak or no effects on species diversity, especially after controlling for forest cover effects (i.e., fragmentation *per se*). In contrast to the fragmentation threshold hypothesis, the effect of fragmentation was independent of the regional context. Moreover, FG species were affected by landscape attributes operating at larger scales than OGS species.

4. *Synthesis.* Our findings support our hypotheses, and indicate that forest loss and matrix openness, not fragmentation *per se*, can cause the recruitment failure of tree assemblages in highly deforested rainforests. This can be related to source and dispersal limitation in more deforested landscapes with treeless matrices. Therefore, to promote the regenerative potential (resilience) of forest patches in human-modified tropical landscapes, conservation programs should focus on preventing forest loss (even the smallest forest patches) and improving matrix quality with treed elements, particularly in highly deforested tropical regions.

Keywords: forest regeneration, fragmentation per se, fragmentation threshold, habitat loss, dispersal limitation, matrix quality, recruitment limitation, scale of effect.

Introduction

Tropical forests are the most species-rich biome on Earth (Slik et al., 2015), and also the most deforested (Song et al., 2018) and fragmented (Taubert et al., 2018). Understanding the drivers of forest regeneration is therefore urgently needed for promoting the long-term maintenance of tropical forests and their native species in human-modified landscapes (Chazdon et al., 2009; Crouzeilles et al., 2016; Brancalion et al., 2019). Despite the increasing interest on this topic (reviewed by Chazdon, 2014; Martínez-Ramos et al., 2016; Arroyo-Rodríguez et al., 2017), most studies on forest regeneration focus on second-growth forests, and assess the effect of local variables, such as soil fertility, stand age, and disturbance regime (e.g., Chazdon, 2003; Rocha et al., 2016; Pinho et al., 2018). Therefore, much uncertainty remains about the effects of landscape-scale changes on regenerating trees (seedlings and saplings) in the remaining old-growth forest remnants in fragmented tropical regions (but see Rigueira et al., 2013). This important knowledge gap needs to be filled, as early tree life stages are particularly susceptible to current land-use changes and drive the future composition and structure of tropical forests.

Landscape structure is given by the types and amount of different land covers in the landscape (landscape composition), and by the spatial arrangement of each land cover type (landscape configuration). Each landscape spatial change may have different effects on forest regeneration, through its impact on seed source limitation, seed dispersal limitation, and seedling and sapling recruitment limitation (Reid & Holl, 2013; Arroyo-Rodríguez et al., 2017; San-José et al., 2019, 2020). Seed source limitation (i.e., the lack of seeds in an area; Clark et al., 1998) can be caused by the lack of adult trees and/or by a limited seed production. Therefore, landscape changes such as forest loss and the expansion of treeless areas in the anthropogenic matrix (matrix openness) can promote seed source limitation in human-modified landscapes. As tree mortality rate can also increase at forest edges, especially forest specialist trees (Laurance et al., 2000, 2006), the increase of patch density in the landscape could also promote seed source limitation due to intensified forest edge effects. Forest loss and matrix openness can also limit the dispersal of wild

pollinators (Steffan-Dewenter & Tscharntke, 1999; Montoya-Pfeiffer et al., 2019), potentially limiting seed production (Steffan-Dewenter & Tscharntke, 1999).

Regarding seed dispersal limitation, forest loss and matrix openness can also decrease landscape connectivity, causing dispersal limitation (Arroyo-Rodríguez et al., 2017; Cadavid-Florez et al., 2020; San-José et al., 2020). These effects can be exacerbated in more defaunated regions, where the decline of seed dispersers can cause the collapse of animal-dispersed trees (Peres et al., 2016), which are the predominant trees in tropical humid forests (Howe & Smallwood, 1982). Even if there is no seed source or seed dispersal limitation, old-growth forest specialist species (OGS species hereafter) can experience biotic and abiotic changes within the home patches that can limit seed germination and/or the recruitment of regenerating trees (Clark et al., 2013). For example, increased light incidence, canopy desiccation, and liana proliferation in forest patches embedded in landscapes with lower forest cover and higher matrix openness can drastically limit the recruitment of OGS species (Kapos, 1989; Santos et al., 2008; Briant et al., 2010). Yet, these new habitats can represent suitable sites for the recruitment of forest generalist species (FG hereafter), which are strong competitors under these conditions (Tabarelli et al., 2008). Therefore, FG species able to thrive in human-modified landscapes will gradually increase their diversity, abundance and geographical range, while OGS species will face source, dispersal, and recruitment limitations, gradually declining their populations over time (McKinney & Lockwood, 1999; Tabarelli et al., 2012).

In this context, the effects of landscape forest loss and matrix openness on the regeneration of plant assemblages are expected to be consistently negative across regions, especially on OGS species (Jesus et al., 2012; Arroyo-Rodríguez et al., 2017; San-José et al., 2020). However, the effects of landscape configuration (e.g., patch density, edge density) are difficult to predict, as most studies in fragmented landscapes have been carried out at the patch scale, not at the landscape scale (Fahrig et al., 2019). Also, to our knowledge, there is only one single assessment of the effects of forest spatial configuration on seed dispersal (San-José et al., 2020), but no study to date has assessed the effects of landscape configuration on sapling recruitment. Furthermore, the theory suggests that the effects of landscape configuration can vary across regions, depending on the regional disturbance level. In particular, the fragmentation threshold hypothesis predicts that the effect of landscape configuration variables on biodiversity can be stronger in regions that have lost

> 70% of forest cover (Andrén, 1994), although other models predict stronger responses to landscape configuration in regions with intermediate deforestation levels (i.e., 30-50% of forest cover; Villard & Metzger, 2014). Whatever the regional context that promotes stronger effects of landscape configuration, these models imply that to better understand the effect of landscape configuration on species, we should assess such effects across regions with different disturbance levels and configurations.

Here, we assessed the relative effects of landscape composition (forest cover and matrix openness) and landscape configuration (patch density and forest edge density) on the diversity of OGS and FG species in three rainforest regions of Mexico with different patterns and history of land-use change: Marqués de Comillas (low-deforestation level), Los Tuxtlas (intermediate-deforestation level) and Northern Chiapas (high-deforestation level). We predicted a decrease in the diversity of OGS species in forest sites surrounded by lower forest cover and higher matrix openness, with such patterns being consistent across regions. Yet, we expected weaker responses to landscape configuration variables (see Fahrig, 2017), although they could be relatively more important in regions with intermediate-to-high deforestation level (Andrén, 1994, Villard & Metzger, 2014). If important, the effects of patch density and edge density are more likely to be positive than negative, as biodiversity usually responds positively to these predictors (Fahrig, 2017, Fahrig et al., 2019), so we also anticipated that the ecological processes involved in driving biodiversity in a given region (e.g., seed dispersal) would be also enhanced in landscapes with more forest patches and higher edge density.

Methods

Study regions

We assessed three rainforest regions from southeastern Mexico with different patterns and history of land-use change (Fig. 1). The least affected one is the Marqués de Comillas region: this low-deforestation region (LDR) is located in the Lacandona rainforest, Chiapas (91°6'–90°41'W; 16°19'–16°2'N). About 40% of old-growth forest cover remains in LDR, mainly distributed in large (> 1,000 ha) forest patches and surrounded by a heterogeneous matrix of secondary forests, tree plantations and annual crops, human settlements, and cattle pastures (San-José et al., 2020).

Although deforestation began some 40 years ago, medium and large vertebrates still dwell its forests (Garmendia et al., 2013; Carrara et al., 2015; Muench & Martínez-Ramos, 2016).

The intermediate-deforestation region (IDR) is the Los Tuxtlas rainforest, Veracruz (95°24'–94°96'W; 18°68'–18°38'N). In this coastal region, the remaining old-growth forest covers about 20% of the territory (Castillo-Campos & Laborde, 2004). Eighty five percent of all forest patches are small (< 8 ha), which are embedded in a matrix dominated by cattle pastures and agricultural fields (Arroyo-Rodríguez et al., 2008). Deforestation and human colonization in the last 60 years have caused the decline or extirpation of most medium- and large-bodied mammals, but populations of some seed dispersers, such as toucans and howler monkeys remain in some forest patches (Arroyo-Rodríguez et al., 2008; San-José et al., 2020).

The high-deforestation region (HDR) is the Northern Chiapas (93°33'–93°00'W; 17°87'–17°42'N). Here, deforestation began with the introduction of cattle in the 1950s and oil exploration in the 1970s, causing the loss of about 95% of forest cover (Anzures-Dadda & Manson, 2007). The remaining forest is distributed in very small and isolated patches embedded in a matrix mainly composed of pastures (covering ~85% of the territory) (Anzures-Dadda & Manson 2007; Renaissance Oil Corp, 2017). Most large- and medium-bodied mammals (e.g., jaguars, tapirs and spider monkeys) have disappeared from the region, and others (e.g., margays, peccaries, white-tailed deer, and howler monkeys) are rare and declining (Renaissance Oil Corp, 2017).

Sampling design

The research was conducted in old-growth tropical forests because this highly threatened and species-rich ecosystem is rapidly declining worldwide (Gibson et al., 2011; Hansen et al., 2003). In fact, Mexico was ranked as the ninth country with the most area of old-growth forest lost in 2019 (Global Forest Watch 2020). Moreover, several rare, native species only inhabit (Barlow et al., 2007) and regenerate (Rozendaal et al., 2019) in old-growth tropical forests. Because of this, old-growth tropical forests are considered a top priority in conservation plans (Gibson et al., 2011).

In each region, we systematically selected 20 old-growth forest patches from 3 to 150 ha (except for two fragments that were bigger: one of 640 ha in IDR and other of 3410 ha in LDR, Fig. 1). In particular, patch selection was based on the following criteria. First, they had to be located > 1500 m apart to increase among-sample independence (Eigenbrod et al., 2011). Second,

they should have a similar slope and be at a similar elevation (< 600 m a.s.l.). Third, they should lack signs of human disturbance (e.g., stumps, human trails, etc.). Finally, to better detect potential diversity-landscape relationships, we selected landscapes within a wide range of variation in all landscape variables (Eigenbrod et al., 2011). At each patch, we established 25 circular plots (1.60-m radius, 8 m² each; total sampling area per patch = 200 m²) at the center of each forest patch, in a grid of 5 × 5 plots with 30 m separation between plots (Fig. 1). Plot-edge distance was >30 m, but most (84%) plots were placed further (>50 m), avoiding forest gaps and water bodies to prevent the confounding effects of these factors.

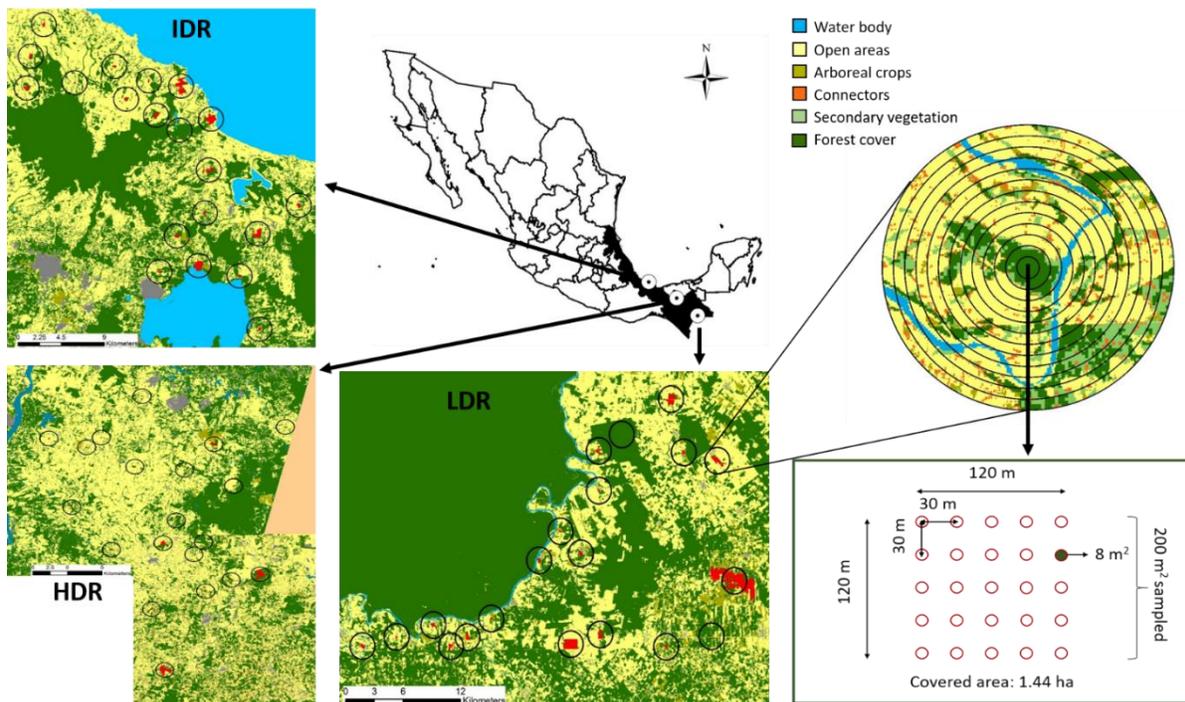


Figure 1. Location of the three study regions in Mexico: Marqués de Comillas (LDR), Los Tuxtlas (IDR) and Northern Chiapas (HDR). The red sites correspond to the focal forest patches and circles indicate the maximum spatial scale considered (1300-m radius). We show in detail one of these sites, including the 13 spatial scales considered in the study and the sampling design used to obtain the data of the response variables.

In each plot, all tree saplings (excluding palms and lianas) with ≥ 30 cm height and < 1 cm of diameter at breast height (DBH) were counted and identified. When species could not be identified in the field we collected vouchers for further identification at the National Herbarium of Mexico (MEXU, Mexico City). Plant nomenclature followed the Missouri Botanical Garden

electronic database (Tropicos) available at www.tropicos.org. We classified sapling species into three groups according to their habitat specialization following Chazdon (2014): (i) old-growth forest specialists (or late successional species; OGS species) are species that mainly inhabit old-growth forests; (ii) forest generalist (or mid-successional species; FG species) are species that can be found both in old-growth forests and at intermediate successional stages due to their greater adaptability to both environments; and (iii) pioneer (or early successional) species are open-area specialists. This classification (i) was based on reliable sources, using several sources per species to avoid potential misclassifications; (ii) when information for a given species was not available, we reviewed collected specimen descriptions and locations made by expert botanists at <http://www.tropicos.org>; and (iii) once the classification was done, we validated it using a large database of successional forest plots (Martínez-Ramos M., unpublished data), which include tree plots in regenerating tropical forests monitored for more than 15 years at different successional stages (this database allowed us to identify species associated to early, mid- and late-successional stages). Finally, (iv) the classification was carefully checked by Esteban Martínez, one of the best experts of the Mexican tropical flora (see details in Arasa-Gisbert et al., in press). As we avoided forest edges and gaps, we recorded very few pioneer species, so we excluded this group from the analyses and focused the study on OGS and FG species.

Response variables

We estimated species diversity (i.e., total number of species and number of common species) of OGS and FG saplings for each study site in each region. We summed the data of the 25 plots from each study site to avoid pseudoreplication. We checked the sample completeness of each forest site using the sample coverage estimator suggested by Chao and Jost (2012). This estimator represents the percentage of the total number of individuals in a community that belongs to the species found in the sample (Chao & Jost, 2012). As sample coverage varied among forest sites, ranging from 0.81 to 0.98 (Table S1), we estimated species diversity with both observed data and expected one based on the extrapolation procedure suggested by Chao & Jost (2012). In particular, we measured species diversity with Hill numbers (Jost, 2006) using the *entropart* package (Marcon & Herault, 2015) for R software 3.3.0 (R Core Team, 2016). These diversity indexes measure the effective number of species in a community, which facilitates the comparison of diversities between different ecological communities (Jost, 2006). Specifically, we calculated Hill numbers of order 0 (${}^0D =$

species richness), 1 (1D = exponential of Shannon index), and 2 (2D = inverse of Simpson index). However, as 1D was strongly and significantly correlated to 2D ($r = 0.97$, $p < 0.001$; see Figure S1), we excluded 2D from the analyses that are described below. 0D does not consider species abundances, so it gives a disproportionately high value to rare species, whereas 1D down weights the value of rare species, and it is therefore interpreted as the number of common species in the community (Jost, 2006).

Landscape variables

We first produced land cover maps of each landscape surrounding the focal patches using high resolution (10×10 -m pixels) Sentinel S2 satellite images from 2015 and 2016. Seven land cover classes were used to compute the landscape metrics: (i) old-growth forest; (ii) secondary vegetation (to better identify secondary vegetation, we monitored deforestation from last 20 yr of every region using Landsat images and the CLASlite software (Asner et al., 2009); (iii) connectors (e.g., live fences, riparian corridors, and isolated trees); (iv) tree plantations (e.g., oil palm plantations); (v) annual plantations and cattle pastures; (vi) human settlements; and (vii) water bodies. We used control points per each land cover class taken directly from the field with a GPS to conduct a supervised classification using ENVI 5.0 software. Overall classification accuracy was very high (Kappa index $C = 0.9$). Using ArcGis 10.5 software and the Patch Analyst extension (Rempel et al., 2012) we estimated four metrics of landscape structure in 13 different spatial extents: i.e., concentric landscapes or buffers of 100- to 1300-m radius (at 100-m intervals) from the geographic center of each focal forest site. We used this multi-scale approach because we did not know the scale of effect, that is, the spatial scale that yields the strongest responses for each landscape predictor (Jackson & Fahrig, 2015; McGarigal et al., 2016).

We selected four landscape metrics that can have strong influence on sapling diversity: two landscape composition variables (i.e., forest cover, matrix openness), and two landscape configuration variables (i.e., patch density, forest edge density). We estimated forest cover as the percentage of landscape area covered by old-growth forest. Secondary forests were included as part of the anthropogenic matrix, so that the lower the secondary forest cover and other treed covers in the matrix, the lower the matrix quality. In particular, we calculated matrix openness as the percentage of the matrix covered by open areas (i.e., human settlements, pastures, annual crops, and water bodies). Patch density is the number of old-growth forest patches within the landscape

divided by landscape area (n/ha). Finally, edge density is the perimeter length of all old-growth forest patches within the landscape divided by landscape area (m/ha).

Data analyses

First, we assessed the scale of effect of each landscape variable by building generalized linear models (GLMs) between each landscape metric and each response variable, separately assessing OGS and FG species. We built one GLM per scale in each region, so we tested 624 models (i.e., 3 regions \times 4 landscape metrics \times 4 response variables \times 13 scales). The continuous response variable (1D) was assessed with a Gaussian distribution error, and the count response variable (0D) was tested with a Poisson distribution error (Crawley, 2007). For each model, we calculated the percentage of explained deviance (pseudo- R^2) as a measure of goodness-of-fit of each model (Crawley, 2007), and then selected the model with the highest pseudo- R^2 value among the 13 scales considered for each pair of variables (Table S2).

In each region, we used multiple regressions (GLMs) with all four landscape predictors, each measured at their respective scale of effect, to evaluate the relative importance of each landscape variable in predicting each response. We conducted the analyses with the observed and expected (i.e., extrapolated) values of species diversity. We tested for multicollinearity among landscape variables with the variance inflation factors (VIF) using the *car* package for R version 3.0.1 (Fox et al., 2012). We detected significant collinearity between forest cover and forest edge density (VIF > 4) in HDR, and, therefore, we removed forest edge density from subsequent analyses. Specifically, edge density was significantly and positively correlated with forest cover ($r = 0.75$, $P < 0.001$).

To evaluate the relative effect of each landscape predictor on each response variable, we used an information-theoretic approach and multi-model inference (Burnham & Anderson, 2002). For each response variable we built eight models, which contained all combinations of the three landscape variables plus the null (intercept only) model. For each model we calculated the sample-corrected Akaike Information Criterion (AICc), and then we classified the models considering their AICc, from the lowest AICc (the best model) to the highest (the worst model) (Table S3). Then, we summed the Akaike weights ($\sum w_i$) of each landscape metric appearing in the models, which indicates the probability that each landscape metric is included in the best fitting model if the data are collected again under identical circumstances (i.e., a proxy of the relative importance of each

landscape metric on each response variable; Burnham & Anderson, 2002; Giam & Olden, 2016). To assess the overdispersion associated with the data, we compared the residual deviance and the residual degrees of freedom of each model; in all cases this ratio was < 2 , indicating lack of overdispersion in our models. All models were tested using *glmulti* package for R version 3.3.2 (Calcagno & Mazancourt, 2010; Table S3). To be more conservative, a landscape metric was considered important for a given response if meeting simultaneously the following three criteria: (i) it showed a relatively high $\sum w_i$; (ii) its model-averaged parameter estimate (slope) did not include zero (i.e., the model-averaged unconditional variance was lower than the model-averaged parameter estimate; Burnham & Anderson, 2002; Table S4); and (iii) the landscape metric was included in a full model with a relatively high percentage of explained deviance (Crawley, 2007).

As the multi-model averaging approach assesses all combinations of predictor variables, the averaged effect of fragmentation (i.e., patch density) cannot be considered an effect of fragmentation *per se* (sensu Fahrig, 2003). Some models included in this averaged effect (e.g., response \sim fragmentation, response \sim fragmentation + matrix openness) do not control statistically for the effect of forest cover. Therefore, we also conducted multiple regression models (GLMs) with both forest cover and patch density as explanatory variables for each response variable. In fact, multiple regression is the most commonly used and reliable method to estimate fragmentation effects independently of habitat amount effects (Smith et al., 2009, Fahrig, 2017).

Results

We recorded 23,846 saplings belonging to 70 families, 211 genera and 415 species (including 34 morphospecies). Considering the observed data, mean species richness (0D) and mean number of common species (1D) were higher in LDR, followed by IDR, with HDR showing the lowest values irrespective of ecological group (Table 1). However, the total number of species (γ -diversity) was higher in IDR, thus indicating a higher species turnover (β -diversity) between patches in this region (Table 1). Three out of five species having more individuals in LDR were OGS species, while there was only one OGS species in the other two regions (Table S5). Considering the most abundant species whose added relative abundances represent 50% of the abundance in each region, OGS species accounted for 44.8% of the abundance in LDR; this percentage decreased in the other two regions (40% in IDR and 25.6% in HDR; Table S5).

Table 1. Number of species of tree saplings recorded in three Mexican rainforest regions with different disturbance level (LDR, low-deforestation region; IDR, intermediate-deforestation region; and HDR, high-deforestation region). In each region we recorded the total number of species (γ -diversity), and mean (\pm SD) species richness (${}^0D_\alpha$) and number of common species (${}^1D_\alpha$) per forest patch (sampled area per patch = 200 m²), separately considering all sampled species, old-growth forest specialist and forest generalist species.

| Ecological group | Response variable | LDR | IDR | HDR |
|---|---------------------------------------|------------------|-----------------|-----------------|
| All species (including pioneers) and morpho-species | Total (γ) diversity | 207 | 255 | 180 |
| | Species richness (${}^0D_\alpha$) | 68.9 \pm 12.12 | 53.6 \pm 13.2 | 42.1 \pm 8.3 |
| | No. common species (${}^1D_\alpha$) | 31.8 \pm 7.8 | 23.3 \pm 12.6 | 17.31 \pm 5.4 |
| Old-growth specialists | Total (γ) diversity | 63 | 87 | 52 |
| | Species richness (${}^0D_\alpha$) | 22.35 \pm 4.3 | 20.7 \pm 6.2 | 11.5 \pm 3.7 |
| | No. common species (${}^1D_\alpha$) | 11.7 \pm 2.4 | 11.4 \pm 5.5 | 5.4 \pm 2.2 |
| Forest generalists | Total (γ) diversity | 98 | 121 | 86 |
| | Species richness (${}^0D_\alpha$) | 39.2 \pm 7.7 | 26.7 \pm 7.5 | 25.4 \pm 6.4 |
| | No. common species (${}^1D_\alpha$) | 19.7 \pm 5.8 | 12.7 \pm 7 | 10.8 \pm 4.1 |

Regarding the effect of landscape structure on species diversity, we found similar results when considering observed and expected (i.e., extrapolated) data, therefore we describe here the results obtained with observed data, and those for the expected data are included as Supporting Information (Fig. S2). In particular, landscape variables showed a higher predictive power in HDR than in IDR and LDR (Fig. 2). 0D and 1D of OGS species were more importantly and positively associated with forest cover, and negatively related to matrix openness in IDR and HDR than in LDR (Fig. 2a-b). 0D of FG species showed the opposite pattern: it was negatively related to forest cover and positively associated with matrix openness (Fig. 2c). The importance of forest cover and matrix openness in predicting 0D was relatively low in LDR independently of the ecological group (Fig. 2a and 2c). Patch density was a poor predictor of species diversity in all regions, irrespective of the ecological group (Fig. 2). Patch density was only included in 4 of 12 models (33%), and it was only relatively important for 0D of FG species in HDR (Fig. 2c). Fragmentation *per se* (i.e., the effect of patch density after controlling for forest cover effects) was only significant in 2 of 12 models (16.6%, Table 2). Specifically, 1D of OGS species was positively related to fragmentation *per se*, whereas 0D of FG species was negatively related to fragmentation *per se* (Table 2). Finally, we observed a progressive substitution of OGS species by FG species in all regions (Fig. 3, Fig. S3). Specifically, the proportion of forest specialist species gradually increased with forest cover (Fig. 3a, Fig. S3a) and decreased with matrix openness (Fig. 3b, Fig. S3b).

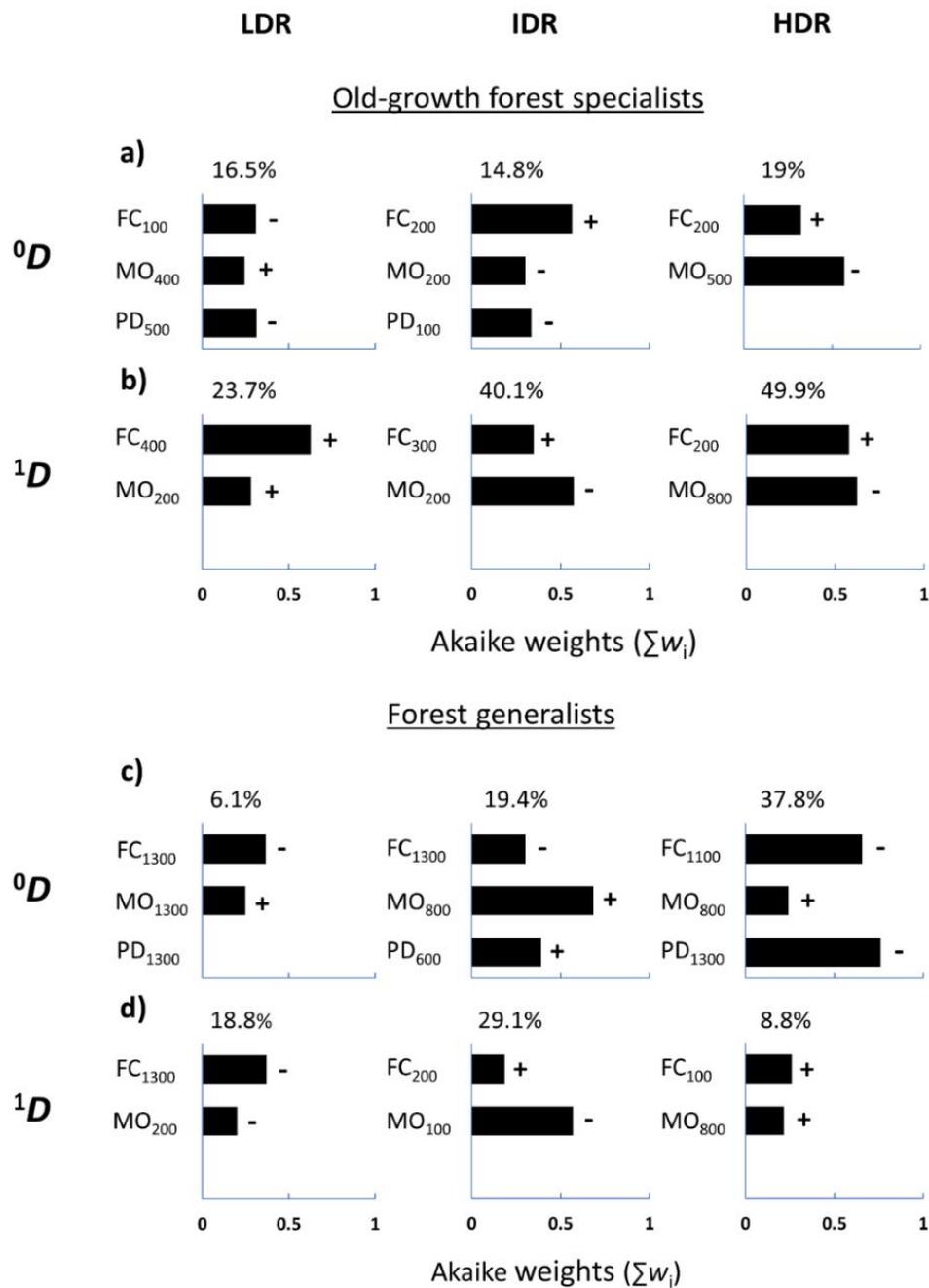


Figure 2. Effect of composition and configuration landscape metrics on (a) number of species (0D) and (b) number of common species (1D) of sapling old-growth forest specialists and (c) number of species and (d) number of common species of forest generalists in LDR (low-deforestation region), IDR (intermediate-deforestation region) and HDR (high-deforestation region). In each panel, on the x-axis, the length of the bars represent the sum of the Akaïke weights ($\sum w_i$), which show the importance of each landscape predictor (FC = Forest Cover, MO = Matrix Openness, PD = Patch Density) on the different response variables. The positive (+) or negative (-) effects of each landscape predictor on each response variable are also shown.

The percentage of explained deviance by complete models (pseudo- R^2) is shown in the top of the panels. Landscape predictor bars were removed when the unconditional variance was higher than the model-averaged parameter estimates (see Table S4). The numbers next to the explanatory variables indicate the radius of the scale (in meters) at which the variables were measured (i.e., the scale of effect).

Table 2. Generalized Linear Models assessing the effects of fragmentation *per se* (patch density effects controlled by forest cover effects) on species diversity (${}^0D_\alpha$ and ${}^1D_\alpha$) of old-growth forest specialist and forest generalist sapling species in three rainforest regions with different deforestation level. Significant relationships ($P < 0.05$) are shown in bold.

| Response variables | Estimate | Std. | z/t | P -value |
|-----------------------------------|----------|-------|-------|-------------|
| Low-deforestation region | | | | |
| 0D Old-growth specialists | -0.42 | 0.45 | -0.95 | 0.34 |
| 1D Old-growth specialists | 2.43 | 7.83 | 0.31 | 0.76 |
| 0D Forest generalists | -0.08 | 0.65 | -0.12 | 0.91 |
| 1D Forest generalists | 18.72 | 18.08 | 1.04 | 0.32 |
| Intermediate-deforestation region | | | | |
| 0D Old-growth specialists | -0.05 | 0.08 | -0.60 | 0.56 |
| 1D Old-growth specialists | 9.98 | 4.56 | 2.19 | 0.04 |
| 0D Forest generalists | 0.33 | 0.24 | 1.36 | 0.19 |
| 1D Forest generalists | 8.97 | 6.37 | 1.41 | 0.18 |
| High-deforestation region | | | | |
| 0D Old-growth specialists | 0.11 | 0.65 | 0.16 | 0.87 |
| 1D Old-growth specialists | 2.56 | 3.90 | 0.66 | 0.52 |
| 0D Forest generalists | -0.98 | 0.47 | -2.08 | 0.04 |
| 1D Forest generalists | -7.31 | 11.78 | -0.62 | 0.54 |

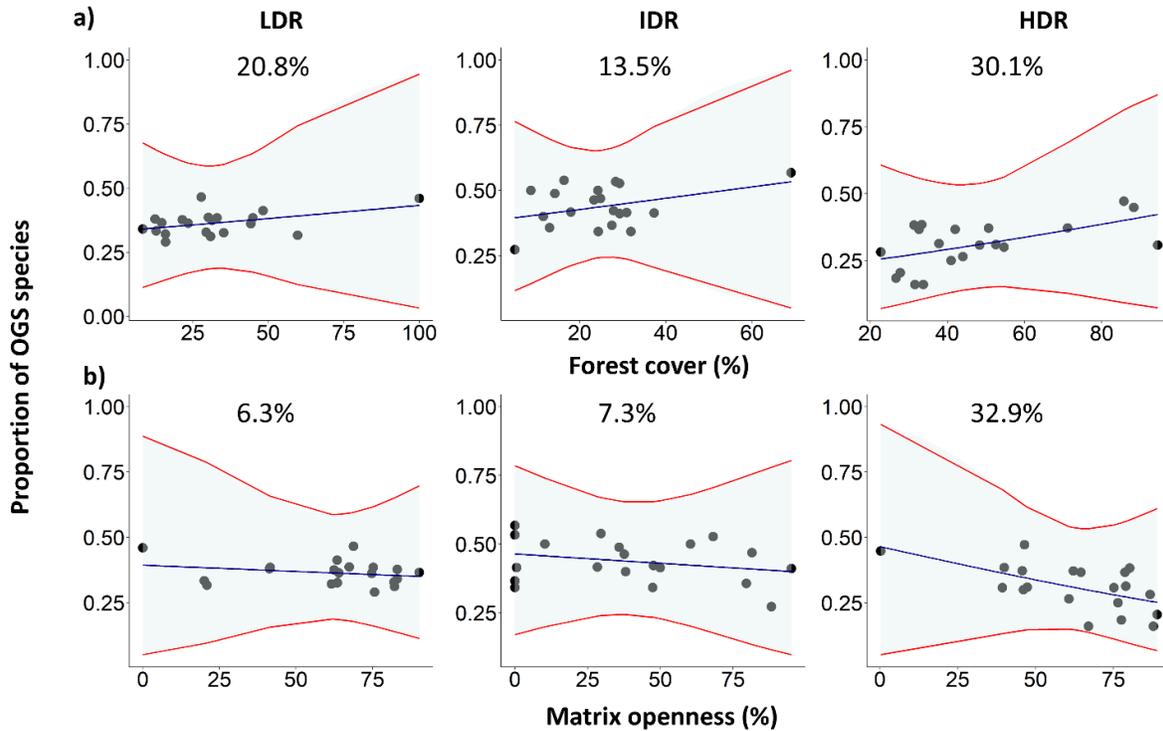


Figure 3. Relationship between the proportion of old-growth forest specialist (OGS) species over the total in each forest site for each region and the two most important landscape metrics: **(a)** forest cover (%) and **(b)** matrix openness (%). The blue line shows the predicted estimates from the binomial regression using a generalized linear model. The blue area enclosed by the two red lines represents the 95% confidence interval. The percentage of explained deviance (pseudo- R^2) is shown in the top of the panels. Black points indicate the forest sites in each region ($n = 20$). The scale of effect for each model is shown in Table S2.

Discussion

This study assesses, for the first time, the effect of landscape structure on the diversity of regenerating plant assemblages across regions with different disturbance levels. Our findings indicate that, as predicted, forest loss and matrix openness have negative impacts on the diversity of old-growth forest specialist saplings (OGS), while the species richness of forest generalist species (FG) seems to increase in high-to-intermediate deforested regions. Also as expected, patch density is a poor predictor of species diversity, especially when controlling for the effect of forest cover (i.e., fragmentation *per se*). Interestingly, fragmentation effects are independent from the regional context, thus giving no support to the fragmentation threshold hypothesis. Overall, our findings indicate that OGS species are becoming ‘loser’ species, and are being gradually replaced

by FG species ('winners') in all regions (sensu Tabarelli et al., 2012), especially in regions with intermediate (IDR) to high (HDR) deforestation.

Our study supports the idea that forest loss, but not fragmentation, is a major driver of biodiversity decline in human-modified landscapes. Forest cover was positively related to both species richness and number of common OGS species in IDR and HDR regions. In contrast, forest patch density was a poor predictor of plant species diversity in all regions. These results support increasing claims on the pervasive negative impact of forest loss on biodiversity (Brooks, 2002; Newbold et al., 2016; Thompson et al., 2017; Watling et al., 2020), and the relatively weak effect of fragmentation *per se* (Fahrig, 2003, 2017; Fahrig et al., 2019).

Matrix openness can also lead to sapling decline in the most deforested regions. In IDR and HDR, matrix openness was negatively related to the diversity of OGS species. The negative influence of this matrix type on plant survival (Mesquita et al., 1999; Tabarelli et al., 2008), seed dispersal (López-Barrera et al., 2007; San-José et al., 2020) and seed dispersers (Boesing et al., 2018; Reider et al., 2018; Galán-Acedo et al., 2019) has been reported in previous studies. Treeless matrices reduce the movement of seed dispersers between forest patches (Biz et al., 2017; Magalhães Silva et al., 2020), which in turn can limit seed dispersal (Medellin & Gaona, 1999). Moreover, negative edge-effects, such as increased tree mortality, are stronger and penetrate further into the forest in forest patches surrounded by treeless matrices (Mesquita et al., 1999). The increased light incidence inside forest patches caused by treefall gaps can favor the proliferation of FG species (Laurance et al., 1998; Tabarelli et al., 2008) and, at the same time, may cause the recruitment limitation of OGS saplings (Laurance et al. 2006).

In this sense, source and dispersal limitation could be the main mechanisms behind the negative effects of forest loss and matrix openness on regenerating trees. As described in the Appendix S1 (Supporting Information), forest loss and matrix openness decreased the diversity of adult trees in all regions (Fig. S4), and limited the arrival of immigrant sapling species in IDR and HDR regions (Fig. S5). These results are consistent with Laurance et al. (2000), who found that forest loss reduces the number of adult trees in the landscape (i.e., source limitation), and with San-José et al. (2020), who found that forest loss and matrix openness increase inter-patch distance, which in turn limit the arrival of immigrant seed species (i.e., dispersal limitation). Therefore,

source and dispersal limitation caused by forest loss and matrix openness are likely key drivers of the recruitment failure of OGS species in intermediate-to-high deforested regions.

The extirpation of OGS species can lead to the so-called ‘retrogressive succession’ of old-growth forest remnants. This process, originally described by Tabarelli et al. (2008), refers to the regression of old-growth forests to previous successional stages in highly deforested, edge-dominated landscapes due to the progressive replacement of OGS species by FG species. Our findings suggest that this process could be occurring in the three regions, where the proportion of OGS species over the total pool of species in each fragment gradually decreases with forest loss and matrix openness, suggesting that a substitution of OGS species by FG species could be occurring. The retrogressive succession of old-growth forest patches has been well documented for the highly deforested Brazilian Atlantic biome (Santos et al., 2008; Tabarelli et al., 2008; Joly et al., 2014). In a highly deforested landscape composed of uniform sugar-cane matrix, Santos et al. (2008) found that some tree assemblage attributes (e.g., the proportion of pioneer species or differences in species richness) in small forest patches were more similar to early and intermediate secondary forest stands than to core primary forest patches. Similarly, Rocha-Santos et al. (2016) observed that small old-growth forest patches embedded in highly deforested landscapes were dominated by trees with early successional forest attributes, ultimately causing forest patches to resemble as early successional stages. Since deforestation and high-intensity agriculture and livestock are far from beginning to decrease in these regions, it is very likely that most old-growth forest patches in all regions, and especially in IDR and HDR, will experience retrogressive successions in the coming years.

Overall, the diversity of the sapling community was weakly influenced by forest loss and matrix openness in the best preserved region (LDR). This finding can be related to two non-exclusive factors. First, the high forest cover (~40% old-growth forest cover) and highly treed matrix (i.e., with different tree crops, living fences, and isolated standing trees) that characterize this region, are considered biodiversity-friendly landscape scenarios because they can promote the dispersal, establishment and persistence of OGS species (Melo et al., 2013; Arroyo-Rodríguez et al., 2020; Garibaldi et al., 2020), even in very small patches (Arroyo-Rodríguez et al., 2009; Hernandez-Ruedas et al., 2014). In fact, this region maintains diverse assemblages of seed dispersers, including large-bodied birds (Carrara et al., 2016) and mammals (Garmendia et al.,

2013; Arce-Peña et al., 2019; Cudney-Valenzuela et al., 2021). However, the relatively weak response of sapling diversity to landscape structure in LDR could also be related to the relatively shorter period of time this region has been exposed to human activities, which can increase its extinction debt. Whatever the reason for weaker responses of sapling diversity to landscape structure in LDR, the results for the three regions suggest that there could be a threshold effect at 40% of forest cover, below which landscape structure has stronger effects on sapling diversity. This possibility needs to be assessed in future monitoring studies.

Interestingly, fragmentation effects were relatively weak and independent of the regional context of sapling diversity. This finding does not support the fragmentation threshold hypothesis, which predicts that the effect of fragmentation is higher in landscapes below certain value of forest cover (i.e., <30% of forest cover: Andrén, 1994; 30-50%, Pardini et al., 2010; Martensen et al., 2012; Villard & Metzger, 2014). Studies on plants in temperate (Rueda et al., 2015) and boreal forests (Lehtilä et al., 2020) have found that fragmentation thresholds at the population level are rare. For example, Rueda et al. (2015) found fragmentation thresholds for only 2 of 9 (22%) shade-tolerant plant species. Similarly, Lehtilä et al. (2020) reported that only 31 of 163 (19%) and 24 of 119 (20%) forest specialist species experience fragmentation thresholds for clumpiness and edge density, respectively. Therefore, the lack of a fragmentation threshold in our community-level study may be related to the fact that most species do not likely present fragmentation thresholds – an interesting avenue for future research.

Our results support the hypothesis that the scale of landscape effect could depend on the seed dispersal capacity of the species. Specifically, the scale of effect was greater for FG species than for OGS species, irrespective of the regional context and landscape and diversity variables (Table S2). This finding is consistent with Chaplin-Kramer et al. (2013), who also found smaller scales of effect in forest specialists than generalists, and with Miguet et al. (2016), who concluded that smaller scales of effect should be expected for habitat specialists than generalists if specialization implies lower dispersal abilities. In this sense, forest specialist tree species generally have adaptations, such as a small number of large seeds mainly dispersed by large-bodied animals, that can limit long-distance seed dispersal, especially in human-modified landscapes (Laborde et al., 2008; Poorter et al., 2008). In contrast, generalist species usually produce (sometimes throughout the year, Sautu et al. 2006) large numbers of very small seeds with flying structures or

adapted to be dispersed by small dispersers, such as bats and small birds, which are able to disperse seeds over long distances (Brokaw, 1987; Dalling et al., 1998). In this regard, the most abundant OGS genera in our study (Table S5), such as *Licania*, *Calophyllum*, *Nectandra* and *Brosimum* have, on average, much heavier seeds (> 1000 mg) than the most abundant FG genera (Table S5) such as *Psychotria*, *Palicourea*, *Piper*, *Rinorea* or *Trophis* (< 40 mg). Therefore, seed mass may be limiting long-distance seed dispersal in OGS species. This may explain why the diversity of forest generalist species is better predicted by landscape variables measured across larger distances than old-growth forest specialist species, but additional studies are needed to accurately test this hypothesis.

Our study provides the strongest evidence available so far that forest loss and matrix openness have negative impacts on the diversity of regenerating assemblages in intermediate to highly deforested tropical forests. However, the regional pool of species remains considerably high and still hosts several threatened species in all regions (Arroyo-Rodríguez et al., 2009; Hernández-Ruedas et al., 2014). This is important, as it implies that there is still good opportunity for effective management strategies to reverse these negative trends. As argued by Arroyo-Rodríguez et al. (2020), the first and more urgent step is stopping deforestation, and preserving all remaining forest patches in the landscape. Even the smallest patches are important for forest regeneration, as they can act as wildlife refuges and serve as a source of seeds to regenerate adjacent areas (Chazdon, 2014; Martínez-Ramos et al., 2016; Arroyo-Rodríguez et al., 2017, 2020). Secondly, restoration projects are also crucial to increase forest cover, trying to reach at least 40% of forest cover (see Arroyo-Rodríguez et al., 2020). Finally, transforming treeless matrices into treed matrices such as agroforestry crops or secondary forests may be key for increasing the diversity of regenerating trees. These management actions can help preserve forest regeneration and resilience, thus contributing to conserve biodiversity in human-modified landscapes.

Acknowledgements

We thank the financial support provided by SEP-CONACyT (grant 2015-253946). RAG obtained a PhD scholarship from CONACyT, Mexico. This paper constitutes a partial fulfillment of the PhD program of the Posgrado of Ciencias Biológicas of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). VAR thanks DGAPA-UNAM for funding his sabbatical stay at Universidad Federal de

Pernambuco, Recife. CGA received a postdoctoral scholarship from DGAPA-UNAM. We thank Manuel A. Hernández-Ruedas for allowing us to use his database of adult trees. We also thank the support (infrastructure and logistics) provided by the Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES-UNAM). Gilberto Jamangapé and Santiago Sinaca provided field assistance, and Esteban Martínez, Angélica Ramírez Roa, Clara H. Ramos, Alberto Reyes García, (MEXU Herbarium), Gilberto Jamangapé and Santiago Sinaca helped with species identification. Finally, we are grateful to the landowners from Marqués de Comillas, Los Tuxtlas and Northern Chiapas regions for granting access to their properties.

Authors' Contribution

RAG and VAR conceived the research idea, with advice from JAM and MMR. RAG collected the field data. CGA digitized the maps and calculated landscape variables. RAG and VAR conducted the analysis and analyzed the data. RAG and VAR wrote the first draft, with contributions from JAM and MMR. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

Data availability

Data available from the Dryad Digital Repository <https://doi.org/10.5061/dryad.x3ffbg7j2> (Arasa-Gisbert et al. 2021).

References

- Andrén, H. (1994). Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, *71*, 355–366. <https://doi.org/10.2307/3545823>
- Anzures-Dadda, A., & Manson, R. H. (2007). Patch- and landscape- scale effects on howler monkey distribution and abundance in rainforest fragments. *Animal Conservation*, *10*, 69–76. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2006.00074.x>

- Arasa-Gisbert, R., Arroyo-Rodríguez, V., Ortiz-Díaz, J. J., Martínez, E. (in press). Regeneración de plantas leñosas en fragmentos de bosque tropical húmedo: estructura de la comunidad y nuevos registros para Chiapas, Tabasco y México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*.
- Arasa-Gisbert, R., Arroyo-Rodríguez, V., Galán-Acedo, C., Meave, J. A., & Martínez-Ramos, M. (2021). Data from: Tree recruitment failure in old-growth forest patches across human-modified rainforests. *Dryad Digital Repository*, <https://doi.org/10.5061/dryad.x3ffbg7j2>
- Arce-Peña, N. P., Arroyo-Rodríguez, V., Dias, P. A. D., Franch-Pardo, I., Andresen, E. (2019). Linking changes in landscape structure to population changes of an endangered primate. *Landscape Ecology*, *34*, 2687–2701. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00914-8>
- Arroyo-Rodríguez, V., Mandujano, S., & Benítez-Malvido, J. (2008). Landscape attributes affecting patch occupancy by howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, *70*, 69–77. <https://doi.org/10.1002/ajp.20458>
- Arroyo-Rodríguez, V., Dunn, J. C., Benítez-Malvido, J., & Mandujano, S. (2009). Angiosperms, Los Tuxtlas Biosphere Reserve, Veracruz, Mexico. *Check List*, *5*, 787–799. <https://doi.org/10.15560/5.4.787>
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F. P. L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R. L., Meave, J. A., Norden, N., Santos, B. A., Leal, I. R., & Tabarelli, M. (2017). Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*, *92*, 326–340. <https://doi.org/10.1111/brv.12231>
- Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Tabarelli, M., Watling, J. I., Tischendorf, L., Benchimol, M., Cazetta, E., Faria, D., Leal, I. R., Melo, F. P. L., Morante-Filho, J. C., Santos, B. A., Arasa-Gisbert, R., Arce-Peña, N., Cervantes-López, M. J., Cudney-Valenzuela, S., Galán-Acedo, C., San-José, M., Vieira, I. C. G., ... Tschardtke, T. (2020). Designing optimal human-modified landscapes for forest biodiversity conservation. *Ecology Letters*, *23*, 1404–1420. <https://doi.org/10.1111/ele.13535>
- Asner, G. P., Knapp, D. E., Balaji, A., & Paez-Acosta, G. (2009). Automated mapping of tropical deforestation and forest degradation: CLASlite. *Journal of Applied Remote Sensing*, *3*, 033543. <https://doi.org/10.1117/1.3223675>
- Barlow, J., Gardner, T. A., Araujo, I. S., Ávila-Pires, T. C., Bonaldo, A. B., Costa, J. E., Esposito, M. C., Ferreira, L. V., Hawes J., Hernández, M. I. M., Hoogmoed, M. S., Leite, R. N., Lo-

- Man-Hung, N. F., Malcolm, J. R., Martins, M. B., Mestre, A. M., Miranda-Santos, R., Nunes-Gutjahr, A. L., Overall, W. L., ... Peres, C. A. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 18555–18560. <https://doi.org/10.1073/pnas.0703333104>
- Biz, M., Cornelius, C., & Metzger, J. P. W. (2017). Matrix type affects movement behavior of a Neotropical understory forest bird. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 15, 10–17. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.03.001>
- Boesing, A. L., Nichols, E., & Metzger, J. P. (2018). Biodiversity extinction thresholds are modulated by matrix type. *Ecography*, 41, 1520–1533. <https://doi.org/10.1111/ecog.03365>
- Brancalion, P. H. S., Niamir, A., Broadbent, E., Crouzeilles, R., Barros, F. S. M., Almeyda Zambrano, A. M., Baccini, A., Aronson, J., Goetz, S., Reid, J. L., Strassburg, B. B. N., Wilson, S., & Chazdon, R. L. (2019). Global restoration opportunities in tropical rainforest landscapes. *Science Advances*, 5, eaav3223. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aav3223>
- Briant, G., Gond, V., & Laurance, S. G. W. (2010). Habitat fragmentation and the desiccation of forest canopies: A case study from eastern Amazonia. *Biological Conservation*, 143, 2763–2769. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.07.024>
- Brokaw, N. V. L. (1987). Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 75, 9–20. <https://doi.org/10.2307/2260533>
- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., Rylands, A. B., Konstant, W. R., Flick, P., Pilgrim, J., Oldfield, S., Magin, G., & Hilton-Taylor, C. (2002). Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology*, 16, 909–923. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00530.x>
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer.
- Cadavid-Florez, L., Laborde, J., & Mclean, D. J. (2020). Isolated trees and small woody patches greatly contribute to connectivity in highly fragmented tropical landscapes. *Landscape and Urban Planning*, 196, 103745. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2020.103745>
- Calcagno, V., & de Mazancourt, C. (2010). Glmulti: An R package for easy automated model selection with (generalized) linear models. *Journal of Statistical Software*, 34, 1–29. <https://doi.org/10.18637/jss.v034.i12>

- Carrara, E., Arroyo-Rodríguez, V., Vega-Rivera, J. H., Schondube, J. E., Freitas, S. M., & Fahrig, L. (2015). Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation*, *184*, 117–126. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.01.014>
- Castillo-Campos, G., & Laborde, J. (2004). La vegetación. In S. Guevara, J. Laborde & G. Sánchez-Ríos (Eds.), *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra* (pp. 231-265). Instituto de Ecología.
- Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, *93*, 2533–2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Chaplin-Kramer, R., de Valpine, P., Mills, N. J., & Kremen, C. (2013). Detecting pest control services across spatial and temporal scales. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *181*, 206–212. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.10.007>
- Chazdon, R. L. (2003). Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *6*, 51–71. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00042>
- Chazdon, R. L. (2014). *Second Growth: The Promise of Tropical Forest Regeneration in an age of deforestation*. The University of Chicago Press.
- Chazdon, R. L., Peres, C. A., Dent, D., Sheil, D., Lugo, A. E., Lamb, D., Stork, N. E., & Miller, S. E. (2009). The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology*, *23*, 1406–1417. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01338.x>
- Clark, J. S., Macklin, E., & Wood, L. (1998). Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs*, *68*, 213–235. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1998\)068\[0213:SASSOR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1998)068[0213:SASSOR]2.0.CO;2)
- Clark, C. J., Poulsen, J. R., & Levey, D. J. (2013). Roles of seed and establishment limitation in determining patterns of afro-tropical tree recruitment. *PLoS ONE*, *8*, e63330. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063330>
- Crawley, M. J. (2007). *Statistical modelling in the R book*. John Wiley & Sons, Ltd.
- Crouzeilles, R., Curran, M., Ferreira, M. S., Lindenmayer, D. B., Grelle, C. E. V., & Benayas, J. M. R. (2016). A global meta-analysis on the ecological drivers of forest restoration success. *Nature Communications*, *7*, 11666. <https://doi.org/10.1038/ncomms11666>

- Cudney-Valenzuela, S. J., Arroyo-Rodríguez, V., Andresen, E., Toledo-Aceves, T., Mora-Ardila, F., Andrade-Ponce, G., Mandujano, S. (2021). Does patch quality drive arboreal mammal assemblages in fragmented rainforests? *Perspectives in Ecology and Conservation*. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2020.12.004>
- Dalling, J. W., Swaine, M. D., & Garwood, N. C. (1998). Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer tree species in moist tropical forest, Panama. *Ecology*, *79*, 564–578. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[0564:DPASBD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[0564:DPASBD]2.0.CO;2)
- Eigenbrod, F., Hecnar, S. J., & Fahrig, L. (2011). Sub-optimal study design has major impacts on landscape-scale inference. *Biological Conservation*, *144*, 298–305. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.007>
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, *34*, 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Fahrig, L. (2017). Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, *48*, 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022612>
- Fahrig, L., Arroyo-Rodríguez, V., Bennett, J. R., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D. J., Eigenbrod, F., Ford, A. T., Harrison, S. P., Jaeger, J. A. G., Koper, N., Martin, A. E., Martin, J-L., Metzger, J. P., Morrison, P., Rhodes, J. R., Saunders, D. A., Simberloff, D., Smith, A. C. ... Watling, J. I. (2019). Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation*, *230*, 179–186. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.12.026>
- Fox, J., Weisberg, S., Bates, D., & Fox, M. J. (2012). Package ‘car’. <https://cran.r-project.org/web/packages/car/car.pdf>. Accessed: September 1, 2020.
- Galán-Acedo, C., Arroyo-Rodríguez, V., Estrada, A., & Ramos-Fernández, G. (2019). Forest cover and matrix functionality drive the abundance and reproductive success of an endangered primate in two fragmented rainforests. *Landscape Ecology*, *34*, 147–158. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0753-6>
- Garibaldi, L. A., Oddi, F. J., Miguez, F. E., Bartomeus, I., Orr, M. C., Jobbágy, E. G., Kremen, C., Schulte, L. A., Hughes, A. C., Bagnato, C., Abramson, G., Bridgewater, P., Carella, D. G., Díaz, S., Dicks, L. V., Ellis, E. C., Goldenberg, M., Huaylla, C. A., Kuperman, M. ... Zhu,

- C. D. (2020). Working landscapes need at least 20% native hábitat. *Conservation Letters*, e12773. <https://doi.org/10.1111/conl.12773>
- Garmendia, A., Arroyo-Rodríguez, V., Estrada, A., Naranjo, E. J., & Stoner, K. E. (2013). Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 29, 331–344. <https://doi.org/10.1017/S0266467413000370>
- Giam, X., & Olden, J. D. (2016). Quantifying variable importance in a multimodel inference framework. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 388–397. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12492>
- Gibson, L., Lee, T. M., Koh, L. P., Brook, B. W., Gardner, T. A., Barlow, J., Peres, C. A., Bradshaw, J. A., Laurance, W. F., Lovejoy, T. E., & Sodhi, N. S. (2011). Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, 478, 378–381. <https://doi.org/10.1038/nature10425>
- GFW (2020). *Global Forest Watch*. Retrieved from: <https://www.globalforestwatch.org/>
- Hansen, M. C., Potapov, P. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S. A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S. V., Goetz, S. J., Loveland, T. R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C. O., & Townshend, J. R. G. (2013). High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*, 342, 850–853.
- Hernández-Ruedas, M. A., Arroyo-Rodríguez, V., Meave, J. A., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Martínez, E., Jamangapé, G., Melo, F. P. L., & Santos, B. A. (2014). Conserving tropical tree diversity and forest structure: The value of small rainforest patches in moderately-managed landscapes. *PLoS ONE*, 9, e98931. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098931>
- Howe, H. F., & Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 201–228. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.001221>
- Jackson, H. B., & Fahrig, L. (2015). Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography*, 24, 52–63. <https://doi.org/10.1111/geb.12233>
- Jesus, F. M., Pivello, V. R., Meirelles, A. T., Franco, G. A. D. C., & Metzger, J. P. (2012). The importance of landscape structure for seed dispersal in rain forest fragments. *Journal of Vegetation Science*, 23, 1126–1136. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01418.x>

- Joly, C. A., Metzger, J. P., & Tabarelli, M. (2014). Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. *New Phytologist*, *204*, 459–473. <https://doi.org/10.1111/nph.12989>
- Jost, L. (2006). Entropy and Diversity. *Oikos*, *113*, 363–375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- Kapos, V. (1989). Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, *5*, 173–185. <https://doi.org/10.1017/S0266467400003448>
- Laborde, J., Guevara, S., & Sánchez-Ríos, G. (2008). Tree and shrub seed dispersal in pastures: the importance of rainforest trees outside forest fragments. *Ecoscience*, *15*, 6–16. [https://doi.org/10.2980/1195-6860\(2008\)15\[6:TASSDI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2980/1195-6860(2008)15[6:TASSDI]2.0.CO;2)
- Laurance, W. F., Ferreira, L. V., Rankin-de-Merona, J. M., Laurance, S. G., R. Hutchings, W., & Lovejoy, T. E. (1998). Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conservation Biology*, *12*, 460–464. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1998.97175.x>
- Laurance, W. F., Delamônica, P., Laurance, S. G., Vasconcelos, H. L., & Lovejoy, T. E. (2000). Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*, *404*, 836. <https://doi.org/10.1038/35009032>
- Laurance, W. F., Nascimento, H. E. M., Laurance, S. G., Andrade, A., Ribeiro, J. E. L. S., Giraldo, J. P., Lovejoy, T. E., Condit, R., Chave, J., Harms, K. E., & D'Angelo, S. (2006). Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *103*, 19010–19014. <https://doi.org/10.1073/pnas.0609048103>
- Lehtilä, K., Vinter, T., & Dinnetz, P. (2020). Plant response to habitat amount and configuration in Swedish forests. *Diversity and Distributions*, *26*, 329–339. <https://doi.org/10.1111/ddi.13019>
- Magalhães Silva, C., Costa Pereira, J. A., Passos Gusmões, J. D. S., Penha Mendes, B. E., Valente, H., Morgan, A. P., Goulart, D., & Hasui, E. (2020). Birds' gap-crossing in open matrices depends on landscape structure, tree size, and predation risk. *Perspectives in Ecology and Conservation*, *18*, 73–82. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2020.02.001>
- Marcon, E., & Herault, B. (2015). entropart: An R Package to Measure and Partition Diversity. *Journal of Statistical Software*, *67*, 1–26. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i08>

- Martensen, A. C., Ribeiro, M. C., Banks-Leite, C., Prado, P. I., & Metzger, J. P. (2012). Associations of forest cover, fragment area and connectivity with neotropical understory bird species richness and abundance. *Conservation Biology*, *26*, 1100–1111. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2012.01940.x>
- 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. <https://doi.org/10.1111/btp.12382>
- McGarigal, K., Wan, H. Y., Zeller, K. A., Timm, B. C., & Cushman, S. A. (2016). Multi-scale habitat selection modeling: a review and outlook. *Landscape Ecology*, *31*, 1161–1175. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0374-x>
- McKinney, M. L., & Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, *14*, 450–453. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01679-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01679-1)
- Medellin, R. A., & Gaona, O. (1999). Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica*, *31*, 478–485. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00390.x>
- Mesquita, R. C. G., Delamônica, P., & Laurance, W. F. (1999). Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*, *91*, 129–134. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00086-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00086-5)
- Miguet, P., Jackson, B. H., Jackson, N. D., Martin, A. E., & Fahrig, L. (2016). What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landscape Ecology*, *31*, 1177–1194. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0314-1>
- Montoya-Pfeiffer, P. M., Rodrigues, R. R., & dos Santos, I. A. (2020). Bee pollinator functional responses and functional effects in restored tropical forests. *Ecological Applications*, *30*, e02054. <https://doi.org/10.1002/eap.2054>
- Muench, C., & Martínez-Ramos, M. (2016). Can community-protected areas conserve biodiversity in human-modified tropical landscapes? The case of terrestrial mammals in southern Mexico. *Tropical Conservation Science*, *9*, 178–202. <https://doi.org/10.1177/194008291600900110>

- Newbold, T., Hudson, L. N., Arnell, A. P., Contu, S., De Palma, A., Ferrier, S., Hill, S. L. L., Hoskins, A. J., Lysenko, I., Phillips, H. R. P., Burton, V. J., Chng, C. W. T., Emerson, S., Gao, D., Pask-Hale, G., Hutton, J., Jung, M., Sanchez-Ortiz, K., Simmons, B. I., ... Purvis, A. (2016). Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science*, *353*, 288–291. <https://doi.org/10.1126/science.aaf2201>
- Pardini, R., Bueno, A. de A., Gardner, T. A., Prado, P. I., & Metzger, J. P. (2010). Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS ONE*, *5*, e13666. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013666>
- Peres, C.A., Emilio, T., Schiatti, J., Desmoulière, J. M., & Levi, T. (2016). Dispersal limitation induces long-term biomass collapse in overhunted Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *113*, 892–897. <https://doi.org/10.1073/pnas.1516525113>
- Pinho, B. X., Melo, F. P. L., Arroyo-Rodríguez, V., Pierce, S., Lohbeck, M., & Tabarelli, M. (2018). Soil-mediated filtering organizes plant assemblages in regenerating tropical forests. *Journal of Ecology*, *106*, 137–147. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12843>
- Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., Harms, K. E., Licona, J. C., Martínez-Ramos, M., Mazer, J., Muller-Mandau, H. C., Peña-Claros, M., Webb, C. O., & Wright, I. J. (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology*, *89*, 1908–1920. <https://doi.org/10.1890/07-0207.1>
- R Core Team. (2016). R: a language and environment for statistical computing, version 3.3.0. R Foundation for Statistical Computing.
- Reid, J. L., & Holl, K. D. (2013). Arrival \neq Survival. *Restoration Ecology*, *21*, 153–155. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2012.00922.x>
- Reider, I. J., Donnelly, M. A., & Watling, J. I. (2018). The influence of matrix quality on species richness in remnant forest. *Landscape Ecology*, *33*, 1147–1157. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0664-6>
- Renaissance Oil Corp. (2017). Manifiesto de Impacto Ambiental Regional (MIA-R) para las áreas contractuales 11 (Campo Malva), 15 (Campo Mundo Nuevo) y 25 (Campo Topén). http://104.209.210.233/gobmx/2018/2do_T/A73/FI_201806/d/E-09-DLA0605-10-17-DGGEERC.pdf. Accessed: January 19, 2021.

- Rempel, R. S., Kaukinen, D., & Carr, A. P. (2012). Patch analyst and patch grid. Ontario Ministry of Natural Resources, Centre for Northern Forest Ecosystem Research.
- Rigueira, D. M. G., da Rocha P. L. B., & Mariano-Neto, E. (2013). Forest cover, extinction thresholds and time lags in woody plants (Myrtaceae) in the Brazilian Atlantic Forest: resources for conservation. *Biodiversity and Conservation*, 22, 3141–3163. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0575-4>
- Rocha, G. P. E., Vieira, D. L. M., & Simon, M. F. (2016). Fast natural regeneration in abandoned pastures in southern Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 370, 93–101. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.03.057>
- Rocha-Santos, L., Pessoa, M. S., Cassano, C. R., Talora, D. C., Orihuela, R. L., Mariano-Neto, E., Morante-Filho, J. C., Faria, D., & Cazetta, E. (2016). The shrinkage of a forest: landscape-scale deforestation leading to overall changes in local forest structure. *Biological Conservation*, 196, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.01.028>
- Rozendaal, D. M. A., Bongers, F., Aide, T. M., Álvarez-Dávila, E., Ascarrunz, N., Balvanera, P., Becknell, J. M., Bentos, T. V., Brancalion, P. H. S., Cabral, G. A. L., Calvo-Rodriguez, S., Chave, J., César, R. G., Chazdon, R. L., Condit, R., Dallinga, J. S., de Almeida-Cortez, J. S., de Jong, B., de Oliveira, A., ... Poorter, L. (2019). Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Science Advances*, 5, eaau3114. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau3114>
- Rueda, M., Moreno Saiz, J. C., Morales-Castilla, I., Albuquerque, F. S., Ferrero, M., & Rodríguez, M. A. (2015). Detecting fragmentation extinction thresholds for forest understory plant species in Peninsular Spain. *PLoS ONE*, 10, e0126424. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126424>
- San-José, M., Arroyo-Rodríguez, V., Jordano, P., Meave, J. A., & Martínez-Ramos, M. (2019). The scale of landscape effect on seed dispersal depends on both landscape predictor and response variables. *Landscape Ecology*, 34, 1069–1080. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00821-y>
- San-José, M., Arroyo-Rodríguez, V., & Meave, J. A. (2020). Regional context and dispersal mode drive the impact of landscape structure on seed dispersal. *Ecological Applications*, 30, e02033. <https://doi.org/10.1002/eap.2033>
- Santos, B. A., Peres, C. A., Oliveira, M. A., Grillo, A., Alves-Costa, C. P., & Tabarelli, M. (2008). Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of

- northeastern Brazil. *Biological Conservation*, 141, 249–260.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.09.018>
- Sautu, A., Baskin, J. M., Baskin, C. C. & Condit, R. (2006). Studies on the seed biology of 100 native species of trees in a seasonal moist tropical forest, Panama, Central America. *Forest Ecology and Management*, 234, 245–263. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.07.006>
- Slik, J. W. F., Arroyo-Rodríguez, V., Aiba, S-I., Alvarez-Loayza, P., Alves, L. F., Ashton, P., Balvanera, P., Bastian, M. L., Bellingham, P. J., van den Berg, E., Bernacci, L., da Conceição Bispo, P., Blanc, L., Böhning-Gaese, K., Boeckx, P., Bongers, F., Boyle, B., Bradford, M. Brearley, F. Q., ... Venticinque, E. M. (2015). An estimate of the number of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112, 7472–7477. <https://doi.org/10.1073/pnas.1423147112>
- Smith, A. C., Koper, N., Francis, C. M., & Fahrig, L. (2009). Confronting collinearity: comparing methods for disentangling the effects of habitat loss and fragmentation. *Landscape Ecology*, 24, 1271–1285. <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9383-3>
- Song, X-P., Hansen, M. C., Stehman, S. V., Potapov, P. V., Tyukavina, A., Vermote, E. F., & Townshend J. R. (2018). Global land change from 1982 to 2016. *Nature*, 560, 639–643. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0411-9>
- Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. (1999). Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia*, 121, 432–440. <https://doi.org/10.1007/s004420050949>
- Tabarelli, M., Lopes, A. V., & Peres, C. A. (2008). Edge-effects drive tropical forest fragments towards an early-successional system. *Biotropica*, 40, 657–661. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00454.x>
- Tabarelli, M., Peres, C. A., & Melo, F. P. L. (2012). The ‘few winners and many losers’ paradigm revisited: Emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biological Conservation*, 155, 136–40. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.06.020>
- Taubert, F., Fischer, R., Groenvelde, J., Lehmann, S., Müller, M. S., Rödig, E., Wiegand, T., & Huth, A. (2018). Global patterns of tropical forest fragmentation. *Nature*, 554, 519–522. <https://doi.org/10.1038/nature25508>

- Thompson, P. L., Rayfield, B., & González, A. (2017). Loss of habitat and connectivity erodes species diversity, ecosystem functioning, and stability in metacommunity networks. *Ecography*, *40*, 98–108. <https://doi.org/10.1111/ecog.02558>
- Villard, M-A., & Metzger, J. P. (2014). Beyond the fragmentation debate: a conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology*, *51*, 309–18. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12190>
- Watling, J. I., Arroyo-Rodríguez, V., Pfeifer, M., Baeten, L., Banks-Leite, C., Cisneros, L. M., Fang, R., Hamel-Leigue, A. C., Lachat, T., Leal, I. R., Lens, L., Possingham, H. P., Raheem, D. C., Ribeiro, D. B., Slade, E. M., Urbina-Cardona, J. N., Wood, E. M., & Fahrig, L. (2020). Support for the habitat amount hypothesis from a global synthesis of species density studies. *Ecology Letters*, *23*, 674–681. <https://doi.org/10.1111/ele.13471>

SUPPORTING INFORMATION FOR:

Arasa-Gisbert, R., Arroyo-Rodríguez, V., Galán-Acedo, C., Meave, J.A., Martínez-Ramos, M.

Tree recruitment failure in old-growth forest patches across human-modified rainforests. *Journal of Ecology*.

Table S1. Total abundance and species richness in each study fragment. Number of singletons, doubletons and sample coverage (\hat{C}_n) are also included. In bold, sites studied within a continuous forest.

| Fragment | Abundance | Number of | Singletons | Doubletons | \hat{C}_n |
|-----------------------------------|---------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| Low-deforestation region | | | | | |
| El Pirú | 627 | 87 | 24 | 15 | 0.96 |
| Adolfo López | 261 | 49 | 18 | 10 | 0.93 |
| San Isidro | 815 | 92 | 27 | 17 | 0.97 |
| Loma | 455 | 64 | 21 | 11 | 0.95 |
| El Porvenir | 500 | 73 | 25 | 16 | 0.95 |
| Gabriel | 518 | 51 | 19 | 10 | 0.96 |
| La Unión | 572 | 66 | 19 | 6 | 0.97 |
| La Unión Hule | 599 | 85 | 25 | 16 | 0.96 |
| Trece Septiembre | 380 | 61 | 16 | 7 | 0.96 |
| Ixcán | 293 | 70 | 25 | 14 | 0.92 |
| Grajales | 629 | 79 | 24 | 12 | 0.96 |
| Zopilote Rey | 672 | 73 | 21 | 17 | 0.97 |
| Gil y Adolfo | 390 | 64 | 19 | 11 | 0.95 |
| Caobas | 836 | 79 | 18 | 8 | 0.98 |
| Armando | 425 | 67 | 19 | 9 | 0.96 |
| Playón | 553 | 75 | 25 | 13 | 0.96 |
| Reforma Reserva | 340 | 54 | 13 | 7 | 0.96 |
| Triángulo | 237 | 52 | 12 | 14 | 0.95 |
| Reforma | 495 | 74 | 27 | 8 | 0.95 |
| Galacia | 534 | 62 | 13 | 14 | 0.98 |
| Total/Mean | 10,131 | 68.9 | 20.5 | 11.8 | 0.96 |
| Intermediate-deforestation region | | | | | |
| Tres de Mayo | 210 | 47 | 23 | 7 | 0.89 |
| Balzapote | 380 | 58 | 29 | 7 | 0.92 |
| Cerro del mono | 507 | 53 | 24 | 3 | 0.95 |

| | | | | | |
|---------------------------|--------------|-------------|-------------|------------|-------------|
| Cerro de la mesa | 444 | 75 | 27 | 12 | 0.94 |
| Chencho Palacios | 232 | 49 | 19 | 7 | 0.92 |
| Coyame | 307 | 51 | 16 | 10 | 0.95 |
| Coxcoapan | 100 | 26 | 9 | 11 | 0.91 |
| Dos Amates | 243 | 46 | 14 | 6 | 0.94 |
| El Salto | 265 | 48 | 19 | 9 | 0.93 |
| Estación | 133 | 49 | 25 | 10 | 0.81 |
| Eva Palacios | 496 | 58 | 24 | 8 | 0.95 |
| Germán Hijo | 291 | 61 | 25 | 10 | 0.91 |
| Lago Catemaco | 795 | 48 | 22 | 5 | 0.97 |
| Los Órganos | 225 | 40 | 20 | 5 | 0.91 |
| Nanciyaga | 494 | 41 | 19 | 6 | 0.96 |
| Naranjal | 152 | 49 | 20 | 16 | 0.87 |
| Playa Escondida | 447 | 85 | 32 | 14 | 0.93 |
| Tacho | 315 | 51 | 21 | 10 | 0.93 |
| Tebanca | 487 | 64 | 31 | 13 | 0.94 |
| Veterinario | 248 | 72 | 21 | 15 | 0.92 |
| Total/Mean | 6,771 | 53.6 | 22.0 | 9.2 | 0.92 |
| High-deforestation region | | | | | |
| Aldama | 403 | 54 | 22 | 5 | 0.95 |
| Arbelai | 211 | 35 | 9 | 6 | 0.96 |
| Carlos Brindis | 359 | 47 | 19 | 10 | 0.95 |
| Che Guichard | 707 | 43 | 22 | 3 | 0.97 |
| Doña Tila | 320 | 44 | 13 | 10 | 0.96 |
| El Paisa | 212 | 42 | 18 | 5 | 0.92 |
| Finca Santa Ana | 148 | 34 | 11 | 6 | 0.93 |
| Hugo de la Rosa | 523 | 57 | 13 | 11 | 0.98 |
| Jaime Salvador | 261 | 45 | 18 | 5 | 0.93 |
| Julio Urbina | 400 | 41 | 12 | 7 | 0.97 |
| Los Tucanes | 387 | 38 | 13 | 3 | 0.97 |
| Manuel Mancue | 223 | 35 | 10 | 7 | 0.96 |
| Manzanillal | 385 | 49 | 19 | 6 | 0.95 |
| Mundo Perdido | 158 | 39 | 14 | 5 | 0.91 |
| Nacho López | 465 | 53 | 17 | 8 | 0.96 |
| Nahú Brindis | 420 | 31 | 8 | 4 | 0.98 |
| Poca Luz | 615 | 39 | 10 | 7 | 0.98 |
| Rubén Juárez | 141 | 34 | 12 | 4 | 0.92 |
| Salomón Bernal | 150 | 28 | 14 | 9 | 0.91 |

| | | | | | |
|-------------------|--------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| Zaragoza | 456 | 54 | 22 | 10 | 0.95 |
| Total/Mean | 6,944 | 42.1 | 14.8 | 6.55 | 0.95 |

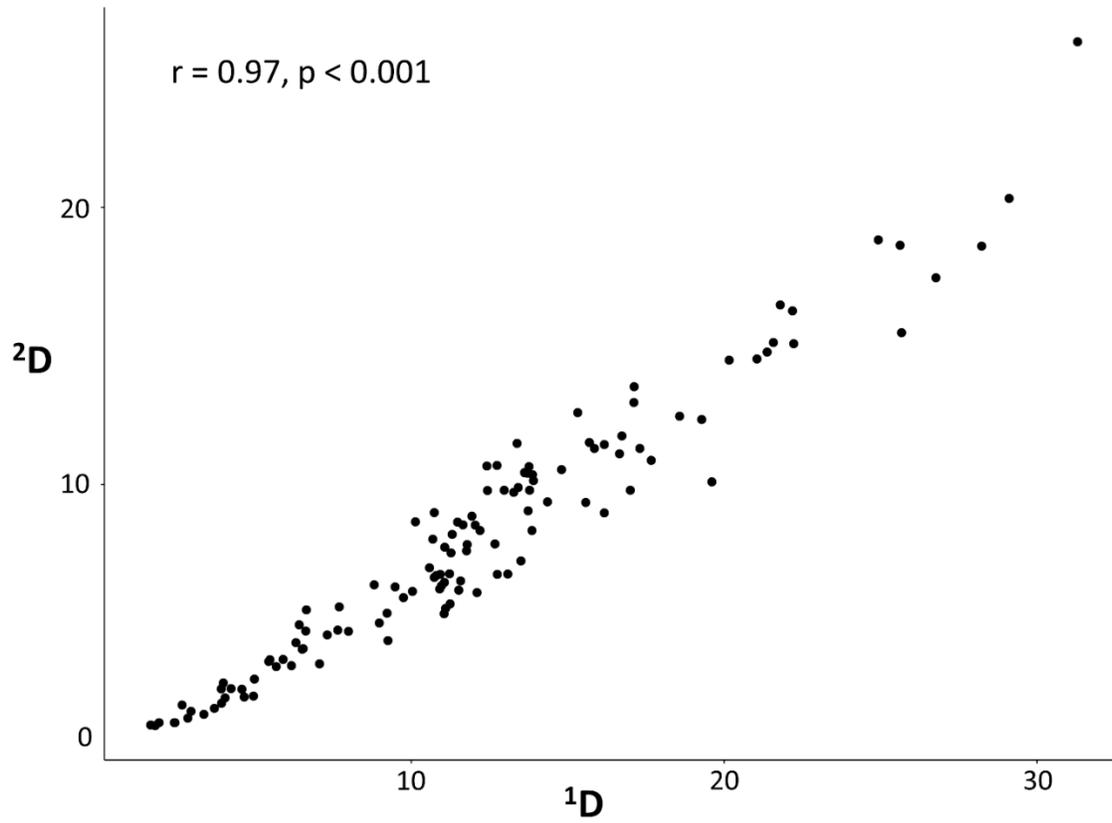


Figure S1. Pearson's correlation between the Hill number of order 1 (1D = exponential of Shannon index) and the Hill number of order 2 (2D = inverse of Simpson index).

Table S2. Scale of effect (landscape radius in m) of each landscape metric (forest cover, matrix openness, patch density and edge density) on species diversity (0D and 1D) of old-growth forest specialist and forest generalist tree species and their proportion (0D and 1D of old-growth forest specialists/total species) in three fragmented rainforests from southeastern Mexico. LDR: low-deforestation region; IDR: intermediate-deforestation region; HDR: high-deforestation region.

| Region | Ecological group | Response variable | Landscape metric | Scale of effect | |
|--------------------|-------------------------------|-------------------------------|------------------|-----------------|-----|
| LDR | Old-growth forest specialists | 0D | Forest cover | 100 | |
| | | | Matrix openness | 400 | |
| | | | Patch density | 500 | |
| | | | Edge density | 400 | |
| | | 1D | Forest cover | 400 | |
| | | | Matrix openness | 200 | |
| | | | Patch density | 100 | |
| | | | Edge density | 1300 | |
| | Forest generalists | 0D | Forest cover | 1300 | |
| | | | Matrix openness | 1300 | |
| | | | Patch density | 1300 | |
| | | | Edge density | 400 | |
| | | 1D | Forest cover | 1300 | |
| | | | Matrix openness | 200 | |
| | | | Patch density | 1300 | |
| | | | Edge density | 400 | |
| Proportions | 0D | Forest cover | 1300 | | |
| | | Matrix openness | 1300 | | |
| | | 1D | Forest cover | 1200 | |
| | | Matrix openness | 200 | | |
| | IDR | Old-growth forest specialists | 0D | Forest cover | 200 |
| | | | | Matrix openness | 200 |
| | | | | Patch density | 100 |
| | | | | Edge density | 200 |
| 1D | | | Forest cover | 300 | |
| | | | Matrix openness | 200 | |
| | | | Patch density | 700 | |
| | | | Edge density | 200 | |
| Forest generalists | 0D | Forest cover | 1300 | | |
| | | Matrix openness | 800 | | |

| | | | | |
|-----|--------------------|-------|-----------------|------|
| | | | Patch density | 600 |
| | | | Edge density | 1300 |
| | | 1D | Forest cover | 200 |
| | | | Matrix openness | 100 |
| | | | Patch density | 600 |
| | | | Edge density | 1300 |
| | Proportions | 0D | Forest cover | 1300 |
| | | | Matrix openness | 200 |
| | | 1D | Forest cover | 300 |
| | | | Matrix openness | 500 |
| HDR | Old-growth forest | 0D | Forest cover | 200 |
| | | | Matrix openness | 500 |
| | specialists | | Patch density | 1300 |
| | | | Edge density | 100 |
| | | 1D | Forest cover | 200 |
| | | | Matrix openness | 800 |
| | | | Patch density | 1300 |
| | | | Edge density | 100 |
| | Forest generalists | 0D | Forest cover | 1100 |
| | | | Matrix openness | 800 |
| | | | Patch density | 1300 |
| | | | Edge density | 1100 |
| | | 1D | Forest cover | 100 |
| | | | Matrix openness | 800 |
| | | | Patch density | 200 |
| | | | Edge density | 900 |
| | Proportions | 0D | Forest cover | 200 |
| | | | Matrix openness | 800 |
| | | 1D | Forest cover | 200 |
| | | | Matrix openness | 200 |

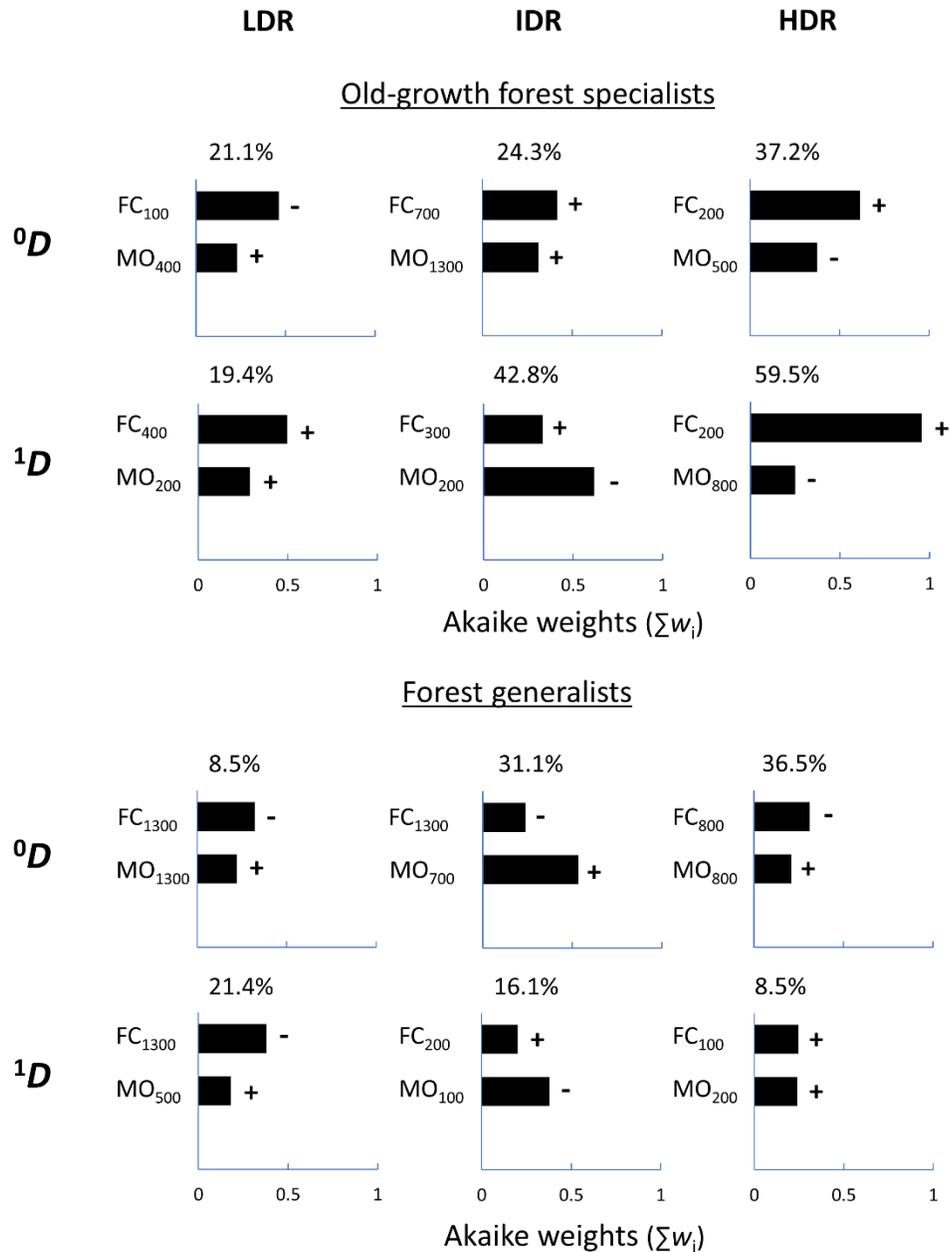


Figure S2. Effect of forest cover (FC), matrix opennness (MO), and forest patch density (PD) on the expected number of tree sapling species based on a coverage extrapolation procedure (i.e., sample coverage = 1 in all samples), separately assessing species richness (⁰D) and the Shannon index (¹D) of old-growth forest specialists and forest generalists in three rainforest regions with different deforestation level: LDR (low-deforestation region), IDR (intermediate-deforestation region) and HDR (high-deforestation region). In each panel, on the x-axis, the length of the bars represent the sum of the Akaike weights ($\sum w_i$), which show the importance of each landscape predictor on each response variable. The effects (+/-) of each landscape predictor on each response are also shown. The percentage of explained deviance by complete models (pseudo- R^2) is shown in the top of each panel. We excluded PD from all panels because the unconditional

variance was higher than the model-averaged parameter estimates (i.e., the parameter estimates included zero). The numbers next to the explanatory variables indicate the radius of the scale (in meters) at which the variables were measured (i.e., the scale of effect).

Table S3. Additive models constructed to assess the effects of three different landscape metrics: forest cover (FC), matrix openness (MO) and patch density (PD), on species diversity (0D and 1D) of old-growth forest specialist (OGS) and forest generalist sapling species in three rainforest regions of Mexico.

| Model | | AICc | Δ_i | w_i |
|--|--------------------|--------|------------|-------|
| Low-deforestation region | | | | |
| 0D OGS species | ~ 1 | 116.91 | 0.0 | 0.35 |
| | ~ 1 + FC | 118.27 | 1.36 | 0.18 |
| | ~ 1 + PD | 118.35 | 1.74 | 0.17 |
| | ~ 1 + MO | 119.01 | 2.1 | 0.12 |
| | ~ 1 + FC + PD | 120.16 | 3.25 | 0.07 |
| | ~ 1 + MO + PD | 120.48 | 3.57 | 0.06 |
| | ~ 1 + FC + MO | 120.79 | 3.88 | 0.05 |
| | ~ 1 + FC + MO + PD | 122.76 | 5.85 | 0.02 |
| 1D OGS species | ~ 1 + FC | 94.33 | 0.0 | 0.39 |
| | ~ 1 | 95.94 | 1.61 | 0.17 |
| | ~ 1 + FC + MO | 96.50 | 2.17 | 0.13 |
| | ~ 1 + MO | 96.95 | 2.62 | 0.11 |
| | ~ 1 + FC + PD | 97.38 | 3.05 | 0.09 |
| | ~ 1 + PD | 97.81 | 3.48 | 0.07 |
| | ~ 1 + MO + PD | 99.84 | 5.51 | 0.03 |
| | ~ 1 + FC + MO + PD | 100.12 | 5.79 | 0.03 |
| 0D Forest generalist | ~ 1 | 140.72 | 0.0 | 0.33 |
| | ~ 1 + FC | 141.42 | 0.7 | 0.24 |
| | ~ 1 + MO | 142.53 | 1.81 | 0.14 |
| | ~ 1 + PD | 142.73 | 2.01 | 0.12 |
| | ~ 1 + FC + PD | 144.19 | 3.47 | 0.06 |
| | ~ 1 + FC + MO | 144.19 | 3.47 | 0.06 |
| | ~ 1 + MO + PD | 144.85 | 4.13 | 0.04 |
| | ~ 1 + FC + MO + PD | 147.35 | 6.63 | 0.01 |
| 1D Forest generalist | ~ 1 + PD | 129.95 | 0.0 | 0.30 |
| | ~ 1 + FC | 130.65 | 0.7 | 0.21 |
| | ~ 1 | 130.66 | 0.71 | 0.21 |
| | ~ 1 + FC + PD | 132.6 | 2.65 | 0.08 |
| | ~ 1 + FC + MO | 132.96 | 3.01 | 0.07 |
| | ~ 1 + MO + PD | 133.12 | 3.17 | 0.06 |
| | ~ 1 + MO | 133.16 | 3.21 | 0.06 |
| | ~ 1 + FC + MO + PD | 136.07 | 6.12 | 0.01 |
| Intermediate-deforestation region | | | | |
| 0D OGS species | ~ 1 + FC | 131.90 | 0.0 | 0.34 |
| | ~ 1 + PD | 133.69 | 1.79 | 0.14 |
| | ~ 1 + MO | 133.83 | 1.93 | 0.13 |
| | ~ 1 + FC + PD | 134.07 | 2.17 | 0.11 |
| | ~ 1 | 134.16 | 2.26 | 0.11 |
| | ~ 1 + FC + MO | 134.56 | 2.66 | 0.09 |

| | | | | | |
|----------------------------------|---|------------------|--------|------|------|
| | ~ | 1 + MO + PD | 135.39 | 3.49 | 0.06 |
| | ~ | 1 + FC + MO + PD | 137.18 | 5.28 | 0.02 |
| ¹ D OGS species | ~ | 1 + MO + PD | 124.72 | 0.0 | 0.40 |
| | ~ | 1 + FC + PD | 126.39 | 1.67 | 0.18 |
| | ~ | 1 + PD | 127.12 | 2.4 | 0.12 |
| | ~ | 1 + FC + MO + PD | 127.93 | 3.21 | 0.08 |
| | ~ | 1 + FC | 128.19 | 3.47 | 0.07 |
| | ~ | 1 + MO | 128.22 | 3.5 | 0.07 |
| | ~ | 1 | 128.59 | 3.87 | 0.06 |
| | ~ | 1 + FC + MO | 130.65 | 5.93 | 0.02 |
| ⁰ D Forest generalist | ~ | 1 + MO | 139.37 | 0.0 | 0.37 |
| | ~ | 1 + MO + PD | 141.25 | 1.88 | 0.14 |
| | ~ | 1 + FC + MO | 141.48 | 2.11 | 0.13 |
| | ~ | 1 + PD | 141.50 | 2.13 | 0.13 |
| | ~ | 1 + FC + PD | 142.54 | 3.17 | 0.08 |
| | ~ | 1 | 142.96 | 3.59 | 0.06 |
| | ~ | 1 + FC | 143.25 | 3.88 | 0.05 |
| | ~ | 1 + FC + MO + PD | 143.61 | 4.24 | 0.04 |
| ¹ D Forest generalist | ~ | 1 + MO + PD | 137.45 | 0.0 | 0.31 |
| | ~ | 1 | 138.32 | 0.87 | 0.20 |
| | ~ | 1 + MO | 138.61 | 1.16 | 0.17 |
| | ~ | 1 + PD | 139.17 | 1.72 | 0.13 |
| | ~ | 1 + FC | 140.69 | 3.24 | 0.06 |
| | ~ | 1 + FC + MO + PD | 141.02 | 3.57 | 0.05 |
| | ~ | 1 + FC + PD | 141.65 | 4.2 | 0.04 |
| | ~ | 1 + FC + MO | 141.76 | 4.31 | 0.04 |
| High-deforestation region | | | | | |
| ⁰ D OGS species | ~ | 1 + MO | 110.73 | 0.0 | 0.37 |
| | ~ | 1 + FC | 112.27 | 1.54 | 0.17 |
| | ~ | 1 | 112.48 | 1.75 | 0.15 |
| | ~ | 1 + FC + MO | 113.48 | 2.75 | 0.09 |
| | ~ | 1 + MO + PD | 113.52 | 2.79 | 0.09 |
| | ~ | 1 + PD | 114.19 | 3.46 | 0.07 |
| | ~ | 1 + FC + PD | 115.04 | 4.31 | 0.04 |
| | ~ | 1 + FC + MO + PD | 116.65 | 5.92 | 0.02 |
| ¹ D OGS species | ~ | 1 + MO | 82.44 | 0.0 | 0.34 |
| | ~ | 1 + FC | 82.73 | 0.29 | 0.29 |
| | ~ | 1 + FC + MO | 83.67 | 1.23 | 0.18 |
| | ~ | 1 + MO + PD | 85.39 | 2.95 | 0.08 |
| | ~ | 1 + FC + PD | 85.4 | 2.96 | 0.08 |
| | ~ | 1 + FC + MO + PD | 87.17 | 4.73 | 0.03 |
| | ~ | 1 + PD | 90.73 | 8.29 | 0.01 |
| | ~ | 1 | 91.4 | 8.96 | 0.00 |
| ⁰ D Forest generalist | ~ | 1 + FC + PD | 126.41 | 0.0 | 0.37 |
| | ~ | 1 + PD | 127.45 | 1.04 | 0.22 |
| | ~ | 1 + FC | 128.14 | 1.73 | 0.16 |

| | | | | | |
|----------------------------------|---|------------------|--------|------|------|
| | ~ | 1 + FC + MO + PD | 129,33 | 2.92 | 0.09 |
| | ~ | 1 + MO + PD | 129.45 | 3.04 | 0.08 |
| | ~ | 1 + FC + MO | 130.82 | 4.41 | 0.04 |
| | ~ | 1 + MO | 131.28 | 4.87 | 0.03 |
| | ~ | 1 | 133.66 | 7.25 | 0.01 |
| <hr/> | | | | | |
| ¹ D Forest generalist | ~ | 1 | 116.74 | 0.0 | 0.46 |
| | ~ | 1 + FC | 118.81 | 2.07 | 0.16 |
| | ~ | 1 + MO | 119.22 | 2.48 | 0.13 |
| | ~ | 1 + PD | 119.40 | 2.66 | 0.12 |
| | ~ | 1 + FC + MO | 121.34 | 4.6 | 0.05 |
| | ~ | 1 + FC + PD | 121.53 | 4.79 | 0.04 |
| | ~ | 1 + MO + PD | 122.29 | 5.55 | 0.03 |
| | ~ | 1 + FC + MO + PD | 124.47 | 7.73 | 0.01 |

Table S4. Values of model-averaged parameter estimates (β) and unconditional variance (UV) of information-theoretic based model selection and multimodel inference for the four response variables and the three-landscape metrics in the three study regions.

| Region/ecological group | Forest cover | | Matrix openness | | Patch density | |
|-----------------------------------|--------------|-------|-----------------|-------|---------------|---------|
| | β | UV | β | UV | B | UV |
| Low-deforestation region | | | | | | |
| Old-growth forest specialist | | | | | | |
| ⁰ D | -0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | -0.143 | 0.110 |
| ¹ D | 0.025 | 0.000 | 0.005 | 0.000 | 0.802 | 16.47* |
| Forest generalist | | | | | | |
| ⁰ D | -0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.042 | 0.060* |
| ¹ D | -0.033 | 0.004 | -0.004 | 0.001 | 11.109 | 260.66* |
| Intermediate-deforestation region | | | | | | |
| Old-growth forest specialist | | | | | | |
| ⁰ D | 0.003 | 0.000 | -0.001 | 0.000 | -0.022 | 0.002 |
| ¹ D | 0.025 | 0.002 | -0.041 | 0.002 | 8.473 | 36.63* |
| Forest generalist | | | | | | |
| ⁰ D | -0.001 | 0.000 | 0.006 | 0.000 | 0.104 | 0.033 |
| ¹ D | 0.004 | 0.002 | -0.059 | 0.004 | 5.792 | 50.65* |
| High-deforestation region | | | | | | |
| Old-growth forest specialist | | | | | | |
| ⁰ D | 0.001 | 0.000 | -0.003 | 0.000 | 0.036 | 0.103* |
| ¹ D | 0.032 | 0.001 | -0.035 | 0.001 | 0.409 | 3.928* |
| Forest generalist | | | | | | |
| ⁰ D | -0.007 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | -0.826 | 0.397 |
| ¹ D | 0.017 | 0.002 | 0.006 | 0.001 | -0.933 | 29.89* |

*Cases when the unconditional variance was higher than the model-averaged parameter estimates

Table S5. Proportion of individuals of sapling species that represent 50% of the abundance in each study region, and the ecological group (i.e., old-growth forest specialist species, OGS; or forest generalist species, FG) to which each species belongs.

| Region/Species | Family | Individual proportion | Ecological group |
|-----------------------------------|------------------|------------------------------|-------------------------|
| Low-deforestation region | | | |
| <i>Psychotria poeppigiana</i> | Rubiaceae | 5.72 | FG |
| <i>Brosimum alicastrum</i> | Moraceae | 4.62 | OGS |
| <i>Acalypha diversifolia</i> | Euphorbiaceae | 4.28 | FG |
| <i>Brosimum costaricanum</i> | Moraceae | 4.02 | OGS |
| <i>Ampelocera hottlei</i> | Ulmaceae | 3.95 | OGS |
| <i>Palicourea deflexa</i> | Rubiaceae | 3.30 | FG |
| <i>Piper aduncum</i> | Piperaceae | 3.20 | FG |
| <i>Palicourea brachiata</i> | Rubiaceae | 2.28 | FG |
| <i>Calophyllum brasiliense</i> | Calophyllaceae | 2.26 | OGS |
| <i>Nectandra salicifolia</i> | Lauraceae | 2.26 | OGS |
| <i>Licania hypoleuca</i> | Chrysobalanaceae | 1.98 | OGS |
| <i>Bunchosia lindeniana</i> | Malpighiaceae | 1.83 | FG |
| <i>Faramea occidentalis</i> | Rubiaceae | 1.80 | OGS |
| <i>Alibertia edulis</i> | Rubiaceae | 1.69 | FG |
| <i>Protium confusum</i> | Burseraceae | 1.63 | FG |
| <i>Croton schiedeanus</i> | Euphorbiaceae | 1.56 | FG |
| <i>Castilla elastica</i> | Moraceae | 1.54 | FG |
| <i>Brosimum guianense</i> | Moraceae | 1.49 | OGS |
| <i>Piper aequale</i> | Piperaceae | 1.48 | FG |
| Intermediate-deforestation region | | | |
| <i>Clarisia biflora</i> | Moraceae | 5.95 | OGS |
| <i>Trophis mexicana</i> | Moraceae | 5.38 | FG |
| <i>Piper arboreum</i> | Piperaceae | 5.07 | FG |
| <i>Aphelandra aurantiaca</i> | Acanthaceae | 4.61 | FG |
| <i>Rinorea guatemalensis</i> | Violaceae | 4.56 | FG |
| <i>Nectandra ambigens</i> | Lauraceae | 4.47 | OGS |
| <i>Brosimum alicastrum</i> | Moraceae | 4.47 | OGS |
| <i>Odontonema callistachyum</i> | Acanthaceae | 3.81 | FG |
| <i>Schaueria parviflora</i> | Acanthaceae | 2.51 | FG |
| <i>Omphalea oleifera</i> | Euphorbiaceae | 2.33 | FG |
| <i>Pseudolmedia glabrata</i> | Moraceae | 2.30 | OGS |

| | | | |
|-----------------------------------|---------------|-------|-----|
| <i>Nectandra salicifolia</i> | Lauraceae | 2.29 | OGS |
| <i>Croton schiedeanus</i> | Euphorbiaceae | 2.26 | FG |
| <hr/> | | | |
| High-deforestation region | | | |
| <i>Faramea occidentalis</i> | Rubiaceae | 12.82 | OGS |
| <i>Compsoeura mexicana</i> | Myristicaceae | 10.50 | FG |
| <i>Rinorea guatemalensis</i> | Violaceae | 7.91 | FG |
| <i>Trophis racemosa</i> | Moraceae | 4.48 | FG |
| <i>Posoqueria latifolia</i> | Rubiaceae | 4.38 | FG |
| <i>Piper aduncum</i> | Piperaceae | 3.47 | FG |
| <i>Psychotria flava</i> | Rubiaceae | 3.04 | FG |
| <i>Pleuranthodendron lindenii</i> | Salicaceae | 2.87 | FG |
| <hr/> | | | |

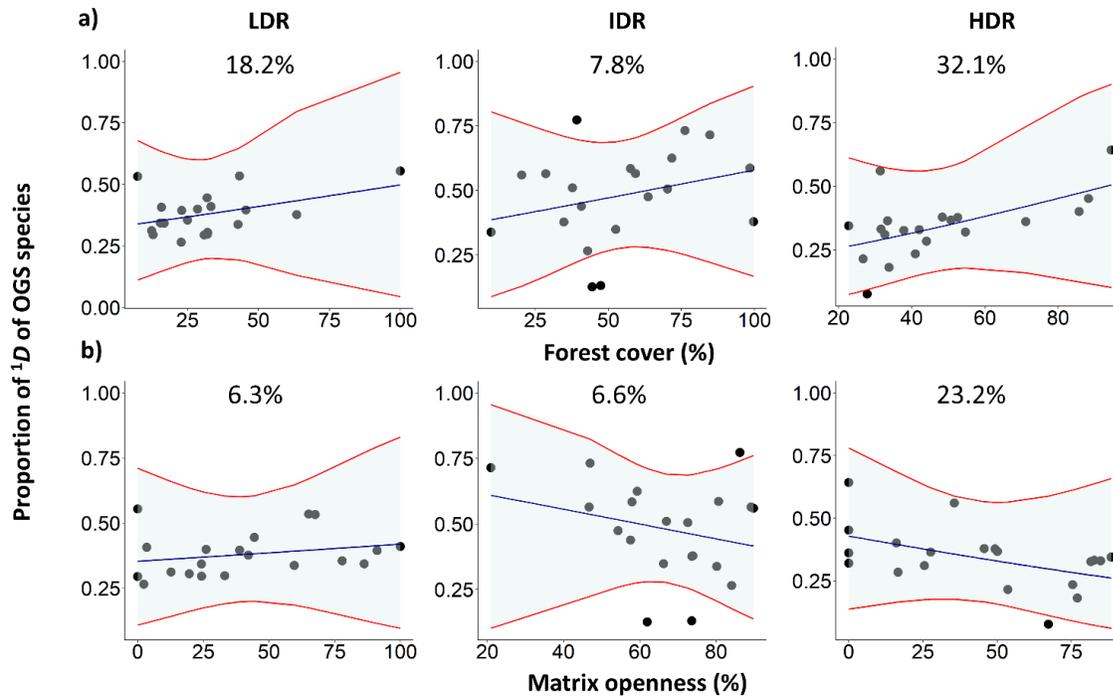


Figure S3. Effect of forest cover and matrix openness on the proportion of common species (¹D) of old-growth forest specialist (OGS) saplings in each forest site in three rainforest regions with different deforestation level (LDR: low-deforestation region; IDR: intermediate-deforestation region; HDR: high-deforestation region). The blue line shows the predicted estimates from the binomial regression using a generalized linear model. The blue area enclosed by the two red lines represents the 95% confidence interval. The percentage of explained deviance (pseudo- R^2) is shown in the top of the panels. Black points indicate the forest sites in each region ($n = 20$). The scale of effect for each model is shown in Table S2.

Appendix S1. The potential role of source and seed dispersal limitation in moderating the response of saplings to landscape changes.

We carried out a preliminary assessment of seed source and dispersal limitation in the study sites by including data on adult trees collected in the same forest patches, at approximately the same forest sites where saplings were sampled (i.e., patch interiors). As the diversity of old-growth forest specialist (OGS) saplings was positively related to forest cover (FC) and negatively related to matrix openness (MO), we assessed whether the diversity of adult trees from this ecological group was also related to FC and MO. We hypothesized that if both saplings and adults respond similarly to these landscape patterns, then changes in sapling diversity could be related to source limitation: i.e., the lower the diversity of adults, the lower the diversity of saplings because there is lower source of seeds.

Following previous studies on seed dispersal (Melo et al. 2010; San-José et al. 2020), we also evaluated the potential effect of seed dispersal limitation on saplings' responses to landscape patterns by assessing the effect of FC and MO on the proportion of immigrant sapling species (i.e., species present in the sapling assemblage that were not present in the adult assemblage). We hypothesized that if dispersal limitation drives sapling assemblages in landscapes with lower FC and higher MO, we should find a lower proportion of immigrant sapling species in more deforested landscapes with more open matrices.

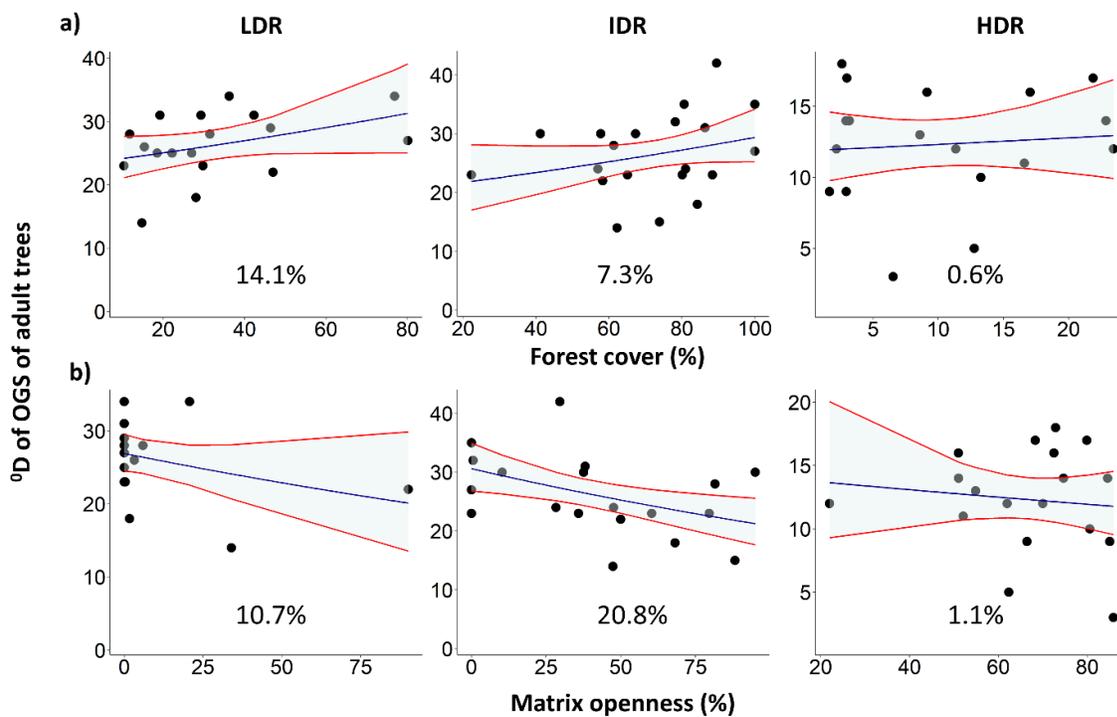
Adult trees were sampled by Manuel A. Hernández-Ruedas in ten parallel 50×2 -m transects (i.e., 0.1 ha per patch), separated between each other by 10 m, and located at the center of each forest patch. In each transect, all adult trees (excluding palms and lianas) with ≥ 1 cm of diameter at breast height (DBH) were counted and identified using a modification of Gentry's (1982) protocol. When species could not be identified in the field we collected vouchers for further identification at the National Herbarium of Mexico (MEXU, Mexico City). Plant nomenclature followed the Missouri Botanical Garden electronic database available at <http://www.tropicos.org>. All adult tree species were classified as old-growth forest specialists and forest generalists as described in the main manuscript for sapling species. We then estimated the diversity of each group with Hill numbers (Jost, 2006), following the same methodology that was used for sapling species (see the main manuscript for further details). Following previous studies (e.g., Martínez-Ramos & Soto-Castro 1993; Webb & Peart 2001; Melo et al. 2010; San-José et al. 2020), we calculated the

proportion of immigrant sapling species as follows: number of sapling species not shared with adult tree species / total sapling species.

Results

Seed source limitation

Consistent with the response pattern of saplings, the richness of adult OGS tree species (0D) was positively related to FC and negatively related to MO in all regions (Fig. S4), but the explicative power was higher in the low (LDR) and in the intermediate-deforestation region (IDR) than in the high-deforestation region (HDR; Fig. S4a, S4b). When assessing the number of common adult OGS species (1D), we found a stronger predictive power and similar tendency: FC was positively associated with 1D in all regions, and MO was negatively associated with 1D in LDR and HDR, but not in IDR (Fig. S4c, S4d).



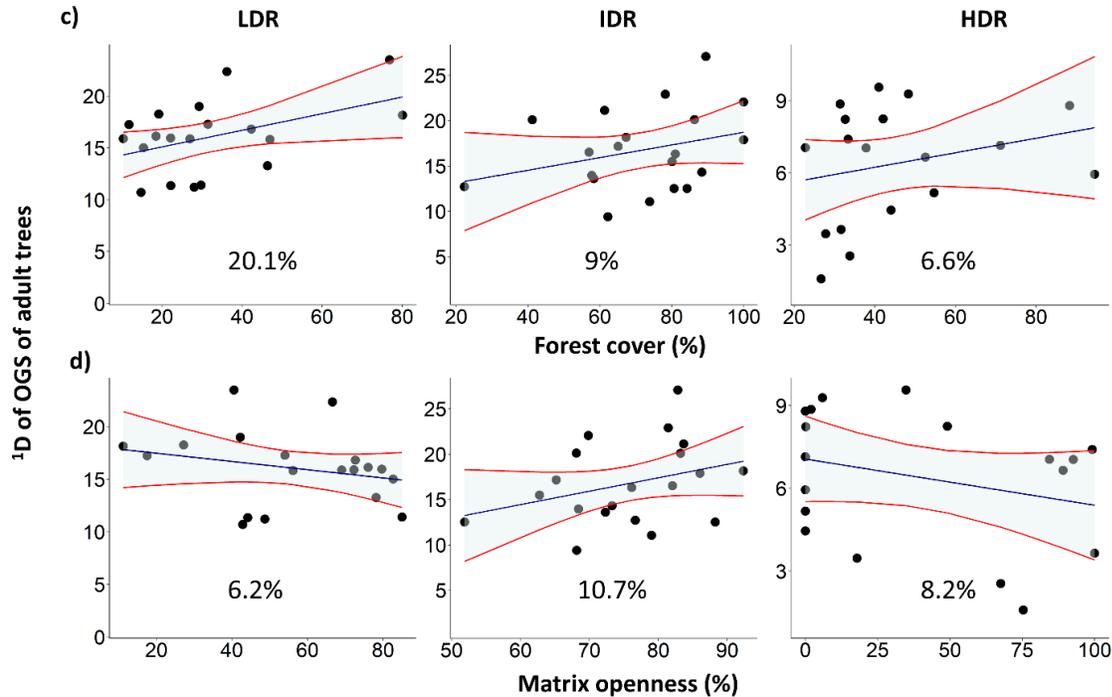


Fig. S4. Effect of forest cover and matrix openness on the species richness (0D) and number of common species (1D) of old-growth specialist (OGS) adult trees in three rainforest regions with different deforestation levels (LDR, low-deforestation region; IDR, intermediate-deforestation region; HDR, high-deforestation region). We indicate the predicted estimates from the poisson (0D) and gaussian (1D) regressions using a generalized linear model (blue line), and the 95% confidence interval (area enclosed by the two red lines). The percentage of explained deviance (pseudo- R^2) is shown in the bottom of the panels. Black points indicate the forest sites in each region (LDR: $n = 19$; IDR: $n = 20$; HDR: $n = 18$).

Dispersal limitation

The landscape variables showed a higher predictive power in HDR than in IDR and LDR (Fig. S5). The proportion of immigrant OGS saplings was positively related to FC in IDR and HDR (Fig S5a), and negatively related to MO in the HDR region (Fig. S5b).

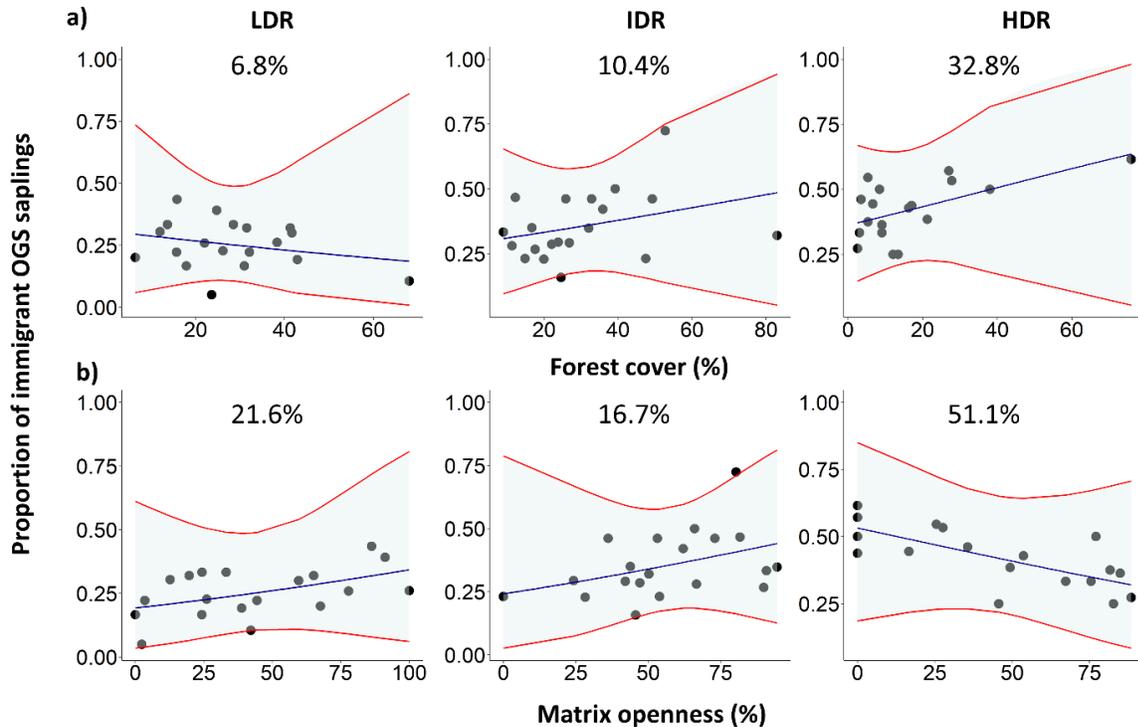


Fig. S5. Effect of forest cover and matrix openness on the proportion of immigrant saplings of old-growth forest specialist (OGS) species in three regions with different deforestation levels (LDR, low-deforestation region; IDR, intermediate-deforestation region; HDR, high-deforestation region). The immigrant saplings are species present in the sapling assemblage that were not present in the adult tree assemblage. We indicate the predicted estimates from the binomial regression using a generalized linear model (blue line), and the 95% confidence interval (area enclosed by the two red lines). The percentage of explained deviance (pseudo- R^2) is shown in the top of the panels. Black points indicate the forest sites in each region ($n = 20$ per region).

References

- Crawley, M. J. (2007). *Statistical modelling in the R book*. John Wiley & Sons, Ltd.
- Gentry, A. H. (1982). Patterns of Neotropical plant species diversity. In: Hecht, M. K., Wallace, B., Prance, G. T. (eds). *Evolutionary Biology*. New York: Plenum Press. pp 1–84.
- Jost, L. (2006). Entropy and Diversity. *Oikos*, *113*, 363–375.
- Martínez-Ramos, M., & Soto-Castro, A. (1993). Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain-forest. *Vegetatio*, *108*, 299–318.
- Melo, F. P. L., Martínez-Salas, E., Benítez-Malvido, J., & Ceballos, G. (2010). Forest fragmentation reduces recruitment of large-seeded tree species in a semi-deciduous tropical forest of southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, *26*, 35–43.

- San-José, M., Arroyo-Rodríguez, V., & Meave, J. A. (2020). Regional context and dispersal mode drive the impact of landscape structure on seed dispersal. *Ecological Applications*, *30*, e02033.
- Webb, C. O., & Peart, D. R. (2001). High seed dispersal rates in faunally intact tropical rain forest: theoretical and conservation implications. *Ecology Letters*, *4*, 491–499.

Capítulo 5

La pérdida de bosque y las matrices abiertas reducen la diversidad funcional y algunos atributos clave para la regeneración forestal en paisajes tropicales deforestados

Ricard Arasa-Gisbert, Víctor Arroyo-Rodríguez, Jorge A. Meave, Miguel Martínez-Ramos, Madelon Lohbeck

Resumen

Un número creciente de estudios sugiere que los cambios en el uso del suelo pueden tener un fuerte impacto negativo sobre la diversidad funcional. De hecho, algunas métricas del paisaje podrían actuar como un filtro ambiental y seleccionar un conjunto de atributos funcionales en detrimento de otros. Además, este filtraje podría variar según el contexto regional. Sin embargo, el efecto de las métricas del paisaje sobre la diversidad funcional en bosques tropicales ha sido probado principalmente en animales o con árboles adultos, por lo que desconocemos los efectos del cambio de uso del suelo sobre la diversidad funcional de la comunidad de árboles y arbustos en regeneración (i.e. brinzales). Aquí, probamos el efecto de la composición (cobertura forestal y apertura de la matriz) y la configuración del paisaje (número de parches) sobre la composición funcional (media ponderada por la comunidad, CWM) y la diversidad funcional (riqueza funcional, uniformidad funcional y divergencia funcional) de los brinzales en tres regiones tropicales mexicanas con diferente historia y patrones de cambio de uso del suelo ($n = 20$ paisajes por región). Consideramos seis rasgos funcionales relacionados con (1) la disponibilidad y dispersión de semillas (altura máxima, tamaño de fruto y síndrome de dispersión) y con (2) la adquisición y el uso de recursos en plántulas y brinzales (peso de la semilla, área foliar específica (SLA) y densidad de la madera) para probar la hipótesis de que estos rasgos pueden ser especialmente susceptibles a los cambios en el paisaje. Obtuvimos datos funcionales para 372 especies y para el 80% de la abundancia de cada parche forestal. La pérdida de cobertura forestal y mayor superficie de matrices abiertas alrededor de los fragmentos redujeron la riqueza y uniformidad funcional en las regiones más deforestadas, mientras que la región más conservada mostró respuestas débiles a estos cambios. El número de parches (i.e. fragmentación) tuvo efectos más débiles que las dos métricas de composición, y sus efectos fueron tanto positivos como negativos dependiendo de la variable de respuesta. Sin embargo, en la región más deforestada, la fragmentación tuvo efectos fuertes y negativos sobre la uniformidad funcional y las medias ponderadas de varios atributos funcionales. En las regiones más deforestadas, la pérdida de cobertura forestal y el aumento de superficie de matriz abierta tuvieron un efecto negativo sobre la altura máxima, el peso de la semilla, el tamaño del fruto y la densidad de madera, y un efecto positivo sobre el SLA. Nuestros datos indican que los cambios antrópicos del paisaje están reduciendo la diversidad funcional de los ensambles situados en las regiones más deforestadas. En ellas, además, algunos atributos funcionales están siendo seleccionados y otros están en declive. En concreto, las especies con mayor altura máxima,

con semillas pesadas, frutos grandes, baja área foliar específica y alta densidad de madera se están viendo especialmente perjudicadas por los cambios de uso del suelo y podrían desaparecer local o regionalmente en los próximos años. Acciones enfocadas en la reducción de la deforestación, la restauración de la cobertura forestal y la reducción de las matrices antrópicas no arboladas son extremadamente necesarias para reducir la pérdida de diversidad funcional de brinzales en paisajes altamente deforestados.

Palabras clave: atributos funcionales, brinzales, deforestación, diversidad funcional, fragmentación, rasgos funcionales

Introducción

La deforestación y la degradación del hábitat son las principales causas de la pérdida de bosques primarios en el trópico (Green et al. 2005, Gibson et al. 2011, Song et al. 2018), lo que a su vez puede tener un gran impacto sobre la diversidad taxonómica, funcional y filogenética de multitud de especies (Santos et al. 2014, Alroy 2017, Rocha-Santos et al. 2017). Cada vez más evidencia demuestra el impacto negativo de la pérdida de cobertura forestal en un gran número de especies y procesos ecológicos (Brooks 2002, Newbold et al. 2016; Thompson et al. 2017, Watling et al. 2020). Sin embargo, su impacto sobre la diversidad funcional sigue siendo poco conocido (pero ver Zambrano et al. 2019). Llenar este vacío de conocimiento es crítico ya que la pérdida de diversidad funcional puede resultar en una pérdida de la funcionalidad del ecosistema (Isbell et al. 2011) y de servicios ecosistémicos clave para los humanos (Mace et al. 2012).

En los últimos años han surgido multitud de índices que intentan describir la diversidad funcional de la manera más adecuada (Mouchet et al. 2010). De forma resumida, todos estos índices se pueden agrupar en tres categorías principales: la riqueza funcional, la uniformidad funcional y la divergencia funcional (Mouchet et al. 2010). Cada una de estas categorías describe aspectos distintos y complementarios de la diversidad funcional (Villéger et al. 2008), por lo que, para conocer los efectos del cambio del paisaje sobre la diversidad funcional, hay que evaluar sus efectos sobre las tres dimensiones de forma independiente (i.e. hay que hacer un abordaje multidimensional de la diversidad funcional, Villéger et al. 2011). Por ejemplo, Rocha-Santos et al. (2020) evaluaron los efectos de la deforestación en las tres dimensiones de la diversidad funcional de plantas, y

encontraron que diferían según la dimensión de la diversidad funcional considerada: la deforestación tiene un impacto negativo sobre la riqueza funcional, pero positivo sobre la divergencia funcional, y no tiene efecto alguno sobre la uniformidad funcional. Del mismo modo, el tamaño del fragmento y la cercanía al borde no parecen afectar la riqueza funcional, pero sí la uniformidad y divergencia funcional en bosques tropicales de Brasil (Magnago et al. 2014).

Los cambios en el paisaje también pueden afectar de forma concreta a los distintos atributos funcionales de las especies. En este contexto, la hipótesis de la selección de atributos funcionales moderada por el paisaje establece que la estructura del paisaje (composición y configuración) puede tener un papel importante en el filtraje de especies según sus atributos funcionales (Tscharrntke et al. 2012). En general, algunos atributos de la historia de vida pueden hacer que las especies sean más vulnerables a las perturbaciones, mientras que es probable que otras aumenten su capacidad de persistencia (Pardini et al. 2010). Por ejemplo, los parches forestales dominados por los bordes y rodeados por matrices abiertas son más susceptibles a los efectos de borde, lo que provoca cambios microclimáticos en el interior, como el incremento de la luminosidad, espacio, temperatura y viento y una disminución de la humedad (Mesquita et al. 1999, Magnago et al. 2015). Esta mayor disponibilidad de recursos puede favorecer a las especies de plantas con elevada área foliar específica (SLA), baja densidad de la madera y semillas ligeras y pequeñas, ya que estos atributos se relacionan con una mayor tasa de crecimiento y capacidad de dispersión (Poorter et al. 2008, Paine et al. 2015), especialmente en situaciones de mayor espacio y elevada luminosidad (Foster 1986, Poorter et al. 2019). Por el contrario, las especies con semillas pesadas (Freitas et al. 2013, Rocha-Santos et al. 2017), alta densidad de la madera (Berenguer et al. 2018) y con baja SLA podrían verse afectadas de forma negativa por estos cambios micro climáticos, ya que sus menores tasas de crecimiento les confieren una desventaja competitiva y un menor éxito en el establecimiento con respecto a las otras especies (Poorter et al. 2008, Poorter et al. 2019). De forma parecida, las especies con frutos grandes y/o dispersadas por animales pueden verse perjudicadas en lugares altamente deforestados, defaunados y con mayor cantidad de matrices abiertas (Magnago et al. 2014, Peres et al. 2016, Rocha-Santos et al. 2017), ya que todas estas condiciones dificultan la dispersión de semillas a través del paisaje (San-José et al. 2020).

Algunos cambios en el paisaje, como la fragmentación, podrían tener un efecto más fuerte en ciertos contextos regionales. En concreto, la hipótesis del umbral de fragmentación predice que

los efectos de la fragmentación pueden ser especialmente fuertes por debajo de una proporción de hábitat en particular (Andrén 1994). La evidencia en este sentido es diversa, ya que hay estudios que no reportan umbrales para la mayor parte de especies (Rueda et al. 2015), mientras que otros reportan umbrales distintos (<30% de cobertura forestal: Andrén 1994, Palmeirim et al. 2019, Lehtilä et al. 2020; 30-50%: Pardini et al. 2010, Martensen et al. 2012, Villard y Metzger 2014). No obstante, hasta donde sabemos, no hay ningún estudio hasta la fecha que haya evaluado si existen posibles umbrales de fragmentación que afecten la diversidad funcional de plantas en bosques tropicales.

Aún desconocemos en gran medida el impacto de los cambios en el paisaje sobre la diversidad funcional de plantas. En este sentido, una revisión reciente (Hatfield et al. 2018) reportó efectos tanto positivos, negativos, como neutros de dichos cambios sobre la diversidad funcional de plantas (Hatfield et al. 2018). Estos cambios en el paisaje pueden ser más evidentes en aquellos organismos o grupos ecológicos que se encuentran en los primeros estadios de desarrollo, como los brinzales. Los brinzales (i.e. comunidad leñosa en regeneración) son vitales para mantener la estructura y funcionamiento de las comunidades de árboles (Norden et al. 2009a). Por todo lo anterior, son un buen grupo ecológico en el cual evaluar posibles cambios en la diversidad funcional y la presencia o ausencia de determinados rasgos funcionales. Sin embargo, hasta la fecha ningún estudio ha explorado el efecto de los cambios en el paisaje sobre la diversidad funcional de la comunidad tropical en regeneración (ver Hatfield et al. 2018, Zambrano et al. 2019). Por lo tanto, el objetivo de este trabajo es estudiar el efecto relativo de la composición (cobertura forestal y apertura de matriz) y configuración (densidad de parches y de borde) espacial del paisaje sobre la diversidad y composición funcional de brinzales en tres regiones tropicales de México con diferentes patrones e historia de cambio de uso del suelo. Predecimos una disminución de la diversidad funcional (en concreto, de la riqueza y la uniformidad funcional) en paisajes con menor cobertura forestal y mayor cantidad de matrices abiertas alrededor, siendo esos efectos más fuertes en las regiones con mayor grado de deforestación. Por el contrario, esperamos que la configuración (densidad de parches y de borde) tenga menos influencia sobre la diversidad funcional. Finalmente, esperamos que haya un filtrado ambiental en algunos atributos funcionales relacionados con la dispersión y el establecimiento de los brinzales, como un mayor peso de la semilla, mayor tamaño del fruto, mayor densidad de la madera y menor SLA, se verán reducidos en paisajes con menor cobertura forestal y mayor superficie de matrices abiertas, especialmente en regiones altamente

deforestadas. Tanto la pérdida de cobertura forestal como el aumento de matrices abiertas pueden limitar la dispersión frutos grandes y de semillas pesadas y dificultar el establecimiento de brinzales con estrategias de adquisición y uso de recursos que reducen su crecimiento en sus primeras etapas de desarrollo.

Materiales y Métodos

Regiones de estudio

Las regiones de estudio ya han sido descritas en otros trabajos (Arasa-Gisbert et al. en prensa), pero aquí se ofrece una breve descripción general. Estudiamos tres regiones tropicales fragmentadas del sureste mexicano (Fig. 1) que difieren en el grado de deforestación e historia de uso del suelo. La región más conservada es la región de Marqués de Comillas, la cual pertenece a la Selva Lacandona, Chiapas ($91^{\circ}6'-90^{\circ}41'W$; $16^{\circ}19'-16^{\circ}2'N$). En esta región con deforestación baja (RDB de ahora en adelante), la deforestación empezó sobre 1980, ocasionando que actualmente la porción de bosque maduro se encuentre en torno al 40%. Esta cobertura forestal se distribuye mayoritariamente en parches forestales grandes (>1000 ha), los cuales están rodeados por una matriz heterogénea de bosques secundarios, cultivos anuales, plantaciones arbóreas, pastizales para la ganadería y asentamientos humanos (San-José et al. 2020). Importantes dispersores de semillas como son los vertebrados medianos y grandes aún están presentes en la región (Garmendia et al. 2013; Carrara et al. 2015, Muench y Martínez-Ramos 2016).

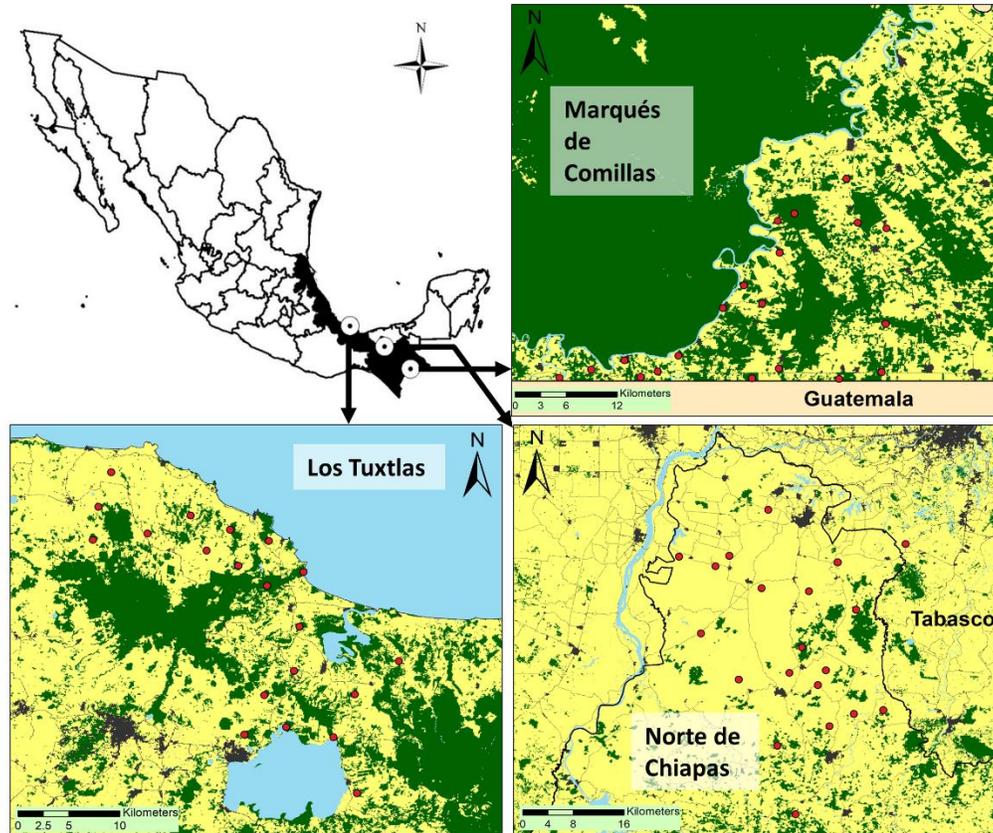


Figura 1. Localización de los fragmentos de estudio (círculos rojos) en tres regiones de México: Marqués de Comillas, Los Tuxtlas y Norte de Chiapas.

La región con deforestación intermedia (RDI) es la región de Los Tuxtlas, Veracruz ($95^{\circ}24' - 94^{\circ}96'W$; $18^{\circ}68' - 18^{\circ}38'N$). La deforestación empezó aproximadamente hace 60 años, provocando que actualmente tan sólo el 20% de su territorio esté cubierto por bosques tropicales primarios (Von Thaden et al. 2020). Aproximadamente el 85% de los fragmentos forestales son pequeños (<8 ha), los cuales que se encuentran rodeados de una matriz bastante homogénea de pastizales para la ganadería y cultivos anuales (Arroyo-Rodríguez et al. 2008). Aunque las poblaciones de algunos importantes dispersores de semillas, como los tucanes y los monos aulladores, aún son relativamente abundantes en la región, algunas especies de vertebrados medianos y grandes (e.g., *Panthera onca*, *Tapirus bairdii*, *Tayassu pecari*, *Pecari tajacu*), así como algunas aves, han desaparecido de la región o cuentan con poblaciones muy reducidas (Arroyo-Rodríguez et al. 2008, San-José et al. 2020).

La región con deforestación alta (RDA) corresponde a la región conocida como el Norte de Chiapas (93°33'–93°00'W; 17°87'–17°42'N). La deforestación empezó en la región hace 70 años debido a la explotación petrolífera y a la introducción de la ganadería, lo que ocasionó que actualmente tan sólo quede el 5% de la superficie forestal original (Anzures-Dadda y Manson 2007). La poca cobertura forestal remanente se encuentra fuertemente aislada entre sí y la mayoría de los fragmentos tienen un tamaño que no sobrepasa las pocas hectáreas. La matriz es esencialmente homogénea, compuesta principalmente de pasturas para el ganado (las cuales ocupan el 85% del territorio) (Anzures-Dadda y Manson 2007, Renaissance Oil Corp 2017). La mayoría de los mamíferos medianos y grandes han desaparecido de la región (*Panthera onca*, *Tapirus bairdii*, *Ateles geoffroyi*), y otros (*Tayassu pecari*, *Alouatta palliata*) presentan poblaciones en marcado declive (Renaissance Oil Corp 2017).

Diseño de muestreo

En cada región se seleccionaron sistemáticamente 20 fragmentos de bosque primario (60 fragmentos sumando todas las regiones) con un tamaño de fragmento y patrones de paisaje distintos alrededor de ellos. En concreto, la selección del parche siguió los siguientes criterios. Primero, tenían que estar situados al menos a 1500 m de distancia unos de otros para incrementar la independencia entre muestras (Eigenbrod et al. 2011). En segundo lugar, debían tener características edáficas, topográficas y altitudinales (< 600 m s.n.m) parecidas. Además, no tenían que mostrar signos evidentes de disturbio humano como tocones, caminos de terracería, etc. En cada fragmento se establecieron 25 parcelas circulares de 1.60 m de radio (8 m² cada una, lo que representa 200 m² muestreados en cada fragmento) en el centro de cada fragmento, en una cuadrícula de 5 x 5 parcelas con 30 m de separación entre ellas. La distancia al borde también fue de 30 m, pero la mayoría de las parcelas (el 84%) se situaron a mayor distancia (>50 m). Se evitaron también los claros de bosque y los cuerpos de agua para prevenir los factores de confusión de estos factores. En cada parcela fueron identificados y contados todos los brinzales ≥ 30 cm de altura y < 1 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP). Cuando una especie no pudo ser identificada en el campo, se colectaron muestras para una posterior identificación en el Herbario Nacional de México (MEXU, Ciudad de México). Seguimos la nomenclatura de la base de datos del Missouri Botanical Garden, la cual se encuentra disponible en <http://www.tropicos.org>.

Atributos funcionales

Obtuvimos información de los rasgos funcionales de 372 especies de árboles y arbustos pertenecientes a 70 familias y 209 géneros distintos. Todas las especies fueron clasificadas en 6 rasgos funcionales distintos relacionados con la dispersión, supervivencia, adquisición de recursos y crecimiento de las especies de brinzales: peso de la semilla, área foliar específica (SLA), densidad de la madera, altura máxima, tamaño del fruto, y síndrome de dispersión (Tabla 1). Estos rasgos funcionales son ampliamente usados en los estudios sobre diversidad funcional, ya que en su conjunto capturan la esencia funcional de las plantas (Díaz et al. 2016).

Tabla 1. Rasgos funcionales y sus atributos funcionales asociados (mín. – máx.), junto con el respectivo porcentaje de las especies para las cuales se registró información respecto a las 372 especies registradas en total. Tamaño del fruto (diámetro): 1, <5 mm; 2, 5-14.9 mm; 3, 15-29.9 mm; 4, 30-49.9 mm; 5, >50 mm.

| Rasgos funcionales | % Sp. | Atributos funcionales |
|------------------------|-------|---|
| Altura máxima | 99.7 | 2 - 65 m |
| Peso de la semilla | 91.7 | 0.04 - 13000 mg |
| SLA | 82.5 | 4.28 - 65.19 mm ² /mg |
| Tamaño del fruto | 99.7 | Fruto muy pequeño (1), fruto pequeño (2), fruto de tamaño medio (3), fruto grande (4), fruto muy grande (5) |
| Densidad de la madera | 95.4 | 0.16-1.20 g/cm ³ |
| Síndrome de dispersión | 97.6 | Zoocoria, Anemocoria, Barocoria, Autocoria |

El peso de la semilla es considerado un rasgo clave de la estrategia de regeneración de las plantas (Kattge et al. 2011), ya que influye en el establecimiento de plántulas y brinzales (Mazer 1990, Paz et al. 2005). Así, un mayor peso de la semilla se relaciona con una mayor supervivencia y una menor tasa de crecimiento en individuos jóvenes (Paz y Martínez-Ramos 2005, Poorter et al. 2008). El área foliar específica (SLA) representa el área foliar encargada de captar la luz por la unidad de biomasa foliar invertida (Poorter et al. 2008). Una mayor SLA se relaciona con una mayor tasa de crecimiento en brinzales (Poorter y Bongers 2006), mientras que una menor SLA incrementa la supervivencia de los brinzales (Poorter y Bongers 2006), ya que las hojas son más gruesas y densas, lo que las vuelve menos atractivas para los herbívoros (Wright y Westoby 2002). La densidad de la madera representa la biomasa invertida por cada unidad de volumen de madera (Poorter et al. 2008). Menor densidad de la madera se relaciona con una mayor tasa de crecimiento (Poorter et al. 2008), ya que los costes de construcción son bajos y la conductividad hidráulica más

alta, comparado con maderas más densas (Chave et al. 2009). Por su parte, una mayor densidad de la madera se relaciona con una mayor supervivencia (Poorter et al. 2008), ya que las células del tronco de estas especies tienen paredes gruesas y presentan poco espacio intercelular entre ellas (Castro-Díez et al. 1998), lo que concede mayor resistencia a la rotura y al ataque de patógenos (Augspurger 1984, van Gelder et al. 2006). Especies cuyos adultos alcanzan mayor altura máxima pueden ser más susceptibles a la rotura del tronco debido a distintas perturbaciones (Laurance et al. 2000, Stovall et al. 2019). Una mayor altura también favorece la dispersión de semillas (Thomson et al. 2011), por lo que una mayor mortalidad de árboles adultos altos podría disminuir tanto la fuente como la dispersión de semillas, y, por lo tanto, la abundancia de brinzales de estas especies (Laurance et al. 2000, Thomson et al. 2011). Por último, el tamaño del fruto y el modo de dispersión se relacionan con la capacidad de dispersión de las especies y pueden ser afectados por la falta de cobertura forestal y de dispersores en el paisaje (Peres et al. 2016, Pessoa et al. 2016, Rocha-Santos et al. 2017). Todos los rasgos funcionales seleccionados son, por lo tanto, sensibles a los cambios en el paisaje (Döbert et al. 2017).

Los atributos funcionales fueron obtenidos exclusivamente a partir de base de datos y artículos disponibles en la literatura. Para el peso de la semilla se usó en gran medida la base de datos de semillas del Herbario de Kew (<http://data.kew.org/sid/>). Para el área foliar específica (SLA) se usaron los datos procedentes de la base de datos TRY (Plant Trait Database, <https://www.try-db.org/TryWeb/Home.php>). Para la densidad de la madera se usó la Wood Density Database, la cual se puede obtener en la página de Dryad (<https://datadryad.org/>). Para la altura máxima y el tamaño del fruto se usó mayoritariamente el trabajo de Ibarra-Manríquez y Cornejo (2010), el cual proporciona información de los rasgos funcionales mencionados para 881 especies del trópico mexicano, muchas de ellas presentes en nuestro estudio. Para el síndrome de dispersión y para complementar el resto de atributos funcionales se usaron publicaciones científicas como Moles et al. (2005) o Baralotto et al. (2007).

El peso de la semilla (Moles et al. 2005, Norden et al. 2009b), la densidad de la madera (Chave et al. 2006) y, en menor medida, el área foliar específica (Flores et al. 2014), son rasgos muy conservados filogenéticamente. Esto nos permitió estimar valores no encontrados de algunas especies a partir de la media de los valores del género o de las familias de esas especies. Chave et al. (2006) recomiendan este tipo de estimaciones, especialmente en bosques tropicales, donde la

información funcional para gran parte de las especies de plantas sigue siendo alarmantemente escasa (Cornwell et al. 2019). Las estimaciones se hicieron para cumplir con el estándar en diversidad funcional, en el que se establece que hay que obtener los datos de los rasgos funcionales que se van a analizar para al menos el 80% de los individuos de cada comunidad (i.e. parches) ya que, por debajo de esa cifra, se reduce de forma sustancial la veracidad de los resultados obtenidos (ver Pakeman y Quested 2007). Por otra parte, algunos valores del peso de la semilla proporcionados por la literatura correspondían al peso fresco (y no seco) de la semilla. Para estandarizar los datos, se usó la siguiente ecuación: peso seco = $(0.921 \times \text{peso fresco})^{0.9407}$ usada en Moles et al. (2005). Esta ecuación se obtuvo de la relación entre el peso seco y el peso fresco de 418 especies del trópico húmedo, y presentó una R^2 de 0.966 (Moles et al. 2005).

Variables de paisaje

Se crearon mapas de cobertura terrestre para cada paisaje alrededor de los fragmentos seleccionados utilizando imágenes satelitales Sentinel S2 de alta resolución (10×10 m píxeles) de 2015 y 2016. Se utilizaron siete clases de cobertura terrestre para calcular las métricas del paisaje: (1) bosque primario (maduro); (2) vegetación secundaria (para identificar mejor la vegetación secundaria, monitoreamos la deforestación de los últimos 20 años en cada región utilizando imágenes Landsat y el software CLASlite (Asner et al. 2009); (3) conectores (por ejemplo, cercas vivas, corredores fluviales y árboles aislados); (4) plantaciones arbóreas (por ejemplo, plantaciones de palma aceitera); (5) plantaciones anuales y pastizales para el ganado; (6) asentamientos humanos; y (7) cuerpos de agua. En cada clase de cobertura se usaron puntos de control tomándolos directamente del campo con un GPS. De esta forma, pudimos realizar una clasificación supervisada mediante el software ENVI 5.0. La precisión de la clasificación fue, en general, muy alta (índice Kappa C = 0,9). Con el software ArcGis 10.5 y la extensión Patch Analyst (Rempel et al. 2012) se estimaron cuatro métricas de la estructura del paisaje en 13 extensiones espaciales diferentes: es decir, paisajes concéntricos o zonas de amortiguamiento de 100 a 1300 m de radio (a intervalos de 100 m) desde el centro geográfico de cada sitio de bosque focal. Usamos este enfoque de múltiples escalas porque desconocíamos la escala de efecto, es decir, la escala espacial en la que relación entre la variable respuesta y la métrica de paisaje es más fuerte (Jackson y Fahrig 2015, McGarigal et al. 2016).

Se seleccionaron cuatro métricas de paisaje que pueden tener una gran influencia en la diversidad de brinzales: dos variables de composición del paisaje (cobertura forestal y apertura de la matriz) y dos variables de configuración del paisaje (densidad de parches y densidad de borde). Estimamos la cobertura forestal como el porcentaje del área del paisaje cubierta por bosques primarios. La apertura de la matriz se calculó como el porcentaje de la matriz cubierta por áreas abiertas (es decir, asentamientos humanos, pastos, cultivos anuales y cuerpos de agua). Esto implica que el porcentaje inverso de los valores correspondientes a la apertura de matriz correspondan a los valores de la matriz arbolada, la cuál incluye bosques secundarios, plantaciones y conectores arbolados. La densidad de parches es el número de parches de bosque primario dividido por el área del paisaje (n / ha). Finalmente, la densidad del borde es la longitud del perímetro de todos los parches de bosque primario dentro del paisaje dividida por el área del paisaje (m / ha).

Análisis estadísticos

Primero, calculamos la escala de efecto para cada métrica del paisaje. Para ello, llevamos a cabo modelos lineales generalizados (GLMs) entre cada métrica del paisaje y cada métrica de diversidad funcional para cada una de las regiones. Por lo tanto, en total realizamos 1248 modelos ($3 \text{ regiones} \times 4 \text{ métricas del paisaje} \times 8 \text{ métricas de diversidad funcional} \times 13 \text{ escalas}$). Todos los modelos fueron evaluados con error de distribución gaussiano, ya que todas las métricas de diversidad funcional eran continuas (Crawley 2007). En cada modelo calculamos el porcentaje de devianza explicada (pseudo- R^2) como una medida de la bondad de ajuste del modelo (Crawley 2007). Para cada métrica de paisaje, la extensión espacial con mayor pseudo- R^2 entre las 13 escalas consideradas fue seleccionada para los siguientes análisis (Tabla S1).

Examinamos el efecto de las métricas del paisaje sobre la composición funcional mediante la media ponderada de la comunidad (CWM por sus siglas en inglés) y la diversidad funcional mediante tres de los índices más usados para describir la diversidad funcional: la riqueza funcional (FRic), la uniformidad funcional (FEve) y la divergencia funcional (FDiv; Villéger et al. 2008, Clark et al. 2012). FRic mide el espacio funcional ocupado por una comunidad mediante el cálculo del modelo convexo Hull (Convex Hull model; Cornwell et al. 2006). FEve representa la homogeneidad en la distribución de la abundancia para los rasgos de una comunidad y FDiv mide qué tan lejos están las abundancias de las diferentes especies del centro del espacio funcional

(Villéger et al. 2008). FEve disminuye cuando la abundancia se distribuye de manera menos uniforme entre las especies o cuando las distancias funcionales entre las especies son menos regulares, mientras que un valor alto de FDiv indica un alto grado de diferenciación de nichos entre las especies de una misma comunidad, ya que las especies más abundantes son funcionalmente muy diferentes entre ellas y, por lo tanto, difícilmente van a competir por los recursos (Villéger et al. 2008, Mouchet et al. 2010). Sólo los índices FEve y FDiv son ponderados por la abundancia. La matriz de los tres índices funcionales se calculó considerando todas las especies (372 sp.) y los seis rasgos funcionales (Tabla 1). Tanto los CWM de cada rasgo funcional como los índices de diversidad funcional (FRic, FEve y FDiv) fueron calculados con el paquete 'FD' (Laliberté et al. 2015) en R (R Core Team, 2013).

En cada región usamos modelos lineales generalizados (GLMs) con las cuatro métricas del paisaje, cada una medida a su respectiva escala del efecto, para evaluar la importancia relativa de cada métrica del paisaje en predecir cada métrica de composición funcional y diversidad funcional. Calculamos el factor de inflación de la varianza (VIF) de cada modelo para evitar que hubiera multicolinealidad entre las métricas del paisaje. Usamos la paquetería *car* de la versión 3.0.1 de R (Fox et al. 2012) para evaluar el VIF en cada caso. Detectamos colinealidad significativa entre la cantidad de hábitat y la densidad de borde ($VIF > 4$) en RDB, por lo que decidimos eliminar la densidad de borde de los análisis posteriores en todas las regiones.

Para evaluar el efecto relativo de cada métrica del paisaje sobre cada métrica de diversidad funcional, usamos el enfoque de la teoría de la información y la inferencia multi-modelo (Burnham y Anderson 2002). Para cada variable de respuesta construimos ocho modelos, los cuales contenían todas las combinaciones posibles de las tres métricas del paisaje junto con el modelo nulo. Para cada modelo se calculó el criterio de información de Akaike para tamaños de muestra pequeños (AICc). Después, clasificamos los modelos desde el que tuvo un menor AICc (es decir, el mejor modelo) hasta el que tuvo un mayor AICc (el peor modelo). Una vez hecho esto, sumamos los pesos de Akaike para cada métrica del paisaje en cada uno de los modelos. Los pesos de Akaike indican la probabilidad de que una métrica del paisaje sea incluida en el mejor modelo si todos los datos hubieran sido colectados bajo las mismas circunstancias. En realidad, los pesos de Akaike se usan como un indicativo de la importancia relativa de cada métrica del paisaje sobre cada

variable de respuesta (Burnham y Anderson 2002, Giam y Olden 2016). Todos los modelos fueron ejecutados mediante el paquete *glmulti* de la versión 3.3.2 de R (Calcagno y Mazancourt 2010).

Resultados

Diferencias entre regiones

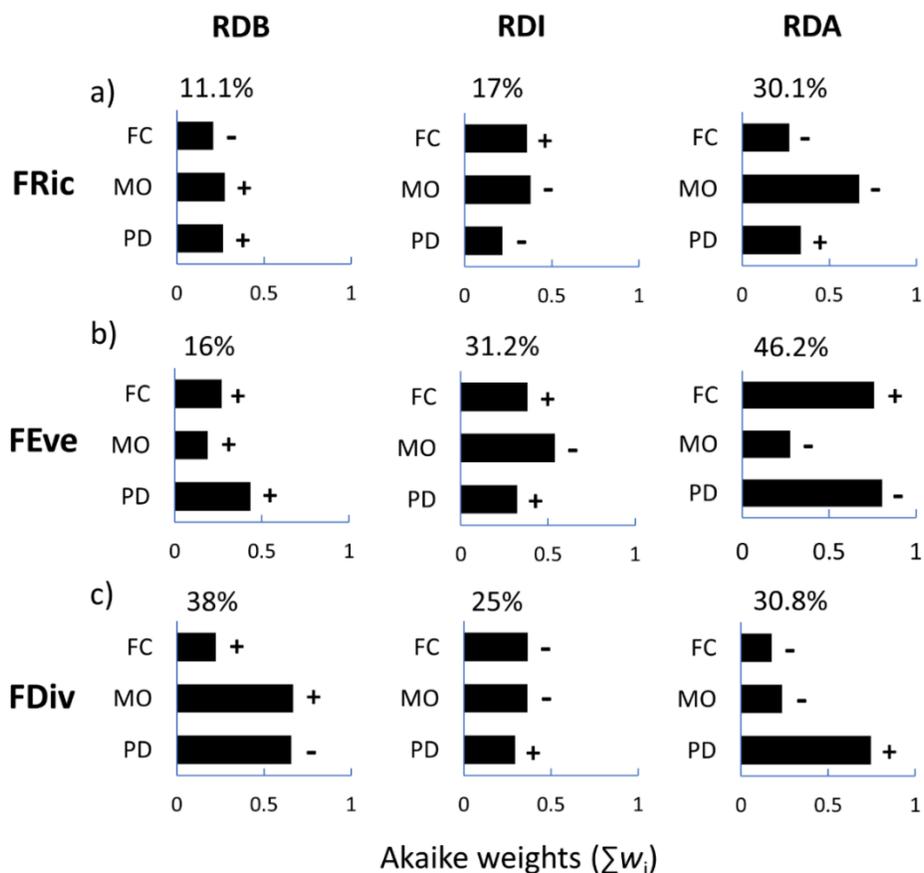
En total, se registraron 22,848 brinzales, pertenecientes a 70 familias, 209 géneros y 372 especies. En general, no hubo diferencias significativas entre regiones respecto a los diferentes rasgos e índices funcionales evaluados (Tabla 2). La riqueza funcional (FRic) varió significativamente entre regiones ($F = 15.9$, $p < 0.001$), siendo mayor en la región con deforestación baja (RDB), seguida de la región con deforestación alta (RDA), y la región con deforestación intermedia (RDI, Tabla 1). Los valores de SLA también difirieron significativamente entre regiones ($F = 8.8$, $p < 0.001$), siendo nuevamente RDB la región con un valor más alto respecto a las otras dos regiones (Tabla 1), lo que podría indicar que contiene un mayor número de especies de crecimiento rápido que las otras dos regiones.

Tabla 2. Promedio (\pm desviación estándar) de los CWM de cada rasgo funcional y de los índices funcionales para cada una de las tres regiones de estudio: región con deforestación baja (RDB), región con deforestación intermedia (RDI) y región con deforestación alta (RDA). Las diferentes letras al lado de los valores indican diferencias significativas entre regiones. Todas las variables excepto el tamaño del fruto y el síndrome de dispersión son numéricas. El tamaño del fruto es una variable ordinal y consta de 5 categorías, siendo la categoría 1 la más pequeña y la 5 la más grande. El síndrome de dispersión consta de 4 categorías de dispersión: Zoo (zoocoria), Ane (anemocoria), Auto (autocoria) y Baro (barocoria).

| Rasgo/Índice funcional | RDB | RDI | RDA |
|--|----------------------|---------------------|----------------------|
| Altura máxima (m) | 19.18 \pm 3.3 | 19.03 \pm 4.4 | 16.97 \pm 2.5 |
| Peso de la semilla (mg) | 382.3 \pm 151 | 523.6 \pm 270 | 413.13 \pm 186 |
| SLA (mm ² /mg) | 19.25 \pm 0.98 (a) | 17.54 \pm 1.8 (b) | 18.18 \pm 1.03 (b) |
| Tamaño del fruto (1 a 5) | 2.44 \pm 0.19 | 2.5 \pm 0.3 | 2.6 \pm 0.4 |
| Densidad de la madera (g/cm ³) | 0.60 \pm 0.042 | 0.56 \pm 0.05 | 0.59 \pm 0.042 |
| Síndrome de dispersión (cat.) | Zoo | Zoo | Zoo |
| Riqueza funcional (0 a 1) | 0.23 \pm 0.1 (a) | 0.097 \pm 0.1 (b) | 0.16 \pm 0.06 (c) |
| Uniformidad funcional (0 a 1) | 0.66 \pm 0.046 | 0.69 \pm 0.05 | 0.66 \pm 0.07 |
| Divergencia funcional (0 a 1) | 0.78 \pm 0.037 | 0.76 \pm 0.08 | 0.72 \pm 0.11 |

Diversidad funcional

Los efectos de las métricas de paisaje sobre los índices de diversidad funcional difirieron de forma notable entre regiones (Fig. 2). En términos generales, RDA fue la región donde se observaron efectos más fuertes (mayor pseudo- R^2) de la estructura del paisaje sobre la diversidad funcional (Fig. 2). La riqueza funcional (FRic) tuvo una asociación importante y negativa con las matrices abiertas en RDI y RDA, y una asociación positiva con la cobertura forestal en RDI, mientras que, en RDB, FRic no estuvo asociada de forma importante con ninguna métrica del paisaje (Fig. 2a). La cobertura forestal tuvo un efecto importante y positivo sobre la uniformidad funcional (FEve) en RDI y RDA, las matrices abiertas tuvieron un efecto importante y negativo sobre FEve solamente en RDI, mientras que en las otras dos regiones el efecto de esta variable sobre FEve fue débil (Fig. 2b). La divergencia funcional (FDiv) presentó una relación relativamente importante y negativa con la cobertura forestal en RDI y un efecto débil en las otras dos regiones (Fig. 2c). El efecto de la apertura de matriz sobre FDiv fue especialmente fuerte y positivo en RDB, y moderadamente fuerte y negativo en RDI (Fig. 2c). La densidad de parches (i.e. fragmentación) se relacionó de una forma muy variada con los distintos índices funcionales, aunque no mostró efectos importantes sobre FRic. La densidad de parches presentó una relación fuerte y positiva con FEve en RDB y con FDiv en RDA, y una relación fuerte y negativa con FEve en RDA y con FDiv en RDB (Fig. 2b y 2c).



e

Figura 2. Efecto de la composición y configuración de las métricas del paisaje sobre (a) la riqueza funcional (FRic), (b) la uniformidad funcional (FEve) y (c) la divergencia funcional (FDiv) en las tres regiones de estudio: RDB (región con deforestación baja), RDI (región con deforestación intermedia) y RDA (región con deforestación alta). En cada panel en el eje x, la longitud de las barras negras representa la suma de los pesos de Akaike ($\sum w_i$), los cuales muestran la importancia de cada métrica del paisaje (FC = cobertura forestal, MO = apertura de matriz, PD = densidad de parche) sobre cada uno de los índices de diversidad funcional. También se muestra el signo, tanto positivo (+) como negativo (-), de la relación entre la métrica de paisaje y el índice de diversidad funcional. Arriba de los paneles se muestra el porcentaje de devianza explicada (pseudo-R²), que sirve para medir el poder explicativo del modelo. Las barras de las métricas del paisaje fueron eliminadas cuando la varianza incondicional del modelo fue superior a las estimaciones promediadas del parámetro del modelo.

Rasgos funcionales

El efecto de las métricas del paisaje sobre los distintos rasgos funcionales difirió entre regiones (Fig. 3). En RDB, la cobertura forestal se relacionó de forma importante y negativa con la altura máxima, el peso de la semilla y el tamaño del fruto, y de forma positiva con SLA, lo que indica

que, en la comunidad en regeneración de esta región, el aumento de la cobertura forestal está favoreciendo el incremento de individuos de especies de estratos medio y bajo, con semillas y frutos pequeños y con elevadas tasas de crecimiento (Fig. 3a). Por su parte, la apertura de matriz tuvo efectos débiles en la mayoría de rasgos funcionales en esta región. En RDI, la cobertura forestal se relacionó positivamente con todos los rasgos funcionales menos con SLA, aunque la relación solo fue especialmente fuerte con la densidad de la madera y, en menor medida, con el peso de la semilla y el tamaño del fruto (Fig. 3b). La apertura de matriz tuvo un efecto contrastante en esta región: se relacionó de forma fuerte y positiva con el peso de la semilla y de forma fuerte y negativa con la densidad de la madera (Fig. 3b). En RDA, la cobertura forestal se relacionó de forma importante y positiva con el peso de la semilla y el tamaño del fruto, y de forma negativa con SLA, mientras que la apertura de la matriz tuvo efectos fuertes y negativos en casi todos los rasgos funcionales, lo que podría indicar que la pérdida de hábitat y mayores matrices abiertas en esta región favorecen la proliferación de especies con atributos funcionales asociados con especies de sucesión temprana o intermedia (Fig. 3c). En cuanto a la fragmentación, no tuvo efecto o tuvo efectos débiles para la mayor parte de rasgos funcionales en todas las regiones. No obstante, mostró efectos especialmente fuertes y negativos en RDA para el peso de la semilla, el tamaño del fruto y la densidad de madera (Fig. 3).

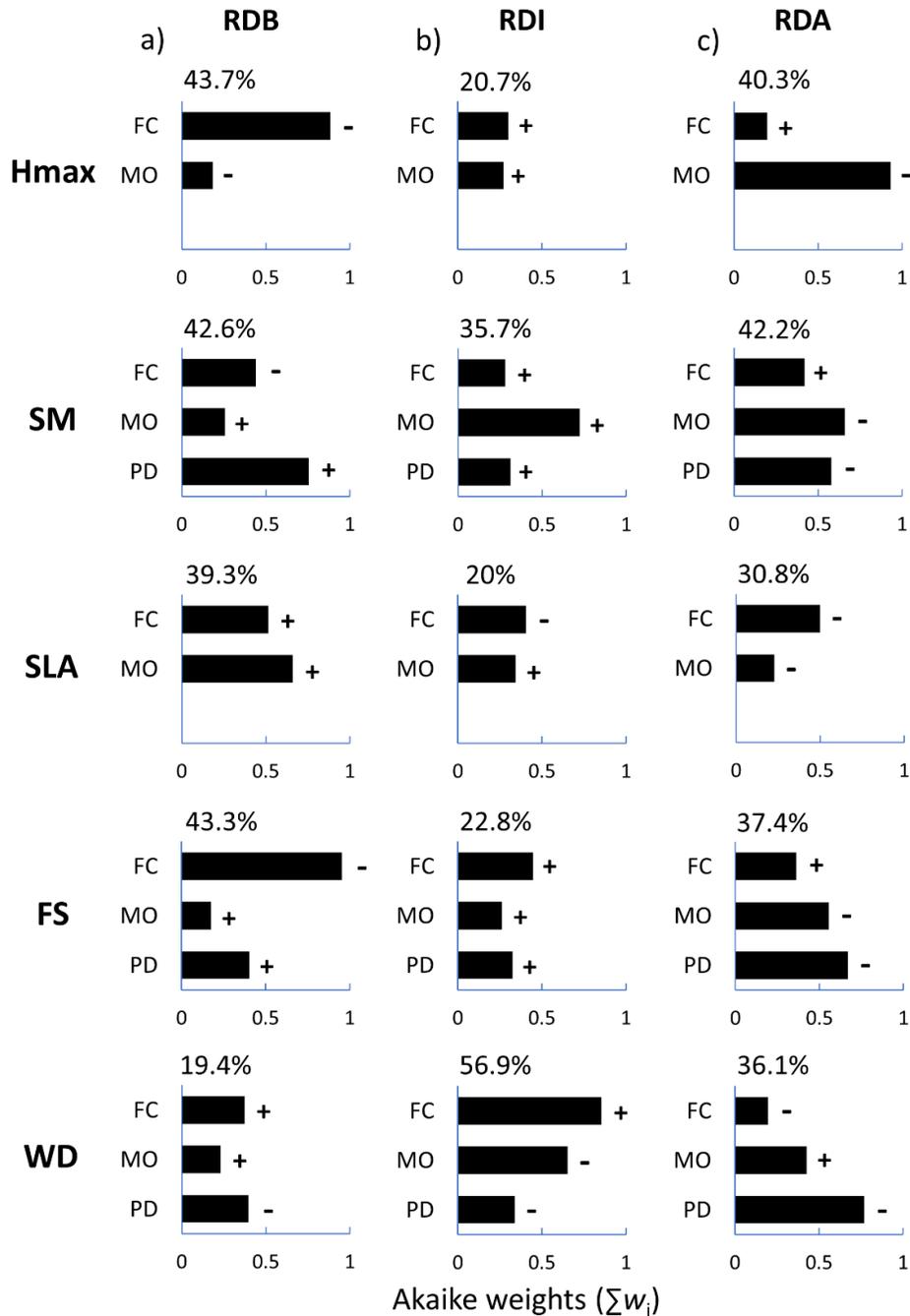


Figura 3. Efecto de la composición y configuración de las métricas del paisaje sobre la altura máxima (Hmax), el peso de la semilla (SM), el área foliar específica (SLA), el tamaño del fruto (FS) y la densidad de la madera (WD) en las tres regiones de estudio: RDB (a, región con perturbación baja), RDI (b, región con perturbación intermedia) y RDA (c, región con perturbación alta). En cada panel en el eje x, la longitud de las barras negras representan la suma de los pesos de Akaike ($\sum w_i$), los cuales muestran la importancia de cada métrica del paisaje (FC = cobertura forestal, MO = apertura de matriz, PD = densidad de parche) en cada uno de los índices de diversidad funcional. También se muestra el signo, tanto positivo (+) como negativo (-), de la relación entre la métrica de paisaje y el índice de diversidad funcional. Arriba de los

paneles se muestra el porcentaje de devianza explicada (pseudo-R²), que sirve para medir el poder explicativo del modelo. Las barras de las métricas del paisaje fueron eliminadas cuando la varianza incondicional del modelo fue superior a las estimaciones promediadas del parámetro del modelo.

Discusión

Este es el primer estudio a escala de paisaje que explora los efectos de diferentes métricas de paisaje sobre la composición funcional (CWM de los diferentes rasgos funcionales) y la diversidad funcional de brinzales en bosques tropicales. En términos generales, los resultados sugieren que, como habíamos predicho, la pérdida de cobertura forestal y la apertura de matriz (i.e. las dos métricas de composición) tienen un efecto negativo sobre la diversidad funcional y los distintos rasgos funcionales evaluados en las regiones con deforestación intermedia (RDI) y alta (RDA). También, como predecimos, la fragmentación (i.e. métrica de configuración) tiene efectos débiles en la mayoría de casos, aunque son especialmente fuertes y negativos en la mayoría de rasgos funcionales de la región más deforestada. En las regiones más deforestadas, todos los rasgos funcionales (la altura máxima, el peso de la semilla, el tamaño del fruto, la densidad de la madera y el área foliar específica) fueron afectados por, al menos, la pérdida de cobertura forestal o las matrices abiertas, lo que indica que estos cambios en el paisaje están actuando como un filtro ambiental que está seleccionando ciertos atributos funcionales en detrimento de otros (Tschardt et al. 2012). No obstante, este filtraje no ocurrió en la región con deforestación baja (RDB), lo que sugiere que en regiones con una cantidad de hábitat en torno al 40%, la diversidad y la composición funcional pueden mantenerse o incluso aumentar debido al aumento de atributos funcionales de especies pioneras o generalistas. En general, los resultados para RDI y RDA indican que los cambios en el paisaje están reduciendo la diversidad funcional y alterando la composición funcional de la comunidad en regeneración, lo que podría comprometer la redundancia funcional y, en consecuencia, la resiliencia futura de los parches forestales en estas regiones.

Nuestros resultados sugieren que la pérdida de hábitat y las matrices abiertas son los principales factores de la pérdida de diversidad funcional a escala de paisaje en paisajes fragmentados. La pérdida de cobertura forestal y la apertura de matriz afectaron negativamente a la riqueza funcional (FRic) y a la uniformidad funcional (FEve) en RDI y RDA. Estos resultados, por lo tanto, apoyan otros estudios a nivel de paisaje en los que se registraron efectos perjudiciales de la pérdida de cobertura forestal (Lôbo et al. 2011, Sams et al. 2017, Rocha-Santos et al. 2017,

2020) y la apertura de matriz (Laliberté et al. 2010, Carneiro et al. 2016, Zambrano et al. 2020) sobre la diversidad funcional en árboles adultos. Por ejemplo, una mayor deforestación redujo drásticamente la riqueza (Rocha-Santos et al. 2020), la uniformidad (Magnago et al. 2014) y la divergencia funcional (Sams et al. 2017) en bosques tropicales de Brasil y Australia, respectivamente. De forma parecida, Carneiro y colaboradores (2016) encontraron que el efecto de la matriz podía reducir drásticamente la diversidad funcional, causando la homogenización biótica de los ensamblajes con mayor matriz antropogénica a su alrededor. En nuestras regiones de estudio, la pérdida de riqueza y uniformidad funcional podría ir acompañada de una pérdida de redundancia funcional, ya que se está reduciendo el número y abundancia de especies que contribuyen de forma parecida a las funciones del ecosistema (Laliberté et al. 2010). La reducción en redundancia funcional puede, en última instancia, reducir la capacidad del ecosistema para recuperarse de las perturbaciones (i.e. resiliencia), aumentando la vulnerabilidad de los parches forestales remanentes a futuras perturbaciones (Laliberté et al. 2010).

La pérdida de diversidad funcional vino acompañada de una alteración en la composición funcional en las regiones más deforestadas. Rasgos funcionales típicos de especies de bosque maduro como mayor peso de la semilla, mayor tamaño del fruto, mayor densidad de la madera, menor área foliar específica y mayor altura máxima fueron afectados negativamente por la pérdida de hábitat o por las matrices abiertas en al menos una de las dos regiones más deforestadas. Por lo tanto, nuestros resultados apoyan la hipótesis de la selección de atributos funcionales moderada por el paisaje (Tscharntke et al. 2012), ya que los cambios en el paisaje están actuando como filtro ambiental, seleccionando un conjunto de atributos funcionales en detrimento de otros. Rocha-Santos et al. (2017), Magnago et al. (2014) y Lôbo et al. (2011) observaron un fenómeno parecido en el Bosque Atlántico de Brasil. Las especies de árboles adultos más altas (Lôbo et al. 2011), con semillas grandes y dispersadas por animales (Rocha-Santos et al. 2017) y con frutos grandes (Magnago et al. 2014) disminuyeron su presencia y abundancia en paisajes más deforestados. Por lo tanto, nuestros hallazgos sugieren que está habiendo un empobrecimiento funcional en parches forestales con poca cobertura forestal alrededor y dominados por matrices abiertas. El predominio de especies de brinzales con madera poco densa, semillas y frutos pequeños, con área foliar específica alta y baja estatura indica que están proliferando especies generalistas y pioneras, de crecimiento rápido y vida relativamente corta. Esto podría cambiar la fisionomía y funcionalidad

futura de estos parches forestales, haciéndolos parecer más a un bosque secundario (en regeneración) que a un bosque maduro (ver ‘sucesión regresiva’ en Arasa-Gisbert et al. en prensa).

Sin embargo, la región más conservada (RDB) no se vio afectada funcionalmente por los cambios en el paisaje; de hecho, algunos rasgos funcionales se vieron favorecidos por la pérdida de hábitat y la proliferación de matrices abiertas. Estos resultados no son tan extraños si tenemos en cuenta que las perturbaciones moderadas en paisajes con una buena cantidad de cobertura forestal remanente (~40% en nuestro caso) pueden añadir heterogeneidad ambiental (Connell 1978), lo que a su vez puede favorecer la entrada al sistema de especies más generalistas que pueden aportar atributos inéditos o poco representados al ensamble (Pardini et al. 2010, Weithoff et al. 2011). Por ejemplo, Biswas y Mallik (2010) encontraron un incremento en la diversidad funcional de plantas ribereñas en situaciones de perturbación intermedia. De igual forma, Pardini et al. (2010) demostraron que las regiones con perturbación intermedia contienen hábitats tanto para las especies especialistas como para las generalistas debido a la heterogeneidad ambiental, lo que permite la entrada de atributos funcionales más asociados con las especies generalistas y pioneras como son semillas y frutos pequeños y con baja estatura. Por lo tanto, las regiones con cantidad de hábitat intermedio como la de nuestro estudio pueden verse favorecidas por las perturbaciones antrópicas al incorporar al sistema atributos que aumentan la variedad y riqueza funcional, lo que a su vez puede aumentar la resiliencia y funcionalidad del ecosistema.

Como se esperaba, la fragmentación (i.e. densidad de parches) tuvo un efecto débil sobre la mayoría de índices y rasgos funcionales. Sin embargo, tuvo efectos fuertes y negativos sobre el peso de la semilla, el tamaño del fruto y la densidad de la madera en RDA. Estos resultados van en consonancia con los resultados obtenidos por Fahrig (2017) en su revisión de los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la biodiversidad. Fahrig (2017) encontró que en la mayoría de casos (71%) la fragmentación no tenía ningún efecto significativo, y que la mayoría de los efectos significativos eran positivos. Sin embargo, en un 24% de los casos, las especies podían verse afectadas negativamente por la fragmentación. En nuestro caso, parece que ciertos grupos funcionales, como las especies con semillas más pesadas, con maderas más densas y frutos más grandes podrían ser especialmente sensibles a la fragmentación. Estos resultados concuerdan con los encontrados por Zambrano et al. (2020) en los bosques tropicales de Tanzania. En particular, estos autores encontraron que algunos rasgos funcionales como la densidad de la madera, la

tolerancia a la sombra o la altura máxima disminuían en paisajes más fragmentados. Paisajes con gran cantidad de pequeños fragmentos, como RDA en nuestro estudio, suelen estar dominados por una mayor cantidad de bordes (Tabarelli et al. 2008). A medida que los efectos de borde (e.g. mayor temperatura, vientos, etc.) penetran en el interior, se abren más claros (por la caída de los árboles adultos – Laurance et al. 2000), lo que incrementa la disponibilidad de recursos en el interior de los fragmentos (Mesquita et al. 1999, Poorter et al. 2019). Esto permite que aquellas especies con atributos funcionales asociados a altas tasas de crecimiento (menor densidad de la madera, semillas pequeñas y SLA alta) proliferen en estos ambientes, mientras que las especies con atributos relacionados con una mejor conservación de los recursos (mayor densidad de la madera, semillas grandes y SLA baja) vean reducidas sus poblaciones (Rocha-Santos et al. 2017, Zambrano et al. 2020). Por lo tanto, si bien en la mayoría de casos la fragmentación tiene efectos débiles o positivos sobre los brinzales, ciertos grupos funcionales pueden verse perjudicados por un aumento de la densidad de parches en el paisaje.

En este sentido, los efectos más fuertes de la fragmentación en la región más deforestada (RDA) apoyarían la hipótesis del umbral de fragmentación. Esta hipótesis predice efectos más fuertes de la fragmentación por debajo de una cierta cantidad de hábitat (Andrén 1994). La evidencia de la literatura respecto a esta hipótesis es variada, pero generalmente, cuando se ha identificado algún umbral, se ha situado en coberturas forestales bajas (<30%: Andrén 1994, Palmeirim et al. 2019, Lehtilä et al. 2020) e intermedias (i.e. 30-50%: Pardini et al. 2010, Martensen et al. 2012, Villard y Metzger 2014). Por lo tanto, nuestros resultados concuerdan con los umbrales situados en coberturas forestales bajas (<30% de cobertura forestal restante). En bosques boreales de Suecia, Lehtilä y colaboradores (2020) encontraron que, aunque la mayoría de especies de árboles (>80%) no presentaban ningún umbral de fragmentación, cuando había un umbral, se situaba por debajo del 15% y 25% de cobertura forestal. Por su parte, Palmeirim et al. (2019) encontraron que por debajo del 10% de cobertura forestal, los efectos de la fragmentación sobre los mamíferos tropicales pequeños eran más fuertes. Como se ha comentado en el párrafo anterior, los parches ubicados en regiones muy deforestadas suelen ser más pequeños y están más expuestos a los efectos de borde que parches ubicados en regiones con mayor cobertura forestal. Una mayor incidencia de los efectos de borde puede hacer que los efectos de la fragmentación sean más perceptibles sobre la diversidad funcional y ciertos rasgos funcionales sensibles a los bordes, como el tamaño del fruto, el peso de la semilla o la densidad de la madera (Tabarelli et al. 2008, Magnago

et al. 2014, Zambrano et al. 2020). Sin embargo, al ser un estudio a nivel de comunidad, serían necesarios más estudios para identificar exactamente a las especies que resultan más perjudicadas por la fragmentación.

Conclusiones

Nuestros hallazgos sugieren que la comunidad de brinzales (o regeneración de avanzada) de los fragmentos ubicados en sitios muy deforestados y rodeados por matrices más abiertas está perdiendo rasgos funcionales clave para el correcto funcionamiento de los parches, lo que a su vez podría conducir a una pérdida de funcionalidad del ecosistema. En términos generales, las regiones más deforestadas sufrieron pérdidas de riqueza y mayor uniformidad funcional notables, con ciertos rasgos funcionales afectados fuertemente por la pérdida de hábitat y las matrices abiertas. Esto sugiere que los cambios en el paisaje están filtrando algunos atributos funcionales. En concreto, las especies de dosel, con mayor densidad de madera, baja SLA, semillas pesadas y frutos grandes están desapareciendo o viendo sus abundancias relativas reducidas en las regiones más perturbadas. Este hecho es preocupante, puesto que podría desembocar en pérdidas de funciones en el ecosistema (dispersión de semillas, reclutamiento de brinzales, reservas de carbono), lo que podría desestabilizarlo y reducir su resiliencia a largo plazo (Laliberté et al. 2010). Acciones encaminadas en reducir la pérdida de hábitat, aumentar la cobertura forestal (i.e. restauración) y promover matrices más arboladas son altamente necesarias para poder reducir la pérdida de diversidad funcional en estas regiones y así aumentar la persistencia de los fragmentos de bosque maduro en las próximas décadas.

Agradecimientos

Agradecemos el apoyo económico brindado por SEP-CONACyT (beca 2015-253946). RAG obtuvo una beca de doctorado de CONACyT, México. Este artículo constituye un cumplimiento parcial del programa de doctorado del Posgrado de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). También agradecemos el apoyo (infraestructura y logística) brindado por el Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES-UNAM). Gilberto Jamangapé y Santiago Sinaca brindaron asistencia de campo, y Esteban Martínez,

Angélica Ramírez Roa, Clara H. Ramos, Alberto Reyes García (MEXU Herbario), Gilberto Jamangapé y Santiago Sinaca ayudaron con la identificación de especies. Finalmente, agradecemos a los propietarios de las regiones Marqués de Comillas, Los Tuxtlas y Norte de Chiapas por otorgar acceso a sus propiedades.

Referencias

- Alroy, J. (2017). Effects of habitat disturbance on tropical forest biodiversity. *PNAS*, *114*, 6056–6061.
- Andrén, H. (1994). Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, *71*, 355–366.
- Anzures-Dadda, A. y Manson, R. H. (2007). Patch- and landscape- scale effects on howler monkey distribution and abundance in rainforest fragments. *Animal Conservation*, *10*, 69–76.
- Arasa-Gisbert, R., Arroyo-Rodríguez, V., Galán-Acedo, C., Meave, J. A. y Martínez-Ramos, M. (en prensa). Tree recruitment failure in old-growth forest patches across human-modified rainforests. *Journal of Ecology*.
- Arroyo-Rodríguez, V., Mandujano, S. y Benítez-Malvido, J. (2008). Landscape attributes affecting patch occupancy by howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, *70*, 69–77.
- Asner, G. P., Knapp, D. E., Balaji, A. y Paez-Acosta, G. (2009). Automated mapping of tropical deforestation and forest degradation: CLASlite. *Journal of Applied Remote Sensing*, *3*, 033543.
- Augspurger, C. K. (1984). Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology*, *65*, 1705–1712.
- Baralotto, C. y Forget, P-M. (2007). Seed size, seedling morphology, and response to deep shade and damage in neotropical rain forest trees. *American Journal of Botany*, *94*, 901–911.

- Berenguer, E., Gardner, T. A., Ferreira J., Aragao, L. E. O. C. y Nally R. M. (2018). Seeing the woods through the saplings: Using wood density to assess the recovery of human-modified Amazonian forests. *Journal of Ecology*, *106*, 2190–2203
- Biswas, S. R. y Mallik, A. U. (2010). Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. *Ecology*, *91*, 28–35.
- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., Rylands, A. B., Konstant, W. R. et al. (2002). Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology*, *16*, 909–923.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer.
- Calcagno, V. y de Mazancourt, C. (2010). Glmulti: An R package for easy automated model selection with (generalized) linear models. *Journal of Statistical Software*, *34*, 1–29.
- Carneiro, M. S., Furtado Campos, C. C., Beijo, L. A. y Ramos, F. N. (2016). Anthropogenic matrices favor homogenization of tree reproductive functions in a highly fragmented landscape. *PLoS ONE*, *11*, e0164814.
- Carrara, E., Arroyo-Rodríguez, V., Vega-Rivera, J. H., Schondube, J. E., Freitas, S. M. y Fahrig, L. (2015). Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation*, *184*, 117–126.
- Castro-Díez, P., Puyravaud, J. P., Cornelissen, J. H. C. y Villar-Salvador, P. (1998). Stem anatomy and relative growth rate in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia*, *116*, 57– 66.
- Chave, J., Muller-Landau, H. C., Baker, T. R., Easdale, T. A., ter Steege, H. y Webb C. O. (2006). Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications*, *16*, 2356–2367.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G. y Zanne, A. E. (2009) Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, *12*, 351– 66.

- Clark, C. M., Flynn, D. F. B., Butterfield, B. J. y Reich, P. B. (2012). Testing the link between functional diversity and ecosystem functioning in a Minnesota grassland experiment. *PLoS ONE*, 7, e52821.
- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, 199, 1302–1310.
- Cornwell, W. K., Schwilk, D. W. y Ackerly, D. D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology*, 87, 1465–1471.
- Cornwell, W. K., Pearse, W. D., Dalrymple, R. L. y Zanne, A. E. (2019). What we (don't) know about global plant diversity. *Ecography*, 42, 1819–1831.
- Crawley, M. J. (2007). *Statistical modelling in the R book*. John Wiley & Sons, Ltd.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S. et al. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529, 167–171.
- Döbert, T. F., Webber, B. L., Sugau, J. B., Dickinson, K. J. M. y Didham, R. K. (2017). Logging increases the functional and phylogenetic dispersion of understorey plant communities in tropical lowland rain forest. *Journal of Ecology*, 105, 1235–1245.
- Eigenbrod, F., Hecnar, S. J. y Fahrig, L. (2011). Sub-optimal study design has major impacts on landscape-scale inference. *Biological Conservation*, 144, 298–305.
- Flores, O., Garnier, E., Wright, I. J., Reich, P. B., Pierce, S., Díaz, S. et al. (2014). An evolutionary perspective on leaf economics: phylogenetics of leaf mass per area in vascular plants. *Ecology and Evolution*, 4, 2799–2811.
- Fox, J., Weisberg, S., Bates, D. y Fox, M. J. (2012). *Package 'car'*.
- Garmendia, A., Arroyo-Rodríguez, V., Estrada, A., Naranjo E. J. y Stoner, K. E. (2013). Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 29, 331–344.
- Giam, X. y Olden, J. D. (2016). Quantifying variable importance in a multimodel inference framework. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 388–397.
- Gibson, L., Lee, T.M., Koh, L.P., Brook, B.W., Gardner, T.A., Barlow, J. et al. (2011). Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, 478, 378–381.

- Green, R. E., Cornell, S. J., Scharlemann, J. P. W. y Balmford, A. (2005). Farming and the fate of wild nature. *Science*, 307, 550–555.
- Hatfield, J. H., Harrison, M. L. K. y Banks-Leite, C. (2018). Functional diversity metrics: How they are affected by landscape change and how they represent ecosystem functioning in the tropics. *Current Landscape Ecology Reports*, 3, 35–42.
- Ibarra-Manríquez, G. y Cornejo, G. (2010). Diversidad de frutos de los árboles del bosque tropical perennifolio de México. *Acta Botánica Mexicana*, 90, 51–104.
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W. S., Reich, P. B. et al. (2011). High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, 477, 199–202.
- Jackson, H.B., Fahrig, L. 2015. Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography*, 24, 52-63.
- Laliberté, E., Legendre, P. y B. Shipley. (2014). FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. *R package version 1.0-12*.
- Laliberté, E., Wells, J. A., DeClerck, F., Metcalfe, D. J., Catterall, C. P., Queiroz, C. et al. (2010). Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters*, 13, 76–86.
- Laurance, W. F., Delamônica, P., Laurance, S. G., Vasconcelos, H. L. y Lovejoy, T. E. (2000). Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*, 404, 836.
- Lehtilä, K., Vinter, T. y Dinnetz, P. (2020). Plant response to habitat amount and configuration in Swedish forests. *Diversity and Distributions*, 26, 329–339.
- Lôbo, D., Leão, T., Melo, F. P. L., Santos, A. M. M. y Tabarelli, M. (2011). Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Diversity and Distributions*, 17, 287–296.
- Mace, G. M., Norris, K. & Fitter, A. H. (2012). Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in Ecology and Evolution*, 27, 19–26.

- Magnago, L. F. S., Edwards, D. P., Edwards, F. A., Magrach, A., Martins, S. V. y Laurance, W. F. (2014). Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *Journal of Ecology*, *102*, 475–85.
- Magnago, L. F. S., Ferreira Rocha, M., Meyer, L., Martins, S. V. y Meira-Neto, J. A. (2015). Microclimatic conditions at forest edges have significant impacts on vegetation structure in large Atlantic forest fragments. *Biodiversity and Conservation*, *24*, 2305–2318.
- Martensen, A. C., Ribeiro, M. C., Banks-Leite, C., Prado, P. I. y Metzger, J. P. (2012). Associations of forest cover, fragment area and connectivity with neotropical understory bird species richness and abundance. *Conservation Biology*, *26*, 1100–1111.
- Mazer, S. J. (1990). Seed mass of Indiana dune genera and families—taxonomic and ecological correlates. *Evolutionary Ecology*, *4*, 326–357.
- McGarigal, K., Wan, H. Y., Zeller, K. A., Timm B. C. y Cushman, S. A. (2016). Multi-scale habitat selection modeling: a review and outlook. *Landscape Ecology*, *31*, 1161–1175.
- Mesquita, R. C. G., Delamônica, P., & Laurance, W. F. (1999). Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*, *91*, 129–134.
- Moles, A. T., Falster, D. S., Leishman, M. R. y Westoby, M. (2004). Small-seeded species produce more seeds per square metre of canopy per year, but not per individual per lifetime. *Journal of Ecology*, *92*, 384–396.
- Moles, A. T., Ackerly, D. D., Webb, C. O., Tweddle, J. C., Dickie, J. B. et al. (2005). A Brief History of Seed Size. *Science*, *307*, 576–580.
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H. y Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, *24*, 867–876.
- Muench, C. y Martínez-Ramos, M. (2016). Can community-protected areas conserve biodiversity in human-modified tropical landscapes? The case of terrestrial mammals in southern Mexico. *Tropical Conservation Science*, *9*, 178–202.

- Newbold, T., Hudson, L. N., Arnell, A. P., Contu, S., De Palma, A., Ferrier, S. et al. (2016). Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science*, 353, 288–291.
- Norden, N., Chazdon, R. L., Chao, A., Jiang, Y.-H. y Vélchez-Alvarado, B. (2009a). Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters* 12, 385–394.
- Norden, N., Daws, M. I., Antoine, C., Gonzalez, M. A., Garwood, N. y Chave, J. (2009b). The relationship between seed mass and mean time to germination for 1037 tree species across five tropical forests. *Functional Ecology*, 23, 203–210.
- Palmeirim, A. F., Figueiredo, M. S. L., Grelle, C. E. V., Carbone, C. y Vieira, M. V. 2019. When does habitat fragmentation matter? A biome-wide analysis of small mammals in the Atlantic Forest. *Journal of Biogeography*, 46, 2811–2825.
- Pardini, R., Bueno, A. A., Gardner, T. A., Prado, P. I. y Metzger, J. P. (2010). Beyond the Fragmentation Threshold Hypothesis: Regime Shifts in Biodiversity Across Fragmented Landscapes. *PLoS ONE*, 5, e13666.
- Paz, H., Mazer, S. J. y Martínez-Ramos, M. (2005). Comparative ecology of seed mass in Psychotria (Rubiaceae): within- and between-species effects of seed mass on early performance. *Functional Ecology*, 19, 707–718.
- Pessoa, M. S., Rocha-Santos, L., Talora, D. C., Faria, D., Mariano-Neto, E., Hambuckers, A. et al. (2016). Fruit biomass availability along a forest cover gradient. *Biotropica*, 49, 45–55.
- Poorter, L. y Bongers, F. (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87, 1733–1743.
- Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G. et al. (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89, 1908–1920.
- Poorter, L., Rozendaal, D. M. A., Bongers, F., de Almeida-Cortez, J. S., Almeyda Zambrano, A. M., Álvarez, F. S. et al. (2019). Wet and dry tropical forests show opposite successional

- pathways in wood density but converge over time. *Nature Ecology & Evolution*, 3, 928–934.
- R Core Team. (2013). R: A language and environment for statistical computing R foundation for statistical computing.
- Rempel, R. S., Kaukinen, D. y Carr, A. P. (2012). *Patch analyst and patch grid*. Ontario Ministry of Natural Resources, Centre for Northern Forest Ecosystem Research.
- Renaissance Oil Corp. (2017). Manifiesto de Impacto Ambiental Regional (MIA-R) para las áreas contractuales 11 (Campo Malva), 15 (Campo Mundo Nuevo) y 25 (Campo Topén).
- Rocha-Santos, L., Mayfield, M. M., Lopes, A. V., Pessoa, M.S., Talora, D. C., Faria, D. et al. (2020). The loss of functional diversity: A detrimental influence of landscape-scale deforestation on tree reproductive traits. *Journal of Ecology*, 108, 212–223.
- Rocha-Santos, L., Pessoa, M. S., Cassano, C. R., Talora, D. C., Orihuela, R. L. L., Mariano-Neto, E. et al. (2016). The shrinkage of a forest: Landscape-scale deforestation leading to overall changes in local forest structure. *Biological Conservation*, 196, 1–9.
- San-José, M., Arroyo-Rodríguez, V. y Meave, J. A. (2020). Regional context and dispersal mode drive the impact of landscape structure on seed dispersal. *Ecological Applications*, 30, e02033.
- Santos, B. A., Tabarelli, M., Melo, F. P. L., Camargo, J. L. C., Andrade, A., Laurance, S. G. et al. (2014). Phylogenetic impoverishment of Amazonian tree communities in an experimentally fragmented forest landscape. *PLoS ONE*, 9, e113109.
- Song, X-P., Hansen, M. C., Stehman, S. V., Potapov, P. V., Tyukavina, A., Vermote, E. F. t Townshend J. R. (2018). Global land change from 1982 to 2016. *Nature*, 560, 639–643.
- Stovall, A. E. L., Shugart, H. y Yang, X. (2019). Tree height explains mortality risk during an intense drought. *Nature Communications*, 10, 4385.
- Tabarelli, M., Lopes, A. V. y Peres, C. A. (2008). Edge-effects drive tropical forest fragments towards an early-successional system. *Biotropica*, 40, 657–661.

- Thompson, P. L., Rayfield, B. y González, A. (2017). Loss of habitat and connectivity erodes species diversity, ecosystem functioning, and stability in metacommunity networks. *Ecography*, *40*, 98–108.
- Van Gelder, H. A., Poorter, L. y Sterck, F. J. (2006). Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist*, *171*, 367–378.
- Villard, M. A. y Metzger, J. P. (2014). Beyond the fragmentation debate: a conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology*, *51*, 309–318.
- Villéger, S., Mason, N. W. H. y Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, *89*, 2290–2301.
- Villéger, S., Novack-Gottshall, P. M. y Mouillot, D. (2011). The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time. *Ecology Letters*, *14*, 561–568.
- Von Thaden, J. J., Laborde, J., Guevara, S. y Mokondoko-Delgadillo, P. (2020). Dinámica de los cambios en el uso del suelo y cobertura vegetal en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (2006-2016). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *91*, e913190.
- Watling, J. I., Arroyo-Rodríguez, V., Pfeifer, M., Baeten, L., Banks-Leite, C., Cisneros, L. M. et al. (2020). Support for the habitat amount hypothesis from a global synthesis of species density studies. *Ecology Letters*, *23*, 674–681.
- Weithoff, G., Walz, N. y Gaedke, U. (2001). The intermediate disturbance hypothesis—species diversity or functional diversity? *Journal of Plankton Research*, *23*, 1147–1155.
- Wright, I. J. y Westoby, M. (2002). Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytologist*, *155*, 403–416.
- Zambrano, J., Garzon-Lopez, C. X., Yeaguer, L., Fortunel, C., Cordeiro, N. J., et al. (2019). The effects of habitat loss and fragmentation on plant functional traits and functional diversity: what do we know so far? *Oecologia*, *191*, 505–518.

Zambrano, J., Cordeiro, N. J., Garzon-Lopez, C., Yeaguer, L., Fortunel, C., et al. (2020). Investigating the direct and indirect effects of forest fragmentation on plant functional diversity. *PLoS ONE*, 15, e0235210.

Material Suplementario

Tabla S1. La escala del efecto (radio del paisaje, m) para cada métrica del paisaje (cobertura forestal, apertura de matriz, densidad de parches y densidad de borde) sobre la diversidad funcional (FRic, FEve y FDiv) y los diferentes atributos funcionales (peso de la semilla, tamaño del fruto, densidad de la madera, área foliar específica (SLA) y altura máxima) en tres bosques tropicales del sureste de México.

| Región | Variable de respuesta | Métrica del paisaje | Escala del efecto |
|--------|-----------------------|---------------------|-------------------|
| RDB | FRic | Cobertura forestal | 1300 |
| | | Apertura de matriz | 1300 |
| | | Densidad de parches | 200 |
| | | Densidad de bordes | 1300 |
| | FEve | Cobertura forestal | 100 |
| | | Apertura de matriz | 300 |
| | | Densidad de parches | 600 |
| | | Densidad de bordes | 400 |
| | FDiv | Cobertura forestal | 200 |
| | | Apertura de matriz | 400 |
| | | Densidad de parches | 200 |
| | | Densidad de bordes | 200 |
| | Peso de la semilla | Cobertura forestal | 300 |
| | | Apertura de matriz | 500 |
| | | Densidad de parches | 1300 |
| | | Densidad de bordes | 1300 |
| | Tamaño del fruto | Cobertura forestal | 100 |
| | | Apertura de matriz | 100 |
| | | Densidad de parches | 200 |
| | | Densidad de bordes | 100 |
| | Densidad de la madera | Cobertura forestal | 200 |
| | | Apertura de matriz | 200 |
| | | Densidad de parches | 500 |
| | | Densidad de bordes | 1300 |
| SLA | Cobertura forestal | 200 | |
| | Apertura de matriz | 400 | |

| | | | |
|-----|-----------------------|---------------------|------|
| | | Densidad de parches | 200 |
| | | Densidad de bordes | 100 |
| | Altura máxima | Cobertura forestal | 300 |
| | | Apertura de matriz | 200 |
| | | Densidad de parches | 1300 |
| | | Densidad de bordes | 200 |
| RDI | FRic | Cobertura forestal | 300 |
| | | Apertura de matriz | 200 |
| | | Densidad de parches | 100 |
| | | Densidad de bordes | 1100 |
| | FEve | Cobertura forestal | 1300 |
| | | Apertura de matriz | 1300 |
| | | Densidad de parches | 1200 |
| | | Densidad de bordes | 1300 |
| | FDiv | Cobertura forestal | 1300 |
| | | Apertura de matriz | 400 |
| | | Densidad de parches | 500 |
| | | Densidad de bordes | 1300 |
| | Peso de la semilla | Cobertura forestal | 1300 |
| | | Apertura de matriz | 300 |
| | | Densidad de parches | 1200 |
| | | Densidad de bordes | 600 |
| | Tamaño del fruto | Cobertura forestal | 800 |
| | | Apertura de matriz | 300 |
| | | Densidad de parches | 900 |
| | | Densidad de bordes | 200 |
| | Densidad de la madera | Cobertura forestal | 500 |
| | | Apertura de matriz | 500 |
| | | Densidad de parches | 400 |
| | | Densidad de bordes | 200 |
| | SLA | Cobertura forestal | 900 |
| | | Apertura de matriz | 1000 |
| | | Densidad de parches | 500 |
| | | Densidad de bordes | 1000 |
| | Altura máxima | Cobertura forestal | 1100 |
| | | Apertura de matriz | 400 |
| | | Densidad de parches | 500 |
| | | Densidad de bordes | 1100 |

| | | | |
|--------------------|-----------------------|---------------------|------|
| RDA | FRic | Cobertura forestal | 200 |
| | | Apertura de matriz | 200 |
| | | Densidad de parches | 400 |
| | | Densidad de bordes | 1300 |
| | FEve | Cobertura forestal | 200 |
| | | Apertura de matriz | 1300 |
| | | Densidad de parches | 400 |
| | | Densidad de bordes | 200 |
| | FDiv | Cobertura forestal | 1300 |
| | | Apertura de matriz | 1200 |
| | | Densidad de parches | 700 |
| | | Densidad de bordes | 100 |
| | Peso de la semilla | Cobertura forestal | 1300 |
| | | Apertura de matriz | 300 |
| | | Densidad de parches | 200 |
| | | Densidad de bordes | 1100 |
| | Tamaño del fruto | Cobertura forestal | 200 |
| | | Apertura de matriz | 300 |
| | | Densidad de parches | 200 |
| | | Densidad de bordes | 1300 |
| | Densidad de la madera | Cobertura forestal | 200 |
| | | Apertura de matriz | 200 |
| | | Densidad de parches | 600 |
| | | Densidad de bordes | 200 |
| | SLA | Cobertura forestal | 1300 |
| | | Apertura de matriz | 1000 |
| | | Densidad de parches | 1300 |
| Densidad de bordes | | 100 | |
| Altura máxima | Cobertura forestal | 1100 | |
| | Apertura de matriz | 400 | |
| | Densidad de parches | 1000 | |
| | Densidad de bordes | 200 | |

Capítulo 6

Discusión general y conclusiones

Ricard Arasa Gisbert

La estructura del paisaje y sus efectos sobre los brinzales

Los brinzales de bosques tropicales han sido históricamente poco estudiados en comparación con los animales o los árboles adultos. Además, ningún estudio a la fecha había evaluado el efecto de la estructura del paisaje sobre este conjunto de plantas juveniles. Los hallazgos de la presente tesis sugieren que la pérdida de cobertura forestal y la expansión de matrices abiertas en el paisaje tienen impactos negativos sobre la diversidad taxonómica y funcional de los brinzales en tres regiones tropicales del sureste de México. En contraste, la configuración espacial del bosque remanente en el paisaje parece tener efectos débiles sobre los brinzales, lo que apoya la idea de que los planes de conservación en estos paisajes deben enfocarse en el manejo de su composición (Arroyo-Rodríguez et al. 2020). Esta tesis también señala la importancia de llevar a cabo estudios en regiones con distinta historia de cambio de uso del suelo, puesto que la región es un fuerte determinante del efecto de las coberturas del paisaje sobre la regeneración. Por último, un mensaje esperanzador de esta tesis es que los fragmentos forestales estudiados tienen aún un gran valor de conservación, por lo que algunas acciones de manejo (ver más abajo) podrían revertir la tendencia negativa observada en la comunidad en regeneración. A continuación, se abordan con mayor detalle los principales mensajes de esta tesis:

La pérdida de hábitat y las matrices abiertas son las mayores amenazas para la comunidad en regeneración – Los resultados de los *Capítulos 4 y 5* muestran, sin lugar a dudas, que tanto la pérdida de hábitat como el incremento de áreas abiertas (e.g. pastizales y cultivos anuales) en la matriz son las mayores amenazas para el mantenimiento de la diversidad taxonómica y funcional de brinzales. Por lo que respecta a la diversidad taxonómica (*Capítulo 4*), estas métricas del paisaje tuvieron efectos fuertes y negativos sobre la diversidad de especies especialistas de bosque maduro (i.e. perdedoras, *sensu* Filgueiras et al. 2021), mientras que favorecieron el incremento de las especies generalistas (i.e. ganadoras, *sensu* Filgueiras et al. 2021). De hecho, los resultados sugieren una progresiva sustitución florística de las especies especialistas por las generalistas, lo que podría causar el fenómeno de ‘sucesión regresiva’ (*sensu* Tabarelli et al. 2008) de los bosques primarios remanentes. En relación a la diversidad funcional, tanto la pérdida de hábitat como la proliferación de áreas abiertas en la matriz redujeron la riqueza y la uniformidad funcional de la comunidad de brinzales en las regiones más deforestadas, así como la proporción de especies con

ciertos atributos funcionales, como aquellas con mayor altura máxima, semillas pesadas, madera densa, frutos grandes y/u hojas con menor área foliar específica. Estos datos indican que existe un filtraje ambiental que está seleccionando ciertos atributos funcionales en detrimento de otros, en consonancia con la hipótesis de la selección de atributos funcionales mediada por el paisaje (Tschardt et al. 2012). Por lo tanto, nuestros hallazgos son consistentes con estudios previos que reportan el gran efecto perjudicial que tienen tanto la pérdida de cobertura forestal (e.g. Brooks 2002, Newbold et al. 2016, Thompson et al. 2017, Rocha-Santos et al. 2020, Watling et al. 2020), como la extensión de matrices abiertas (e.g. Carneiro et al. 2016, Boesing et al. 2018, Reider et al. 2018, San-José et al. 2020) sobre la biodiversidad. Nuestros resultados sugieren un empobrecimiento tanto taxonómico (i.e. pérdida de especies especialistas de bosque) como funcional (i.e. pérdida de ciertos atributos funcionales de las plantas) de las comunidades de brinzales en dichos fragmentos, especialmente en las regiones más deforestadas. Esto tiene importantes consecuencias. Por un lado, el hecho de perder especies a nivel local es siempre preocupante, porque si la situación se repite en otras regiones, la viabilidad de la especie a largo plazo puede verse en peligro. Por otro, la disminución de la riqueza y diversidad de brinzales especialistas de bosque y que tienen ciertos atributos funcionales implica que la comunidad arbórea futura será distinta a la actual. Eso cambiará la fisionomía del futuro parche (volviéndolo, posiblemente, parecido a los ensamblajes de bosque secundario) y también la funcionalidad del ecosistema, porque habrá algunos grupos ecológicos (como aquellos con semillas pesadas o con alta densidad de madera) que ya habrán desaparecido del parche. Eso puede perjudicar a distintos actores, como por ejemplo (1) a los animales que dependen de ciertas especies o ciertos atributos funcionales para sobrevivir; (2) a las comunidades locales, que pueden perder especies con un cierto interés (e.g. medicinal, maderable, etc.); (3) al planeta en general, por perder especies que ayudan a la regulación climática o al almacén de carbono y, por último, (4) al propio parche forestal, porque a menor cantidad de especies y diversidad funcional, menor resiliencia tendrá a posibles cambios ambientales o perturbaciones.

La comunidad de brinzales no depende del grado de fragmentación del bosque – La presente tesis demuestra que, en general, la fragmentación per se no tiene efectos importantes sobre la diversidad taxonómica y funcional de brinzales. Además, cuando sus efectos fueron importantes, tendieron a ser más positivos que negativos (i.e. se registró mayor diversidad taxonómica y funcional de brinzales). Estos resultados son consistentes con las revisiones globales de Fahrig

(2003, 2017), en las que encuentra que la fragmentación tiene efectos mayormente débiles sobre la biodiversidad y que, cuando son significativos, son mayormente positivos. Además, consistente con Fahrig (2017), los efectos de la fragmentación no fueron mayores o especialmente negativos sobre las especies especialistas de bosque. No obstante, los resultados del *Capítulo 5* sugieren que hay ciertos atributos funcionales, como las semillas pesadas, con maderas densas y frutos grandes, que pueden ser especialmente sensibles a la fragmentación, lo que también concuerda con los resultados de Fahrig (2017). Esta autora encontró que hay un 24% de las especies analizadas que pueden verse negativamente afectadas por la fragmentación, por lo que en estos casos es importante identificar la especie o el grupo ecológico sensible a la fragmentación, para tomar acciones de conservación que minimicen la ruptura del paisaje. No obstante, en términos generales, la fragmentación parece tener efectos mayormente débiles o positivos sobre la regeneración forestal.

La sensibilidad de los brinzales a los cambios en el paisaje depende del contexto regional –

Nuestros resultados demuestran que los efectos de la estructura del paisaje pueden variar entre regiones. Por ejemplo, en el *Capítulo 4*, se muestra que los efectos de la pérdida de hábitat y las matrices abiertas sobre la diversidad taxonómica de brinzales fueron mucho más importantes en las dos regiones más deforestadas (Los Tuxtlas y el Norte de Chiapas) que en la más conservada (Marqués de Comillas). Por lo que respecta a la diversidad funcional (*Capítulo 5*), los resultados no fueron más fuertes en una región en concreto, pero el signo de los efectos de las métricas de paisaje sobre los rasgos funcionales difirió profundamente entre regiones. Por ejemplo, la pérdida de cobertura forestal y la ganancia de la superficie de matriz abierta tuvieron efectos negativos sobre la mayoría de los rasgos funcionales en el Norte de Chiapas, pero las mismas métricas del paisaje tuvieron efectos positivos en Marqués de Comillas. Además, la fragmentación no tuvo efectos sobre la mayoría de rasgos funcionales, pero en el Norte de Chiapas mostró efectos especialmente fuertes y negativos. Por lo tanto, es muy importante, en futuros estudios paisajísticos, trabajar en varias regiones y, de ser posible, en regiones que presenten diferentes historias de uso del suelo, ya que el tiempo desde que empezó la deforestación o la cantidad de hábitat remanente a nivel regional pueden influir de manera significativa en los resultados obtenidos.

Los fragmentos forestales tienen un gran valor de conservación (¡incluso los más pequeños!) –

El estudio de la composición florística de los fragmentos estudiados (*Capítulo 3*), resalta el

potencial de conservación de los fragmentos para la comunidad en regeneración. En concreto, se encontró una alta diversidad de especies (431 especies), el 6% de ellas situadas en alguna categoría de riesgo. Además, se encontraron registros nuevos a nivel estatal y nacional. Estos resultados van en consonancia con la literatura científica reciente, que destaca el gran valor de conservación de los parches forestales pequeños para la conservación de la biodiversidad (Arroyo-Rodríguez et al. 2009, 2020, Hernández-Ruedas et al. 2014, Wintle et al. 2019, Volenec y Dobson 2020). Por ejemplo, en su revisión global sobre el tema, Wintle et al. (2019) encontraron que los parches pequeños de bosque contenían mayor valor de conservación que áreas del mismo tamaño situadas en bosques continuos. Por lo tanto, este trabajo señala la necesidad de conservar todos los parches de bosque en el paisaje, por pequeños que sean, ya que todos los fragmentos en su conjunto contribuyen a la riqueza de especies a nivel regional.

Aportaciones teóricas de la tesis

En esta tesis se han revisado y probado empíricamente debates, hipótesis y predicciones de gran importancia en ecología. Las más importantes se detallan a continuación:

1. El debate sobre la fragmentación vs pérdida de hábitat (Fahrig 2003, 2017). Numerosos estudios han demostrado que el efecto de la pérdida de hábitat sobre las especies es generalmente fuerte y negativo (e.g. Brooks et al. 2002, Fahrig 2003, Newbold et al. 2016). Por otro lado, y tal y como se revisó en el *Capítulo 2*, el efecto de la fragmentación per se (i.e. la ruptura del hábitat controlando por la pérdida de hábitat) sobre la biodiversidad suele ser débil, pero positivo cuando se consideran los resultados significativos (Fahrig 2017). En concordancia con estos hallazgos, los resultados de los *Capítulos 4 y 5* sugieren que la pérdida de hábitat tiene mayores efectos que la fragmentación sobre la diversidad taxonómica y funcional de brinzales. Por lo tanto, la conservación de la comunidad en regeneración en paisajes fragmentados parece depender más de la cobertura de hábitat que del número de parches presentes en el paisaje.

2. El debate SLOSS (*Single Large or Several Small*, Diamond 1975, Simberloff y Abele 1976, 1982). Dado los limitados recursos económicos que pueden ser destinados a la conservación de la biodiversidad, el debate SLOSS se centró en debatir si era mejor para la biodiversidad conservar un área grande y continua de hábitat o varias áreas de menor tamaño (i.e. fragmentos) pero con la

misma cantidad total de hábitat (revisado por Fahrig 2020). Si bien en esta tesis no se ha abordado específicamente este debate, los hallazgos del *Capítulo 3* indican que los fragmentos pequeños pueden albergar una gran cantidad de especies, entre ellas especies amenazadas e incluso nuevos registros a nivel estatal y nacional. Por ejemplo, un ejemplar de *Piper philodendroides* (registro nacional) fue encontrado en un fragmento forestal de 1.72 ha, mientras que varios ejemplares de *Coccoloba acuminata* (registro estatal para Tabasco) fueron hallados en un fragmento de 3.34 ha. Una revisión reciente (Fahrig 2020) destaca que en la mayoría de grupos taxonómicos, como el de las plantas, un mayor número de pequeños remanentes forestales podría favorecer su conservación, ya que la fragmentación per se incrementa la conectividad del paisaje, permitiendo un mayor uso de los recursos y mayor movilidad de los dispersores entre los distintos parches (Fahrig 2017, Fahrig et al. 2019).

3. ‘Ganadoras’ vs. ‘Perdedoras’ (Baskin 1998, McKinney y Lockwood 1999, Filgueiras et al. 2021). Los cambios ambientales pueden favorecer el aumento de la población y la extensión geográfica de algunas especies ‘ganadoras’ (i.e. ‘winners’) y, a la vez, causar la reducción poblacional y geográfica de las especies consideradas ‘perdedoras’ (i.e. ‘losers’). Nuestros resultados apoyan este fenómeno (*Capítulo 4*), ya que la diversidad de las especies especialistas de bosque se redujo con menor cobertura forestal y mayor cantidad de matrices abiertas en las tres regiones de estudio, mientras que la diversidad de las especies generalistas mostró la tendencia opuesta: aumentó con menor cobertura forestal y mayor cantidad de matrices abiertas. Estos resultados sugieren que las especies ganadoras están sustituyendo a las especies perdedoras en algunos fragmentos, lo que puede conducir en última instancia a la homogenización biótica de los remanentes de bosque (Tabarelli et al. 2012).

4. La hipótesis del umbral de fragmentación (Andrén 1994). Esta hipótesis postula que los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la biodiversidad son mayores por debajo de una cierta cantidad de hábitat (i.e. umbral de fragmentación). Los resultados de los estudios empíricos hasta la fecha son muy variados: algunos reportan el umbral de fragmentación por debajo de una cantidad determinada de hábitat (e.g. < 30%: Andrén 1994, Lehtilä et al. 2020; 30-50%: Pardini et al. 2010, Martensen et al. 2012, Villard y Metzger 2014), mientras que otros no encuentran ningún umbral de fragmentación (e.g. Rueda et al. 2015). Nuestros resultados de la diversidad taxonómica (*Capítulo 4*) no sugieren ningún umbral, en consonancia con Rueda et al. (2015). Sin embargo, los

resultados de la diversidad funcional (*Capítulo 5*), sí: los efectos de la fragmentación fueron más evidentes en la región con menos cantidad de bosque, lo que va en consonancia con Andrén (1994) y Lehtilä et al. (2020). Por lo tanto, puede ser que algunos grupos de especies, como aquéllas con semilla pesadas y frutos grandes, sean especialmente sensibles a una mayor fragmentación en regiones altamente deforestadas.

5. Menor escala del efecto en especialistas de hábitat que en generalistas (Miguet et al. 2016). Aún se desconoce, en gran medida, qué mecanismos están detrás de la escala del efecto (Jackson y Fahrig 2015, Miguet et al. 2016). Miguet et al. (2016) compilaron un conjunto de predicciones acerca de las posibles causas detrás de la escala del efecto. Una de ellas establece que dicha escala será menor en las especialistas que en las generalistas si se considera que la especialización del hábitat conlleva una menor dispersión. Nuestros resultados apoyan esta predicción (*Capítulo 4*), ya que las escalas de efecto en la diversidad de especies especialistas fueron, en general, menores que en las especies generalistas (ver Tabla S2 del *Capítulo 4*). Estos resultados no son extraños si tenemos en cuenta que los géneros de especies especialistas más abundantes encontrados en la presente tesis (ver Tabla S5 del *Capítulo 4*), como *Licania*, *Calophyllum*, *Nectandra* y *Brosimum* tienen, en promedio, semillas mucho más pesadas (> 1000 mg) que los géneros de especies generalistas más abundantes como *Psychotria*, *Palicourea*, *Piper*, *Rinorea* o *Trophis* (< 40 mg), lo cual puede dificultar la dispersión a nivel de paisaje. Dichos resultados son los primeros en demostrar esta predicción en plantas, y los segundos englobando todos los grupos taxonómicos (Chaplin-Kramer et al. 2013 observaron la misma tendencia en invertebrados).

6. La hipótesis de la selección de atributos funcionales mediada por el paisaje (Tschardt et al. 2012). Esta hipótesis establece que algunos atributos funcionales de las especies pueden verse favorecidos por los cambios en el paisaje, mientras que otros pueden verse perjudicados, según su susceptibilidad a los cambios en el paisaje. De esta forma, dichos cambios actúan como filtros ambientales. El *Capítulo 5* de la tesis aborda esta problemática y demuestra que, efectivamente, los cambios en el paisaje pueden perjudicar drásticamente a algunas especies con ciertos atributos funcionales y, al mismo tiempo, favorecer a otros. Los resultados indican que este hecho puede ser particularmente evidente en las regiones altamente deforestadas. Tanto en la región con deforestación intermedia (Los Tuxtlas) como en la que tiene mayor deforestación (Norte de Chiapas), ciertos atributos funcionales disminuyeron debido a los cambios en el paisaje. En este

sentido, las especies con una mayor altura máxima, mayor peso de semilla, mayor tamaño de fruto, menor SLA y mayor densidad de la madera disminuyeron en parches con menor cobertura forestal, mayor cantidad de matrices abiertas y, en ocasiones, en paisajes más fragmentados, en una o en las dos regiones más deforestadas. Estos resultados indican un empobrecimiento funcional en estos parches, lo cual compromete las funciones ecosistémicas en los próximos años.

Implicaciones de conservación de la presente tesis para la comunidad en regeneración

Esta tesis identifica claramente las dos principales causas, a nivel de paisaje, que limitan el reclutamiento de brinzales en paisajes fragmentados: la pérdida de cobertura forestal y la expansión de matrices abiertas. Por lo tanto, para poder conservar efectivamente la mayor parte de especies que conforman la comunidad en regeneración, urge, en primer lugar, evitar la pérdida de más cobertura forestal, sobre todo en las regiones más afectadas por la deforestación. En segundo lugar, hay que incrementar, tanto como sea posible, la cobertura forestal en el paisaje por medio de la restauración (Chazdon et al. 2009a, Brancalion et al. 2013). En este sentido, se recomienda alcanzar al menos un 40% de cobertura forestal para asegurar el correcto funcionamiento de los procesos ecológicos y permitir la conservación de la mayor parte de las especies especialistas (Arroyo-Rodríguez et al. 2020, Garibaldi et al. 2020, Wies et al. 2021). En tercer lugar, es necesario mejorar la calidad de la matriz que rodea los fragmentos, disminuyendo la cantidad de áreas abiertas (i.e. sin árboles) y promoviendo matrices parecidas al hábitat original, como los bosques secundarios (Chazdon et al. 2009b) o los sistemas agroforestales (Perfecto et al. 2009). Una matriz más arbolada reduce los efectos adversos de los bordes (Boesing et al. 2018), incrementa la conectividad del paisaje (Laborde et al. 2008, Grass et al. 2019) y favorece el movimiento de los animales dispersores a través de los diferentes parches (Biz et al. 2017, Magalhães Silva et al. 2020), lo que en última instancia favorece la dispersión de las semillas (Medellin y Gaona 1999). Por último, es importante mantener el mayor número de parches en el paisaje (Volenc y Dobson 2020), por pequeños que sean (así como los árboles aislados en la matriz – Prevedello et al. 2018), ya que mantienen su conectividad y pueden servir como refugio para la fauna y como fuente de semillas para los demás parches o para la matriz (Guevara y Laborde 1993, Guevara et al. 1998, 2005, Laborde et al. 2008, Chazdon 2014, Martínez-Ramos et al. 2016, Arroyo-Rodríguez et al. 2020). Todas estas acciones a nivel de paisaje pueden ayudar a conservar la comunidad de brinzales en bosques tropicales fragmentados.

Sin embargo, también es necesario prestar atención al componente socio-económico de estas regiones tropicales para asegurar la conservación de estos fragmentos en el futuro (Harvey et al. 2008, Chazdon et al. 2009a). La pobreza y la fuerte demanda de carne y de otros recursos (e.g. madera, animales, minerales) por parte de las ciudades dificulta la puesta en práctica de estas acciones, ya que los propietarios de las tierras optan por deforestar sus parches forestales para establecer pastizales para el ganado o monocultivos como la palma de aceite (Harvey et al. 2008, Cazzolla Gatti et al. 2019). Por lo tanto, todos podemos contribuir a la conservación de los remanentes forestales en el trópico reduciendo el consumo de estos productos (Springmann et al. 2017, Poore y Nemecek 2018). Igualmente, es necesario establecer estrategias de conservación que tengan en cuenta a las comunidades locales e inviertan en una mayor educación ambiental (Harvey et al. 2008, Chazdon et al. 2009a). Por ejemplo, informar adecuadamente a las comunidades locales sobre las amenazas que enfrentan los bosques tropicales (e.g. caza ilegal, comercio ilegal de especies), así como de los importantes beneficios que proveen (e.g. madera, agua o comida, González et al. 2014), podría contribuir a aumentar la conciencia ambiental (May 2010). De forma complementaria, hay que fomentar estrategias de conservación que faciliten, promuevan y apoyen la creación de proyectos más sustentables y económicamente rentables en estas comunidades (Chazdon et al. 2009a), como por ejemplo el ecoturismo (Coria y Calfucura 2012). Ambas estrategias (la educación y el apoyo económico) podrían facilitar la permanencia a largo plazo de los remanentes forestales en paisajes tropicales fragmentados.

Literatura citada

- Andrén, H. (1994). Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, 71, 355–366.
- Arroyo-Rodríguez, V., Pineda, E., Escobar, F. y Benítez-Malvido, J. (2009). Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conservation Biology*, 23, 729–739.
- Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Tabarelli, M., Watling, J.I., Tischendorf, L., Benchimol, M. et al. (2020). Designing optimal human-modified landscapes for forest biodiversity conservation. *Ecology Letters*, 23, 1404–1420.
- Baskin, Y. (1998). Winners and losers in a changing world. *Bioscience*, 48, 788–792.

- Biz, M., Cornelius, C. y Metzger, J. P. W. (2017). Matrix type affects movement behavior of a Neotropical understory forest bird. *Perspectives in Ecology and Conservation*, *15*, 10–17.
- Boesing, A. L., Nichols, E., y Metzger, J. P. (2018). Biodiversity extinction thresholds are modulated by matrix type. *Ecography*, *41*, 1520–1533.
- Brancalion, P. H. S., Melo, F. P. L., Tabarelli, M. y Rodrigues, R. R. (2013). Biodiversity persistence in highly human- modified tropical landscapes depends on ecological restoration. *Tropical Conservation Science*, *6*, 705–710.
- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., Rylands, A. B., Konstant, W. R. et al. (2002). Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology*, *16*, 909–923.
- Carneiro, M. S., Furtado Campos, C. C., Beijo, L. A. y Ramos, F. N. (2016). Anthropogenic matrices favor homogenization of tree reproductive functions in a highly fragmented landscape. *PLoS ONE*, *11*, e0164814.
- Cazzolla Gatti, R., Liang, J., Velichevskaya, A. y Zhou, M. (2019). Sustainable palm oil may not be so sustainable. *Science of the Total Environment*, *652*, 48–51.
- Chaplin-Kramer, R., de Valpine, P., Mills, N. J. y Kremen, C. (2013). Detecting pest control services across spatial and temporal scales. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *181*, 206–212.
- Chazdon, R. L. (2014). *Second Growth: The Promise of Tropical Forest Regeneration in an age of deforestation*. Chicago, Illinois: The University of Chicago Press.
- Chazdon, R.L., Harvey, C. A., Komar, O., Griffith, D. M., Ferguson, B. G., Martínez-Ramos, M. et al. (2009a). Beyond Reserves: A Research Agenda for Conserving Biodiversity in Human-modified Tropical Landscapes. *Biotropica*, *41*, 142–153.
- Chazdon, R. L., Peres, C. A., Dent, D., Sheil, D., Lugo, A. E., Lamb, D. et al. (2009b). The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology*, *23*, 1406–1417.

- Coria, J. y Calfucura, E. (2012). Ecotourism and the development of indigenous communities: The good, the bad, and the ugly. *Ecological Economics*, 73, 47–55.
- Diamond, J. M. (1975). The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation*, 7, 129–146.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487–515.
- Fahrig, L. (2017). Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics*, 48, 1–23.
- Fahrig, L. (2020). Why do several small patches hold more species than few large patches? *Global Ecology and Biogeography*, 29, 615–628.
- Fahrig, L., Arroyo-Rodríguez, V., Bennett, J. R., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D. J. et al. (2019). Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation*, 230, 179–186.
- Filgueiras, B. K. C., Peres, C. A., Melo, F. P. L., Leal, I. R. y Tabarelli, M. (2021). Winner–Loser Species Replacements in Human-Modified Landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*.
- Garibaldi, L. A., Oddi, F. J., Miguez, F. E., Bartomeus, I., Orr, M. C., Jobbágy, E. G. et al. (2020). Working landscapes need at least 20% native hábitat. *Conservation Letters*, e12773.
- González, P., Kroll, B. y Vargas, C. R. (2014). Tropical rainforest biodiversity and aboveground carbon changes and uncertainties in the Selva Central, Peru. *Forest Ecology and Management*, 312, 78–91.
- Grass, I., Loos, J., Baensch, S., Batáry, P., Librán-Embid, F., Ficiciyan, A. et al. (2019). Land-sharing/-sparing connectivity landscapes for ecosystem services and biodiversity conservation. *People and Nature*, 1, 262–272.
- Guevara, S. y Laborde, J. (1993). Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: Consequences for local species availability. *Vegetatio*, 107, 319–338.
- Guevara, S., Laborde, J. y Sánchez-Rios, G. (1998). Are isolated remnant trees in pastures a fragmented canopy? *Selbyana*, 19, 34–43.

- Guevara, S., Moreno-Casasola, P. y Sánchez-Ríos, G. (2005). Soil seed banks in the tropical agricultural fields of Los Tuxtlas, Mexico. *Tropical Ecology*, *46*, 219–227.
- Jackson, H. B. y Fahrig, L. (2015). Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography*, *24*, 52–63.
- Harvey, C. A., Komar, O., Chazdon, R., Ferguson, B. G., Finegan, B., Griffith, D. M. et al. (2008). Integrating Agricultural Landscapes with Biodiversity Conservation in the Mesoamerican Hotspot. *Conservation Biology*, *22*, 8–15.
- Hernández-Ruedas, M. A., Arroyo-Rodríguez, V., Meave, J.A., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Martínez, E. et al. (2014). Conserving tropical tree diversity and forest structure: the value of small rainforest patches in moderately-managed landscapes. *PLoS ONE*, *9*, e98931.
- Laborde, J., Guevara, S. y Sánchez-Ríos, G. (2008). Tree and shrub seed dispersal in pastures: the importance of rainforest trees outside forest fragments. *Ecoscience*, *15*, 6–16.
- Lehtilä, K., Vinter, T. y Dinnetz, P. (2020). Plant response to habitat amount and configuration in Swedish forests. *Diversity and Distributions*, *26*, 329–339.
- Magalhães Silva, C., Costa Pereira, J. A., Passos Gusmões, J. D. S., Penha Mendes, B. E., Valente, H., Morgan, A. P. et al. (2020). Birds' gap-crossing in open matrices depends on landscape structure, tree size, and predation risk. *Perspectives in Ecology and Conservation*, *18*, 73–82.
- Martensen, A. C., Ribeiro, M. C., Banks-Leite, C., Prado, P. I. y Metzger, J. P. (2012). Associations of forest cover, fragment area and connectivity with neotropical understory bird species richness and abundance. *Conservation Biology*, *26*, 1100–1111.
- Martínez-Ramos, M., Pingarroni, A., Rodríguez-Velázquez, J., Toledo-Chelala, L., Zermeño-Hernández, I. y Bongers, F. (2016). Natural forest regeneration and ecological restoration in human-modified tropical landscapes. *Biotropica*, *48*, 745–757.
- May, T. S. (2010). Elements of success in environmental education through practitioner eyes. *The Journal of Environmental Education*, *31*, 4–11.

- McKinney, M. L. y Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, *14*, 450–453.
- Medellin, R. A. y Gaona, O. (1999). Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica*, *31*, 478–485.
- Miguet, P., Jackson, B. H., Jackson, N. D., Martin, A. E. y Fahrig, L. (2016). What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landscape Ecology*, *31*, 1177–1194.
- Newbold, T., Hudson, L. N., Arnell, A. P., Contu, S., De Palma, A., Ferrier, S. et al. (2016). Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science*, *353*, 288–291.
- Pardini, R., Bueno, A. A., Gardner, T. A., Prado, P. I. y Metzger, J. P. (2010). Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS ONE*, *5*, e13666.
- Perfecto, I., VanderMeer, J. y Wright, A. (2009). *Nature's Matrix: Linking Agriculture, Conservation and Food Sovereignty*. Routledge, Londres, 242 pp.
- Poore, J. y Nemecek, T. (2018). Reducing food's environmental impacts through producers and consumers. *Science*, *360*, 987–992.
- Prevedello, J. A., Almeida-Gomes, M. y Lindenmayer, D. B. (2018). The importance of scattered trees for biodiversity conservation: A global meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, *55*, 205–214.
- Reider, I. J., Donnelly, M. A. y Watling, J. I. (2018). The influence of matrix quality on species richness in remnant forest. *Landscape Ecology*, *33*, 1147–1157.
- Rocha-Santos, L., Mayfield, M. M., Lopes, A. V., Pessoa, M.S., Talora, D. C. et al. (2020). The loss of functional diversity: A detrimental influence of landscape-scale deforestation on tree reproductive traits. *Journal of Ecology*, *108*, 212–223.
- Rueda, M., Moreno Saiz, J. C., Morales-Castilla, I., Albuquerque, F. S., Ferrero, M. y Rodríguez, M. A. (2015). Detecting fragmentation extinction thresholds for forest understory plant species in Peninsular Spain. *PLoS ONE*, *10*, e0126424.

- San-José, M., Arroyo-Rodríguez, V. Meave, J.A. 2020. Regional context and dispersal mode drive the impact of landscape structure on seed dispersal. *Ecological Applications*, 30, e02033.
- Simberloff, D. S. y Abele, L. G. (1976). Island Biogeography Theory and Conservation Practice. *Science*, 191, 285–286.
- Simberloff, D. S. y Abele, L. G. (1982). Refuge design and island biogeographic theory: Effects of fragmentation. *The American Naturalist*, 120, 41–50.
- Springmann, M., Mason-D’Croz, D., Robinson, S., Wiebe, K., Godfray, C. J., Rayner, M. y Scarborough, P. (2017). Mitigation potential and global health impacts from emissions pricing of food commodities. *Nature Climate Change*, 7, 69–74.
- Tabarelli, M., Lopes, A. V. y Peres, C. A. (2008). Edge-effects drive tropical forest fragments towards an early-successional system. *Biotropica*, 40, 657–661.
- Tabarelli, M., Peres, C. A. y Melo, F. P. (2012). The ‘few winners and many losers’ paradigm revisited: emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biological Conservation*, 155, 136–140.
- Thompson, P. L., Rayfield, B. y Gonzalez, A. 2017. Loss of habitat and connectivity erodes species diversity, ecosystem functioning, and stability in metacommunity networks. *Ecography*, 40, 98–108.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batary, P. et al. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87, 661–685.
- Villard, M-A. y Metzger, J. P. (2014). Beyond the fragmentation debate: a conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology*, 51, 309–18.
- Volenc, Z. M. y Dobson, A. P. (2020). Conservation value of small reserves. *Conservation Biology*, 34, 66–79.
- Watling, J. I., Arroyo-Rodríguez, V., Pfeifer, M., Baeten, L., Banks-Leite, C., Cisneros, L. M. et al. (2020). Support for the habitat amount hypothesis from a global synthesis of species density studies. *Ecology Letters*, 23, 674–681.

Wies, G., Arzeta, S. N. y Martínez-Ramos, M. (2021). Critical ecological thresholds for conservation of tropical rainforest in Human Modified Landscapes. *Biological Conservation*, 255, 109023.

Wintle, B. A., Kujala, H., Whitehead, A., Cameron, A., Veloz, A., Kukkala, A. et al. (2019). Global synthesis of conservation studies reveals the importance of small habitat patches for biodiversity. *PNAS*, 116, 909–914.