



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

Diversidad funcional de plantas en un paisaje
agropecuario del trópico húmedo:
Implicaciones en procesos de regeneración y
mantenimiento de funciones ecosistémicas

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A :

José Antonio Sierra Huelsz

DIRECTOR DE TESIS:

DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ

MORELIA, MICHOACÁN

ENERO, 2010



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

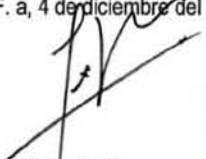
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de octubre del 2009, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno **Sierra Huelsz José Antonio** con número de cuenta **400016447** con la tesis titulada: **"Diversidad funcional de plantas en un paisaje agropecuario del trópico húmedo: Implicaciones en procesos de regeneración y mantenimiento de funciones ecosistémicas"** bajo la dirección del Dr. **Horacio Armando Paz Hernández**.

Presidente:	Dr. Guillermo Ibarra Manríquez
Vocal:	Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo
Secretario:	Dr. Horacio Armando Paz Hernández
Suplente:	Dra. Cristina Martínez-Garza
Suplente:	Dr. Alejandro Velázquez Montes

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 4 de diciembre del 2009



Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

AGRADECIMIENTOS:

Al Posgrado de Ciencias Biológicas por todas las facilidades para desarrollar este trabajo.

Al Centro de Investigaciones en Ecosistemas por ser el espacio que me nutrió durante este proceso.

Al Consejo Nacional de Ciencia y tecnología por la beca recibida en el período 2008-I a 2009-II.

Por su apoyo y asesoría a los miembros de mi comité tutorial y sinodales: Dr. Horacio Armando Paz Hernández, Guillermo Ibarra Manríquez, José Alejandro Velásquez Montes, Jorge Arturo Meave del Castillo y Cristina Martínez Garza.

Este trabajo se realizó con recursos y dentro del marco del Macroproyecto UNAM: *Productividad sostenible de los hatos de cría en pastoreo*.

Al Campo Experimental Las Margaritas del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias por las facilidades para trabajar en sus terrenos.

¡MUCHAS GRACIAS!

A Horacio Paz por apoyarme y contagiarme de ecología funcional y muchas otras curiosidades de la vida con sus debrayes y largas pláticas.

A Guillermo Ibarra por su asesoría constante y por compartirme su pasión por la vegetación.

A Jorge Meave por su apoyo y confianza, además de sus comentarios y correcciones que me permitieron escribir en español esta tesis.

A Alejandro Velásquez por sus .

A Cristina Martínez por su excelente disposición y sus comentarios.

Con una sonrisa compartiendo todo el monte, a mi maestro Braulio Gómez Chagala.

A los compas y amigos con los que compartí Las Margaras, Nahù, Yonna, Lupita, Sylvia, Jean, Jocelyn y Pachi.

A todos los que con su apoyo logístico y disposición hicieron más leve el laberinto administrativo y tecnológico, muy especialmente a Dolores, Heberto, Atzimba, Alberto.

A la hospitalidad del Hotel Don Manuel especialmente en los días de lluvia.





A mí mamá por su abrazo constante. A mi papá por su enorme cariño y apoyo total.

A la Mane por ser mi amor, cómplice y porra. Por la aventura de compartir un jardín.

Quisiera compartir con mis hermanos y amigos esta chamba como si fuera una canción o un banquete, estos años de cerro y laboratorio, de despedidas y mezcal, de distancias y cercanías. A todos ustedes y a los que la desmemoria me arrebató, los abrazos de cariño con tajadas de ecología funcional. Lai, Emiliano, Aletz, Javis, Ny, Ads, Ana, Paula, Memo, Abril, Dobs, Mai y Dom Primitivo. A los compañeros, amigos y carnales con los que compartí chamba, chela, cerro y tortas ahogadas, Güilis, Rojo, Jorge, Yonna, Nahú, Nuria, Claudia, Iván David, Iván Chirino, Adriana, Arturo, Néstor, Fabi, Pachi, Jocelyn, Rodrigo, Leonardo, Chino, José Luis, Ximena, Ana Isabel, Elisa y los que me faltan.

A la familia de siempre a mí Abue y a Titos, a mis tíos y primos todos. Raúl y Louise, la familia y sus nuevas versiones.

A los de la Peña Domene, por su hija, los abrazos y el tequila.

ÍNDICE

RESUMEN.....	¡Error! Marcador no definido.
ABSTRACT	¡Error! Marcador no definido.
1. INTRODUCCIÓN	¡Error! Marcador no definido.
2. MÉTODOS.....	¡Error! Marcador no definido.
2.1 Sitio de estudio	¡Error! Marcador no definido.
2.2 Censo de vegetación	¡Error! Marcador no definido.
2.3 Elección de las especies	¡Error! Marcador no definido.
2.4 Atributos funcionales	¡Error! Marcador no definido.
2.5 Indicadores de la diversidad funcional en el paisaje	¡Error! Marcador no definido.
2.6 Manejo y topoforma como ejes de diferenciación funcional	¡Error! Marcador no definido.
2.6.1 Análisis univariados	¡Error! Marcador no definido.
2.6.2 Análisis multivariados	¡Error! Marcador no definido.
2.6.3 Diversidad funcional	¡Error! Marcador no definido.
3. RESULTADOS.....	¡Error! Marcador no definido.
3.1 Perfiles funcionales	¡Error! Marcador no definido.
3.1.1 Altura máxima	¡Error! Marcador no definido.
3.1.2 Formas de crecimiento	¡Error! Marcador no definido.
3.1.3 Área foliar específica	¡Error! Marcador no definido.
3.1.4 Densidad de madera	¡Error! Marcador no definido.
3.1.5 Volumen de semilla	¡Error! Marcador no definido.
3.1.6 Agentes potenciales de dispersión	¡Error! Marcador no definido.
3.1.7 Agentes potenciales de polinización.	¡Error! Marcador no definido.
3.2 Respuesta de los atributos a la variación topográfica y de intervención antrópica	¡Error! Marcador no definido.
3.3 Variación de las funciones ecosistémicas en el paisaje: una aproximación	¡Error! Marcador no definido.
3.4 Efecto de la intervención antrópica sobre la diversidad funcional	¡Error! Marcador no definido.
4. DISCUSIÓN.....	¡Error! Marcador no definido.
4.1 Intensidad de intervención antrópica y topoforma como ejes de variación funcional: implicaciones en los procesos ecosistémicos	¡Error! Marcador no definido.
4.2 Interacción de la intensidad de intervención antrópica con la topoforma	¡Error! Marcador no definido.
4.3 Consecuencias funcionales de la pérdida de una especie dominante	¡Error! Marcador no definido.

4.4	Recursos y disturbio: ejes ortogonales de variación funcional	¡Error! Marcador no definido.
4.5	Efecto de la intervención antrópica sobre la diversidad funcional	¡Error! Marcador no definido.
4.6	Consideraciones finales	¡Error! Marcador no definido.
5.	LITERATURA CITADA	¡Error! Marcador no definido.
ANEXO I	LISTA DE ESPECIES EVALUADAS.....	¡Error! Marcador no definido.
ANEXO II	MEDICIÓN DE ATRIBUTOS FUNCIONALES.....	¡Error! Marcador no definido.

RESUMEN

La diversidad funcional, *i.e.* el tipo, el intervalo y la abundancia relativa de los atributos funcionales presentes en una comunidad, ha sido reconocida como uno de los factores determinantes del funcionamiento ecosistémico. Además, es clave para mantener y restaurar procesos y servicios ecosistémicos en paisajes altamente manejados por el humano. Sin embargo, los patrones de diversidad funcional y el valor potencial de las diferentes comunidades en paisajes manejados, especialmente en los trópicos son aún poco entendidos.

Se evaluó la diversidad funcional de las plantas leñosas con mayor importancia estructural en Las Margaritas, un paisaje agropecuario tropical en el nororiente del estado de Puebla, México. Se evaluaron 113 especies en 108 parcelas (1.08 ha en total) representativas de las seis unidades de manejo más comunes en el paisaje (1. pastizal lechero, 2. pastizal cárnico, 3. pastizal doble propósito, 4. bosque secundario joven, 5. bosque secundario viejo y 6. bosque maduro) y sus variantes en tres topoformas (valle, ladera y cima). Para cada especie se obtuvieron atributos funcionales indicadores del potencial regenerativo, de la capacidad de ciclaje de nutrientes y de la oferta de alimento para animales polinizadores y dispersores. Se evaluó el efecto de la intensidad de intervención antropogénica y la posición topográfica sobre los valores funcionales característicos y el efecto de la primera sobre la diversidad funcional de la vegetación. Los patrones funcionales en el paisaje se describieron mediante

índices de diversidad y perfiles funcionales y se analizaron mediante análisis de ordenación y pruebas de hipótesis multivariadas.

El valor funcional potencial de cada parche de vegetación dependió de cuales procesos ecosistémicos fueron considerados. La mayoría de los atributos covariaron únicamente con la intensidad de intervención antrópica y los atributos que respondieron a la topografía sólo lo hicieron cuando la intensidad de intervención antrópica fue baja. Esto sugiere que a la escala estudiada, el manejo es un factor de homogeneización funcional. Por otra parte, cabe mencionarse que ciertas unidades de manejo localizadas en determinadas posiciones topográficas, presentan perfiles funcionales únicos que les confieren un valor funcional importante. Ejemplo de ello son los bosques secundarios viejos localizados en valles, mismos que se destacan por su potencial para producir material vegetal de rápida descomposición y para mantener poblaciones de mamíferos y murciélagos dispersores.

La diversidad funcional varió a lo largo del eje de intervención antrópica, aunque no de manera similar para todos los atributos considerados. La mayor parte de ellos (*i.e.* atributos vegetativos y tamaño de semilla) presentaron los valores más altos de diversidad funcional a niveles intermedios de intervención antrópica (*i.e.* bosque secundario viejo). Sin embargo, para los agentes potenciales de polinización y dispersión la mayor diversidad funcional se presentó en el nivel más bajo de intervención antrópica (*i.e.* bosque maduro). Además, se mostró que la variación funcional presente en pastizales y bosques secundarios es en ciertos aspectos similar a la detectada en bosques maduros, y por tanto es

susceptible de manejo para mantener y recuperar, en tiempos relativamente cortos, ciertas funciones ecosistémicas que ofrecen los bosques maduros

ABSTRACT

Functional Diversity (FD) of functional traits presents in a given community *i.e., the type, the range, and the relative abundance*, has been recognized as one of the major factors influencing the ecosystems function. Plant FD has been considered key for maintaining and restoring ecosystem processes and services in human dominated landscapes. Nevertheless FD patterns and the potential value of different plant communities in managed landscapes are still poorly understood especially for the tropics.

Woody plant FD was assessed for the structurally most important plants in Las Margaritas, a cattle ranching dominated tropical landscape in State of Puebla, Mexico. Functional traits for 113 species from 108 plots (1.08 ha) representing six vegetation management units: dairy cattle pastures, dual-purpose cattle pastures, beef cattle pastures, young secondary forest, old secondary forest and mature forest. These management units represent two environmental gradients one for anthropic intervention intensity and another for topographic position. For each species the plant functional traits related to regeneration potential, nutrient cycling, pollinators and dispersers maintenance were measured. Landscape functional patterns were described with diversity indexes and functional profiles, and analyzed using ordination analysis and multivariate hypothesis tests. Anthropic intervention intensity and topographic effects on functional diversity and characteristic functional values were assessed.

Potential functional value of a specific patch of vegetation depends on which ecosystem process is considered. Most plant functional traits covaried with anthropic intervention intensity, and those traits that responded to topography, respond only in the most pristine environments, indicating that management at this scale as a driver of functional homogenization. Furthermore, some management units located in certain topographic positions present unique functional profiles giving them an important functional value. For example old secondary forests located on the base of valleys stand out for their production of highly decomposable vegetal materials and their potential for maintaining mammal and chiropterans dispersers.

Functional diversity varied across anthropic intervention gradient, but its effect differed between traits. For most functional traits (*i.e.* vegetative traits and seed volume) highest functional diversity was observed at intermediate anthropic intervention levels (*i.e.* old successional forests). Nevertheless, for dispersal and pollination agents, old growth forest displayed the highest functional diversity.

Pastures and secondary forest showed a functional variation that was similar to old growth forest, indicating a high potential for recovering and maintaining, in a short term basis, many of the old growth forest ecosystemic functions.

1. INTRODUCCIÓN

El papel negativo de la ganadería como causa de la deforestación en los trópicos, la degradación de suelos y en el ciclo del agua, así como fuente de gases de efecto invernadero ha sido ampliamente reconocido (Asner *et al.*, 2004; Barbier & Burgess, 1996; Johnson & Johnson, 1995; McGrath *et al.*, 2001; Palm *et al.*, 2007), y es hasta hace poco que se ha comenzado a considerar el potencial para la conservación que ofrecen los paisajes agropecuarios (Cassman & Wood, 2005; Chazdon, 2008; Harvey *et al.*, 2008). La creciente demanda de productos de origen animal en México y en el mundo (Blake & Nicholson, 2004; Delgado *et al.*, 2001; Salazar Adams *et al.*, 2006), y los millones de familias rurales que dependen de la ganadería para su sustento, hacen necesaria la búsqueda de nuevas formas de llevar a cabo la actividad ganadera de manera que los procesos ecosistémicos y productivos puedan mantenerse a largo plazo (Magaña Monforte *et al.*, 2006; Tilman *et al.*, 2002).

Un primer paso para poder diseñar formas más sostenibles de manejar los sistemas productivos agropecuarios tropicales es conocer su potencial para el mantenimiento de los servicios ecosistémicos que estos proveen (Díaz *et al.*, 2007a; Petchey & Gaston, 2006). En este estudio se busca caracterizar los patrones de la diversidad funcional de la vegetación leñosa presente en un paisaje ganadero tropical húmedo y, con base en éstos, hacer inferencias sobre su valor potencial para el mantenimiento de procesos ecosistémicos (Díaz *et al.*, 2007a).

La sostenibilidad de un paisaje agropecuario depende en gran medida de la capacidad de la vegetación para regenerarse y restituir el suelo (Szott *et al.*, 1999). Aunque el conjunto de la vegetación participa en los procesos

ecosistémicos, la contribución de las especies no es la misma, pues depende de las características ecológicas, fisiológicas y morfológicas que determinan tanto la estrategia de uso de los recursos de la planta en el ecosistema, como su respuesta a la perturbación (Lavorel *et al.*, 2007). En este contexto, la ecología funcional busca predecir la respuesta de las especies al ambiente y los efectos diferenciales de estas sobre el funcionamiento ecosistémico. Esto es buscado a través de los atributos morfológicos, fisiológicos, bioquímicos, reproductivos y demográficos de cada especie o grupos de especies (Lavorel *et al.*, 2007). Se ha demostrado la relación que tienen atributos morfofisiológicos de fácil medición con funciones ecosistémicas relevantes como el potencial regenerativo de la vegetación o el reciclaje de nutrientes (Díaz & Cabido, 2001; Díaz *et al.*, 2004; Poorter *et al.*, 2008). Ejemplo de ello es el área foliar específica (AFE), atributo que relaciona el área fotosintéticamente activa de la hoja con la masa seca invertida en ésta (Wright *et al.*, 2004). Especies con alto valor de AFE en sus hojas presentan tasas más altas tanto de fotosíntesis por unidad de masa foliar como de crecimiento total de las plantas (Martínez-Garza *et al.*, 2005; Reich *et al.*, 1998; Wright *et al.*, 2004; Wright & Westoby, 1999). El AFE está relacionada también con las propiedades físicas y químicas de la hoja (*i.e.* dureza, contenido de lignina, y contenido de N) de manera que es posible decir que en general las hojas con un AFE pequeña, tienen un menor contenido de nutrientes, son menos apetecibles y tardarán más tiempo en degradarse que las de AFE grande (Garnier *et al.*, 2004; Wright *et al.*, 2004). Es así como el AFE, un atributo que puede ser medido para un número grande de especies, puede utilizarse como un indicador grueso de la velocidad de crecimiento de las plantas de cada especie, y además de la

contribución diferencial de estas en los procesos ecosistémicos como el reciclaje de nutrientes en el suelo o el potencial de éstas para ser consumidas por el ganado.

La densidad específica de la madera (DM) es otro atributo funcional de gran interés, el cual es indicador de la respuesta de las especies leñosas al ambiente, tales como las tasas de crecimiento y mortalidad, la resistencia a patógenos y a sequía (Augspurger & Kelly, 1984; Hacke *et al.*, 2001; Poorter *et al.*, 2008) y a la vez, es indicadora de la velocidad de descomposición y de la calidad de materiales aportados al suelo orgánico (Chambers *et al.*, 2001). Las especies con maderas ligeras con bajo contenido de ligninas, tienen troncos y ramas que se descomponen más rápidamente, por lo que tienen una contribución mayor al reciclaje de nutrientes en el suelo y menor como a los almacenes de carbono (Baker *et al.*, 2004; Chambers *et al.*, 2001; Muller-Landau, 2004).

Por su parte, los síndromes de dispersión de cada especie indican el potencial que esta tiene para colonizar nuevos sitios, y de la oferta potencial de alimento que las plantas ofrecen a los animales dispersores (Mayfield *et al.*, 2006; Seidler & Plotkin, 2006).

En principio, el papel funcional de un parche de vegetación en el mantenimiento de algún proceso ecosistémico particular podría inferirse a partir de los atributos funcionales que presentan las especies que lo componen, así como de sus abundancias relativas. Así, para un atributo funcional dado, es posible construir un perfil funcional característico de cada parche de vegetación presente en el paisaje, como la distribución de frecuencias de las diferentes categorías funcionales del atributo. La diversidad funcional es una propiedad emergente de la

comunidad que describe la variación de los atributos en el perfil funcional de la comunidad. La variación y la abundancia relativa de los atributos funcionales presentes en la comunidad se consideran como los elementos principales que describen la diversidad funcional y se describen a continuación (Díaz *et al.*, 2007a; Mason *et al.*, 2005). La variación de los atributos funcionales se refiere, para el caso de aquellos que son variables categóricas, a la gama de estados que pueden presentar el atributo, e.g. los diferentes síndromes de polinización presentes en una comunidad. Para los atributos que medibles como variables continuas, la variación se refiere a la amplitud del intervalo que éstos presentan. La abundancia relativa de los atributos funcionales en la comunidad se puede medir ya sea como la proporción de especies, de biomasa, de individuos o de la importancia estructural de la comunidad que se presentan en cada categoría para un atributo. En este contexto, se considera como un perfil funcional, a la descripción numérica o gráfica de la variación de los atributos funcionales y la abundancia relativa de cada una de sus categorías (figura 1). En este estudio se describe el valor funcional potencial de los parches de vegetación con base en dos parámetros de su perfil funcional; el valor del atributo o atributos más frecuentes (valor de tendencia central) y la diversidad funcional estimada a partir de índices de diversidad.

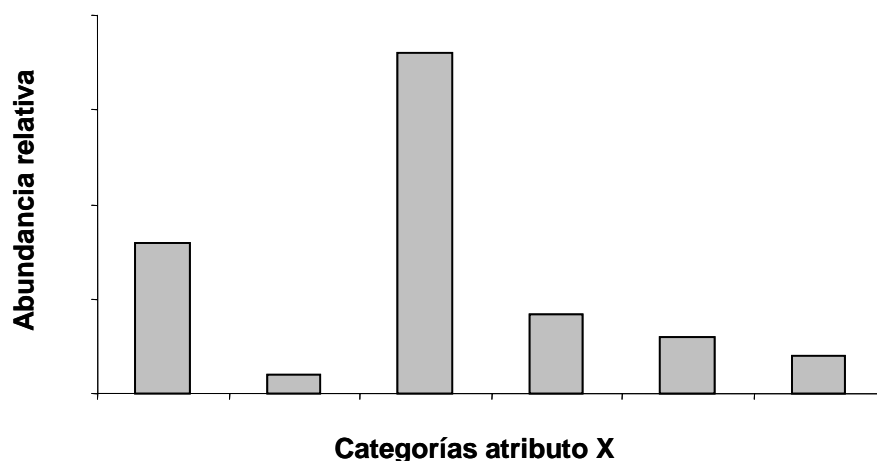


Figura. 1. Perfil funcional en el que se muestra la distribución de las distintas clases de un atributo funcional hipotético. El eje y representa alguna medida de abundancia relativa a las especies, los individuos, la biomasa o el valor de importancia estructural presentes en cada categoría del atributo (representado en el eje x).

En el mosaico espacial del paisaje los patrones de diversidad funcional están determinados principalmente por la geomorfología, los suelos y el tipo de manejo (Finegan *et al.*, 2009). La disponibilidad de recursos y el régimen de disturbio se han planteado como ejes ortogonales causantes de la variación funcional (Grime, 1979; Westoby, 1998). Para estudiar el espacio funcional dado por la respuesta a la disponibilidad de recursos y las estrategias ante el disturbio, se han planteado dos enfoques principales, uno en el que en pos de simplificar y poder manejar la vegetación se agrupan las especies con respuestas y efectos similares en grupos funcionales (Lavorel & Garnier, 2002); y un segundo que es el utilizado en este trabajo, en el que se busca entender la distribución continua de las especies a lo largo de gradientes contínuos y con ello entender la covariación de los atributos funcionales con estos ejes (Díaz *et al.*, 2007a) .

Entender como las variables físicas y el manejo determinan los patrones de diversidad funcional puede permitir el modelaje de los procesos ecosistémicos y con ello construir herramientas para la toma de decisiones de manejo que maximicen los servicios ecosistémicos que ofrecen los paisajes agropecuarios. A pesar del potencial que esta aproximación tiene, existen muy pocos estudios en la literatura que exploren el papel de los factores abióticos y del manejo sobre los diferentes componentes de la diversidad funcional (Díaz *et al.*, 2007a). Dentro de la investigación sobre los determinantes de la diversidad funcional en paisajes tropicales la fragmentación ha sido uno de los factores más estudiados, con ésta se ha registrado un descenso de la diversidad funcional y cambios en la importancia relativa de distintos grupos de dispersores y polinizadores (Girao *et al.*, 2007; Metzger, 2000; Michalski *et al.*, 2007; Santos *et al.*, 2008; Tabarelli *et al.*, 1999). Así mismo, se ha observado cómo el aprovechamiento forestal ha reduce la importancia de grupos de especies con maderas densas y semillas grandes (Salgado-Negret, 2007; Verburg & van Eijk-Bos, 2003). De manera contrastante con los trabajos antes referidos, en los que se evalúa la diversidad funcional arbórea, al comparar los síndromes de polinización y dispersión de las hierbas entre bosques y áreas deforestadas, Mayfield *et al.*, (2006) encontró niveles similares de riqueza funcional.

En los paisajes tropicales el efecto del manejo en la diversidad funcional es poco conocido, especialmente para los paisajes agropecuarios. En éstos se desconocen, por ejemplo, los efectos de la intensidad del pastoreo sobre la diversidad funcional vegetal, los cuales han sido evaluado en regiones templadas y semiáridas (Díaz *et al.*, 2007b). Sin embargo, aún menos estudiados son los

efectos, a escala de paisaje o de sitio, de las variables físicas sobre la diversidad funcional en paisajes tropicales. El efecto más estudiado quizás sea el de la calidad del suelo y en menor medida la topografía (Kraft *et al.*, 2008; Sungpalee *et al.*, 2009).

A pesar de los avances conceptuales y de algunos datos empíricos (Díaz *et al.*, 2007a), el conocimiento sobre los factores de variación funcional en el paisaje es aún superficial. Especialmente en sistemas tropicales manejados, en los que se desconoce el efecto de la interacción entre el manejo y las variables físicas sobre la diversidad funcional vegetal. En otros sistemas la evidencia indica que el manejo afecta particularmente a las especies especialistas de hábitat, resultando en la homogenización biológica y posiblemente funcional al interior de las comunidades más intensamente manejadas a lo largo de los gradientes físicos (Mabry & Fraterrigo, 2009; Olden *et al.*, 2004; Vellend *et al.*, 2007). Esto ha sido interpretado como un cambio en los factores que determinan el ensamblaje de las comunidades, mientras en aquellas altamente manejadas la capacidad de las especies de dispersarse es lo principal, en comunidades más estables, lo son la tolerancia y la capacidad competitiva de las especies a los ambientes abióticos particulares (Vellend *et al.*, 2007).

El estudio de los patrones de la diversidad funcional impone un reto especialmente grande en paisajes con una matriz vegetal heterogénea y una alta diversidad biológica, como es el caso de la mayoría de los paisajes ganaderos mesoamericanos. En este contexto, el presente estudio busca explorar la importancia potencial de las distintas unidades del paisaje en el mantenimiento de los procesos ecológicos en un paisaje agropecuario del trópico húmedo,

respondiendo las siguientes preguntas: (1) ¿Cómo varían los atributos funcionales a lo largo de los gradientes topográficos y de intervención antrópica? (2) ¿Cuál es la importancia de la topografía como eje de variación funcional a lo largo de un gradiente de intensidad de manejo? (3) ¿Cómo varía el potencial de distintos procesos ecosistémicos a lo largo de los gradientes topográficos y de manejo cuando éste es inferido a partir de atributos funcionales?, y ¿cuál es la importancia potencial de las unidades del paisaje en el mantenimiento de procesos ecosistémicos? (4) ¿Qué efecto tiene la intensidad de intervención antrópica sobre la diversidad funcional?

El aumento del disturbio el cual está asociado a la intensidad de intervención antrópica, se predice esté asociado con estrategias relacionadas con una alta dispersabilidad (*i.e.* semillas pequeñas), ciclos de vida cortos (*i.e.* plantas de alturas máximas pequeñas y maderas poco densas). Se espera que en lugares con mayor disponibilidad de recursos (tales como los valles) sean más comunes estrategias funcionales relacionadas con altas tasas de crecimiento y mayor tasa de descomposición e incorporación de nutrientes al suelo, *e.g.* baja densidad de madera, AFE grande y mayores alturas máximas.

En la literatura se ha planteado que en áreas sujetas a altos niveles de disturbio la presencia de las especies depende de la capacidad de estas para dispersarse y llegar al sitio, mientras que en comunidades con niveles bajos de disturbio el ensamblaje comunitario dependerá en mayor medida de las tolerancias y habilidades competitivas de éstas (Vellend *et al.*, 2007). En concordancia con esta idea se espera que en Las Margaritas la importancia de la topoforma como

eje de diferenciación funcional disminuya con la intensidad de intervención antrópica.

Se predice que la menor diversidad funcional se presente en los sitios con mayor intensidad de intervención antrópica, donde las estrategias funcionales estén muy limitadas a especies con alta dispensabilidad y rápido crecimiento. En la literatura existen dos clases de evidencias: la primera que sugiere que la mayor diversidad funcional podría encontrarse a niveles intermedios de intervención antrópica y la segunda que indicaría una mayor diversidad funcional hacia niveles bajos de intervención antrópica. La primer clase de evidencia está asociada a la teoría del disturbio intermedio, según la cual la mayor diversidad funcional se podría presentar a niveles intermedios de disturbio, donde pueden coexistir estrategias funcionales típicas tanto de bosques primarios como de etapas tempranas de la sucesión (Connell, 1978; Molino & Sabatier, 2001). La segunda clase corresponde a aquella literatura en la que se ha reportado la mayor diversidad de funcional en los bosques maduros (Chazdon *et al.*, 2003).

2. MÉTODOS

2.1 Sitio de estudio

El Campo Experimental Las Margaritas (de aquí en adelante Las Margaritas) perteneciente al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Pecuarias, fue establecido en 1969 con el fin de desarrollar y transferir tecnología ganadera adaptada al trópico húmedo mexicano (INIFAP, 2004). Las Margaritas tiene una superficie de 2,523 ha, se localiza en el noreste del estado de Puebla, próximo a la colindancia con el estado de Veracruz a aproximadamente 50 km de las costas del Golfo de México (figura 2a (INIFAP *et al.*, 1990). Las Margaritas se encuentra en el declive del Golfo de México dentro del extremo nororiental del Eje Neovolcánico, en el piedemonte inferior de la Sierra de Chiconquiaco y está dominado por lomeríos de toba con un declive en dirección sur-norte abarcando un gradiente altitudinal de 350 a 700 msnm (INEGI, 2000).

Las Margaritas es atravesada por dos corrientes de agua principales: el Río Cedro Viejo y el Río Solteros, el primero es afluente del Río Tecolutla, mientras que el segundo desemboca en el Golfo de México (INEGI, 2000). El clima en el área se clasifica como semicálido húmedo con lluvias todo el año y precipitación invernal menor al 18% (figura 2b) (García, 1988). Las rocas del área, lutitas y areniscas principalmente, son resultado de procesos vulcano sedimentarios del Paleoceno (INEGI, 2000). En Las Margaritas dominan los suelos fuertemente ácidos (pH 4.5 a 5.1), con texturas arenoso-franco (Durán-Murrieta, datos sin publicar).

La vegetación natural más extendida en Las Margaritas es el bosque tropical perennifolio, el cual actualmente está muy fragmentado. Los remanentes de esta vegetación tienen un dosel de ca. 25 m de altura y árboles emergentes de hasta 40 m, y están dominados por *Matudaea trinervia*, *Cymbopetalum baillonii*, *Guatteria amplifolia*, *Alchornea latifolia* y *Dussia mexicana*; y (Ibarra-Manríquez *et al.*, datos no publicados).

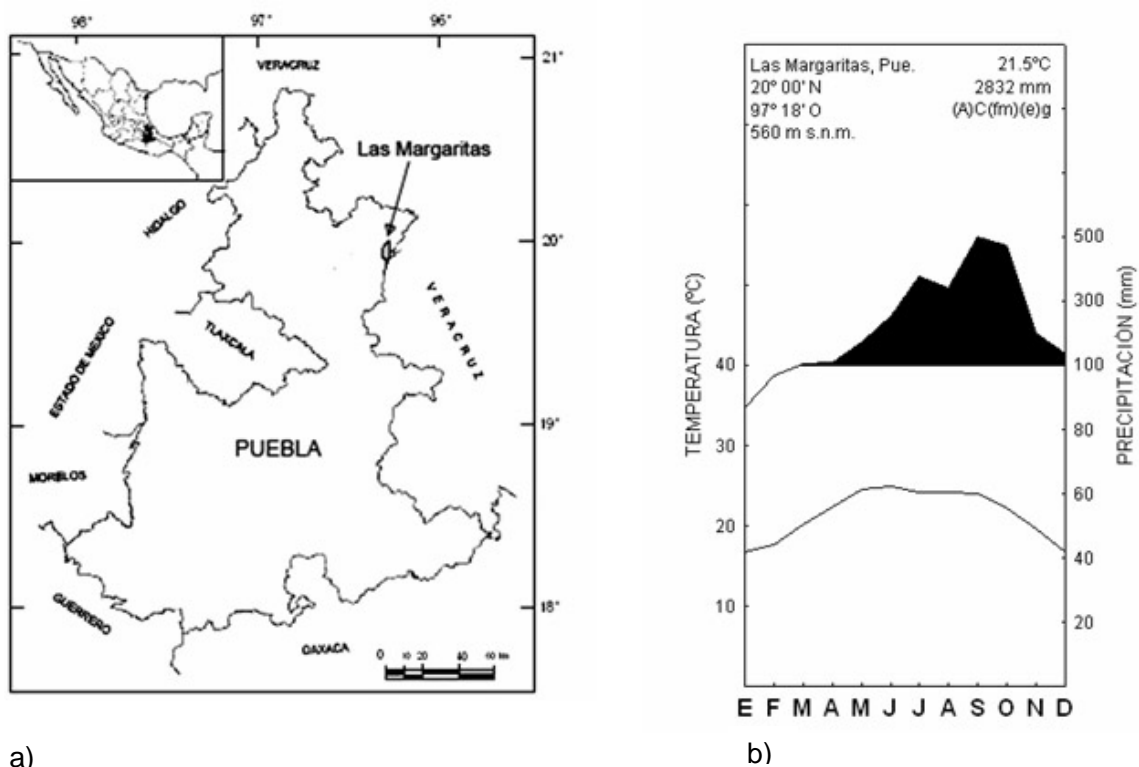


Figura 2. a) Localización de Las Margaritas en Puebla y en México (modificado de (Ramírez-Pulido *et al.*, 2005). b) Diagrama ombrotérmico de Las Margaritas (INIFAP, datos no publicados).

Las Margaritas está dividida en tres tipos de unidades de manejo de pastizales dedicados a la ganadería bovina extensiva, especializados cada uno en

la producción de ganado lechero, cárnico y doble propósito (INIFAP, 2004). Dentro de esta matriz ganadera, existen pequeños fragmentos de bosque maduro (1-50 ha), de los cuales sólo seis fragmentos son mayores a 10 ha. En años recientes debido a la falta de presupuesto para su mantenimiento, gran parte de las áreas cubiertas por pastizales han sido abandonadas y cubiertas por bosques secundarios que en la actualidad tienen de 3 a 30 años de edad (R. Calderón & Juárez-Lagunes, com pers.). Los pastizales lechero, doble propósito y cárnico, forman un gradiente de intensidad de intervención antrópica dado por la intensidad de pastoreo, el uso de agroquímicos, el control mecánico de malezas: Así mismo los pastizales, el bosque secundario joven, el bosque secundario viejo y el bosque maduro conforman un gradiente más amplio de intensidad de manejo donde también varía el tiempo de abandono de la parcela (Tabla 1).

Los lomeríos de baja altura que dominan el paisaje de Las Margaritas constituyen gradientes naturales de recursos, en los que el agua y los nutrientes del suelo aumentan conforme se desciende de las cimas hacia los valles. De esta manera, la intensidad de intervención antrópica y el gradiente de recursos a lo largo de la topoforma forman dos ejes a lo largo de los cuales evaluar los atributos y la diversidad funcional.

Tabla 1. Unidades de manejo de la vegetación en el campo experimental Las Margaritas. El números de + indica la mayor intensidad de la actividad y 0 indica actividad nula. La intensidad de pastoreo se refiere al número de unidades animal (AU) por hectárea que en promedio pastan en cada unidad de manejo. Unidad animal se refiere a una vaca de 450 kg de peso vivo con o sin becerro al pie (Scarnecchia, 1985)

	Pastizal lechero	Pastizal Doble propósito	Pastizal cárnico	Bosque secundario Joven	Bosque secundario Viejo	Bosque Maduro
Intensidad pastoreo (AU)	2.5	1.75	1	>0	>0	~0
Herbicidas	+++	++	+	0	0	0
Remoción mecánica	+++	++	+	0	0	0
Fertilizantes químicos	+++	++	+	0	0	0
Abandono (años)	0	0	0 – 1	2 – 8	12 – 30	> 100

2.2 Censo de vegetación

Entre febrero y julio de 2008 se realizó un censo de la vegetación leñosa en una superficie de 1.08 ha distribuidas en 108 parcelas de 50 x 2 m (Ibarra-Manríquez *et al.*, datos no publicados). En cada parcela se midieron todos los individuos con tallos leñosos (incluyendo lianas) ≥ 2.5 cm D.A.P. (diámetro a la altura del pecho ~ 1.30 m) mientras que en la mitad de cada parcela (25 x 2 m) se midieron también los individuos con tallos leñosos ≥ 1 cm D.A.P.

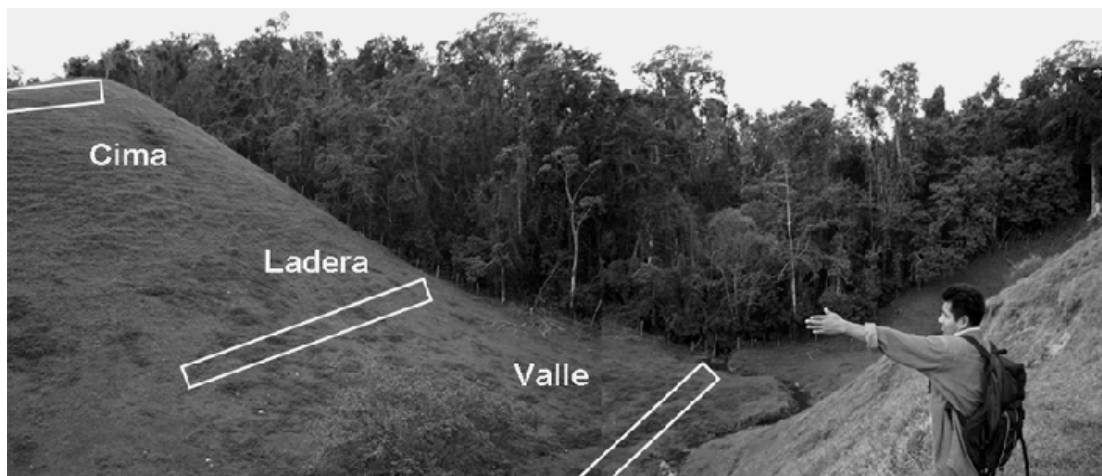


Figura 3. Esquema que representa el arreglo de los sitios de muestreo de la vegetación.

El censo de vegetación incluyó seis comunidades vegetales (llamadas de aquí en adelante unidades de manejo) que forman un eje de baja a alta intensidad de intervención antrópica. En orden de intensidad de intervención antrópica creciente unidades de manejo incluidas fueron: bosque maduro, bosque secundario viejo, bosque secundario joven, pastizal cárnico, pastizal doble propósito y pastizal lechero. Para cada unidad de manejo se muestrearon seis sitios, aunque se procuró maximizar la distancia entre sitios, la distancia mínima entre estos dependió de la ubicación espacial de las unidades de manejo, variando entre 250 a 600 m para los pastizales cárnicos y los bosques maduros respectivamente.

Con el fin de representar el gradiente de recursos dado por la topografía, los sitios fueron ubicados en colinas que tuviesen una diferencia de entre 20 y 60 m de altitud entre la superficie cumbre (cima de aquí en adelante) y el valle. En cada sitio se censaron tres parcelas distribuidas en catena representando tres topoformas: cima, ladera y valle (figura 3). Cada parcela de 2 x 50 m (100 m²) se

trazó paralelamente a las curvas de nivel. De esta forma se censaron 6 unidades de manejo, en 36 sitios y 108 parcelas en un área total de 1.08 ha.

En los análisis se codificaron las topoformas del 1 al 3, 1 para cimas (sitios con menor disponibilidad de recursos), 2 laderas y 3 los valles (sitios con mayor disponibilidad de recursos). Tomando en cuenta las categorías de intensidad de las diferentes intervenciones antrópicas (Tabla 1), a cada unidad de manejo se le asignó un valor ordinal de intensidad del 1 al 6; donde al bosque maduro se le asignó el valor mínimo de intervención antrópica (1) y al pastizal lechero el valor máximo (6).

2.3 Elección de las especies

Se acepta ampliamente la idea de que el funcionamiento ecosistémico depende principalmente de las especies estructuralmente más importantes en términos de biomasa y abundancia (Díaz *et al.*, 2007a; Pakeman & Quested, 2007; Violle *et al.*, 2007). Por ello, para evaluar la diversidad funcional de la comunidad en este trabajo se incluyó a las especies con los mayores valores de importancia estructural considerando tanto el número de individuos como el área basal ($IV = (\text{densidad relativa} + \text{área basal relativa})/2$) (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974). Se evaluaron los atributos funcionales de las 15 especies más importantes en cada uno de los 36 sitios y las 5 especies más importantes en cada una de las 108 parcelas, resultando 113 especies en total.

2.4 Atributos funcionales

En los análisis de los patrones de diversidad funcional en el paisaje se incluyeron atributos que en la literatura se han considerado indicadores de tres funciones ecosistémicas: potencial de regeneración de la vegetación, contribución potencial de materiales para el reciclaje de nutrientes y mantenimiento potencial de poblaciones animales (dispersores y polinizadores) (Tabla 3). Para cada una de las 113 especies más importantes se evaluó el área foliar específica (AFE), la altura máxima (Alt_{max}), el volumen de la semilla (V_{sem}), la densidad específica de madera (DM), y la forma de crecimiento (FC). Además, Y. Houard (Houard, 2008) obtuvo la mayoría de los datos de los agentes potenciales de dispersión y polinización basándose en fuentes bibliográficas o en sus síndromes aparentes (Van der Pijl, 1972). La obtención y medición de cada uno de los atributos funcionales se hizo siguiendo los lineamientos generales propuestos por (Cornelissen *et al.*, 2003), excepto para la densidad de la madera, para la cual se utilizaron los métodos desarrollados por (Chave, 2005) (para una descripción más detallada ver Anexo II).

Para evaluar el potencial de regeneración de la vegetación se incluyeron como indicadores el AFE, la DM, el V_{sem} y la Alt_{max} . Para evaluar el aporte potencial de materiales al reciclaje de nutrientes se incluyeron el AFE y la DM como indicadores. Para describir el potencial para mantener comunidades de polinizadores y dispersores se analizaron los perfiles de polinización y de dispersión de la vegetación.

2.5 Indicadores de la diversidad funcional en el paisaje

La descripción de los patrones de diversidad funcional en el paisaje se dividió en tres temas principales: (1) la caracterización de los perfiles funcionales de cada unidad de manejo; (2) la evaluación de la diferenciación funcional a lo largo de los ejes de manejo y de topografía, y la interacción entre estos; (3) así como la medición de la diversidad funcional con índices de diversidad convencionales en cada unidad de manejo. Para abordar estos temas, por cada atributo en cada parcela se obtuvieron dos insumos base: el perfil funcional y su media ponderada.

Tabla 3. Atributos funcionales medidos en este trabajo y procesos ecosistémicos de los que son indicadores, para una revisión ver (Lavorel *et al.*, 2007). Las flechas indican la dirección de la relación entre atributos y procesos, y las estrellas muestran asociación no direccional entre estos.

Proceso ecosistémico	Tasa crecimiento	Tasa supervivencia	Potencial dispersión	Tasa descomposición	Mantenimiento fauna
Atributo funcional					
Altura máxima	*				
Densidad madera	*	*		*	
Área foliar específica	*			*	
Volumen semilla		*	*		
Síndrome dispersión			*		*
Síndrome polinización					*

En primer lugar, se hizo una descripción cualitativa de los perfiles funcionales de cada unidad de manejo, en términos de su intervalo o gama de categorías presentes, así como su distribución por forma de crecimiento. En segundo lugar para los atributos con valores continuos, en cada parcela, se obtuvo una “media ponderada de la comunidad” (de aquí en adelante MPC, Diaz *et al.*, 2007, modificado de Violle *et al.*, 2007). Esta medida indica la contribución funcional promedio de las especies, ponderada por la importancia estructural de estas. La MPC se obtuvo mediante la siguiente fórmula:

$$MPC_j = \sum_{k=1}^{n_j} VIR_{k,j} \times A_{k,j}$$

donde n_j es el número de especies censadas en la muestra j , $VIR_{k,j}$ es el valor de importancia relativa de la especie k en la muestra j , y $A_{k,j}$ es el valor medio para la especie k en la comunidad j .

Para evitar que las diferencias de amplitud de los intervalos debidas a las distintas unidades de medición de las variables fueran lo que determinase los patrones multivariados, algunos atributos se transformaron y posteriormente todos fueron normalizados de manera que los valores estuviesen entre 0 y 1. El volumen de semilla se transformó $x' = \log_{10,000}(x+1)$ y la altura máxima se transformó $x' = \log_{10}(x+1)$.

2.6 Manejo y topografía como ejes de diferenciación funcional

2.6.1 Análisis univariados

Para conocer la variación de manera individual cada atributo funcional a lo largo de los gradientes topográficos y de intervención antrópica, se hicieron dos tipos de análisis. Por un lado, se exploraron las tendencias monotónicas utilizando correlaciones de Spearman entre el atributo funcional y los ejes de intensidad de intervención antrópica y topografía, y por otro lado, para determinar cuáles unidades ambientales (combinación entre unidades de manejo y topografía) destacan por sus valores funcionales, se realizaron análisis de varianza (ANDEVA) de una vía. En estos análisis, para las variables continuas (e.g. volumen de semilla) cada dato representó el valor del MPC por parcela por unidades ambientales (combinación entre unidades de manejo y topografía). Para la polinización y dispersión, los análisis se realizaron tomando como variable de respuesta al valor de importancia que presentó cada agente dispersor o polinizador en cada parcela (e.g. se analizó la correlación de la importancia de la dispersión por aves a lo largo de los gradientes ambientales y se comparó su importancia promedio entre parcelas de distintas unidades de manejo). Estos análisis se hicieron usando el paquete estadístico JMP 8.0 (SAS Institute, 2008).

2.6.2 Análisis multivariados

La variación del potencial de distintos procesos ecosistémicos, a lo largo de los gradientes topográficos y de intervención antrópica, así como la importancia potencial de las distintas unidades ambientales (combinación entre unidades de

manejo y topografía) en el mantenimiento de procesos ecosistémicos, se evaluó mediante atributos funcionales indicadores de cada proceso, utilizando análisis multivariados tanto de ordenación como de prueba de hipótesis.

Los análisis de ordenación NMDS (escalamiento multidimensional no métrico, en inglés *Non-metric Multidimensional Scaling*) (Mayfield *et al.*, 2006; Shepard, 1962), y PCA (Análisis de Componentes Principales, en inglés *Principal Component Analysis*) (Garnier *et al.*, 2004; Hotelling, 1933) permitieron la visualización de los patrones funcionales multivariados en el paisaje. Para realizar los NMDS y las pruebas de hipótesis, descritas más adelante se construyeron matrices de similitud entre unidades de muestreo.

Los análisis de ordenación se basaron en dos tipos de matrices de datos; la primera se hizo para variables continuas (e.g. DM) en la que para cada parcela se incluyeron valores de atributos funcionales indicadores de un proceso ecosistémico particular (*i.e.* potencial regenerativo y reciclaje de nutrientes). Dado que estas matrices no contenían celdas vacías, se utilizó el índice de *Bray-Curtis* (Bray & Curtis, 1957; Clarke & Gorley, 2006) para construir las matrices de similitud. El segundo tipo de matrices estuvo compuesto por los perfiles de agentes de dispersión y polinización, en la que cada celda representó el valor de importancia relativa de cada síndrome en cada parcela. Para la construcción de matrices de similitud a partir de éstas se utilizó el índice de distancias de *Manhattan*, el cual al contar las dobles ausencias como factor de similitud, se considera más apropiado para matrices donde varios agentes de dispersión o polinización pueden estar ausentes de la muestra y el número total de ceros en la matriz es importante (Clarke & Gorley, 2006).

Para probar la hipótesis de que la contribución potencial de cada unidad del paisaje a los diferentes procesos ecosistémicos varía tanto con el gradiente de intervención antrópica y la topoforma, se utilizaron dos tipos de aproximaciones. En la primera, se buscaron relaciones monotónicas entre las variables ambientales y el espacio funcional multivariado, mediante correlaciones univariadas de Spearman entre los puntajes (*scores*) de los dos primeros ejes del análisis de Componentes Principales y la topoforma y la intensidad de intervención antrópica como variables explicativas; este análisis se hizo con el programa JMP 8.0 (SAS Institute, 2008). En la segunda, se utilizaron análisis tipo MANOVA (análisis de varianza multivariado), para detectar patrones de diferenciación funcional asociados al ambiente que no presenten un comportamiento monotónico. Para ello se utilizó el análisis ANOSIM (del inglés *Analysis of Similarities*, rutina del paquete estadístico PRIMER-e v6 (Clarke & Gorley, 2006). el cual no requiere la normalidad multivariada ni esfericidad de los datos (a diferencia del MANOVA), ya que obtiene los valores de significancia estadística a partir de una rutina de remuestreo de los puntajes de las muestras por permutación (Clarke & Gorley, 2006).

El análisis ANOSIM da como resultado un valor del estadístico R y la significancia estadística P . El estadístico R es una medida de solapamiento multivariado entre nubes de puntos y sus valores van de 0 a 1, donde 0 representa un solapamiento total mientras que 1 es la diferenciación completa entre los conjuntos de datos. La diferenciación entre conjuntos de datos está determinada tanto por la posición en el espacio multivariado de cada conjunto de puntos como

por sus diferencias en la dispersión multivariada al interior de cada conjunto (Clarke & Gorley, 2006).

En este estudio se utilizó el análisis *ANOSIM* de dos vías para probar si existía un efecto significativo de la intervención antrópica o de la topografía en los espacios multivariados asociados a cada función ecosistémica (Clarke & Gorley, 2006). Posteriormente se evaluó la interacción entre la intensidad de intervención antrópica y la topografía, mediante la comparación cualitativa de los efectos de la topografía (*ANOSIM* de una vía) para cada nivel de intensidad antrópica.

2.6.3 Diversidad funcional

La diversidad funcional se evaluó mediante índices basados en la equitatividad entre clases al interior de los perfiles funcionales. Para cada sitio se midió la diversidad funcional utilizando los índices de Shannon basado en \ln y el índice D' de Simpson, ambos de uso común en la ecología. Para cada atributo, las clases dentro del atributo se utilizaron como análogo de las especies, y la suma del VIR de las especies dentro de cada clase se utilizó como análogo de la abundancia de las especies (en las evaluaciones convencionales). Para determinar la significancia de las diferencias de los valores H' entre todas las unidades de manejo y entre pares de estas, se realizaron análisis de varianza por permutaciones (PERMANOVA) basadas en una matriz de distancias de Manhattan (Clarke & Gorley, 2006).

3. RESULTADOS

En el censo de vegetación se registraron 184 especies de plantas leñosas, pertenecientes a 136 géneros y 68 familias. El número de especies varió entre las unidades de manejo, se registraron tres en los pastizales lecheros, 11 en los pastizales doble propósito, 10 en los pastizales cárnicos, 60 en los bosques secundarios jóvenes, 102 en los bosques secundarios viejos y 96 en los bosques maduros.

3.1 Perfiles funcionales

3.1.1 Altura máxima

Se registraron especies leñosas con Alt_{max} entre 1.3 y 40.5 m, además de los datos de lianas a las que no se les midió la altura. A lo largo del gradiente de intensidad de intervención antrópica se encontraron todas las categorías de Alt_{max} , sin embargo, la importancia relativa de las categorías de Alt_{max} varió a lo largo de este eje (figura 4.1). Por ejemplo, en los bosques secundarios y en los pastizales los valores de importancia estructural se concentraron en especies que alcanzan una de Alt_{max} 9.5 m, en los bosques maduros la mayor parte de la importancia estructural está concentrada en árboles grandes (en promedio tienen 32.75 m de Alt_{max}). En los bosques secundarios viejos la distribución de las clases de la Alt_{max} es más equitativa entre las clases (figura 4.1.b). Las formas de crecimiento también variaron en la amplitud de los intervalos de sus Alt_{max} , las de los árboles fueron de 5.5 a 40.5 m, las de los arbustos de 1.2 a 10 m, las de las palmas de 3 a 5 m, las de los helechos arborescentes de 6.5 m y las de los bambúes de 25 m.

3.1.2 Formas de crecimiento

La importancia relativa de las formas de crecimiento cambió a lo largo del eje de intensidad de intervención antrópica, pasando de una alta dominancia estructural de los árboles en los bosques maduros a una dominancia de arbustos en los bosques secundarios jóvenes y los pastizales, mientras que en los bosques secundarios viejos, los árboles comparten de su dominancia estructural con los arbustos. En lo que refiere a otras formas de crecimiento, las lianas estuvieron prácticamente ausentes en los pastizales y por el contrario presentaron su máxima importancia estructural en los bosques secundarios jóvenes, disminuyendo ésta hacia las comunidades menos manejadas. Las palmas de mayor importancia estructural son características del sotobosque, encontrándose únicamente en los bosques maduros y en bosques secundarios viejos. El crecimiento arborescente, representado principalmente por helechos, sólo se presentó en los bosques secundarios viejos y en los bosques maduros. La forma de crecimiento bambusoide estuvo presente en valles asociados a pequeñas corrientes de agua principalmente en bosques maduros o en otras comunidades como elemento remanente (figura 4.II).

3.1.3 Área foliar específica

Los valores promedio de AFE de las especies más importantes variaron entre 46 a 315 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$, y la mayor importancia estructural se encontró en área foliares específicas intermedias (la clase de 88 a 120 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ y la de 120 a 166 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$). Sin embargo, con el aumento de la intensidad de intervención antrópica, también se incrementó ligeramente el promedio y la moda del AFE. Los bosques

secundarios viejos tuvieron una mayor equitatividad a lo largo de las clases de AFE (figura 4.III.a). Las formas de crecimiento difirieron en la variación de sus áreas foliares, los arbustos presentaron el intervalo más amplio (70 a 315 cm g⁻²), seguido de los árboles (46 a 234 cm g⁻²), las lianas (77 a 241 cm g⁻²), las palmas (59 a 183 cm g⁻²), los helechos arborescentes (179 cm g⁻²) y los bambúes (150 cm g⁻²) (figura 4.III).

3.1.4 Densidad de madera

El intervalo de la DM para las especies más importantes fue de 0.18 a 0.80 g cm⁻³. No todas las formas de crecimiento tuvieron la misma variación en esta variable, los arbustos presentaron el intervalo más amplio (0.18 a 0.74 g cm⁻³), seguido de los árboles (0.36 a 0.80 g cm⁻³), las lianas (0.20 a 0.64 g cm⁻³), las palmas (0.36 a 0.54 g cm⁻³) y los helechos arborescentes (0.25 a 0.26 g cm⁻³). A lo largo del gradiente de intensidad de intervención antrópica estuvieron representadas todas las clases de DM excepto en los pastizales, donde las maderas más densas (de 0.69 a 0.80 g cm⁻³) estuvieron ausentes (figura 4.IV.d). Aunque el promedio de la densidad de la madera fue similar a lo largo de este gradiente, las clases modales variaron a lo largo de él, y la equitatividad de la distribución entre categorías también fue distinta. En la mayoría de las comunidades la clase de densidad 0.59 a 0.70 g cm⁻³ fue la más importante, excepto en los bosques secundarios viejos (donde lo fue la de 0.39 a 0.49 g cm⁻³), sin embargo en éstos la clase de mayor densidad (0.75 g cm⁻³) y la de menor (0.18 a 0.28 g cm⁻³) tuvieron una mayor importancia estructural que en el resto de las comunidades (figura 4.IV.b).

3.1.5 Volumen de semilla

El volumen de semilla fue el atributo que presentó una mayor amplitud en su intervalo variación de 1×10^{-7} a $8.2 \times 10^4 \text{ mm}^3$. Las semillas muy grandes ($> 1 \times 10^3 \text{ mm}^3$) estuvieron presentes únicamente en los bosques maduros y en los bosques secundarios viejos, y las clases de semillas medianas y semillas grandes ($>10 \text{ mm}^3$ y $> 1 \times 10^2 \text{ mm}^3$ respectivamente) aumentaron consistentemente al disminuir la intensidad de intervención antrópica, sin embargo, a lo largo de este gradiente las semillas pequeñas representaron siempre una parte importante del valor de importancia total (figura 4.V). La variación del volumen de semilla fue muy distinta entre las formas de crecimiento los árboles presentaron un intervalo de 0.32 a 81600 mm^3 , los arbustos de 0.04 a 664.77 mm^3 , las lianas de 0.61 a 264.34 mm^3 , las palmas de 263.25 a 8181.25 mm^3 , los helechos arborescentes de $1 \times 10^{-7} \text{ mm}^3$ y el bambú de 849.40 mm^3 .

3.1.6 Agentes potenciales de dispersión

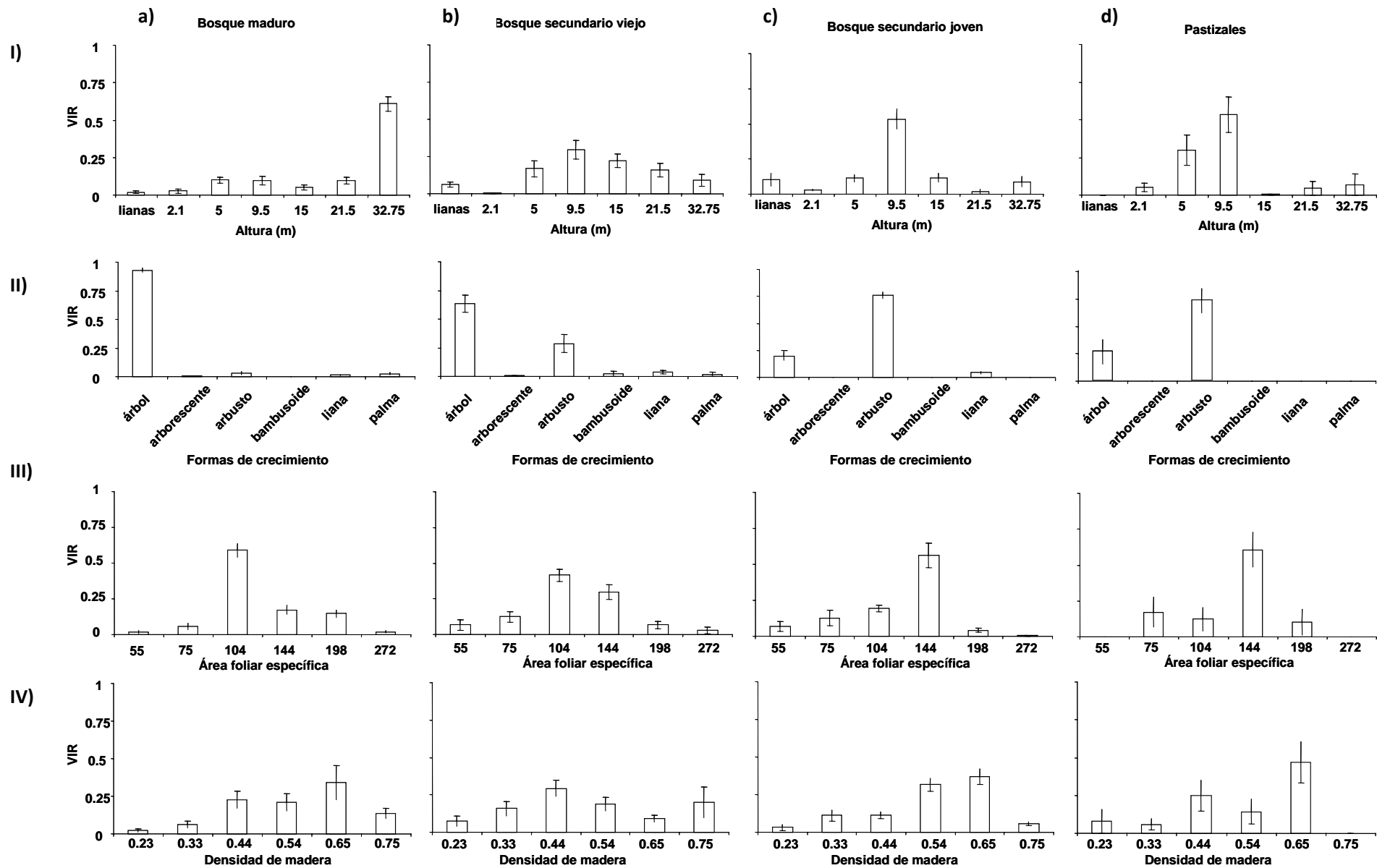
A lo largo del gradiente de intensidad de intervención antrópica, el síndrome de dispersión asociado a aves fue el que estuvo representado por la mayor importancia estructural. No obstante, en los bosques maduros este síndrome estuvo cercanamente seguido por la dispersión autócora, mientras que en las otras unidades de manejo la diferencia entre las aves y la anemocoria, el siguiente síndrome en importancia, fue mucho mayor. Cabe resaltar que la mayor importancia estructural relativa de los mamíferos no voladores y los murciélagos como agentes potenciales de dispersión se presentó en los bosques secundarios viejos seguidos de los bosques maduros, así mismo es notorio que la dispersión

por adhesión animal (exozoocoria) estuvo presente únicamente en los pastizales y bosques secundarios jóvenes (figura 4.VI). Los agentes potenciales de dispersión variaron entre formas de crecimiento. Para los árboles en orden de mayor a menor importancia fueron: ave, mamífero, viento, gravedad y murciélago; y la dispersión por adhesión animal (exozoocoria) ausente. Las formas arborescente y bambusoide estuvieron dominadas por la dispersión por viento. En tanto, en los arbustos el orden de importancia fue aves, viento, murciélagos, gravedad y adhesión animal (exozoocoria); y la dispersión por mecanismos explosivos y por mamíferos no se presentó en esta forma de crecimiento. Las lianas se dispersaron por aves, viento y gravedad; mientras que las palmas lo fueron por aves, gravedad y mecanismos explosivos.

3.1.7 Agentes potenciales de polinización.

La polinización por abejas fue ampliamente dominante a lo largo del paisaje, presentando sus valores más altos en los bosques secundarios jóvenes y decreciendo ligeramente en importancia hacia las comunidades menos manejadas. Como segundo polinizador más importante, se encuentran los escarabajos en los bosques maduros, al viento en los bosques secundarios viejos y a los trips en los pastizales (figura 4.VII). Los agentes potenciales de polinización también variaron entre formas de crecimiento. Los polinizadores potenciales de árboles fueron, en orden de importancia: abejas, escarabajos, mariposas, trips, viento, moscas y murciélagos. Las plantas arborescentes son potencialmente polinizadas por agua, mientras que las plantas con crecimiento bambusoide son potencialmente polinizadas por viento. Los arbustos fueron potencialmente

polinizados por abejas, trips, polillas y mariposas. Las lianas lo fueron por abejas, mariposas, aves, moscas y polillas; y las palmas por escarabajos, moscas, abejas, viento y avispas.



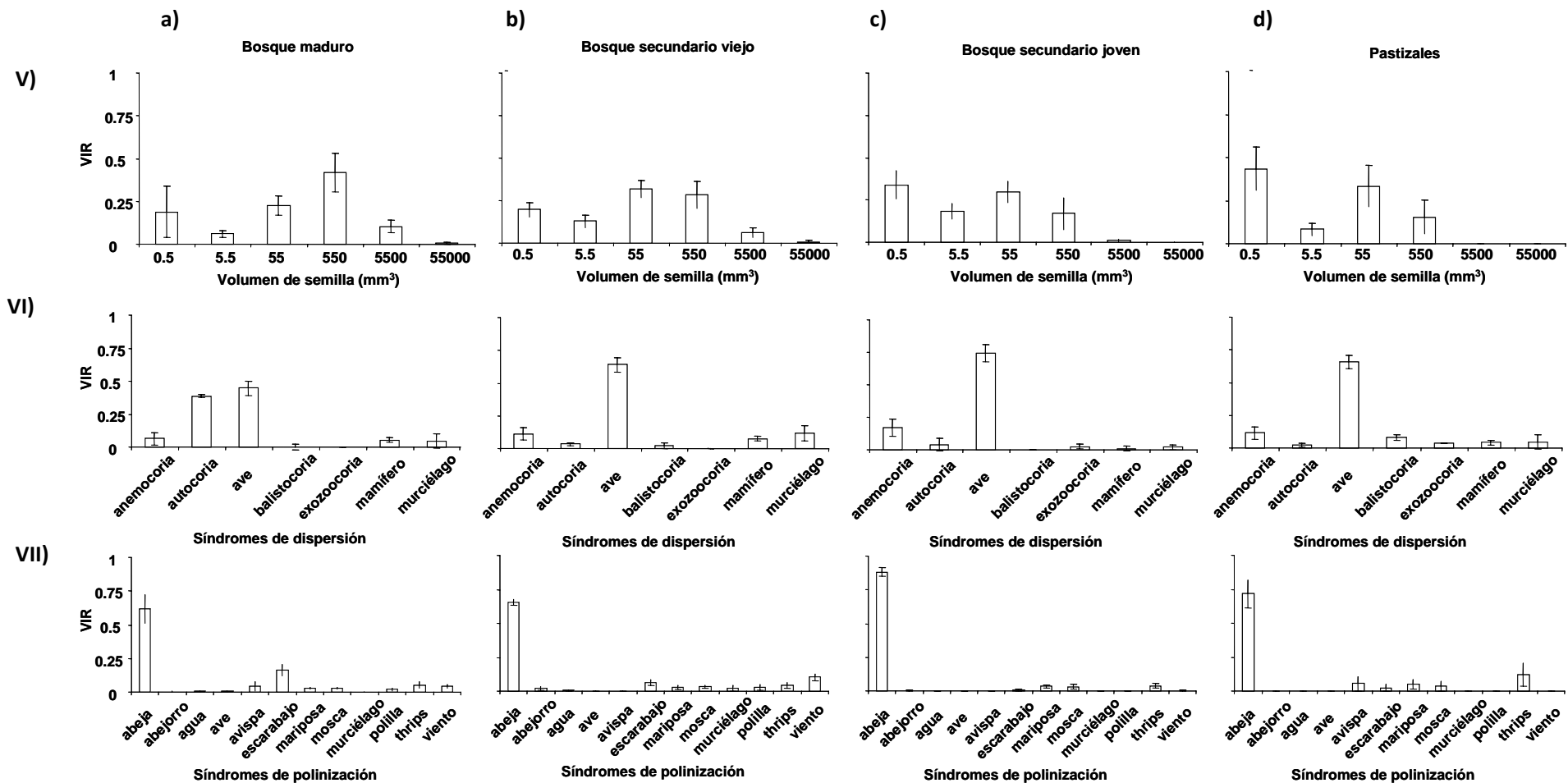


Figura 4. Perfiles funcionales para los valores promedio de los atributos en cada sitio. En las abcisas se muestra el Valor de Importancia Relativa (VIR) y en las ordenadas se representan las categorías para dentro de cada atributo funcional. Las líneas de intervalo indican el error estándar para cada categoría. En los renglones, indicados con números romanos, se muestran las gráficas de un mismo atributo funcional; en las columnas, indicadas con letras, se representan las unidades de manejo.

3.2 Respuesta de los atributos a la variación topográfica y de intervención antrópica

Al correlacionar los atributos funcionales continuos con los gradientes topográficos y de intensidad de intervención antrópica, la mayoría (volumen de semilla, Alt_{max} y AFE) covarió con el gradiente de intensidad de intervención antrópica (Tabla 4), mientras que únicamente la DM covarió con la posición topográfica. La mayoría de los agentes potenciales de dispersión y polinización no covariaron con los gradientes ambientales, sin embargo, la mayor parte de los que sí lo hicieron, covariaron con el gradiente de intensidad de intervención antrópica y en menor medida con la posición topográfica.

Tabla 4. Variación de los atributos funcionales continuos a lo largo del eje de intensidad de intervención antrópica y posición en catena. Se presentan el sentido y la significancia de las correlaciones de Spearman entre atributos y variables ambientales, los valores con una significancia $P < 0.05$ se muestran con negritas.

Atributo	Intervención antrópica	<i>P</i>	Topografía	<i>P</i>
Volumen de semilla	-0.8109	<0.0001	0.1126	0.3535
Densidad de madera	-0.1157	0.3400	-0.3970	0.0007
Área foliar específica	0.2436	0.0421	-0.1655	0.1710
Altura máxima	0.7060	<0.0001	-0.0505	0.6782

La importancia de la polinización por viento y por mecanismos explosivos no mostraron asociación con los gradientes de intervención antrópica y topografía, en tanto que la dispersión por aves, gravedad y la adhesión animal (*i.e.* exozoocoria) mostraron asociación únicamente con el gradiente de intervención antrópica, mientras que la realizada por murciélagos estuvo asociada

únicamente con la topografía. Finalmente, la importancia de la dispersión por mamíferos no voladores covarió con ambos gradientes y (Tabla 5).

Tabla 5. Variación del valor de importancia estructural de los agentes potenciales de dispersión y polinización a lo largo del eje de intensidad de intervención antrópica y posición topográfica. Se presentan el sentido y la significancia de las correlaciones de Spearman entre agentes potenciales y variables ambientales. Los valores con una significancia $P < 0.05$ se muestran con negritas.

Tipo de atributo	Agente	Intervención antropogénica		Topoforma	
		ρ	P	ρ	P
Dispersión	Viento	0.0792	0.5145	0.0087	0.9430
	Gravedad	-0.3876	0.0009	-0.1223	0.3131
	Ave	0.4112	0.0004	0.0546	0.6532
	Balística	0.0433	0.7222	-0.1576	0.1926
	Adhesión animal	0.2889	0.0153	-0.0437	0.7193
	Mamífero	-0.5503	<0.0001	0.2600	0.0297
	Murciélago	-0.2233	0.0632	0.2824	0.0178
Polinización	Abeja	0.414	0.0004	-0.1571	0.1939
	Abejorro	-0.1496	0.2166	-0.2503	0.0366
	Agua	-0.1514	0.2109	0.2781	0.0197
	Ave	-0.1600	0.1858	-0.1424	0.2395
	Avispa	-0.2096	0.0816	0.0887	0.4654
	Escarabajo	-0.6234	<0.0001	0.2007	0.0958
	Mariposa	0.0659	0.5881	-0.0264	0.8282
	Mosca	-0.4780	<0.0001	0.3335	0.0048
	Murciélago	-0.0701	0.5640	-0.0886	0.4659
	Polilla	-0.1496	0.2166	0.1136	0.3490
	Trips	-0.1614	0.1819	0.1887	0.1177
	Viento	-0.5093	<0.0001	0.0236	0.8466

Tabla 6. Unidades ambientales (combinaciones entre unidades de manejo y topografía) con mayor disimilitud funcional con respecto a la media en el paisaje. Para cada atributo funcional se muestran los valores *F* de ANOVA y su significancia, los valores *P*<0.05 se señalan en negritas. En la quinta y sexta columna se presentan las unidades ambientales con los valores mas altos y mas bajos para cada atributo, que difieren significativamente de las media en el paisaje (* *P*<0.05 prueba de Tukey). Las letras mayúsculas se refieren a la unidad de manejo B= bosque maduro, V= bosque secundario viejo, J= bosque secundario joven y P= pastizales. Las letras minúsculas se refieren a la topografía donde se encuentran las unidades de manejo c= cima, l= ladera y v= valle.

Atributo	Agente	<i>F</i>	<i>P</i>	Máximo	Mínimo
Dispersión	Viento	0.9775	0.4769		
	Gravedad	9.8573	<0.0001	Bc, Bl	
	Ave	4.2461	0.0001	Pl	Pc, Bl, Bc, Vv
	Balística	0.7193	0.7154		
	Adhesión animal	0.7293	0.7061		
	Mamífero	2.2518	0.0232	Vv	Pl
	Murciélago	4.2186	0.0001	Vv	
	Abeja	2.3264	0.0191		
	Abejorro	2.1100	0.0337	Vc	
	Agua	1.6912	0.0983		
Polinización	Ave	4.2461	0.0001	Pc, Bl, Bc, Vv	Pl
	Avispa	0.7329	0.7027		
	Escarabajo	3.3444	0.0013	Bv	Pl, Jv
	Mariposa	3.2020	0.0019	Pv	
	Mosca	2.4066	0.0154		
	Murciélago	0.9020	0.5441		
	Polilla	0.8005	0.6389		
	Trips	0.2312	0.9943		
	Viento	2.7850	0.0056		
	Volumen de semilla	9.7528	<0.0001	Bv, Bl	Pl
Densidad de Madera	2.5713	0.0100	Bc	Vv	
Área Foliar Específica	1.9869	0.0464			
Altura máxima	12.6794	<0.0001	Bl, Bc	Pv	

La mayor parte de los agentes potenciales de polinización, no covarió con los gradientes evaluados. La polinización por abejas, escarabajos y viento covariaron exclusivamente con la intensidad de intervención antrópica, y la polinización por moscas covarió con ambos gradientes (Tabla 5).

En el paisaje existen unidades ambientales (combinación entre unidades de manejo y topografía), donde cada síndrome o atributo funcional presenta sus valores extremos, y con ello potencialmente contribuyendo de manera excepcional a los procesos ecosistémicos (Tabla 6). La mayoría de las combinaciones corresponden a patrones ya descritos en este trabajo, explicables por la superposición de las tendencias funcionales asociadas a ambos gradientes. Sin embargo, cabe destacar el papel de algunas unidades ambientales (combinación entre unidades de manejo y topografía) por su potencial para mantener ciertas poblaciones animales; entre éstas destacan los bosques maduros en valle para los murciélagos dispersores, los bosques maduros en valle para los escarabajos polinizadores, y los pastizales en valle para las mariposas polinizadoras.

3.3 Variación de las funciones ecosistémicas en el paisaje: una aproximación

Los análisis de similitud (ANOSIM) mostraron que una parte importante de la diferenciación de las funciones ecosistémicas que potencialmente ofrece la vegetación en el paisaje está asociada con la intensidad de intervención antrópica, mientras que la posición topográfica contribuye en menor medida a esta diferenciación (Tabla 7). Los atributos indicadores del potencial regenerativo y los agentes potenciales de dispersión covariaron principalmente con la intensidad de intervención antrópica y en segundo lugar con la posición

topográfica. Por su parte los agentes potenciales de dispersión covariaron únicamente con la intensidad de intervención antrópica. Los atributos indicadores del reciclaje de nutrientes no estuvieron asociados significativamente a ninguno de estos dos ejes (Tabla 7).

Tabla 7. Análisis multivariado de similitud funcional (ANOSIM) para atributos indicadores de procesos ecosistémicos (potencial regenerativo, reciclaje de nutrientes, agentes de dispersión y agentes de polinización) en relación a la intensidad de intervención antrópica y la topoforma. Se presentan el valor de la diferenciación R de ANOSIM y su significancia. Valores de significancia $P < 0.05$ se presentan en negritas.

Proceso ecosistémico	Intervención antrópica		Topoforma	
	R	P	R	P
Potencial regenerativo	0.694	0.002	0.101	0.023
Reciclaje de nutrientes	0.081	0.058	0.141	0.129
Agentes potenciales de dispersión	0.444	0.001	0.109	0.016
Agentes potenciales de polinización	0.198	0.005	-0.009	0.560

Al analizar el efecto de la posición topográfica en las distintas comunidades, fue notorio que su importancia como eje de diferenciación funcional aumenta al reducirse la intensidad de intervención antrópica. Para el reciclaje de nutrientes y el potencial regenerativo la posición topográfica es un eje de diferenciación funcional significativo en para los bosques maduros, mientras que para los agentes potenciales de dispersión la posición topográfica es un eje importante tanto en los bosques maduros como en los bosques secundarios viejos (Tabla 8).

Los análisis de ordenación y su correlación con los gradientes ambientales permitieron determinar cuáles atributos y agentes son determinantes de la diferenciación funcional para cada proceso ecosistémico.

El volumen de semilla es el atributo que explica el principal eje de diferenciación del potencial regenerativo, el cual covaría negativamente con la intensidad de intervención antrópica, mientras que de forma ortogonal, el segundo eje de diferenciación está asociado principalmente con la densidad de la madera y covaría con la posición topográfica (figura 5).

Tabla 8. Análisis multivariado de similitud funcional (ANOSIM) para atributos indicadores de procesos ecosistémicos (potencial regenerativo, reciclaje de nutrientes, agentes de dispersión y agentes de polinización) entre topoformas, al interior de cada unidad de manejo. Se presentan el valor de la diferenciación R de ANOSIM y su significancia. Valores de significancia $P < 0.05$ se presentan en negritas.

Unidad de manejo	Potencial Regenerativo		Reciclaje nutrientes		Dispersión		Polinización	
	R	P	R	P	R	P	R	P
Pastizales	0.064	0.173	0.035	0.331	0.002	0.400	0.055	0.272
Bosque sec joven	-0.051	0.679	-0.101	0.963	-0.064	0.833	-0.049	0.831
Bosque sec viejo	0.093	0.160	0.052	0.226	0.200	0.032	-0.076	0.879
Bosque maduro	0.219	0.004	0.272	0.021	0.287	0.015	0.037	0.253

La diferenciación de los agentes potenciales de polinización en el paisaje está asociada principalmente con la importancia relativa de las abejas, este eje de diferenciación covarió positivamente con la intervención antrópica (figura 6). Con intensidades de intervención antrópica altas la polinización está completamente dominada por las abejas, mientras que a intensidades de intervención antrópica menores aumentó la importancia relativa de otros agentes. En el PCA se observa que el segundo componente principal, el cual explica una escasa fracción pequeña de la variación funcional, está asociado con la polinización por mariposas; sin embargo este patrón parece ser un

artefacto dado por una sola parcela. Al quitarse esta parcela del análisis, el segundo componente principal estuvo mayormente asociado a la polinización por trips.

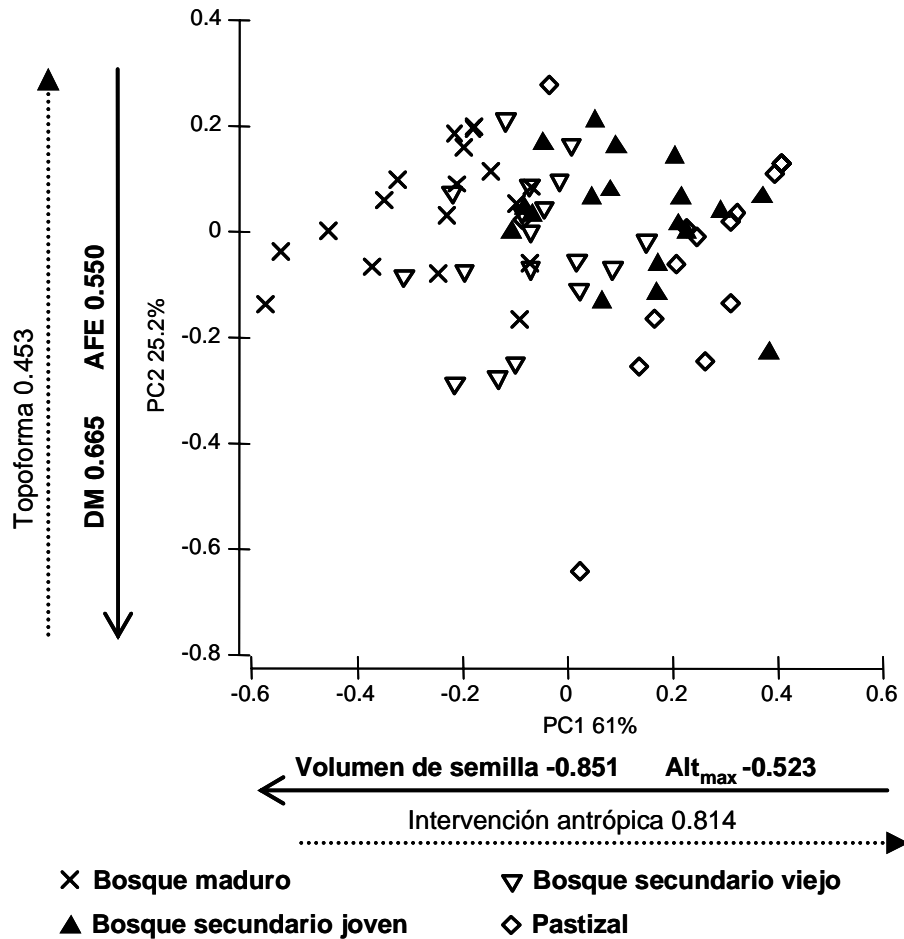


Figura 5. Análisis de componentes principales para las variables indicadoras del potencial regenerativo de la vegetación. Cada punto representa una parcela. Las flechas continuas indican las correlaciones más altas (valores propios más altos) entre los atributos funcionales y los ejes de la ordenación; las flechas punteadas indican la ρ de Spearman entre el componente principal y los gradientes ambientales.

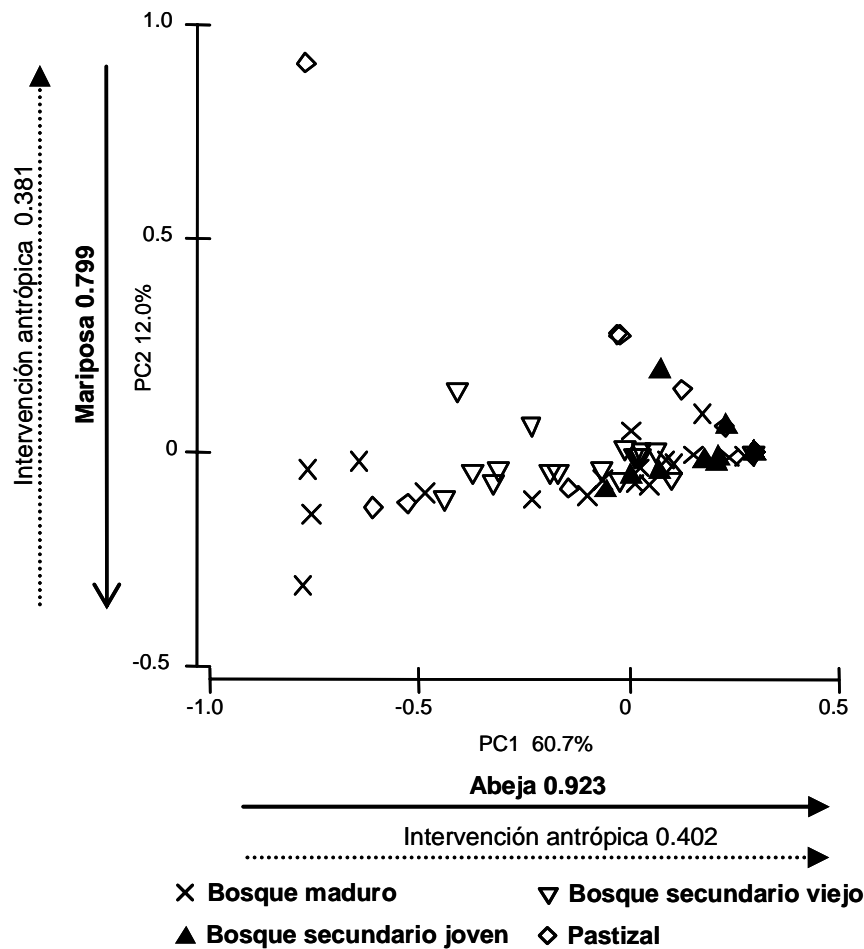


Figura 6. Análisis de componentes principales para los perfiles de polinización, cada punto representa una parcela. Las flechas continuas indican las correlaciones más altas (valores propios más altos) entre los agentes potenciales de polinización y los ejes de la ordenación; las flechas punteadas indican la ρ de Spearman entre el componente principal y los gradientes ambientales.

Por su parte, la diferenciación de los agentes potenciales de dispersión en el paisaje estuvo asociada principalmente con la importancia relativa de las aves, la cual covarió positivamente con la intervención antrópica (figura 7). Con altas intensidades de intervención antrópica la dispersión fue dominada por las aves. El segundo componente principal de la ordenación estuvo asociado positivamente a la variación de la dispersión por gravedad y negativamente con la dispersión por viento.

El AFE y la DM, los dos atributos indicadores del reciclaje de nutrientes, no estuvieron correlacionados entre sí. Por un lado, la DM covarió con la posición topográfica disminuyendo de las cimas hacia los valles, mientras que el AFE covarió positiva pero débilmente con la intensidad de intervención antrópica (Tabla 4).

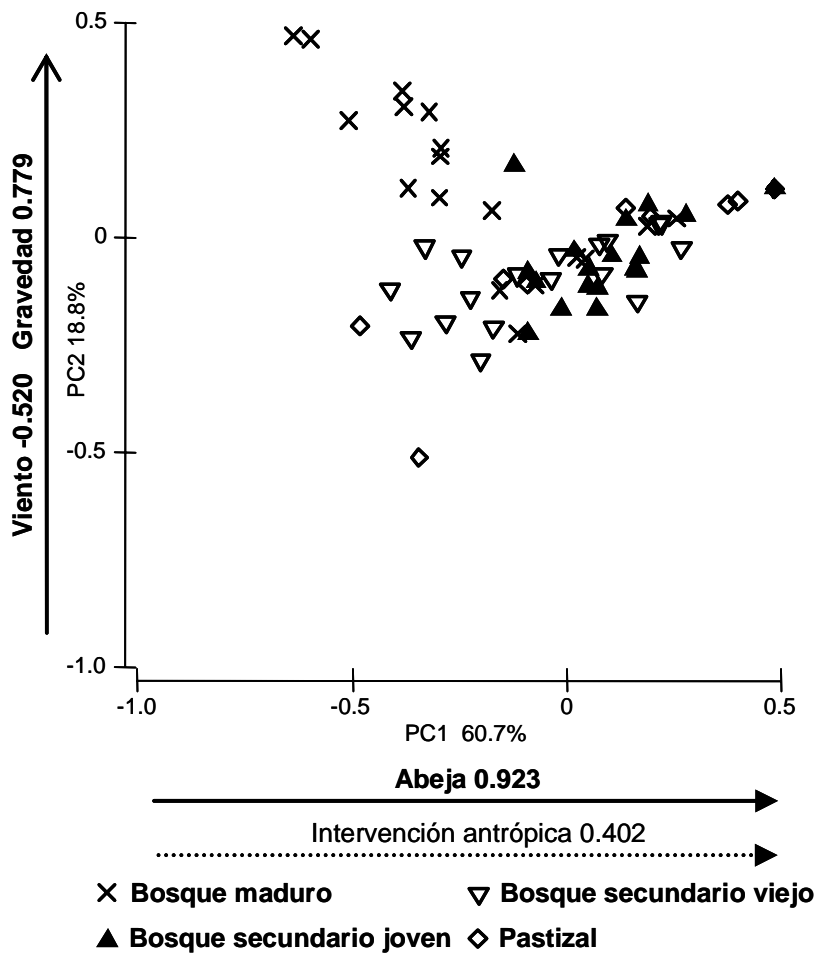


Figura 7. Análisis de componentes principales para los perfiles de dispersión, cada punto representa una parcela. Las flechas continuas indican las correlaciones más altas (valores propios más altos) entre los agentes potenciales de dispersión y los ejes de la ordenación; las flechas punteadas indican la ρ de Spearman entre el componente principal y los gradientes ambientales.

3.4 Efecto de la intervención antrópica sobre la diversidad funcional

Se evaluó la diversidad en la distribución de clases de cada atributo funcional mediante los índices de Shannon y de Simpson, los cuales mostraron exactamente el mismo comportamiento, por lo que se presentan únicamente los basados en el índice de Shannon.

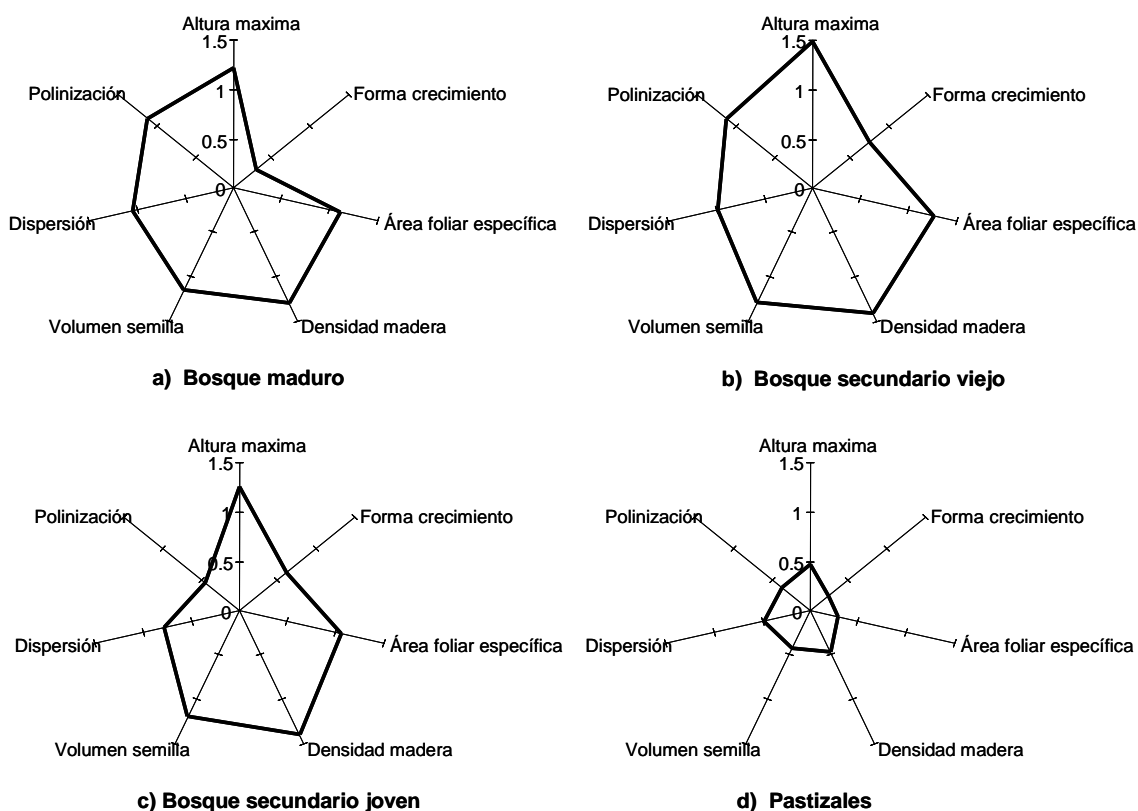


Figura 8. Diversidad funcional promedio por atributo para cada unidad de manejo. Los radios muestran el valor de diversidad funcional H' promedio de cada atributo entre sitios de cada unidad de manejo.

Los pastizales fueron mucho menos diversos que los bosques (Figura 8 y Tabla 9). Los bosques presentaron una diversidad funcional estadísticamente similar para la mayoría de los atributos; sin embargo, en conjunto el bosque secundario viejo fue el más diverso, seguido del bosque maduro y del bosque secundario joven. Las diversidades de agentes potenciales de dispersión y de

polinización del bosque maduro y el secundario viejo fueron equivalentes entre sí y significativamente más diversos que el resto de las unidades de manejo. En contraste, para los atributos vegetativos como el AFE, la DM, las formas de crecimiento y las Alt_{max} , la mayor diversidad se ubicó en los bosques secundarios viejos, descendiendo estos valores hacia los bosques maduros y hacia los bosques secundarios jóvenes.

Tabla 9. Variación de la diversidad funcional de cada atributo entre unidades de manejo. Se presenta la significancia para el PERMANOVA de una vía; * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ y *** $P < 0.001$, y las diferencias entre pares de unidades de manejo se indican con letras minúsculas.

Atributo	PERMANOVA (p)	Bosque maduro	Bosque secundario viejo	Bosque secundario joven	Pastizales
		Diversidad H' promedio			
Altura máxima	0.001**	1.211a	1.490ab	1.256b	0.471c
Forma de crecimiento	0.002**	0.299a	0.743b	0.620b	0.239a
Área foliar específica	0.001**	1.105a	1.269a	1.059a	0.301b
Densidad madera	0.001**	1.301a	1.415a	1.403a	0.464b
Volumen semilla	0.002**	1.151a	1.287a	1.187a	0.424b
Dispersión	0.001**	1.044a	0.978ab	0.785b	0.481b
Polinización	0.002**	1.113a	1.117a	0.442b	0.365b

4. DISCUSIÓN

El presente estudio mostró cómo en un paisaje ganadero tropical, la variación funcional de la vegetación leñosa que es o ha sido intensamente manejada en el pasado reciente; tiene un potencial alto para mantener muchas de las funciones ecosistémicas que ofrecen los bosques maduros. La importancia de este potencial radica en la posibilidad de recuperar y mantener funciones ecosistémicas clave en tiempos relativamente cortos, manejando la vegetación presente en el paisaje agropecuario.

En Las Margaritas la intensidad de intervención antrópica mostró ser el principal eje de diferenciación funcional en este paisaje y en menor medida, la topografía. El perfil funcional y la diversidad funcional difirieron entre las distintas unidades ambientales (combinación entre unidades de manejo y topoforma), sugiriendo que éstas contribuyen de manera diferencial a los procesos ecosistémicos. Entre las unidades ambientales (combinación entre unidades de manejo y topoforma) destacan los bosques secundarios viejos ubicados en los valles, ya que éstos contribuyen de manera especial al mantenimiento potencial de diversas funciones ecosistémicas, en particular el mantenimiento de poblaciones de mamíferos no voladores y murciélagos, así como el potencial para el reciclaje de nutrientes.

En este estudio, la interpretación del efecto de los atributos funcionales sobre los procesos ecosistémicos, se basó en la idea ampliamente aceptada de que el funcionamiento ecosistémico está determinada principalmente por las especies con mayor biomasa (Díaz *et al.*, 2007a; Pakeman & Quested, 2007;

Violle *et al.*, 2007). Sin embargo, es necesario reconocer también que algunas especies pueden desempeñar roles importantes en los procesos ecosistémicos no proporcionales a su importancia estructural (Díaz *et al.*, 2007). Además, para ciertos procesos ecosistémicos la importancia de cada especie podría estar más relacionada con otros atributos (e.g. fenología). Por ello, la importancia relativa de las especies asumida en este estudio debe tomarse como una primera aproximación a la contribución potencial de las especies para algunos procesos ecosistémicos.

4.1 Intensidad de intervención antrópica y topografía como ejes de variación funcional: implicaciones en los procesos ecosistémicos

En este estudio se propuso explorar como varía un conjunto de atributos funcionales y los procesos ecosistémicos potencialmente afectados por ellos, a lo largo de gradientes de intensidad de intervención antrópica y de disponibilidad de recursos. Inicialmente se predijo que con la intensidad de intervención antrópica aumentaría la importancia de estrategias funcionales asociadas con una alta dispersabilidad (semillas pequeñas), ciclos de vida cortos (Alt_{max} pequeñas y DM bajas), mientras que a lo largo del gradiente de recursos que representa la topografía aumentarían en importancia atributos funcionales relacionadas con tasas de crecimiento altas y mayores tasas de descomposición e incorporación de nutrientes al suelo, como una DM baja, AFE alta y mayores Alt_{max} .

El panorama funcional que se había planteado originalmente es cercano a lo observado en Las Margaritas. Sin embargo, la variación de los atributos y del potencial de los procesos ecosistémicos de los cuales son indicadores resultaron ser más complejos. Como se había predicho, el aumento en la intensidad de

intervención antrópica, sí se favoreció la importancia de las semillas pequeñas las cuales están relacionadas con estrategias de alta dispersabilidad; sin embargo, contrariamente a lo reportado en otros estudios el síndrome de dispersión más favorecido con la intervención antrópica es el asociado a las aves y no el viento. Este resultado contrasta con el reportado para los árboles en diez sitios de bosque húmedo de la región de Sarapiquí en la costa atlántica de Costa Rica, donde en los bosques secundarios el número de especies con dispersión animal es menor que en los bosques maduros (Chazdon *et al.*, 2003). Asimismo, en otro estudio realizado en tres sitios al sur de ese mismo país, se encontró que el número de especies y de individuos de hierbas dispersadas por aves fue mayor en los bosques maduros que en áreas abiertas (Mayfield *et al.*, 2006). Sin embargo, esto no se observó en Las Margaritas para la dispersión por aves la cual a pesar de esta consideración aumenta su importancia relativa en los bosques secundarios jóvenes. Se ha propuesto que las aves que forrajean en los bosques secundarios y sitios abiertos son principalmente generalistas, gregarias, relativamente grandes y que están adaptadas a lugares abiertos (Luck & Daily, 2003; Woltmann, 2003); con estos atributos, su principal importancia puede radicar en la dispersión semillas a sitios sin cobertura vegetal.

A lo largo del paisaje estudiado, se registró una alta dominancia de la polinización por abejas, lo cual coincide con lo reportado para otras regiones tropicales húmedas (Gentry, 1982; Girao *et al.*, 2007; Mayfield *et al.*, 2006). Asimismo, en Las Margaritas se observó cómo la intensidad de intervención antrópica incrementa aún más esta dominancia, lo cual también ya se había reportado anteriormente como efecto de la fragmentación para la vegetación

leñosa de un bosque tropical (Girao *et al.*, 2007). De manera contrastante, en varios paisajes de Costa Rica, se ha observado que la importancia de las hierbas polinizadas por abejas disminuye en sitios abiertos con respecto a los sitios de bosque (Mayfield *et al.*, 2006).

Por su parte, en Las Margaritas se observó una disminución de la importancia relativa de la dispersión por escarabajos con el aumento en la intensidad de intervención antrópica, mientras que Girao *et al.* (2007) no registraron ningún efecto de la fragmentación sobre la importancia relativa de los escarabajos como polinizadores potenciales. En Las Margaritas, este síndrome está representado por especies de las familias Lauraceae, Annonaceae y Arecaceae las cuales son características del bosque maduro, y sólo se presentan de manera esporádica en ambientes abiertos como los remanentes del bosque original.

La importancia observada de las moscas como polinizadores disminuyó con la intensidad de intervención antrópica, coincidiendo con lo reportado en un paisaje en la región atlántica brasileña donde se demostró que la fragmentación reduce la importancia de este síndrome (Girao *et al.*, 2007). Por el contrario, se ha visto que el intervención antrópica aumenta la importancia de las hierbas polinizadas por moscas (Mayfield *et al.*, 2006).

Otra de las predicciones iniciales era que habría una correlación de los atributos asociados con la duración de los ciclos de vida y la intensidad de intervención antrópica. Como se esperaba, la Alt_{max} se correlacionó negativamente con la intensidad de intervención antrópica, pero no fue así con la DM, el cual no estuvo correlacionado con este eje. Aunque el valor promedio de la DM (MPC) no

mostró correlación con la intensidad de intervención antrópica, este gradiente sí determinó la presencia de grupos de especies con maderas muy blandas. En Las Margaritas la mayor importancia relativa de especies de maderas muy blandas se registró en el bosque secundario viejo, en el que las condiciones el estrés hídrico es menor que en comunidades más tempranas, y prosperan especies con estrategias de rápida adquisición de recursos. En la literatura se reporta que las especies de maderas más densas son más importantes en vegetación con baja intensidad de intervención antrópica (Michalski *et al.*, 2007). En este estudio, las maderas más duras no difirieron considerablemente en su importancia, no obstante, a niveles intermedios de intervención antrópica (bosque secundario viejo) se observó una disminución de la importancia de las especies de manera moderadamente densa, las cuales son dominante en la sucesión temprana y en el bosque maduro.

El efecto de la topografía como eje de variación funcional fue significativo únicamente para las comunidades menos manejadas, especialmente para la densidad de la madera y para los síndromes de dispersión, y en menor medida para algunos síndromes de polinización. La covariación de la densidad de la madera con la topografía ha sido documentado con anterioridad (Kraft *et al.*, 2008; Sungpalee *et al.*, 2009) y ha sido interpretada como reflejo de distintas tolerancias al estrés hídrico (Hacke *et al.*, 2001) y a la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Muller-Landau, 2004). La variación de este atributo a lo largo de las diversas topografías en una colina está fuertemente asociada con las tasas de crecimiento (Poorter *et al.*, 2008) y con la capacidad de descomposición de la madera e incorporación de materia orgánica al suelo (Chambers *et al.*, 2001). De esta

manera, es en general en los valles, y en especial los bosques secundarios viejos, donde se presenten potencialmente las mayores tasas de crecimiento vegetal y de incorporación de nutrientes.

El efecto de la topoforma en la diferenciación de los síndromes de dispersión que se presenta en los bosques maduros y los bosques secundarios viejos está dado por el aumento de la importancia de la dispersión por mamíferos (voladores y no voladores) de las cimas hacia los valles, y por un patrón inverso entre topoformas para la dispersión por gravedad en los bosques maduros.

La mayoría de los síndromes de polinización no estuvieron asociados con la topoforma; únicamente la importancia relativa de síndromes asociados con la polinización por abejorros, moscas y agua sí covarió con el gradiente topográfico (Tabla 5). En uno de los pocos estudios donde a una escala espacial similar se correlacionó la variación en los síndromes de polinización con la topografía, se encontró una asociación positiva de la polinización por aves con las cimas y las laderas (Webb *et al.*, 1999). Sin embargo, ese efecto se debe a la presencia de una sola especie estructuralmente importante, de manera que con la información que existe hasta el momento no es posible establecer patrones generales que asocien agentes potenciales de polinización con ambientes topográficos específicos.

La predicción que se había hecho sobre la covariación del AFE con el gradiente topográfico, suponía que esta aumentaría su valor de las cimas hacia los valles en respuesta al aumento en la disponibilidad de recursos. Sin embargo, no se encontró asociación alguna entre éstas, lo cual contrasta con lo reportado en diversos estudios en los que se correlacionan los atributos foliares con los

gradientes naturales de disponibilidad de recursos en el paisaje (Ackerly *et al.*, 2002; Burns, 2004; Cingolani *et al.*, 2007; Kraft *et al.*, 2008; Paoli, 2006). Una posible explicación a la falta de asociación entre el AFE y la posición topográfica en este estudio, es un posible cambio en la deciduidad de la vegetación a lo largo del gradiente topográfico. En bosques húmedos tropicales de montaña, a esta escala espacial, se ha documentado que la deciduidad tiende a aumentar de los valles hacia las cimas en respuesta al gradiente de humedad y a una mayor exposición de las cimas a los vientos fríos (Meave *et al.*, 1992). De esta manera, la deciduidad representa una estrategia de escape al estrés. Como una forma de reducir el costo energético que representa la producción de nuevas hojas, las especies caducifolias generalmente tienen hojas con AFE alta. La covariación del AFE con la posición topográfica en un bosque tropical ecuatorial lluvioso de tierras bajas (Kraft *et al.*, 2008), donde las estrategias foliares de escape al estrés (la deciduidad) no son comunes (prácticamente todas las plantas son perennifolias), se debería únicamente al aumento de esclerofilia de los valles hacia las cimas como respuesta al gradiente hídrico y edáfico. Las Margaritas ubicada en los límites del trópico donde existe una mayor estacionalidad, especialmente en términos de temperatura, la posición topográfica no tendría un efecto único sobre el AFE. Para las especies perennifolias el AFE tendería a disminuir de los valles hacia las cimas, sin embargo el aumento de la deciduidad de los valles hacia las cimas tendría un efecto contrario sobre la MPC del AFE.

4.2 Interacción de la intensidad de intervención antrópica con la topoforma

En Las Margaritas el efecto de la topografía en la diferenciación funcional en el paisaje es significativo en las comunidades menos manejadas. Esto puede interpretarse como un debilitamiento en las relaciones entre el ambiente físico y la vegetación a medida que la intensidad de la intervención antrópica aumenta (Vellend *et al.*, 2007). Estos resultados coinciden con la creciente evidencia en la literatura acerca del papel del disturbio como reductor de la diferenciación florística asociada al medio físico (Drayton & Primack, 1996; Harrelson & Matlack, 2006; Rooney *et al.*, 2004; Vellend *et al.*, 2007). De hecho, este proceso de homogenización biótica debida al disturbio ha sido propuesto, aunque no había sido probado, como un patrón general que afecta también a la diferenciación funcional (Mabry & Fraterrigo, 2009; Olden *et al.*, 2004). Todavía falta conocer cabalmente las causas probables de esta homogeneización funcional; sin embargo, existe evidencia de que los filtros en la dispersión reducen el número de especies capaces de llegar a los sitios perturbados a un conjunto con características morfofuncionales menos diversas (e.g. síndromes de dispersión y volumen de semilla) (Vellend *et al.*, 2007). De esta manera, las características funcionales de las plantas colonizadoras tendrían que ver más con su capacidad de dispersión y con su establecimiento inicial, que con los atributos morfofisiológicos en estado adulto que le confiriesen capacidades competitivas y sus tolerancias diferenciales asociadas con el medio físico particular (Vellend *et al.*, 2007). En sintonía con esta idea, se ha encontrado que en bosques maduros la diferenciación florística y funcional debida a las variables físicas es menor en

plántulas que en adultos (Comita *et al.*, 2007; Kraft *et al.*, 2008; Webb & Peart, 2000), lo que sugiere que la diferenciación florística y funcional en estos bosques debida a la posición topográfica es producto de la supervivencia y crecimiento diferenciales de las especies durante la vida de los individuos.

4.3 Consecuencias funcionales de la pérdida de una especie dominante

Matudea trinervia (Hammamelidaceae) es la especie dominante en los bosques maduros de Las Margaritas, particularmente en las cimas y laderas donde representa alrededor del 53 % del área basal. La dominancia de esta especie, su gran capacidad de rebrote y su aparentemente exitoso reclutamiento en condiciones de sol como en sombra (en la proximidad de árboles adultos), contrastan con su ausencia en la vegetación secundaria (aún como plántula) y con su rareza a escala global. De hecho la rareza de esta especie, ha llevado al gobierno mexicano a considerarla amenazada, mientras que la IUCN la clasifica como vulnerable (González-Espinosa, 1998; Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, 2002).

Una primera hipótesis que pudiese explicar en parte la ausencia de *M. trinervia* en la vegetación sucesional, su dominancia local y su rareza global está asociada a su dispersión por gravedad, la cual probablemente estaría limitando su dispersabilidad y su llegada a comunidades sucesionales alejadas del bosque maduro. La realización de estudios autoecológicos sobre esta especie, permitiría probar esta hipótesis y determinar con precisión las amenazas particulares que

ésta enfrenta, además de ofrecer elementos para desarrollar estrategias de manejo que favorezcan su recuperación.

A su vez, la situación de *M. trinervia* en Las Margaritas invita a investigar sobre de las consecuencias que puede tener la pérdida de la especie dominante para el funcionamiento de los bosques tropicales con alta dominancia (Connell & Lowman, 1989; Hart, 1990).

4.4 Recursos y disturbio: ejes ortogonales de variación funcional

En la literatura relacionada con la ecología funcional se ha planteado la distinción de dos grandes grupos de atributos; atributos de “efecto” sobre los procesos ecosistémicos y de “respuesta” a niveles de recursos (Lavorel & Garnier, 2002). La distinción entre ambos grupos de atributos tiene que ver con la covariación y la ortogonalidad entre estos, los primeros están asociados con las estrategias de las especies para adquirir recursos y los segundos con estrategias para colonizar ambientes en distintos escenarios de disturbio (Lavorel & Garnier, 2002; ter Steege *et al.*, 2006). En este contexto se ha asociado a los atributos reproductivos con las estrategias de colonización, mientras que los atributos vegetativos como el AFE y la DM exhiben una relación más fuerte con las estrategias de adquisición de recursos. En este trabajo, los atributos reproductivos mostraron el comportamiento esperado, covariando principalmente con la intensidad de intervención antrópica, mientras que de todos los atributos vegetativos, únicamente la DM mostró una asociación significativa con el eje de recursos. Este resultado reafirma la importancia central de la DM como un atributo

predictor del desempeño demográfico y fisiológico (Poorter *et al.*, 2008), así como indicador de las estrategias de adquisición de recursos a múltiples escalas (Muller-Landau, 2004; Sungpalee *et al.*, 2009). El papel del AFE como indicadora de estrategias de adquisición de recursos ha sido observado a escalas similares a la estudiada en Las Margaritas (Ackerly *et al.*, 2002; Burns, 2004; Cingolani *et al.*, 2007; Kraft *et al.*, 2008; Paoli, 2006), sin embargo, en esta localidad este atributo no mostró una asociación significativa con este gradiente. Por otra parte, se ha documentado la utilidad del AFE como predictor del desempeño de las plántulas y de uso del hábitat a nivel de sitio (Martínez-Garza *et al.*, 2005; Poorter *et al.*, 2003; Ricaño-Rocha, 2007), no obstante, para árboles tropicales adultos se considera que su utilidad como indicador de tasas vitales es limitada (Poorter *et al.*, 2008). Para varios bosques neotropicales se ha observado que el AFE forma un eje de variación funcional ortogonal al resto de los atributos funcionales comúnmente evaluados, resultando independiente incluso de la DM, con la cual anteriormente se suponía que estaba correlacionada (Saldaña-Acosta *et al.*, 2008; Wright *et al.*, 2007). En este contexto, el uso de otros atributos foliares de fácil medición, como el área foliar, el contenido de fibras, el contenido clorofila o el grosor de la lámina (Wright *et al.*, 2007; Wright *et al.*, 2004), podrían ser atributos que reflejasen mejor las estrategias de uso de recursos por las plantas. Así mismo, la plasticidad ontogénica y ambiental del AFE es un atributo promisorio aún poco explorado, que ha demostrado ser un excelente predictor de desempeño para ciertos grupos de árboles en etapa juvenil (Martínez-Garza *et al.*, 2005).

4.5 Efecto de la intervención antrópica sobre la diversidad funcional

Para la mayor parte de los atributos funcionales evaluados en Las Margaritas, los bosques presentaron valores de diversidad funcional similares entre sí, mientras que los sitios de pastizal tuvieron valores significativamente menores, tal como se predijo inicialmente, entre los bosques, los secundarios viejos presentaron los mayores valores de diversidad funcional para la mayoría de los atributos, seguido del bosque maduro y del bosque secundario joven. Esto es especialmente notable considerando que se trata de comunidades relativamente jóvenes de entre 12 y 30 años de haber sido abandonadas. El hecho de que la diversidad de los agentes de dispersión y polinización de los bosques secundarios viejos sea similar a los de los bosques maduros hasta cierto punto es sorprendente, ya que se ha considerado que los atributos reproductivos requieren condiciones de mayor estabilidad para alcanzar su diversidad máxima (Chazdon *et al.*, 2003; Girao *et al.*, 2007). Sin embargo, este hallazgo coincide con lo reportado para las hierbas en un paisaje ganadero, en el que se encontró un mayor número de agentes de dispersión en áreas deforestadas que en sitios de bosque (Mayfield *et al.*, 2006).

La diversidad funcional relativamente alta registrada en los bosques secundarios viejos de Las Margaritas puede estar relacionada con la alta dominancia estructural en los bosques maduros por la especie *M. trinervia*, lo cual implica también que hay una alta dominancia funcional, de manera que la ausencia de esta especie en los bosques secundarios tiene un efecto positivo en la equitatividad florística y funcional de estos últimos. Además, en los bosques secundarios viejos existe una mayor riqueza de especies (Berté, 2008),

probablemente asociable a la coexistencia de especies con estrategias funcionales diversas, encontrándose tanto elementos de etapas tempranas de la sucesión como del bosque maduro; este resultados puede interpretarse a la luz de la hipótesis del disturbio intermedio (Connell, 1978; Molino & Sabatier, 2001).

Los patrones de diversidad funcional observados en Las Margaritas sugieren cierto desfase entre la diversidad de atributos reproductivos y los vegetativos a lo largo del eje de intensidad de intervención antrópica. Esto significa que los vegetativos efectivamente estarían alcanzando su valor máximo a niveles intermedios de disturbio, reflejando la coexistencia de distintas estrategias de adquisición de recursos en ambientes con limitación de recursos poco extrema, mientras que la diversidad de los atributos reproductivos (especialmente los agentes potenciales de dispersión y polinización) continuarían incrementando hacia comunidades manejadas menos intensamente (Chazdon *et al.*, 2003).

A pesar de una baja diversidad por sitio, los pastizales presentan una considerable dispersión en el espacio funcional entre sitios, lo que indica que los pastizales permiten el crecimiento de especies leñosas con una considerable variedad de estrategias funcionales. Lo cual indica que a lo largo del paisaje en los pastizales existe una regeneración activa de plantas leñosas con una diversidad de estrategias relativamente amplia. Dentro de las cuales, vale la pena explorar algunas hasta ahora poco documentadas como la dispersión bovinócora (Miceli-Méndez *et al.*, 2008).

4.6 Consideraciones finales

Los resultados de este estudio indican la necesidad de revalorar la contribución funcional de los bosques sucesionales, sin que ello implique restar valor a los bosques maduros, tanto por su estructura como por ser reservorio de tipos funcionales raros y fuente insustituible de propágulos. El valor específico de cada comunidad dependerá de cuáles procesos ecosistémicos estén siendo considerados. Por ello, se sugiere explorar los patrones de dispersión y complementariedad funcional entre unidades del paisaje, la configuración espacial de éstas y los criterios de decisión de las personas que manejan los recursos localmente. Hasta el momento los resultados indican la necesidad de mantener activamente en el paisaje un mosaico heterogéneo de vegetación.

Este estudio ofrece elementos que apoyan dos ideas que deberán ser evaluadas explícitamente para poder ser comprendidas cabalmente y consideradas en las decisiones de manejo. La primera es que las estrategias de adquisición de recursos y las estrategias de respuesta al disturbio constituyen dos ejes ortogonales, a lo largo de los cuales se expresa la diversidad funcional vegetal. La segunda es el efecto del manejo en reducir la diferenciación funcional debida a los gradientes naturales de disponibilidad de recursos. Se propone que al manipular el tipo y la intensidad del manejo y considerar su interacción con los gradientes de recursos, es posible obtener combinaciones de atributos funcionales que cumplan con funciones y servicios ecosistémicos deseados y con ello aportar elementos para el diseño de paisajes multifuncionales (Lovell, 2009).

5. LITERATURA CITADA

- Ackerly, D., Knight, C., Weiss, S., Barton, K., Starmer, K. (2002) Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, **130**, 449-457.
- Asner, G.P., Elmore, A.J., Olander, L.P., Martin, R.E., & Harris, A.T. (2004) Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annual Review of Environment and Resources*, **29**, 261-299.
- Augspurger, C.K. & Kelly, C.K. (1984) Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia*, **61**, 211-217.
- Baker, T. R., Phillips, O.L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Fiore, A.D., Erwin, T., Killeen, T.J., Laurance, S.G., Laurance, W.F., Lewis, S.L., Lloyd, J., Monteagudo, A., Neill, D.A., Patiño, S., Pitman, N.C.A., Silva, J.N.M., & Martínez Vásquez, R. (2004) Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology*, **10**, 545-562.
- Barbier, E.B. & Burgess, J.C. (1996) Economic analysis of deforestation in Mexico. *Environment and Development Economics*, **1**, 203-240.
- Bawa K. S., B.S.H., Perry D. R., Coville R. E. & Grayum M. H. (1985) Reproductive Biology of Tropical Lowland Rain Forest Trees. II. Pollination Systems. *American Journal of Botany*, **72**, 346-356.
- Berté, S. (2008) How does change plant community structure under contrasted land use system in fragmented tropical rain forest? A study in Las Margaritas experimental station, Northern Puebla state, Mexico. Université Paris Sud 11, Orsay.
- Blake, R.W. & Nicholson, C.F. (2004). Livestock, land use change, and environmental outcomes in the developing world. In *Responding to livestock revolution: the role of globalization and implications for poverty alleviation* (ed Owen), pp. 133-153. Nottingham University Press, Nottingham.
- Bray, J.R. & Curtis, J.T. (1957) An Ordination of the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, **27**, 326-349.

- Burns, K.C. (2004) Patterns in specific leaf area and the structure of a temperate heath community. *Diversity and Distributions*, **10**, 105-112.
- Cassman, K.G. & Wood, S. (2005). Cultivated systems. Word Resource Institute, Washington, D. C.
- Cingolani, A.M., Cabido, M., Gurvich, D.E., Renison, D., & D'Áz, S. (2007) Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits?, Vol. 18, pp. 911-920.
- Clarke, K.R. & Gorley, R.N. (2006) PRIMER v6: User manual / tutorial. In PRIMER-E (eds K.R. Clarke & R.N. Gorley). Plymouth Marine Laboratory, Plymouth.
- Comita, L.S., Condit, R., & Hubbell, S.P. (2007) Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *Journal of Ecology*, **95**, 482-492.
- Connell, J.H. (1978) Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science*, **199**, 1302-1310.
- Connell, J.H. & Lowman, M.D. (1989) Low-Diversity Tropical Rain Forests: Some Possible Mechanisms for Their Existence. *The American Naturalist*, **134**, 88-119.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., teer Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G., & Poorter, H. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide *Australian Journal of Botany*, **51**, 335-380.
- Chambers, J., Schimel, J., & Nobre, A. (2001) Respiration from coarse wood litter in central Amazon forests. *Biogeochemistry*, **52**, 115-131.
- Chave, J. (2005). Measuring wood density for tropical forest trees: a field manual. Pan-Amazonia.
- Chazdon, R.L. (2008) Beyond Deforestation: Restoring Forests and Ecosystem Services on Degraded Lands. *Science*, **320**, 1458-1460.
- Chazdon, R.L., Careaga, S., Webb, C., & Vargas, O. (2003) Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecological Monographs*, **73**, 331-348.

- Delgado, C., Rosegrant, M., & Meijer, S. (2001) Livestock to 2020: The revolution continues. In International Trade in Livestock Products Symposium, , 2001, . International Agricultural Trade Research Consortium, Auckland, New Zealand.
- Díaz, S. & Cabido, M. (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 646-655.
- Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J.P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S.R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M.C., Shirvany, A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P., Zak, M.R., & Rapson, G. (2004) The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 295-304.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., & Robson, T.M. (2007a) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 20684-20689.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S.U.E., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D.G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W.E.I., Clark, H., & Campbell, B.D. (2007b) Plant trait responses to grazing a global synthesis. *Global Change Biology*, **13**, 313-341.
- Drayton, B. & Primack, R.B. (1996) Plant species lost in an isolated conservation area in metropolitan Boston from 1894 to 1993. *Conservation Biology*, **10**, 30-39.
- Finegan, B., Salgado-Negret, B.E., & Díaz, S. (2009). Tropical forests, functional diversity and ecosystem services: characterisation and perspectives in relation to global change. In *Applying ecological knowledge to landuse decisions* (eds H. Tiessen & J.W.B. Stewart), pp. 98-110. Scientific Committee on Problems of the Environment Inter-American Institute for Global Change Research, and

Inter-American Institute for Cooperation on Agriculture, São Paulo.

García, E. (1988) *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*, 4 edn. Enriqueta García de Miranda, México D.F.

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

Gentry, A.H. (1982). Patterns of neotropical plant species diversity. In *Evolutionary biology* (ed M. Hecht, K., Wallace, B., Prance, E, T), Vol. 15, pp. 1-84. Plenum Press, New York and London.

Girao, L.C., Lopes, A.V., Tabarelli, M., & Bruna, E.M. (2007) Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic forest landscape. *PLoS ONE*, **2**, e908.

González-Espinosa, M. (1998). *Matudaea trinervia*. IUCN.

Grime, J.P. (1979) *Plant strategies and vegetation processes* John Wiley & Sons, Chichester, UK.

Hacke, U.G., Sperry, J.S., Pockman, W.T., Davis, S.D., & McCulloh, K.A. (2001) Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, **126**, 457-461.

Harrelson, S., M. & Matlack, G., R. (2006) Influence of stand age and physical environment on the herb composition of second-growth forest, Strouds Run, Ohio, USA. *Journal of Biogeography*, **33**, 1139-1149.

Hart, T.B. (1990) Monospecific dominance in tropical rain forests. *Trends in Ecology & Evolution*, **5**, 6-11.

Harvey, C.A., Komar, O., Chazdon, R., Ferguson, B.G., Finegan, B., Griffith, D.M., Martínez-Ramos, M., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L., Van Breugel, M., & Mark, W. (2008) Integrating Agricultural Landscapes with Biodiversity Conservation in the Mesoamerican Hotspot. *Conservation Biology*, **22**, 8-15.

Hotelling, H. (1933) Analysis of a Complex of Statistical Variables into Principal Components. *The Journal of Educational Psychology*, 498-520

- Houard, Y. (2008) Étude de la diversité fonctionnelle à travers la pollinisation et la dispersion d'espèces de plantes dans des successions secondaires d'un paysage agricole au sud du Mexique, Université Paris Sud-11, Paris.
- INEGI (2000) *Síntesis geográfica del Estado de Puebla* Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México.
- INIFAP, I.N.d.I.F.y.P. (2004) *Módulo de doble propósito La Doña : 2a. demostración*, Hueytamalco, Puebla.
- INIFAP, I.N.d.I.F.y.P., Gobierno del Estado de Puebla, Centro de Investigaciones Forestales y Agropecuarias del Estado de Puebla, & Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos (1990) *20 años de investigación pecuaria del C.E. "Las Margaritas"*. CIPEP, Puebla.
- Johnson, K.A. & Johnson, D.E. (1995) Methane emissions from cattle. *Journal of Animal Science*, **73**, 2483-2492.
- Kraft, N.J.B., Valencia, R., & Ackerly, D.D. (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, **322**, 580-582.
- Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J., Garnier, E., Harrison, S., McIntyre, S., Pausas, J., Pérez-Harguindeguy, N., Roumet, C., & Urcelay, C. (2007). Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail? In *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*, pp. 149-164.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the holy grail. *Functional Ecology*, **16**, 545-556.
- Lovell, S.T. (2009) Creating multifunctional landscapes: how can the field of ecology inform the design of the landscape? *Frontiers in Ecology and Environment*, **7**, 212-220.
- Luck, G.W. & Daily, G.C. (2003) Tropical countryside bird assemblages: richness, composition, and foraging differ by landscape context. *Ecological Applications*, **13**, 235-247.
- Mabry, C.M. & Fraterrigo, J.M. (2009) Species traits as generalized predictors of forest community response to human disturbance. *Forest Ecology and Management*, **257**, 723-730.

- Magaña Monforte, J.G., Ríos Arjona, G., & Martínez González, J.C. (2006) Los sistemas de doble propósito y los desafíos en los climas tropicales de México. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal*, **14**, 105-114.
- Martínez-Garza, C., Peña, V., Ricker, M., Campos, A., & Howe, H.F. (2005) Restoring tropical biodiversity: Leaf traits predict growth and survival of late-successional trees in early-successional environments. *Forest Ecology and Management*, **217**, 365-379.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., & Wilson, J.B. (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, **111**, 112-118.
- Mayfield, M.M., Ackerly, D., & Daily, G.C. (2006) The diversity and conservation of plant reproductive and dispersal functional traits in human-dominated tropical landscapes. *Journal of Ecology*, **94**, 522-536.
- McGrath, D.A., Smith, C.K., Gholz, H.L., & Oliveira, F.d.A. (2001) Effects of land-use change on soil nutrient dynamics in Amazônia. *Ecosystems*, **4**, 625-645.
- Meave, J.A., Soto, M.A., Calvo-Irabién, L.M., Paz, H., & Valencia-Ávalos, S. (1992) Análisis sinecológico del bosque mesófilo de Omiltemi Guerrero. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **52**, 31-77.
- Metzger, J.P. (2000) Tree functional group richness and landscape structure in a Brazilian tropical fragmented landscape. *Ecological Applications*, **10**, 1147-1161.
- Miceli-Méndez, C.L., Ferguson, B.G., & Ramírez-Marcial, N. (2008). Seed Dispersal by Cattle: Natural History and Applications to Neotropical Forest Restoration and Agroforestry. In *Post-Agricultural Succession in the Neotropics* (ed R.W. Myster). Springer-Verlag, New York.
- Michalski, F., Nishi, I., & Peres, C.A. (2007) Disturbance-mediated drift in tree functional groups in Amazonian forest fragments. *Biotropica*, **39**, 691-701.
- Molino, J.-F. & Sabatier, D. (2001) Tree Diversity in Tropical Rain Forests: A Validation of the Intermediate Disturbance Hypothesis. *Science*, **294**, 1702-1704.

- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. (1974) *Aims and Methods of Vegetation Ecology* Wiley, New York.
- Muller-Landau, H.C. (2004) Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica*, **36**, 20-32.
- Olden, J.D., LeRoy Poff, N., Douglas, M.R., Douglas, M.E., & Fausch, K.D. (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 18-24.
- Pakeman, R.J. & Quested, H.M. (2007) Sampling plant functional traits: What proportion of the species need to be measured? *Applied Vegetation Science*, **10**, 91-96.
- Palm, C., Sanchez, P., Ahamed, S., & Awiti, A. (2007) Soils: A Contemporary Perspective. *Annual Review of Environment and Resources*, **32**, 99-129.
- Paoli, G.D. (2006) Divergent leaf traits among congeneric tropical trees with contrasting habitat associations on Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, **22**, 397-408.
- Petchey, O., L. & Gaston, K., J. (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, **9**, 741-758.
- Poorter, L., Bongers, F., Sterck, F.J., & Woll, H. (2003) Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology*, **84**, 602-608.
- Poorter, L., Wright, S.J., Paz, H., Ackerly, D.D., Condit, R., Ibarra-Manriquez, G., Harms, K.E., Licona, J.C., Martinez-Ramos, M., Mazer, S.J., Muller-Landau, 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.
- Ramírez-Pulido, J., González-Ruiz, N., & Genoways, H.H. (2005) Carnivores from the Mexican state of Puebla: distribution, taxonomy, and conservation. *Mastozoología neotropical*, **12**, 37-52.
- Reich, P.B., Ellsworth, D.S., & Walters, M.B. (1998) Leaf Structure (Specific Leaf Area) Modulates Photosynthesis-Nitrogen Relations: Evidence from within and Across Species and Functional Groups. *Functional Ecology*, **12**, 948-958.

- Ricaño-Rocha, A. (2007) Morfología aérea y subterránea de plántulas tropicales: variación a lo largo del gradiente sucesional en campors abandonados en una selva alta, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia.
- Rooney, T.P., Wiegmann, S.M., Rogers, D.A., & Waller, D.M. (2004) Biotic Impoverishment and Homogenization in Unfragmented Forest Understory Communities. *Conservation Biology*, **18**, 787-798.
- Salazar Adams, J.A., Cervantes Escoto, F., Gómez Cruz, M.A., Mohanty, S., & Málaga, J. (2006) The demand for livestock products in Mexico by income deciles: 2025 vision. *Técnica Pecuaria Mexicana*, **44**, 41-52.
- Saldaña-Acosta, A., Meave, J.A., Paz, H., Sánchez-Velásquez, L.R., Villaseñor, J.L., & Martínez-Ramos, M. (2008) Variation of functional traits in trees from a biogeographically complex Mexican cloud forest. *Acta Oecologica*, **34**, 111-121.
- Salgado-Negret, B.E. (2007) Definición de tipos funcionales de especies arbóreas y caracterización de su respuesta a diferentes intensidades de perturbación en un bosque muy húmedo tropical mesoamericano, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba.
- 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.
- SAS Institute, I. (2008) JMP, Belmont, California, USA.
- Scarnecchia (1985) The Animal-Unit and Animal-Unit-Equivalent Concepts in Range Science. *The Journal of Range Management*, **38**, 346-349.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (2002) Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo (ed C.d.D.d.H.C.d.I. Unión). Diario Oficial de la Federación.
- Seidler, T.G. & Plotkin, J.B. (2006) Seed Dispersal and Spatial Pattern in Tropical Trees. *PLoS Biol*, **4**, e344.

- Shepard, R. (1962) The analysis of proximities: Multidimensional scaling with an unknown distance function. II. *Psychometrika*, **27**, 219-246.
- Sungpalee, W., Itoh, A., Kanzaki, M., Sri-ngernyuang, K., Noguchi, H., Mizuno, T., Teejuntuk, S., Hara, M., Chai-udom, K., Ohkubo, T., Sahunalu, P., Dhanmmanonda, P., Nanami, S., Yamakura, T., & Sorn-ngai, A. (2009) Intra- and interspecific variation in wood density and fine-scale spatial distribution of stand-level wood density in a northern Thai tropical montane forest, Vol. 25, pp. 359-370. Cambridge Journals Online.
- Szott, L., Palm, C., & Buresh, R. (1999) Ecosystem fertility and fallow function in the humid and subhumid tropics. *Agroforestry Systems*, **47**, 163-196.
- Tabarelli, M., Mantovani, W., & Peres, C.A. (1999) Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation*, **91**, 119-127.
- ter Steege, H., Pitman, N.C.A., Phillips, O.L., Chave, J., Sabatier, D., Duque, A., Molino, J.-F., Prevoist, M.-F., Spichiger, R., Castellanos, H., von Hildebrand, P., & Vasquez, R. (2006) Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature*, **443**, 444-447.
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., & Polasky, S. (2002) Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, **418**, 671-677.
- Van der Pijl, L. (1972) *Principles of dispersal in higher plants* Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Vellend, M., Verheyen, K., Flinn, K.M., Jacquemyn, H., Kolb, A., Van Calster, H., Peterken, G., Graae, B.J., Bellemare, J., Honnay, O., Brunet, J., Rg, Wulf, M., Gerhardt, F., & Hermy, M. (2007) Homogenization of forest plant communities and weakening of species environment relationships via agricultural land use. *Journal of Ecology*, **95**, 565-573.
- Verburg, R. & van Eijk-Bos, C. (2003) Effects of selective logging on tree diversity, composition and plant functional type patterns in a Bornean rain forest. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 99-110.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882-892.

- Webb, C.O. & Peart, D.R. (2000) Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology*, **88**, 464-478.
- Webb, E.L., Stanfield, B.J., & Jensen, M.L. (1999) Effects of Topography on Rainforest Tree Community Structure and Diversity in American Samoa, and Implications for Frugivore and Nectarivore Populations. *Journal of Biogeography*, **26**, 887-897.
- Westoby, M. (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, **199**, 213-227.
- Woltmann, S. (2003) Bird community responses to disturbance in a forestry concession in lowland Bolivia. *Biodiversity and Conservation*, **12**, 1921-1936.
- Wright, I.J., Ackerly, D.D., Bongers, F., Harms, K.E., Ibarra-Manriquez, G., Martinez-Ramos, M., Mazer, S.J., Muller-Landau, H.C., Paz, H., Pitman, N.C.A., Poorter, L., Silman, M.R., Vriesendorp, C.F., Webb, C.O., Westoby, M., & Wright, S.J. (2007) Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven Neotropical forests. *Annals of Botany*, **99**, 1003-1015.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., & Villar, R. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**, 821-827.
- Wright, I.J. & Westoby, M. (1999) Differences in seedling growth behaviour among species: Trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology*, **87**, 85-97.

ANEXO I. LISTA DE ESPECIES EVALUADAS

Listado de las especies leñosas de mayor importancia estructural de las Las Margaritas, Las letras mayúsculas indican las unidades de manejo, B= bosque maduro, V= bosque secundario viejo, J= bosque secundario joven, CA= pastizal cárnico, DP= pastizal doble propósito, LE= pastizal lechero. Trabajo florístico realizado por Guillermo Ibarra Manríquez, Braulio Gómez Chagala, Guadalupe Cornejo-Tenorio, Sylvia Berté, Nahú González Castañeda, Yonna Houard y José Antonio Sierra Huelsz.

Familias, especies	Unidades de manejo					
	B	V	J	CA	DP	LE
PTERIDOPHYTA						
CYATHEACEAE						
<i>Cyathea myosuroides</i> (Liebm.) Domin	X	X				
CYCADOPHYTA						
ZAMIACEAE						
<i>Ceratozamia mexicana</i> Brongn.		X				
MAGNOLIOPHYTA						
MAGNOLIOPSIDA						
ACTINIDACEAE						
<i>Saurauia scabrida</i> Hemsl.	X					
ANACARDIACEAE						
<i>Tapirira mexicana</i> Marchand	X	X				
ANNONACEAE						
<i>Cymbopetalum baillonii</i> R.E. Fr.	X					
<i>Guatteria amplifolia</i> R.E. Fries	X	X				
APOCYNACEAE						
<i>Tabernamontana alba</i> Mill.	X		X	X		X
<i>Forsteronia viridescens</i> S.F. Blake	X					
ARALIACEAE						
<i>Dendropanax</i> sp. 1	X					
ASTERACEAE						
<i>Eupatorium galeottii</i> B.L. Rob.		X			X	
<i>Verbesina alata</i> L.		X				
<i>Vernonia patens</i> Kunth		X	X	X	X	

Familias, especies	Unidades de manejo					
	B	V	J	CA	DP	LE
BORAGINACEAE						
<i>Cordia spinescens</i> L.			X			
BURSERACEAE						
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	X	X	X			
CECROPIACEAE						
<i>Cecropia peltata</i> L.	X	X				
CELASTRACEAE						
<i>Zinowiewia integerrima</i> (Turcz.) Turcz.	X	X	X			X
CHRYSOBALANACEAE						
<i>Hirtella triandra</i> Sw.	X	X				
CONNARACEAE						
<i>Cnestidium rufescens</i> Planch.		X				
DILLENiaceae						
<i>Davilla kunthii</i> A. St.-Hil.	X	X				
<i>Dolioscarpus dentatus</i> (Aubl.) Standl.			X			
EBENACEAE						
<i>Diospyros digyna</i> Jacq.	X					
EUPHORBIACEAE						
<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	X	X	X			
<i>Cnidoscolus multilobus</i> (Pax) I.M. Johnst.			X	X	X	
<i>Croton draco</i> Schlttdl. & Cham.		X	X	X		X
<i>Ricinus communis</i> L.					X	
<i>Sapium nitidum</i> (Monach.) Lundell		X	X		X	
FABACEAE						
<i>Dussia mexicana</i> (Standl.) Harms	X	X				
FAGACEAE						
<i>Quercus xalapensis</i> Bonpl.	X					
FLACOURTIACEAE						
<i>Pleuranthodendron lindenii</i> (Turcz.) Sleumer	X					
<i>Zuelania guidonia</i> Britton & Millsp.		X				
HAMMAMELIDACEAE						
<i>Matudaea trinervia</i> Lundell	X					

Familias, especies	Unidades de manejo					
	B	V	J	CA	DP	LE
HIPPOCRATAACEAE						
<i>Salacia impressifolia</i> (Miers) A.C. Sm.	X					
ICACINACEAE						
<i>Calatola laevigata</i> Standl.	X					
LACISTEMACEAE						
<i>Lacistema aggregatum</i> (P.J. Bergius) Rusby	X	X				
LAURACEAE						
<i>Beilschmiedia mexicana</i> (Mez) Kosterm.	X					
<i>Cinnamomum effusum</i> (Meisn.) Kosterm.			X		X	
<i>Nectandra ambigens</i> (S.F. Blake) C.K. Allen	X					
<i>Nectandra loesenerii</i> Mez	X	X				
<i>Nectandra reticulata</i> (Ruiz & Pav.) Mez		X				
<i>Ocotea helicterifolia</i> (Meisn.) Hemsl.	X	X	X			
<i>Persea americana</i> Mill.	X					
<i>Nectandra lundellii</i> C.K. Allen						
MALPIGHIACEAE						
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth		X	X			
MALVACEAE						
<i>Hampea nutricia</i> Fryxell		X				
<i>Wissadula excelsior</i> (Cav.) C. Presl.				X		
MARCGRAVIACEAE						
<i>Souroubea loczyi</i> (V.A. Richt.) de Roon	X					
MELASTOMATAACEAE						
<i>Arthrostemma ciliatum</i> Ruiz & Pav.			X			
<i>Clidemia</i> spp.		X	X			
<i>Conostegia icosandra</i> (Sw.) Urban		X	X	X		
<i>Conostegia xalapensis</i> (Bonpl.) D. Don ex DC.		X	X	X		X
<i>Miconia affinis</i> DC.	X	X	X			
<i>Miconia laevigata</i> (L.) D. Don		X				
MELIACEAE						
<i>Guarea grandifolia</i> DC.	X					
<i>Swietenia macrophylla</i> King	X					
MIMOSACEAE						
<i>Calliandra tergemina</i> (L.) Benth.		X				
<i>Inga quaternata</i> Poepp.		X				
<i>Inga vera</i> Willd.	X	X				
<i>Mimosa albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.			X	X		X

Familias, especies	Unidades de manejo					
	B	V	J	CA	DP	LE
MORACEAE						
<i>Ficus apollinaris</i> Dugand	X					
<i>Ficus pertusa</i> L. f.						X
<i>Pseudolmedia glabrata</i> (Liebm.) C.C. Berg	X	X				
<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau	X	X				
MYRICACEAE						
<i>Myrica cerifera</i> L.		X	X			
MYRSINACEAE						
<i>Icacorea compressa</i> (Kunth) Standl.	X					
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.		X	X			
<i>Parathesis reflexa</i> Brandegees	X					
MYRTACEAE						
<i>Eugenia capuli</i> (Schltdl. & Cham.) Hook. & Arn.	X	X	X			
<i>Psidium guajava</i> L.			X	X	X	
PIPERACEAE						
<i>Piper hispidum</i> Sw.	X	X	X			
<i>Piper</i> sp. 1	X	X	X			
<i>Piper sanctum</i> (Miq.) Schltdl. ex C. DC.	X	X				
RHAMNACEAE						
<i>Gouania lupuloides</i> (L.) Urb.		X				
<i>Gouania polygama</i> (Jacq.) Urban			X			
ROSACEAE						
<i>Prunus brachybotrya</i> Zucc.		X				
<i>Rubus</i> sp. 1		X	X			
RUBIACEAE						
<i>Psychotria chagrensis</i> Standl.		X				
<i>Psychotria chiapensis</i> Standl.	X	X				
<i>Psychotria flava</i> Oerst. ex Standl.	X	X				
<i>Psychotria simiarum</i> Standl.	X					
<i>Psychotria veracruzensis</i> Lorence & Dwyer	X					
<i>Psychotria limonensis</i> K. Krause	X	X				
<i>Rondeletia glabra</i> Standl.	X					
RUTACEAE						
<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.	X					
SAPINDACEAE						
<i>Cupania glabra</i> Sw.		X	X			
<i>Cupania spectabilis</i> Radlk.		X				

Familias, especies	Unidades de manejo					
	B	V	J	CA	DP	LE
SAPOTACEAE						
<i>Chrysophyllum mexicanum</i> Brandegee ex Standl.		X	X			
<i>Simaruba glauca</i> DC.	X					
<i>Picramnia andicola</i> Tul.		X	X			
SOLANACEAE						
<i>Solanum rudepannum</i> Dunal			X	X	X	
<i>Solanum adhaerens</i> Roem. & Schult.			X			
<i>Solanum schlechtendalianum</i> Walp.			X			
STAPHYLLACEAE						
<i>Huertea cubensis</i> Griseb.	X					
<i>Turpinia insignis</i> (Kunth) Tul.	X	X				
THEACEAE						
<i>Ternstroemia huasteca</i> B.M. Barthol.	X					
TILIACEAE						
<i>Trichospermum mexicanum</i> (DC.) Baill.		X	X			
ULMACEAE						
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume			X			
VERBENACEAE						
<i>Lantana camara</i> L.			X		X	
VIOLACEAE						
<i>Rinorea hummelii</i> Sprague	X	X				
VITACEAE						
<i>Cissus microcarpa</i> Vahl			X			
<i>Vitis tiliifolia</i> Humb. & Bonpl. ex Roem. & Schult.			X			
<i>Vitis popenoei</i> Fennell	X					
LILIOPSIDA						
ARECACEAE						
<i>Bactris mexicana</i> Mart.	X					
<i>Chamaedorea oblongata</i> Mart.	X					
<i>Chamaedorea pinnatifrons</i> (Jacq.) Oerst.	X					
POACEAE						
<i>Guadua aculeata</i> Rupr. ex E. Fourn.		X				

Densidad de madera. La densidad específica de la madera se obtiene al dividir la masa de la madera seca entre el volumen en fresco que ocupa, para seis muestras de madera de cada especie. Para individuos leñosos ≥ 6 cm de diámetro, se obtuvieron núcleos de madera de entre 5 y 10 cm de largo mediante un taladro manual Haglöf modelo 10-100-1036 de 5.15 mm de diámetro interno y 600 mm de largo. Para individuos leñosos de < 6 cm de diámetro se cortaron ramitas visiblemente lignificadas de 9 cm de largo y 1 cm de diámetro, a las cuales se les quitó la corteza.

El volumen de la madera fue calculado mediante el método de desplazamiento de agua (Chave, 2005), cada muestra se sumergió en una probeta de 15 mL colocada sobre una balanza analítica Ohaus *Adventurer*. Anterior a cada medición la balanza fue tarada con la probeta con agua incluida. Cada muestra se sumergió totalmente hasta llegar a la lente de agua empujándola con una aguja delgada y se tomó la lectura. La lectura indica el peso del líquido desplazado, sin embargo por tratarse de agua (la cual tiene una densidad de 1) el peso del agua desplazada en g es equivalente al volumen de la muestra en cm^3 . Posteriormente para obtener la masa seca de la madera, las muestras de fueron secadas durante 48 horas a 70°C en un horno de convección mecánica modelo HCF-62, para inmediatamente ser pesadas en la balanza analítica.

Área Foliar Específica. El área foliar específica (AFE) se obtiene al dividir el área de la hoja fresca entre el peso de la hoja seca, para lo cual se utilizó el método propuesto por (Cornelissen *et al.*, 2003). Se colectaron hojas

totalmente expuestas al sol (o lo más expuesta que se encontró la especie), totalmente desarrolladas y sin signos aparentes de herbivoría o patógenos. Se colectó hojas de tres individuos por especie como mínimo, y un mínimo de tres hojas (foliolos para el caso de hojas compuestas) por individuo. Para la obtención del área foliar, las hojas frescas fueron fotografiadas digitalmente al lado de una escala sobre una cama de luz de diseño propio. Más tarde las fotografías fueron analizadas mediante el programa *WinRhizo* (Regent Instruments Inc., 2005) y se obtuvo el área foliar al compararse el área con la de la escala. Para la obtención del peso seco, las hojas fueron secadas a 60 °C durante 72 horas en un horno de convección mecánica modelo HCF-62 y fueron pesadas en la balanza analítica obteniendo así el peso en seco.

Altura máxima. La altura máxima de las especies de árboles y arbustos en Las Margaritas se obtuvo adaptando los métodos propuestos por (Cornelissen *et al.*, 2003). Las mediciones de altura se realizaron para los individuos < 4 m de altura mediante un flexómetro metálico, mientras que para plantas de mayor altura se utilizó un medidor laser. En primera instancia, se registró el valor máximo de altura encontrado para cada especie en el censo de vegetación realizado en este proyecto. Posteriormente estos valores fueron contrastados con los encontrados en 45 días de recorridos de campo en la zona, durante los cuales se registraron los individuos más altos encontrados para cada especie obteniendo una medida definitiva. De esta manera se obtuvo una aproximación cualitativamente confiable de las alturas máximas de cada especie en el paisaje de Las Margaritas.

Forma de vida. Las plantas leñosas se clasificaron en base a la clasificación (Cornelissen *et al.*, 2003) con modificaciones de Ibarra-Manríquez *et al.* (en preparación). Las especies leñosas se consideraron dentro de estas categorías: árbol, arborescente, arbusto, bambusoide, liana y palma.

Agentes potenciales de dispersión y polinización. Los agentes potenciales de polinización y dispersión fueron obtenidos por Houard (2008) se a partir de dos tipos de fuentes: la primera incluye publicaciones y bases de datos regionales acerca de la biología de las especies y la segunda a partir la caracterización de los atributos morfológicos reproductivos de las de las especies y correspondencia con síndromes conocidos basándose en los trabajos de (Bawa K. S., 1985; Van der Pijl, 1972).

Los agentes de dispersión considerados fueron: viento, gravedad, aves, balística, adhesión animal (exozoocoria), mamíferos no voladores y murciélagos. Los agentes de polinización considerados fueron: abeja, abejorro, agua, avispa, escarabajo, mariposa, mosca, murciélago, polilla, trips viento

Volumen de semilla. El volumen de la semilla se calculó siguiendo los protocolos de (Cornelissen *et al.*, 2003) midiendo con un vernier electrónico (marca *Mitotuyo* modelo *Absolute*) la altura, largo y ancho de cada semilla (Houard, 2008). Para ello se midió ejemplares de herbario (MEXU, XAL, IEB) procuró medir cinco semillas para tres ejemplares de herbario por especie.