

Validación y análisis de la
diversidad funcional
y su relación con los
servicios ecosistémicos



Serie Técnica
Informe Técnico No. 384

Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos

Editores:
Fernando Casanoves
Laura Pla
Julio A. Di Rienzo

Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE
Turrialba, Costa Rica, 2011

CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza) es un centro regional dedicado a la investigación y la enseñanza de posgrado en agricultura, manejo, conservación y uso sostenible de los recursos naturales. Sus miembros son el Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA), Belice, Bolivia, Colombia, Costa Rica, El Salvador, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, Paraguay, República Dominicana, Venezuela, España y el Estado de Acre en Brasil.

© Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE, 2011

ISBN 978-9977-57-539-1

333.716

V199 Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos / editado por Fernando Casanoves, Laura Pla y Julio A. Di Rienzo. – 1 ed. – Turrialba, CR : CATIE, 2011
84 p. : il. – (Serie técnica. Informe técnico / CATIE ; no.384)

ISBN 978-9977-57-539-1

1. Servicios ambientales – Diversidad funcional 2. Diversidad funcional – Evaluación 3. Rasgos funcionales – Estudios de casos prácticos
I. Casanoves, Fernando, ed. II. Pla, Laura, ed. III. Di Rienzo, Julio A., ed.
IV. CATIE V. Título VI. Serie.

Créditos

Diseño y diagramación: Oficina de Comunicación e Incidencia, CATIE

Foto de la portada: Fernando Casanoves

Contenido

Cuadros	vii
Figuras	ix
Autores	x
Unidades, abreviaturas y siglas	xi
Agradecimientos	xiii
1 Introducción	1
2 Diversidad funcional y servicios ecosistémicos	5
3 Identificación y caracterización de tipos funcionales	9
3.1 Tipos funcionales de plantas (TFP)	9
3.2 Determinación de tipos funcionales	10
3.3 Estudios de caso	13
3.3.1 <i>Determinación de tipos funcionales de plantas en una selva mediana subperennifolia</i>	13
3.3.1.1 Rasgos funcionales	13
3.3.1.2 Descripción y composición de tipos funcionales de plantas	15
3.3.2 <i>Identificación de tipos funcionales de plantas en bosques secundarios</i>	24
3.3.2.1 Rasgos funcionales	25
3.3.2.2 Tipos funcionales de plantas (TFPs)	26
3.3.2.3 Tipos funcionales relacionados con la altitud	28
4 Cuantificación de la diversidad funcional	33
4.1 Medidas e índices basados en un rasgo	34
4.1.1 <i>Media ponderada de la comunidad (CWM)</i>	34
4.1.2 <i>Divergencia funcional (FDvar)</i>	35
4.1.3 <i>Regularidad funcional (FRO, OFRO)</i>	36
4.2 Índices basados en varios rasgos	37
4.2.1 <i>Índices multirasgo unidimensionales que no incluyen abundancia</i>	38
4.2.1.1 Diversidad funcional de atributos (FAD)	38
4.2.1.2 Diversidad funcional de atributos modificada (MFAD)	38
4.2.1.3 Diversidad funcional basada en dendrogramas (FD, FDc, GFD)	39
4.2.1.4 Convex hull	40

4.2.2	Índices multirasgo que incluyen abundancia	40
4.2.2.1	Entropía cuadrática (Rao, rRao)	40
4.2.2.2	Diversidad funcional basada en dendrogramas con abundancia (wFD, wFDc)	41
4.2.3	Índices multirasgo multidimensionales	42
4.2.3.1	Riqueza funcional (FRic)	42
4.2.3.2	Equidad funcional (FEve)	42
4.2.3.3	Divergencia funcional multirasgo (FDiv)	43
4.2.3.4	Dispersión funcional (FDis)	44
5	Medidas de distancia y de similitud.	47
5.1	Introducción	47
5.2	Datos binarios	48
5.3	Datos cualitativos	52
5.3.1	Nominales	52
5.3.2	Ordinales	53
5.4	Datos cuantitativos	54
5.5	Datos mixtos	57
6	Aplicación de técnicas de anova en el estudio de la diversidad funcional	61
6.1	Introducción	61
6.2	Diversidad funcional en una cronosecuencia producto de la agricultura de roza-tumba-quema de la selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche, México	61
6.3	Materiales y métodos	62
6.3.1	Índices de diversidad funcional	62
6.3.2	Análisis estadístico	63
6.4	Resultados	64
7	Aplicación de técnicas de regresión lineal en el estudio de la diversidad funcional	69
7.1	Índices de diversidad funcional y su relación con la altitud	70
7.2	Media ponderada de la comunidad (CWM) en relación a la altitud	72
8	Estimación de los servicios ecosistémicos con índices funcionales específicos	75
8.1	Estimación del valor funcional ecológico de las especies arbóreas relacionado con el almacenamiento de carbono	77
8.2	Estimación del valor funcional ecológico de especies arbóreas para la conservación de la biodiversidad	77
8.2.1	Provisión de alimento para la fauna silvestre	79
8.2.2	Provisión de hábitat y/o conectividad para la fauna silvestre	79
8.2.3	Valor de existencia de las especies arbóreas en el sitio	80
8.2.4	Conservación de la biodiversidad como servicio combinado	81
8.3	Estimación del valor ecológico de los árboles	82
8.3.1	Dimensiones de los individuos que afectan el potencial del valor ecológico de las especies	82
8.3.2	Estimación del valor ecológico de los árboles en relación con el almacenamiento de carbono	83

8.3.3 <i>Estimación del valor de los árboles para la conservación de la biodiversidad</i>84
8.4 Estimación del valor ecológico de la cobertura arbórea85
9 Bibliografía87
Anexo 1. Servicios ecosistémicos y propiedades ecosistémicas asociadas97
Anexo 2. Rasgos funcionales y propiedades ecosistémicas asociadas.98
Anexo 3. Código de las propiedades ecosistémicas utilizadas en los Anexos 1 y 299
Anexo 4. Condiciones biofísicas asociadas a rasgos funcionales100
Anexo 5. Código de las condiciones biofísicas usadas en el Anexo 4101
Anexo 6. Bibliografía de referencia para los ejemplos de los Anexos 1, 2 y 4102
Anexo 7. Expresión para calcular las medidas de similitud y distancia104

Cuadros

Cuadro 1.	Ejemplos de rasgos relacionados con propiedades ecosistémicas que, a su vez, están en la base de diferentes servicios ecosistémicos. Las relaciones presentadas en este cuadro han sido comprobadas empíricamente en algunos casos y propuestas sobre la base de principios ecofisiológicos en otros	8
Cuadro 2.	Análisis de la varianza para los rasgos densidad de madera (DM) y altura máxima (Amax) por tipo funcional de planta (TFP).	16
Cuadro 3.	Frecuencias absolutas (porcentaje) por tipo funcional y por categorías de rasgo y resultados del análisis de tablas de contingencia	18
Cuadro 4.	Análisis de la varianza multivariado (MANOVA) para la proporción de área basal entre categorías de edad y tipo funcional de planta (TFP) y comparación de vectores medios	21
Cuadro 5.	Análisis de la varianza multivariado (MANOVA) para la densidad proporcional entre categorías de edad y tipo funcional de planta (TFP) y comparación de vectores medios	22
Cuadro 6.	Análisis de la varianza para las proporciones de área basal por categorías de edad y tipo funcional de plantas (TFP) y comparación de medias	23
Cuadro 7.	Análisis de la varianza para las proporciones de abundancia por categorías de edad y tipo funcional de plantas (TFP) y comparación de medias	24
Cuadro 8.	Estadística descriptiva para los siete rasgos funcionales medidos en las 45 parcelas de muestreo en el Corredor Biológico Volcánica Central- Talamanca, Costa Rica	25
Cuadro 9.	Correlaciones de Pearson para los rasgos funcionales medidos en las 45 parcelas de muestreo en el Corredor Biológico Volcánica Central- Talamanca, Costa Rica	26
Cuadro 10.	Valores promedio (\pm error estándar) de los rasgos calculados dentro de cada grupo funcional y comparación de vectores medios usando MANOVA (Lawley-Hotelling)	28
Cuadro 11.	Modelos de regresión lineal de la abundancia relativa (Y, en porcentaje) en función de la altitud (ALT) para los distintos tipos funcionales de plantas (TFPs) que resultaron significativos	30
Cuadro 12.	Propiedades de algunas medidas de similitud para variables binarias	50
Cuadro 13.	Definición y propiedades de algunas distancias para variables cuantitativas	57
Cuadro 14.	Análisis de la varianza para los índices de diversidad funcional por clases de edad en la cronosecuencia producto de la agricultura de RTQ en la selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche	65
Cuadro 15.	Análisis de la varianza de la media ponderada de la comunidad (CWM) para altura máxima (Amax) y densidad de madera (DM) por clases de edad en la cronosecuencia producto de la roza-tumba-quema (RTQ) en la selva mediana subperennifolia, en Calakmu, Campeche	66
Cuadro 16.	Correlación de Pearson para los índices de diversidad funcional considerando número de individuos y área basal	70

Cuadro 17. Modelos de regresión lineal para los índices de DF en función de altitud (ALT) considerando número de individuos y área basal	71
Cuadro 18. Correlación de Pearson para las medias ponderadas de la comunidad (CWM) considerando número de individuos y área basal	73
Cuadro 19. Modelos de regresión lineal para las medias ponderadas de la comunidad (CWM) considerando número de individuos y área basal, en función de altitud (ALT)	73
Cuadro 20. Rasgos funcionales (RF), características ecológicas (CE) y medidas de los árboles relacionados con los servicios ecosistémicos (SE)	76
Cuadro 21. Relación potencial de los rasgos funcionales (RF) y las características ecológicas (CE) con el valor de las especies arbóreas para la conservación de la biodiversidad.	78
Cuadro 22. Categorías de dimensión de los árboles en función del diámetro a la altura del pecho (dap), la altura (H) y el diámetro de copa (dC)	83
Cuadro 23. Equivalencias entre los modelos base C_{base} y funcional C para la estimación de almacenamiento de carbono	83
Cuadro 24. Métricas dimensionales (Dim) para la estimación del aporte de los árboles a la conservación de la biodiversidad.	84

Figuras

Figura 1.	Dendrograma resultante del análisis de conglomerados (método de Ward y distancia de Gower) para las 113 especies en 16 parcelas de 0,25 ha, a partir de rasgos reproductivos, fenológicos, altura máxima y densidad de madera en bosques con diferentes edades de abandono en la selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche.	17
Figura 2.	Gráfico producto del análisis de correspondencia entre los rasgos fenología foliar (cad = caducifolio, per = perennifolio), agente dispersor (Anem = anemocoria, Autoc = autocoria, Zooc = zoocoria) (1 = presencia del rasgo y 0 = ausencia del rasgo) y la asociación a TFP	19
Figura 3.	Análisis de componentes principales con altura máxima (Amax), densidad de madera (DM) y las dos primeras coordenadas principales (PCO_1 y PCO_D) de los rasgos fenología foliar y agente dispersor en relación a las especies de los TFPs (círculos de colores)	20
Figura 4.	Dendrograma resultante del análisis de conglomerados (método de Ward, distancia Euclídea) para las 106 especies a partir de rasgos foliares (área foliar específica, área foliar, contenido foliar de materia seca, fuerza física de la hoja, contenidos de N y P) y de tallo (densidad de madera) en bosques secundarios del Corredor Biológico Cordillera Volcánica Central-Talamanca, Costa Rica.	27
Figura 5.	Análisis de componentes principales mostrando las especies clasificadas en Tipos Funcionales de Plantas (TFPs) en base a los rasgos funcionales estudiados: AF = área foliar; AFE = área foliar específica; CFMS = contenido foliar de materia seca; FFH = fuerza física de las hojas; DM = densidad madera; P = contenido foliar de fósforo; N = contenido foliar de nitrógeno	29
Figura 6.	Correlaciones entre grupos funcionales y altitud en metros sobre el nivel del mar, (a) Tipo funcional seis ponderado por número de individuos (N_TFP6), (b) Tipo funcional uno ponderado por área basal (G_TFP1), (c) Tipo funcional seis ponderado por número de especies (S_TFP1)	31
Figura 7.	Clasificación de las medidas e índices usados en estudios de diversidad funcional.	34
Figura 8.	Esquema de una tabla de contingencia de dos por dos con las codificaciones para identificar las frecuencias de las combinaciones de presencia-ausencia.	48
Figura 9.	Ejemplo de cálculo de las frecuencias para la tabla de contingencia entre dos especies (sp1 y sp2) con ocho rasgos (t1 a t8).	51
Figura 10.	Representación de las especies (sp1, sp2, sp3 y sp4) como puntos sobre el plano determinado por las variables X_1 y X_2 . Arbitrariamente fue asignado el orden $sp1 < sp2 < sp4 < sp3$ para la variables x_1 y $sp4 < sp2 < sp1 < sp3$ para la variable x_2 . Adaptado de Sneath y Sokal (1973)	55
Figura 11.	Biplot obtenido a partir de análisis de componentes principales de los índices de diversidad funcional y taxonómica en la selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche.	67

Autores

Diego Bermeo, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica. dbermeo@catie.ac.cr

Fernando Casanoves, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica. casanoves@catie.ac.cr

Albert Chan-Dzul, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica, Consejo Regional Indígena y Popular de Xpujil, SC, Calakmul, Campeche, México. chandzul@yahoo.com.mx

Diego Delgado, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica. ddelgado@catie.ac.cr

Jhonny Demey, Instituto de Estudios Avanzados (IDEA), Caracas, Venezuela. jdemey@reacciun.ve

Sandra Díaz, Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET-UNC), Córdoba, Argentina. sdiaz@com.uncor.edu

Julio A. Di Rienzo, F.C.A. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina. dirienzo@agro.unc.edu.ar

Bryan Finegan, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica. bfinegan@catie.ac.cr

Guillermo Jiménez-Ferrer, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), SCLC, Chiapas, México. gjimenez@ecosur.mx

Eleni Marinidou, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), SCLC, Chiapas, México. mareleni@gmail.com

Laura Pla, Universidad Francisco de Miranda (UNEFM), Coro, Venezuela. laura@reacciun.ve

Carolina Polania, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica. cpolania@catie.ac.cr

José Luis Vicente Villardón, Universidad de Salamanca, Salamanca, España. villardon@usal.es

Lista de unidades, abreviaturas y siglas

AMAX:	altura máxima
BD:	biodiversidad
CBVC-T:	Corredor Biológico Volcánica Central-Talamanca
CE:	características ecológicas
CONABIO:	Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad
CWM:	media ponderada de la comunidad
Dap:	diámetro a la altura del pecho
DM:	densidad de madera
FAD:	diversidad funcional de atributos (FAD1 y FAD2)
FDp:	índice de diversidad funcional por parcela
FDc:	índice de diversidad funcional basado en la comunidad
FDvar:	índice de divergencia funcional
FGR:	riqueza de grupos funcionales
FRO:	índice de regularidad funcional
MEA:	Millennium Ecosystem Assessment
MFAD:	diversidad funcional de atributos modificada
PSA:	pago por servicios ambientales
Ppm:	parcela permanente de muestreo
RF:	rasgos funcionales
RBC:	Reserva de la Biosfera Calakmul
RTQ:	sistema de roza, tumba y quema
TFs:	tipos funcionales
TFPs:	tipos funcionales de plantas
SA:	servicios ambientales
SE:	servicios ecosistémicos
Smsp:	selva mediana subperennifolia
VAL:	provisión de alimento a la fauna silvestre
VEX:	valor de existencia
VHB:	valor de hábitat y conectividad para la avifauna silvestre

Agradecimientos

Al Instituto Interamericano para la Investigación en Cambio Global (IAI-CRN 2015) quien a su vez es financiado por The National Science Foundation (Grant GEO-0452325) por el financiamiento que permitió esta publicación.

A la Dra. Leda Lorenzo Montero y a la MSc. Carolina Alcazar Caicedo por la revisión exhaustiva de esta Serie Técnica.

Al Dr. Holm Tiessen quien confió en el grupo de desarrollo del software FDiversity del cual surge esta publicación.

1

Introducción

Sandra Díaz, Julio A. Di Rienzo, Laura Pla, Fernando Casanoves

El interés por la diversidad de caracteres o rasgos funcionales, también llamada diversidad funcional, ha crecido aceleradamente en los últimos años. La diversidad funcional se define como el valor, rango, distribución y abundancia relativa de los caracteres funcionales de los organismos que constituyen un ecosistema (Díaz et ál. 2007a). Un número creciente de autores considera que la composición funcional de las comunidades biológicas debería informar más sobre sus respuestas al ambiente y sus efectos ecosistémicos que la diversidad de especies (Grime 1998, Díaz y Cabido 2001, Tilman 2001, Hooper et ál. 2005, Hillebrand y Matthissen 2009).

Los caracteres funcionales, también llamados rasgos funcionales (o *traits* en inglés) son características morfológicas, fisiológicas y/o fenológicas medibles a nivel individual, desde el nivel celular hasta un organismo, que influyen en su crecimiento, reproducción y supervivencia y/o en los efectos de dicho organismo en el ecosistema (Lavorel y Garnier 2002, Cornelissen et ál. 2003, Violle et ál. 2007). Los valores particulares de un carácter funcional en un lugar y tiempo determinado son denominados atributos (Lavorel et ál. 1997, Violle et ál. 2007). Los mejores caracteres son aquellos que, siendo lo más informativos posible desde el punto de vista ecológico, pueden ser medidos más fácilmente y a un menor costo, para un número representativo de individuos dentro de una población de acuerdo a los objetivos de la investigación (Cornelissen et ál. 2003).

Así como los caracteres funcionales de las plantas afectan los servicios ecosistémicos (SE), también determinan las respuestas de las plantas a los factores ambientales, como variables climáticas y disturbios. Por ello, Díaz y Cabido (2001), Lavorel y Garnier (2002) y Suding et ál. (2008) han propuesto la distinción entre caracteres funcionales de efecto y de respuesta. Entonces, los caracteres funcionales exhibidos por los organismos reflejan por un lado la acción del filtrado ecológico y la selección natural bajo determinadas condiciones ambientales (Keddy et ál. 1999); por el otro lado, dentro del marco que imponen las condiciones abióticas predominantes, estos caracteres afectan significativamente las propiedades fundamentales de los ecosistemas (Aerts y Chapin 1999, Grime 2001,

Lavorel y Garnier 2002, Díaz et ál. 2004). Por ello, el análisis de las comunidades en términos de caracteres debería no sólo proveer información más mecanicista sobre las mismas que los enfoques puramente taxonómicos, sino también debería permitir comparaciones y generalizaciones significativas entre sitios con baja afinidad taxonómica.

Así, el concepto de diversidad funcional, expresado a través de distintas métricas, ha sido usado en la caracterización de patrones comunitarios ante disturbios ambientales (Díaz et ál. 1999, Flynn et ál. 2009; Laliberté et ál. 2010) y también de su efecto sobre propiedades de los ecosistemas (p. ej. Hooper y Vitousek 1998; Garnier et ál. 2004; Díaz et ál. 2007c). Recientemente, el concepto de diversidad funcional también se ha aplicado en estudios que relacionan las comunidades biológicas con los beneficios que las sociedades humanas obtienen de los ecosistemas, también llamados servicios ecosistémicos (Díaz et ál. 2007a, 2010, Quétier et ál. 2007a, Lavorel et ál. 2011).

Existen dos formas principales, compatibles entre sí, de caracterizar la diversidad funcional. La más generalizada y más antigua es la distinción de grupos o tipos funcionales. Los tipos funcionales son grupos de organismos que comparten respuestas ante factores ambientales o efectos similares sobre el funcionamiento de los ecosistemas, los cuales suelen expresarse en forma de valores similares de caracteres funcionales (Lavorel et ál. 1997, Díaz y Cabido 2001). Las especies que componen un tipo funcional pueden tener un efecto similar en un proceso pero no en otro. Además, una misma especie puede pertenecer a diferentes tipos funcionales según el proceso al que se haga referencia, por ejemplo si el proceso de interés es la provisión de forraje, varias especies pueden presentar buena palatabilidad y accesibilidad foliares y por lo tanto pertenecer al mismo tipo funcional, mientras que si el foco está en el fuego, algunas de ellas pueden ser tolerantes y otras intolerantes. Debe destacarse que los tipos funcionales generalmente no tienen existencia independiente, sino que son definidos en cada caso de acuerdo con los objetivos del investigador o gestor.

El otro modo de sintetizar la composición funcional de las comunidades son los índices de diversidad funcional (Petchey y Gaston 2002a, 2002b, 2006 Mason et ál. 2005). No existe un criterio universal sobre cuáles son los caracteres más importantes a medir, sino que éstos dependen del objetivo. Por ejemplo, si se trata de medir respuestas de la comunidad a un cambio en las condiciones climáticas, los rasgos a medir serán diferentes de los que se utilizarían en un estudio del efecto de la diversidad funcional sobre el valor estético de un ecosistema. Del mismo modo, no existe un índice ideal para todas las situaciones, sino que la utilidad de los índices, que cuantifican diferentes aspectos de la diversidad funcional, depende de los objetivos y el contexto. Por este motivo, la mayoría de los autores (Mason et ál. 2005, Mouillot et ál. 2005, Villéger et ál. 2008, Laliberté y Legendre 2010, Mouchet et ál. 2010) afirma que la relación entre diversidad funcional y propiedades y servicios ecosistémicos debe ser abordada desde dimensiones múltiples. Es importante aclarar que el creciente interés en estos índices no ha reemplazado la necesidad de identificar tipos funcionales discretos, que sigue siendo fundamental en algunos casos (por ejemplo, para manejo, experimentos de remoción, o modelos de simulación). La caracterización a través de medidas de diversidad funcional o a través de

tipos funcionales, por lo tanto, deben concebirse como abordajes complementarios más que contradictorios y la conveniencia de aplicar uno, otro o ambos depende de los objetivos específicos.

En este trabajo se presenta una recopilación de los principales caracteres que se han propuesto para estudiar los distintos servicios ecosistémicos, acompañados por referencias bibliográficas a fin de facilitar la selección de los caracteres más apropiados según el SE estudiado (Capítulo 2). Si bien sólo se presentan ejemplos en comunidades vegetales, este enfoque funcional puede usarse en el estudio de comunidades de otros organismos (de Bello et ál. 2010).

Los siguientes capítulos desarrollan aspectos metodológicos de la cuantificación de la diversidad funcional y estudios de aplicación en comunidades tropicales. En el Capítulo 3 se presentan métodos para determinar tipos funcionales en una comunidad, así como una síntesis de las técnicas de manejo de datos para su posterior análisis. También se explica cómo caracterizar cada tipo funcional y cómo relacionar las frecuencias de estos tipos funcionales en una comunidad con tratamientos o variables regresoras de interés.

En el Capítulo 4 se analizan distintos índices y medidas de diversidad funcional propuestos en la literatura, se describen en detalle los algoritmos de cálculo para obtenerlos y se discute su interpretación. Estas medidas reflejan cuantitativamente distintos aspectos de la diversidad funcional, por lo que es importante considerar qué representa cada índice, en qué rango de valores está definido, cuáles son las limitaciones de los algoritmos de cálculo, cómo cambian con las medidas de distancia y cómo las afectan los algoritmos de conglomerado en los casos en que esta técnica interviene. Ya que varios índices de diversidad funcional usan una medida de abundancia (p. ej. área basal, cobertura, número de individuos, biomasa) como ponderador de los caracteres evaluados, se muestran las diferencias que resultan del uso de uno u otro ponderador.

Para la identificación de tipos funcionales y para el cálculo de varios índices de diversidad funcional es imprescindible realizar una clasificación jerárquica mediante técnicas de análisis de conglomerados y definir una medida de distancia o similitud entre los perfiles de caracteres de las especies en cada unidad de muestreo. En el Capítulo 5 se describen las medidas de distancia y similitud más utilizadas y se sugiere cómo seleccionar estas medidas dependiendo de la escala de medición del carácter bajo estudio.

Los Capítulos 6, 7 y 8 presentan estudios de caso en donde se han obtenido diversos índices de diversidad funcional para encontrar relaciones entre SE y la composición funcional de las comunidades. Díaz et ál. (2007c) proponen el uso de modelos lineales generales para el análisis de las diferencias entre comunidades (ANOVA), en los que se pueden tener en cuenta también covariables ambientales (ANCOVA). Para el estudio de las relaciones entre SE provistos por las comunidades que se encuentran a lo largo de un gradiente se usan modelos de regresión lineal simple o múltiple, dependiendo del tipo de relación y de la cantidad de variables ambientales consideradas. En el Capítulo 6 se estudia,

por medio de ANOVA, el comportamiento de los diferentes índices en una cronosecuencia de cuatro tiempos de abandono después de una perturbación antrópica. En el Capítulo 7 se estudia la respuesta de los índices al aumento de la altura sobre el nivel del mar en donde se encuentran las comunidades muestreadas, usando técnicas de regresión lineal simple y múltiple. El Capítulo 8 desarrolla un ejemplo de estimación de los SE provistos en comunidades arbóreas de diferentes sistemas agroforestales usando índices funcionales definidos por el valor ecológico de los árboles y su tamaño, con participación de los pobladores locales.

2

Diversidad funcional y servicios ecosistémicos

Carolina Polania, Laura Pla, Fernando Casanoves

Los servicios ecosistémicos (SE) son los beneficios que las personas y las sociedades obtienen de los ecosistemas de los cuales dependen (MEA 2005). Estos beneficios pueden ser directos, como por ejemplo la provisión de alimento directamente consumible, fibra o combustible, o indirectos a través de su influencia en los procesos de los ecosistemas que son esenciales para la vida, como por ejemplo la fertilidad del suelo de la cual dependen buenas cosechas o la polinización de la cual dependen la producción de frutos para consumo humano. Algunos SE dependen de las propiedades, funciones o procesos ecosistémicos (tratados aquí indistintamente como “propiedades ecosistémicas”); por ejemplo, la fertilidad de los suelos depende del reciclaje de nutrientes y de la acumulación de materia orgánica. Otros SE no necesariamente dependen directamente de procesos ecosistémicos, como por ejemplo el valor estético o espiritual de ciertas especies o configuraciones de vegetación (Díaz et ál. 2007c, 2010).

Es importante mencionar que los SE no necesariamente tienen una relación de uno a uno con las propiedades ecosistémicas. En algunos casos un SE es el producto de dos o más propiedades ecosistémicas mientras que en otros casos una propiedad ecosistémica contribuye a la provisión de dos o más SE (Costanza et ál. 1997, Díaz et ál. 2006b, 2007c). A su vez, las propiedades ecosistémicas incluyen no sólo la dinámica biogeoquímica a corto plazo (relacionada con productividad, descomposición, ciclado de nutrientes, etc.), sino también el equilibrio ecosistémico a largo plazo (Leps et ál. 1982, Chapin et ál. 2000, Grime 2001).

La clasificación de SE más ampliamente utilizada (MEA 2005, Carpenter et ál. 2009) distingue 3 o 4 grupos de SE:

- a) *de aprovisionamiento*: bienes producidos o proporcionados por los ecosistemas que pueden ser aprovechados directamente por los seres humanos, como son alimentos, combustibles, madera, fibra, recursos genéticos, o medicinas naturales.

- b) *de regulación*: servicios derivados de la regulación de los procesos ecosistémicos como la calidad del aire, regulación del clima, regulación hídrica, control de erosión, mitigación de riesgos relacionados con incendios, inundaciones, tormentas, etc.; regulación de las enfermedades, control biológico y polinización de plantas útiles, eliminación de necromasa y desechos; provisión de hábitat para animales de importancia económica o simbólica. Algunos autores incluyen aquí a la capacidad de los sistemas de absorber perturbaciones (resistencia) o de recuperar su capacidad funcional luego de sufrirlas (resiliencia).
- c) *culturales*: beneficios no materiales que enriquecen la calidad de vida, tales como los valores estéticos, educaciones, religiosos y espirituales, las oportunidades de generar conocimiento (tradicional y formal), inspiración, sentido de pertenencia, recreación y turismo asociado a la naturaleza.

La clasificación original de la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (MEA 2005) distinguía también *SE de apoyo*, o sea los servicios necesarios para producir todos los otros servicios, incluida la producción primaria, la formación del suelo, la producción de oxígeno, retención de suelos, y ciclado de nutrientes entre otros. Debido a que esta categoría generaba confusión conceptual, existe una tendencia creciente a no considerarla en forma separada y agrupar estos “SE de apoyo” con los servicios de regulación por un lado y con las propiedades ecosistémicas por el otro, distinguiendo sólo los tipos a-c descriptos más arriba (p. ej. Carpenter et ál. 2009) y hablando, en el caso de producción primaria, producción de oxígeno, ciclado de nutrientes, etc., simplemente de “propiedades ecosistémicas”. Cabe aclarar, además, que la diversidad no es un SE *per se*; sin embargo, algunas facetas pueden ser consideradas como tales. Por ejemplo, la conservación de la diversidad no es un SE, pero la provisión de hábitat por parte de las plantas para sostener la diversidad animal (Ranganathan et ál 2008), si lo es. Una descripción detallada de los SE generales mencionados más arriba puede encontrarse en la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (MEA 2005 y www.maweb.org).

Cabe destacar que existen otras formas de conceptualizar los SE y su relación con las propiedades ecosistémicas. Este es el caso de Fisher et ál. (2008), quienes sugieren clasificar los SE como intermedios y finales. Por ejemplo, la provisión de alimentos es un servicio final, mientras que la polinización es un servicio intermedio, pero el beneficio final es la comida para consumo. En síntesis, para estos autores los SE son fenómenos ecológicos y los beneficios son los aspectos tangibles e intangibles que directamente tienen impacto sobre el bienestar humano. Los beneficios son típicamente generados por los SE en combinación con otros capitales de la comunidad, como el capital humano (Costanza et ál. 1997). Más allá de estas distinciones, existen conexiones entre la presencia y abundancia de atributos funcionales en la comunidad, las propiedades del ecosistema y la capacidad de éste de proveer SE.

Dado que, tal como se comentó en la Introducción, muchos SE dependen de la diversidad funcional, varios estudios han profundizado sobre cómo distintos caracteres y tipos funcionales se relacionan con las distintas propiedades y SE (Lavorel y Garnier 2002, Eviner y Chapin 2003, Garnier et ál. 2004, Díaz et ál. 2007b, Grime et ál. 2008, Quétier et ál. 2007a, Lavorel et ál. 2010). Díaz et ál.

(2007a) distinguen tres componentes de la diversidad funcional: (1) los atributos de las especies más abundantes en el ecosistema, (2) la distribución y rango de atributos presentados por todas las especies en el ecosistema y (3) la presencia de ciertos atributos o especies con particular importancia ecológica o simbólica. Todos estos componentes podrían ser importantes en determinar el estado de ciertos SE, en ciertas situaciones. No obstante, la evidencia acumulada hasta ahora es más fuerte en el caso del primer componente (de Bello et ál. 2010). Por ello, los ejemplos que se resumen en el Cuadro 1 en su gran mayoría hacen referencia a cómo los atributos de las especies de plantas dominantes, o sea, marcadamente más abundantes que el resto, influyen sobre determinadas propiedades y SE.

Del mismo modo, las conexiones más generalizables entre caracteres, propiedades ecosistémicas y SE hacen referencia a servicios ecosistémicos de regulación -y en menor medida de aprovisionamiento- que se basan en la dinámica biogeoquímica de los ecosistemas; es decir, en el ciclado de carbono, agua y macronutrientes. La mayoría de los ejemplos en el Cuadro 1 se refieren a estos procesos. Las conexiones entre caracteres funcionales y servicios ecosistémicos culturales suelen ser estrechas, por ejemplo, entre la presencia de una variedad de colores de flores y la belleza escénica de un sistema, o la presencia de un animal o planta y el valor espiritual de un lugar (Díaz et ál. 2011). Sin embargo, estas conexiones no son fácilmente generalizables, dependiendo fuertemente de cada situación particular. Por ello no se las menciona en el Cuadro 1.

Finalmente, la gran mayoría de los caracteres que aparecen en el Cuadro 1 son caracteres de efecto, o sea, afectan las propiedades y SE. Para ejemplos de caracteres funcionales de respuesta, es decir, aquéllos que determinan la capacidad de una planta de sobrevivir y proliferar ante distintos factores ambientales, tales como factores climáticos y de disturbio, se recomienda consultar Lavorel y Garnier (2002) y Cornelissen et ál. (2003).

En los Anexos 1 a 6 se presenta una revisión de literatura donde se estudian algunas relaciones entre servicios ecosistémicos y propiedades ecosistémicas, propiedades ecosistémicas y rasgos funcionales y condiciones biofísicas y rasgos funcionales. Estos cuadros representan una guía para el investigador, que además de simplificar la búsqueda de relaciones, facilita la revisión de literatura asociada con el tema.

Cuadro 1. Ejemplos de rasgos relacionados con propiedades ecosistémicas que, a su vez, están en la base de diferentes servicios ecosistémicos. Las relaciones presentadas en este cuadro han sido comprobadas empíricamente en algunos casos y propuestas sobre la base de principios ecofisiológicos en otros

Servicio ecosistémico	Propiedad ecosistémica	Rasgos
Regulación del clima a través de secuestro biológico de carbono	Productividad primaria Acumulación de carbono en vegetación Acumulación de carbono en suelo Descomposición	forma y tasa de crecimiento, altura de la planta, longevidad de la planta, densidad de madera, contenido de materia seca, lignina, nitrógeno, longevidad de hojas, dureza de hojas, área foliar específica (SLA) o masa foliar por área (LMA), tasa de descomposición potencial de hojas y tallos, longitud específica de raíces
Regulación climática a través de intercambios de calor con la atmósfera	Albedo y rugosidad del dosel Intercambio de calor entre vegetación y atmósfera Evapotranspiración	forma de crecimiento, altura de la planta, longevidad de la planta, arquitectura de la copa, tamaño, textura superficial, ángulo y longevidad de las hojas, profundidad de raíces
Regulación de la cantidad y calidad de agua disponible para consumo humano	Evapotranspiración Intercepción y escurrimiento fustal de precipitación Retención de agua en el suelo, Retención de agua en la vegetación Retención de agua en horajasca Balance entre evaporación, infiltración y escorrentía	forma y tasa de crecimiento, longevidad de la planta, arquitectura de la copa, clonalidad, rugosidad del tronco, características del xilema, tamaño, ángulo y longevidad de las hojas, contenido de materia seca, lignina, nitrógeno, fósforo o compuestos tóxicos activos en hojas, presencia de cubiertas de las hojas (pelos, etc.), dureza de las hojas, área foliar específica (SLA) o masa foliar por área (LMA), tasa de descomposición potencial de hojas y tallos, y arquitectura y profundidad de raíces
Control de erosión hídrica	Retención de agua y sedimentos en suelo, hojarasca y vegetación en pie Balance entre infiltración y escorrentía	forma y tasa de crecimiento de la planta, longevidad de la planta, arquitectura de la copa, clonalidad, longevidad de hojas, contenido de materia seca, lignina y nitrógeno en hojas, tasa de descomposición potencial de hojas y tallos, arquitectura y profundidad de raíces y tallos subterráneos y a ras del suelo
Producción de forraje para herbívoros importantes (ganado, especies silvestres con valor simbólico, etc.)	Provisión de alimento para herbívoros	forma y tasa de crecimiento, longevidad de la planta, altura de la planta, capacidad de rebrote, posición de las yemas de renuevo, longevidad de hojas, contenido de materia seca, lignina, nitrógeno, fósforo o compuestos tóxicos activos en hojas, dureza de hojas, área foliar específica (SLA) o masa foliar por área (LMA), simbiosis con microorganismos fijadores de nitrógenos o insectos (p. ej. hormigas protectoras)
Producción de madera y combustible	Productividad primaria neta aérea Biomasa en pie	forma y tasa de crecimiento, longevidad de la planta, altura de la planta, arquitectura de la copa, densidad de madera
Fertilidad de suelos y remoción de necromasa	Descomposición Ciclado de nutrientes Acumulación de materia orgánica en el suelo	tasa de crecimiento, densidad de madera, longevidad de las hojas, contenido de materia seca, lignina, nitrógeno, fósforo o compuestos tóxicos activos en hojas y tallos, dureza de hojas, área foliar específica (SLA) o masa foliar por área (LMA), tasa de descomposición potencial de hojas y tallos, longitud específica de raíces

Recopilado de: Grime (2001), Díaz y Cabido (1997), Lavorel y Garnier (2002), Díaz et ál. (2004), Díaz et ál. (2007c), Aerts y Chapin 1999, Wardle et ál. (2004), Bardgett y Wardle (2003), Chapin et ál. (2008), De Deyn et ál. (2008), Díaz et ál. (2009), de Bello et ál. (2010), Brauman et ál.(2007).

3

Identificación y caracterización de tipos funcionales

Fernando Casanoves, Laura Pla, Julio A. Di Rienzo, Albert Chan-Dzul, Diego Bermeo, Diego Delgado, Bryan Finegan

3.1 Tipos funcionales de plantas (TFP)

La evaluación del efecto de las especies en el funcionamiento del ecosistema requiere sintetizar las propiedades de las especies para establecer comparaciones tanto entre ecosistemas como entre diferentes tiempos de un mismo ecosistema. Es posible agrupar las especies en una jerarquía de mayor nivel determinada por la relación con el o los servicios ecosistémicos en estudio.

La caracterización de la complejidad funcional del ecosistema contribuye a entender las relaciones entre biodiversidad, factores abióticos y procesos ecosistémicos de una manera que las clasificaciones taxonómica y filogenética por sí solas, no lo hacen (Díaz et ál. 2002). La clasificación en TFPs, frecuentemente polifiléticos, constituidos por las especies, que desempeñan un papel semejante en el funcionamiento del ecosistema, o que presentan respuestas similares a factores ambientales, ha mostrado ser útil para la comprensión del funcionamiento del ecosistema (Díaz y Cabido 1997, Díaz et ál. 2002, Duffy 2002, Hooper et ál. 2005, Pokorný et ál. 2005, Fornara y Tilman 2009).

Existen dos formas básicas de identificar tipos funcionales (TFPs), los métodos *a priori* y los métodos *a posteriori*. En general, los métodos *a priori* se basan en un solo carácter o rasgo para la definición de los TFPs, tal como las distinciones entre gramíneas con vía metabólica C_3 y C_4 , la respuesta diferencial a factores de perturbación como el fuego, o la pertenencia a formas de vida diferentes (Díaz y Cabido 1997, Díaz et ál. 2002). En cambio, los métodos *a posteriori* se basan en la recolección de información de un conjunto de rasgos funcionales que permiten definir los TFPs a partir de la consideración simultánea de los rasgos que se asocian al servicio ecosistémico considerado (Condit et ál. 1996, Díaz y Cabido 1997, Fernández 2007, Lavorel et ál. 2007, Köhler et ál. 2000, Salgado-Negret 2007).

Los TFPs también pueden clasificarse en tipos funcionales respuesta y tipos funcionales efecto. Los TFPs respuesta están constituidos por especies que responden al ambiente biótico y abiótico o a regímenes de perturbación de manera similar (Walker et ál. 1999). Ejemplos de tipos TFPs respuesta son las agrupaciones de especies de claros o especies de dosel, especies resistentes a heladas o secúas, especies tolerantes o intolerantes al pastoreo, entre otros. Los TFPs efecto son aquellos que tienen efectos similares sobre los procesos dominantes del ecosistema, como la productividad primaria, el reciclaje de nutrientes y la transferencia trófica. Sin embargo, hay que tener en cuenta que un TFP puede simultáneamente tener rasgos de efecto y de respuesta; por ejemplo, los rasgos que confieren alta resistencia a la herbivoría como la fuerza tensil foliar (respuesta), pueden también determinar la tasa de descomposición y frenar o hacer más lento el reciclaje de nutrientes (efecto) (Díaz et ál. 2002, Fernández 2007).

Es importante señalar que esta forma de abordar la biodiversidad no pretende sustituir las formas clásicas de estudiar y sistematizar la composición, estructura, riqueza y diversidad florística o las formas de entender la evolución de los rasgos dentro de las especies. Representa un enfoque complementario que surgió ante la necesidad de diagnosticar y predecir el funcionamiento de los ecosistemas como respuesta a los inminentes cambios a escala global directamente asociados con el efecto en los bienes y servicios que proveen los ecosistemas.

3.2 Determinación de tipos funcionales

El método estadístico multivariado más utilizado para la determinación de TFPs es el análisis de conglomerados jerárquicos, cuyo objetivo es generar una partición de las especies de acuerdo a rasgos de interés. Este método no requiere de suposiciones de agrupamiento a priori, y puede realizar clasificaciones a partir de variables continuas, variables categóricas o mezcla de ambas.

Generalmente la clasificación se obtiene a partir de un árbol binario, comúnmente llamado dendrograma. En el dendrograma usado para obtener los TFPs, cada rama corresponde a una especie, o a la menor unidad de la que fueron considerados los rasgos que participan en la clasificación. Cuanto menor es la longitud de un par de ramas que conecta dos especies, mayor será su semejanza a través del conjunto de rasgos considerados.

Para realizar un análisis de conglomerados jerárquicos, es necesario seleccionar un método o algoritmo de encadenamiento y una medida de distancia o similitud. Los métodos de encadenamiento más usados en la construcción de TFPs son el de encadenamiento promedio (UPGMA) y el de Ward. Usando UPGMA, las dos especies con menor distancia (o mayor similitud) se unirán en primer lugar; el promedio de los rasgos de este par de especies es quien representa la posición del grupo. Luego se calcula nuevamente la mínima distancia entre dos especies o entre una especie y el grupo previamente formado, y así sucesivamente hasta que todas las especies han sido agrupadas (este es un algoritmo aglomerativo).

El método de Ward construye los grupos de manera similar a UPGMA, pero incluye la información de la covarianza entre rasgos funcionales, lo que produce generalmente grupos más diferenciados entre sí, al minimizar la varianza dentro de los grupos y maximizar la varianza entre ellos. Por este motivo, a menudo se obtienen grupos cuya interpretación es coherente con las hipótesis biológicas. También, como consecuencia de esto, es más fácil encontrar significancias estadísticas entre los TFPs formados mediante técnicas de ANOVA y MANOVA.

La elección de la medida de distancia o similitud dependerá del tipo de variables en el que se expresan los rasgos (*i.e.* cuantitativas, cualitativas o su mezcla). Si todos los rasgos son cuantitativos, la medida de distancia más utilizada es la Euclídea, que no considera la covarianza entre rasgos, pero como generalmente la selección de rasgos no es redundante esto no representa una desventaja. En los casos en que los rasgos considerados estén muy correlacionados se puede usar la distancia de Mahalanobis. Las medidas de distancia y similitud que pueden usarse en la formación de TFPs y su implicancia en la formación de los grupos se desarrollan con amplitud en el Capítulo 5.

Si todos los rasgos son cualitativos, se usan medidas de similitud como Jaccard, Dice, Sorensen y emparejamiento simple. Todas estas medidas de similitud se calculan a partir de variables binarias derivadas de las variables categóricas. La formación de conglomerados para la definición de TFPs parte de una matriz de distancias entre las especies. Cuando se utilizan medidas de similitud, es necesario aplicar previamente una transformación de las similitudes a distancias. Debido a que la distancia entre dos especies con rasgos idénticos es cero, mientras que la similitud de dos especies con rasgos idénticos es uno, una transformación de similitud a distancia se obtiene como 1-similitud. Otras opciones para obtener distancias a partir de similitudes se detallan en el Capítulo 5.

El caso más simple de variable categórica es aquella con sólo dos resultados posibles y excluyentes (si tiene un estado no puede simultáneamente tener el otro); por ejemplo presencia o ausencia de alguna característica (espinas, fijación de N, caducidad de las hojas, etc.). En el caso de categorías múltiples excluyentes, por ejemplo sistema sexual (hermafrodita, monoico y dioico), los distintos estados deben ser identificados mediante la definición de variables auxiliares dicotómicas (*dummy*). Estas reemplazan a la variable original en el análisis y su número es igual a la cantidad de estados menos uno. En el ejemplo del sistema sexual, la variable categórica con los tres estados será reemplazada por dos variables auxiliares A1 y A2, cada una con los valores 0 o 1; así, el estado hermafrodita corresponderá a la combinación $A1 = 1, A2 = 0$; el estado monoico a $A1 = 0, A2 = 1$; y el estado dioico a $A1 = 0, A2 = 0$. Los paquetes estadísticos que realizan análisis de conglomerados, generalmente cuentan con un generador automático de variable auxiliares; este es el caso de InfoStat (Di Rienzo et ál. 2009) y de FDiversity (Di Rienzo et ál. 2008).

Si los estados de una variable categórica no son excluyentes se deben usar variables indicadoras de la presencia-ausencia de cada estado; por ejemplo, el método de dispersión de semillas, ya que una misma especie puede contar con más de un método (anemocoria, zoocoria, autocoria, hidrocoria). En este caso habrá tantas variables indicadoras como estados existan.

Cuando el rasgo es medido como una variable categórica ordinal (estados excluyentes por definición), puede utilizarse la alternativa del uso de variables auxiliares, o asignar valores numéricos a los diferentes estados, conociendo qué representa el rasgo y cuál es su contribución al servicio o procesos ecosistémico considerado. Por ejemplo, la resistencia al fuego con estados: nada resistente, poco resistente, medianamente resistente, de resistencia alta y de resistencia muy alta, podría codificarse con los valores 0, 1, 2, 3 y 4 respectivamente y ser tratada como una variable cuantitativa. En este caso se realizó una asignación numérica a los estados con valores equidistantes, pero dependiendo del rasgo ordinal considerado y del servicio ecosistémico en estudio, estas asignaciones numéricas podrían ser no equidistantes para reflejar numéricamente efectos más marcados de algunos estados sobre otros.

En síntesis, la valoración de un rasgo funcional de naturaleza categórica, deberá reflejar numéricamente el efecto de cada estado sobre el SE considerado, y esto es más una tarea del propio investigador que una decisión estadística. Una variable claramente nominal como la arquitectura de una planta, podría transformarse en ordinal para ser tratada como cuantitativa si la asignación numérica refleja el aporte de cada estado a un SE. Por ejemplo, para la evaluación del SE regulación del ciclo hidrológico, el ordenamiento de la arquitectura de los individuos del estrato arbóreo podría codificarse como: mínimo en el caso de árboles con una arquitectura que concentre las lluvias en el fuste, y máximo en el caso contrario.

En los casos en que para la evaluación de SE se requieran rasgos de naturaleza continua y categórica, existen varias alternativas; la más utilizada es aplicar a la mezcla de rasgos la medida de distancia propuesta por Gower (1971, 1985), cuyo algoritmo de cálculo usa distancia Euclídea para las variables continuas y Jaccard para las variables dicotómicas. Otra opción es usar análisis de coordenadas principales (escalamiento multidimensional) para obtener combinaciones lineales de las variables binarias, y luego usar estas combinaciones (coordenadas) que son variables continuas junto al resto de los rasgos. Esta técnica produce un número de coordenadas igual al mínimo entre el número de variables y el número de especies menos uno; pero generalmente, las dos o tres primeras coordenadas resumen la información del conjunto de rasgos categóricos.

Otra alternativa consiste en transformar las variables continuas llevándolas al intervalo $[0, 1]$, donde el mínimo valor observado se codifica con cero, el máximo con uno y los valores intermedios son asignados por interpolación lineal. Esta transformación está disponible en los programas InfoStat y FDiversity, entre otros. Una vez transformadas las variables continuas en esta escala se pueden usar medidas de distancia para variables cuantitativas como la Euclídea (en este caso no es necesario estandarizar los rasgos antes de realizar el análisis de conglomerados).

Otro aspecto importante a considerar en el análisis de conglomerados es la estandarización. Cuando las variables cuantitativas están en métricas diferentes, ya sea por sus unidades de medida (*i.e.* kilos, metros, horas, etc.) o por la escala en que se expresan los valores de los rasgos (milímetro, centímetro, metro, etc.) la estandarización otorga a todos los rasgos la misma importancia, evitando

distorsiones en la clasificación debidas a la dominancia de algunos rasgos sobre el resto (los de mayor amplitud dominan la clasificación).

3.3 Estudios de caso

3.3.1 *Determinación de tipos funcionales de plantas en una selva mediana subperennifolia*

La dinámica y la respuesta de la vegetación luego de una perturbación y posterior abandono pueden estudiarse en una cronosecuencia. Los cambios en las funciones de los ecosistemas a través de la cronosecuencia pueden ser evaluados definiendo grupos funcionales de especies (TFPs) con desempeño similar. Una vez definidos estos grupos se estudia la frecuencia relativa de cada grupo en las etapas de la cronosecuencia para valorar los SE provistos en cada una de las etapas de restauración.

El estudio se desarrolló en el área de uso agrícola del ejido Nuevo Conhuás ubicado al interior de la zona de uso del área estatal sujeta a conservación ecológica Balan Kú, en la zona de influencia de la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México. La zona se caracteriza por el establecimiento de milpas (espacios de bosque desmontados para hacer agricultura) mediante el sistema de roza, tumba y quema (RTQ). Estas milpas son abandonadas después de unos años de uso cuando la fertilidad del suelo decae.

El clima es del tipo cálido subhúmedo con lluvias de mayo a noviembre y temperatura media anual de 24,6 °C (García et ál. 2002). La precipitación promedio es de 1.138 mm, con un régimen muy irregular y con marcadas variaciones entre las estaciones (INE 2000, García et ál. 2002). La época más lluviosa ocurre de junio a octubre, coincidiendo con la temporada de huracanes. Existe un periodo seco bien marcado de diciembre a abril (Mendoza et ál. 2008).

Chan-Dzul (2010) ubicó parcelas de observación en cuatro condiciones de tiempo desde el disturbio; un bosque primario o sin evidencia de disturbio reciente, y bosques que crecieron en milpas con distintas edades de abandono (4 a 6, 14 a 16 y 19 a 21 años). Por cada parche de vegetación, ya sea secundaria o de bosque primario, se estableció una sola parcela de muestreo de 0,25 ha, para un total de 16 parcelas (cuatro por condición) sobre las que se evaluaron todos los individuos con dap mayor a 5 cm.

3.3.1.1 Rasgos funcionales

Para todas las especies encontradas en el sitio de estudio se identificaron rasgos funcionales que reflejan su respuesta a la perturbación por el sistema agrícola de RTQ: densidad de la madera, altura máxima, fenología foliar y agente dispersor.

De las 113 especies analizadas en el presente estudio, 96 fueron muestreadas en campo para calcular la densidad de madera (DM). Para la determinación de los valores de DM de las 17 especies restantes se recurrió a publicaciones de la región (Martínez y Martínez-Pinillos 1996, Tamarit-Urias 1996, Bárcenas 1998, López-Torres y Tamarit-Urias 2005, Valdéz 2008). Para dos especies (*Randia aculeata* y *Allophyllus cominia*) se tomó como valor de densidad el promedio para los géneros reportado por Chave et ál. (2006) y para la especie desconocida (Euphorbiaceae) se tomó el valor reportado para la familia por los mismos autores.

Densidad de la madera (DM). El valor de densidad de la madera se determinó en una muestra cilíndrica de 10 cm con un taladro Haglof de 10" de largo y 5,15 mm de diámetro, en tres individuos de cada especie. Se calculó el volumen según el método dimensional (Chave 2005). En el laboratorio, las muestras fueron rehidratadas durante 48 horas con agua destilada hasta humedad constante, secadas al horno a 80°C durante 48 horas y pesadas en balanza analítica para determinar la densidad (Cornelissen et ál. 2003).

Altura máxima (Amax). La altura máxima de una planta hace referencia a la distancia, en metros, entre el nivel del suelo y los principales tejidos fotosintéticos (Cornelissen et ál. 2003) que una especie puede alcanzar en edad madura. El acceso a la luz es el principal factor que dirige el crecimiento vertical de las plantas (Falster y Westoby 2003), de manera que la altura se puede asociar con la capacidad competitiva de una especie y su capacidad de respuesta (tolerancia o evasión) a condiciones cambiantes en el medio ambiente; por ejemplo, por la altura, algunas especies pueden poner a salvo estructuras tales como meristemos, flores o semillas durante incendios (Cornelissen et ál. 2003).

La Amax de las especies se obtuvo a partir de referencias bibliográficas de la región donde se ubica el sitio de estudio (Standley y Steyermark 1949, Standley y Williams 1975, Pulido-Salas 1993, Ortíz 1994, Pennington y Sarukhán 2005, Vester y Navarro 2007, MBG 2010). Sólo para las especies sin referencias bibliográficas se utilizó la altura máxima registrada en campo. En este caso la altura de los individuos se estimó utilizando una cuerda graduada en metros.

Fenología foliar. En términos generales, la fenología foliar se refiere al número de meses del año que el follaje del dosel permanece verde (Cornelissen et ál. 2003). En las regiones tropicales con periodos de lluvias bien marcadas, la producción foliar máxima se presenta en la época lluviosa y la caída máxima de follaje coincide con la época seca, aunque la disponibilidad de agua en el suelo, el fotoperiodo y la radiación solar también condicionan la respuesta de las especies (Manzo-Delgado y Meave 2003).

La asignación de rasgos fenológicos se realizó a partir de observaciones en campo y a través de bibliografía especializada, considerando dos categorías: caducifolias y perennifolias (Ogata et ál. 1999, Pennington y Sarukhán 2005). Las caducifolias son especies que pierden sus hojas al menos durante los periodos de mayor estrés por déficit hídrico, principalmente en la estación seca (Eamus

1999); mientras que las perennifolias mantienen hojas durante todo el año (Chabot y Hicks 1982). Las especies caducifolias suelen presentar altas tasas fotosintéticas, alta concentración de nitrógeno en la hoja y un área foliar específica elevada aunque las concentraciones de compuestos para defensa son bajas (Eamus 1999). Las especies que presentan esta característica son de rápido crecimiento y son comunes en las primeras etapas de sucesión (Finegan 1996, Cornelissen et ál. 2003) ya sean efímeras o de vida larga (Sánchez et ál. 2007). Por otro lado, la condición perennifolia, aunque parece ser una adaptación a la baja disponibilidad de nutrientes en el suelo, se asocia con bajas tasas de crecimiento y hace a las especies vulnerables a cambios en su medio ambiente (Aerts 1995).

Agente dispersor. Después de eventos de perturbación naturales o antrópicos la regeneración de las plantas como respuesta a dicha perturbación depende, en gran parte, de la capacidad de dispersar sus propágulos y colonizar o recolonizar esos sitios. Para el agente dispersor se emplearon las categorías utilizadas por Salgado-Negret (2007) para un bosque muy húmedo en Costa Rica, como sigue: a) anemocoria (viento), b) autocoria (explosiva y gravedad) y c) zoocoria (dispersión por animales). En este caso, a diferencia de la clasificación de Salgado-Negret (2007) no se contempla la hidrocoria ya que en Calakmul, donde se ubica nuestro sitio de estudio, no existen cuerpos permanentes de agua.

Para la asignación de rasgos se utilizó bibliografía especializada (Ibarra-Manríquez et ál. 1991, Gillespie 1999, Ortíz-Pulido et ál. 2000, Arellano et ál. 2003, Sánchez et ál. 2005, Vester y Navarro 2007, Rodríguez et ál. 2009) y en el caso de especies para las que no se halló información específica se utilizaron los síndromes de dispersión descritos en la bibliografía (Howe y Smallwood 1982, Ibarra-Manríquez et ál. 1991, Rodríguez et ál. 2009).

3.3.1.2 Descripción y composición de tipos funcionales de plantas

Los TFPs se definieron a través del análisis de conglomerados, empleando el método de Ward para la construcción del árbol binario y la distancia obtenida a partir de la similaridad de Gower. Esta medida de similaridad se obtiene al combinar la distancia Euclídea (aplicada sobre variables cuantitativas) con la similitud de Jaccard (aplicada a variables cualitativas). Las variables utilizadas fueron: densidad de la madera (DM), altura máxima (Amax), fenología foliar (caducifolia y perennifolia) y el agente dispersor (anemocoria, autocoria y zoocoria). En el caso de variables con valores cualitativos no excluyentes, como es el caso de agente dispersor, se usaron variables indicadoras para identificar las categorías existentes. Cada TFP se describió de acuerdo al número de especies que lo conforma y la distribución de las especies en los rangos de cada rasgo funcional.

Para cada TFP se determinaron los valores de área basal (AB) y densidad (N) en cada parcela de muestreo. Se analizaron las diferencias entre las categorías de edad, mediante los valores de composición de los TFP por medio de análisis de la varianza multivariado, MANOVA. Por último, mediante ANOVA se analizaron las diferencias entre las proporciones en AB y N de cada TFPs por cada condición de edad de abandono.

El análisis del dendrograma generado con los rasgos DM, Amax, fenología foliar y agente dispersor permitió identificar seis tipos funcionales de plantas (Figura 1). La densidad de la madera no fue útil en la separación de grupos ya que en todos los TFP se encontraron especies con valores bajos a intermedios, altos y muy altos de DM. La Amax si fue útil en la separación de grupos; el ANOVA indicó diferencias significativas ($p < 0,0001$) y la prueba LSD encontró diferencias entre el TFP2 de mayor altura y el TFP4 de menor altura y entre estos dos respecto a los restantes 4 TFP que presentaron alturas intermedias (Cuadro 2).

Cuadro 2. Análisis de la varianza para los rasgos densidad de madera (DM) y altura máxima (Amax) por tipo funcional de planta (TFP)

TFP	DM	Amax
	F = 0,52, p = 0,8675	F = 11,78, p = <0,0001
1	0,69	12,94 b
2	0,65	20,53 c
3	0,65	12,88 b
4	0,65	8,04 a
5	0,69	15,67 b
6	0,70	15,65 b

Para realizar los ANOVA, los valores fueron transformados a rangos. Se presentan los valores originales. Letras diferentes indican diferencias significativas, prueba LSD de Fisher, $\alpha \leq 0,05$.

Las variables categóricas, fenología foliar y agente dispersor, también fueron útiles en la separación de grupos al mostrar asociaciones significativas ($p < 0,0001$, en todos los casos) a través del análisis de tablas de contingencia (Cuadro 3).

Un análisis de correspondencias permitió visualizar las asociaciones de rasgos categóricos con los TFPs (Figura 2). Con una inercia de 30,6%, el Eje 1 sugiere una separación de la fenología foliar perennifolio y tipo de dispersión por animales, del hábito caducifolio. El TFP6 se asocia fuertemente al extremo negativo de este primer eje, es decir está conformado por especies perennifolias dispersadas por animales; en tanto, los TFP2 y TFP4 aparecen en el mismo punto por estar asociados a la dispersión por anemocoria pero de fenología foliar caducifolia (el rasgo Amax es el que los discrimina como TFP diferentes); le sigue el TFP5, asociado a hojas caducifolias; y en el extremo positivo del eje, los TFP1 y TFP3 asociados a la ausencia de zoocoria. El Eje 2, con una inercia de 23,1%, permite la separación del tipo de dispersión autocoria, al que se asocia el TFP1, de la dispersión por anemocoria al que se asocia el TFP3.

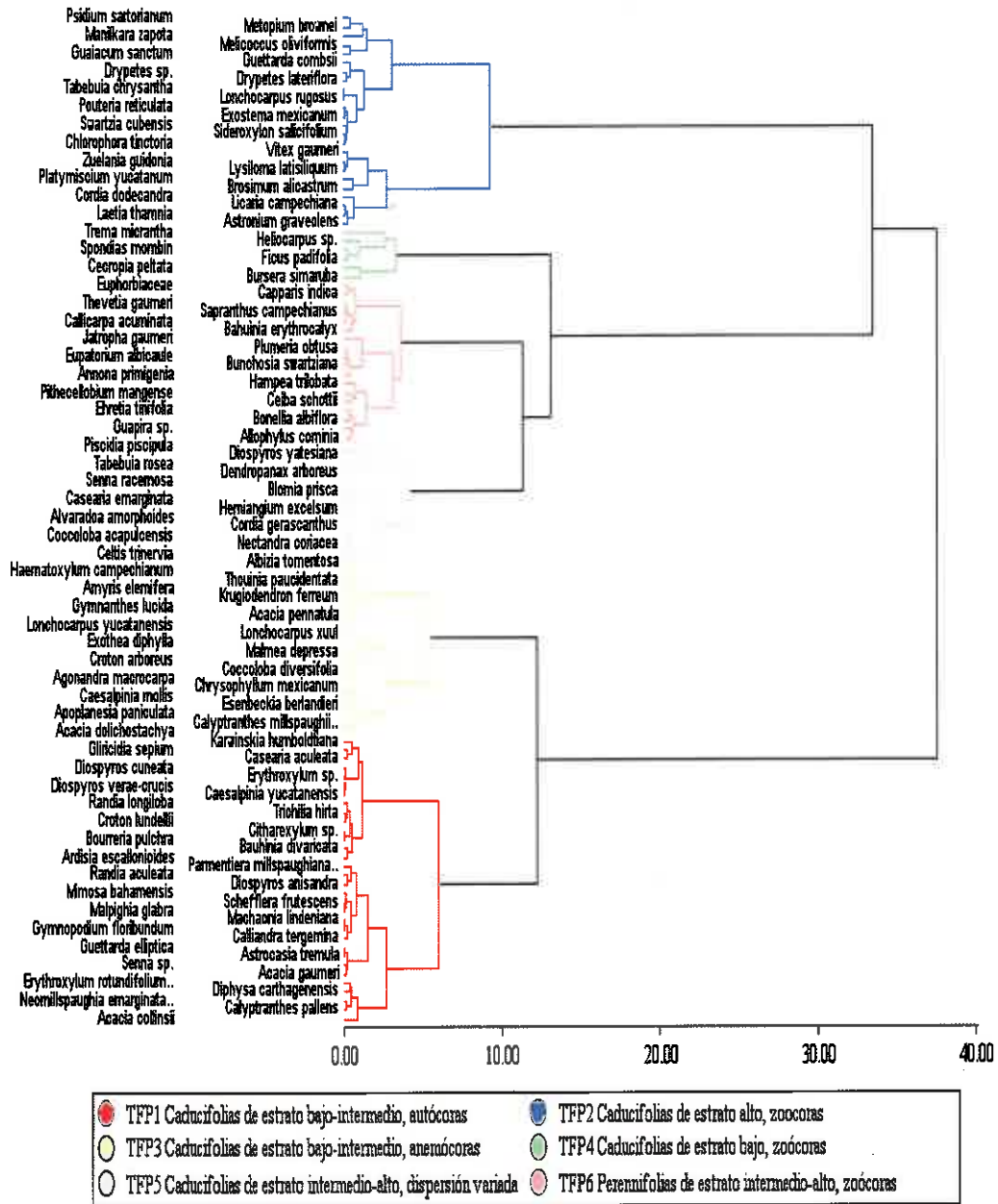


Figura 1. Dendrograma resultante del análisis de conglomerados (método de Ward y distancia de Gower) para las 113 especies en 16 parcelas de 0,25 ha, a partir de rasgos reproductivos, fenológicos, altura máxima y densidad de madera en bosques con diferentes edades de abandono en la selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche.

Cuadro 3. Frecuencias absolutas (porcentaje) por tipo funcional y por categorías de rasgo y resultados del análisis de tablas de contingencia

		No. Esp.	TFP1	TFP2	TFP3	TFP4	TFP5	TFP6	X ²	P
Fenología foliar	Per	0 24	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (4,17)	0 (0,0)	4 (16,67)	20 (83,33)	97,06	<0,0001*
	Cad	1 89	18 (20,22)	19 (21,35)	17 (19,10)	27 (30,34)	8 (8,99)	0 (0,00)		
Agente dispersor	Anem	0 91	18 (19,78)	19 (20,88)	0 (0,00)	27 (29,67)	7 (7,69)	20 (21,98)	94,40	<0,0001*
		1 22	0 (0,00)	0 (0,00)	17 (77,27)	0 (0,00)	5 (22,73)	0 (0,00)		
	Autoc	0 87	0 (0,00)	19 (21,84)	17 (19,54)	27 (31,03)	4 (4,60)	20 (22,99)	97,95	<0,0001*
		1 26	18 (69,23)	0 (0,0)	0 (0,00)	0 (0,0)	8 (30,77)	0 (0,00)		
Zooc	0 37	18 (48,65)	0 (0,0)	17 (45,95)	0 (0,00)	2 (5,41)	0 (0,00)	105,43	<0,0001*	
	1 76	0 (0,00)	19 (25,0)	0 (0,0)	27 (35,53)	10 (13,16)	20 (26,32)			

Per = perennifolio, Cad = caducifolio; Anem = anemocoria, Autoc = autocoria, Zooc = zoocoria, TFP = Tipo funcional de planta.

El análisis de componentes principales (ACP) realizado con las variables Amax, DM y las dos primeras coordenadas del análisis de coordenadas principales de los rasgos fenología foliar y agente dispersor explicó para los dos primeros ejes el 57% de la variabilidad (Figura 3). En el análisis de coordenadas principales, la primera coordenada (PCO1) separó la anemocoria y la autocoria de la zoocoria, y la segunda (PCO2) separó la fenología perennifolia de la caducifolia. El primer componente principal (PC1) explicó el 29,8% de la variabilidad y separó en primera instancia las especies con densidad de madera alta y perennifolias, de las especies caducifolias de densidad de madera baja, es decir a los TFP6 (perennifolias de estrato intermedio-alto, zoócoras) y TFP1 (caducifolias, estrato bajo-intermedio, autócoras) de los TFP2 (caducifolias de estrato alto, zoócoras) y TFP4 (caducifolias de estrato bajo, zoócoras). El segundo componente principal (PC2) explicó el 27,7% de la variabilidad y separó las especies dispersadas por autocoria o anemocoria de menor altura, de las especies más altas dispersadas por zoocoria; es decir a los TFP1, TFP3 y TFP4 de los TFP2 y TFP6. Estos dos primeros componentes principales son incapaces de diferenciar al TFP5 (caducifolias, de estrato intermedio-alto, de dispersión variada).

Aunque el Biplot de CP, parece indicar correlación entre las variables, los análisis de correlación de Pearson sólo indicaron una correlación positiva baja entre la DM y PCO2 ($r = 0,18$, $p = 0,0470$), es decir entre la DM y la categoría perennifolia de la fenología foliar.

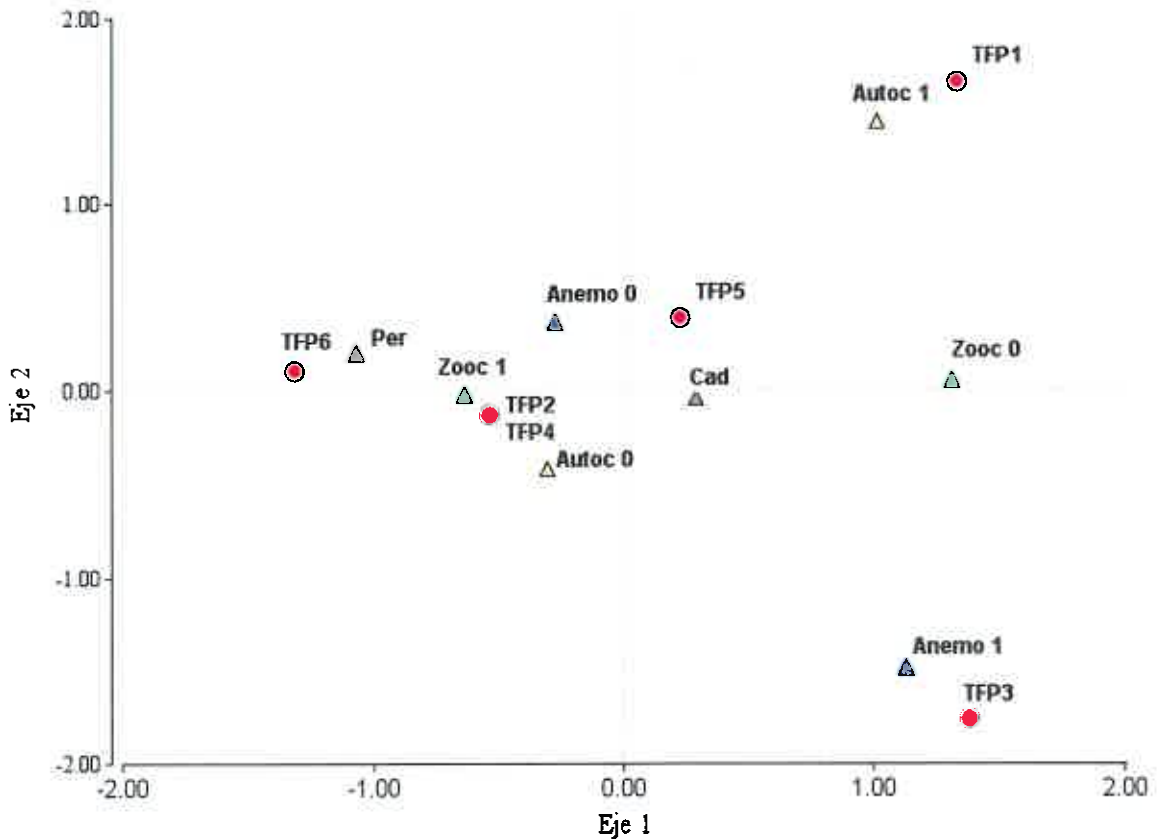


Figura 2. Gráfico producto del análisis de correspondencia entre los rasgos fenología foliar (*cad* = caducifolio, *per* = perennifolio), agente dispersor (*Anem* = anemocoria, *Autoc* = autocoria, *Zooc* = zoocoria) (1 = presencia del rasgo y 0 = ausencia del rasgo) y la asociación a TFP.

El TFP1 estuvo compuesto por 18 especies; seis pertenecen al estrato bajo (3-9 m), nueve al estrato intermedio (10-17 m) y únicamente tres especies pertenecen al estrato alto (más de 18 m). Todas las especies fueron caducifolias y las diásporas dispersadas por autocoria (gravedad o explosión). Las fabáceas dominaron este TFP con 15 especies. Este TFP fue clasificado como Caducifolias de estrato bajo-intermedio, autócoras.

El TFP2 constó de 19 especies y fue el de mayor altura; seis especies pertenecieron al estrato intermedio y las 13 restantes al estrato de más de 18 m. Todas las especies fueron caducifolias, pero en este caso dispersadas por animales. Este TFP fue clasificado como Caducifolias de estrato alto, zoócoras.

El TFP3 constó de 17 especies, con predominio de especies de estrato bajo (siete especies) a intermedio (seis especies); en este caso, sólo tres especies presentaron alturas mayores a 18 m. Todas

las especies son caducifolias dispersadas por viento. A este tipo funcional se lo clasificó como Caducifolias de estrato bajo-intermedio, anemócoras.

El TFP4 es el grupo más numeroso, con 27 especies. Respecto a las alturas máximas, este grupo está dominado por especies del estrato bajo (17 especies) y las diez restantes, son especies de altura intermedia. Las 27 especies son caducifolias y dispersadas por medio de animales. Este grupo fue clasificado como Caducifolias de estrato bajo, zoócoras.

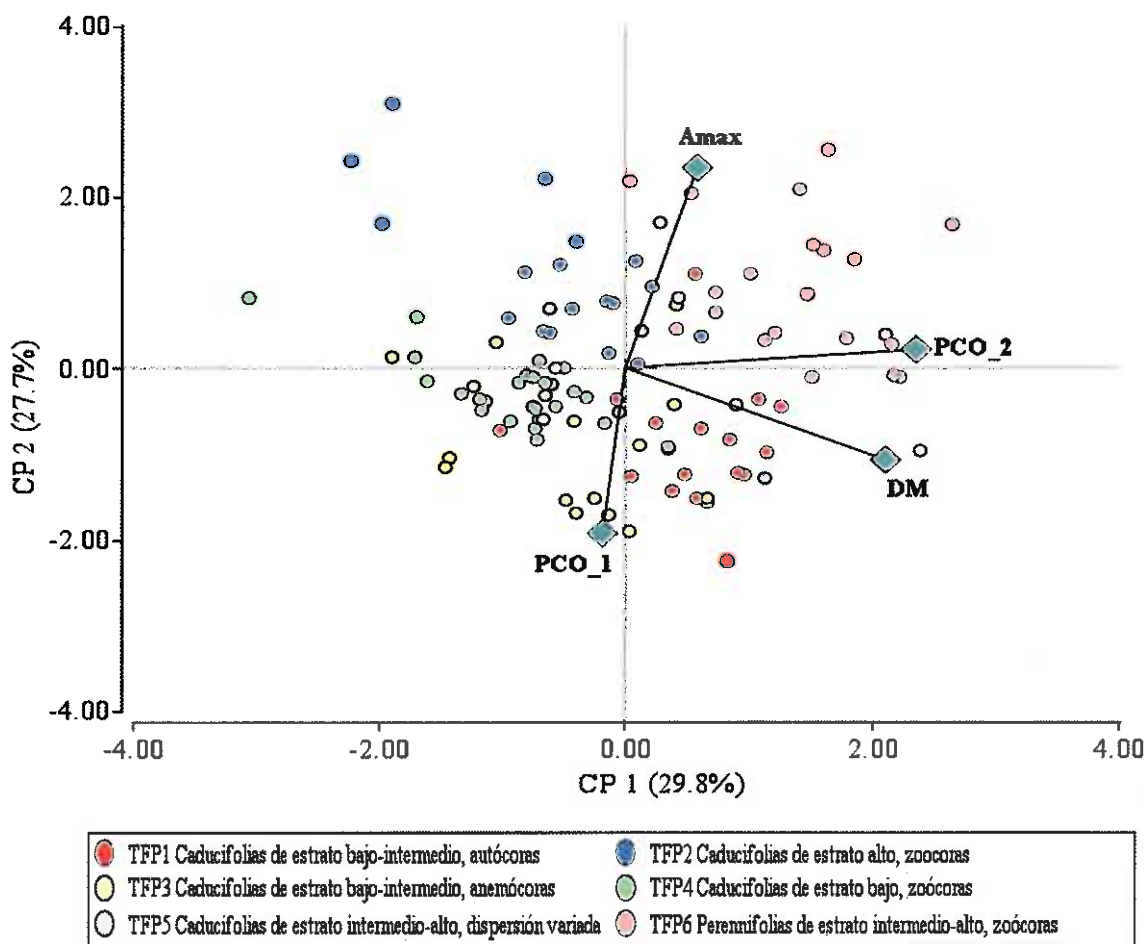


Figura 3. Análisis de componentes principales con altura máxima (Amax), densidad de madera (DM) y las dos primeras coordenadas principales (PCO_1 y PCO_D) de los rasgos fenología foliar y agente dispersor en relación a las especies de los TFPs (círculos de colores)

El TFP5 fue el grupo más heterogéneo respecto a la distribución de rasgos y al mismo tiempo el menos rico en especies, con un total de 12, aunque contó con especies de los tres estratos, estuvo dominado por las especies del estrato intermedio y alto: tres especies en el estrato bajo, cuatro en el intermedio y cinco en el alto. Respecto a la fenología foliar ocho especies son caducifolias y cuatro perennifolias; con relación a la dispersión, diez especies son dispersadas por animales, pero además ocho son dispersadas de manera autócora y cinco a través del viento. Este grupo fue clasificado como caducifolias de estrato intermedio-alto, de dispersión variada.

Por último, el TFP6 es el segundo tipo funcional en cuanto a número de especies con 20. En cuanto a la altura ocho especies pertenecieron al estrato intermedio y ocho al estrato alto, sólo tres especies pertenecieron al estrato bajo. Este grupo concentra a las especies perennifolias dispersadas en su totalidad por fauna. El TFP fue clasificado como Perennifolias de estrato intermedio-alto, zoócoras.

El MANOVA para la proporción de área basal por TFP, mostró diferencias significativas en la cronosecuencia. No se detectaron diferencias entre las categorías de edad de 4-6, 14-16 y 19-21 años, tampoco se detectó diferencia entre la categoría de mayor edad (19-21) y el bosque primario (BP); sin embargo, el BP se diferenció significativamente de las categorías de menos de 16 años. Las diferencias observadas se deben principalmente a la alta dominancia en área basal de las especies perennifolias del TFP6 en el BP y a las especies caducifolias de estrato bajo a intermedio del TFP3 en el BP y en la categoría de edad de 19-21 años (Cuadro 4).

Cuadro 4. Análisis de la varianza multivariado (MANOVA) para la proporción de área basal entre categorías de edad y tipo funcional de planta (TFP) y comparación de vectores medios

F.V.	Estadístico	F	gl(num)	gl(den)	p
Tratamiento	10,79	3,4	18	17	0,0075

Categoría de edad (años)	TFP1	TFP2	TFP3	TFP4	TFP5	TFP6	n	
Bosque primario	0,10±0,01	0,21±0,05	0,19±0,05	0,08±0,02	0,09±0,04	0,33±0,07	4	a
19-21	0,18±0,08	0,27±0,08	0,23±0,08	0,14±0,02	0,15±0,05	0,02±0,01	4	ab
14-16	0,19±0,06	0,37±0,07	0,08±0,02	0,16±0,02	0,16±0,05	0,04±0,03	4	b
4-6	0,32±0,15	0,42±0,12	0,05±0,01	0,11±0,02	0,09±0,05	0,02±0,01	4	b

Debido a que la suma de los TFP es una combinación lineal de las proporciones de área basal, los datos se transformaron a rango para realizar el MANOVA. Se presentan los datos sin transformar. Letras diferentes indican diferencia significativa entre clases de edad, prueba de Hotelling ($p < 0,05$).

Respecto al MANOVA para las proporciones de abundancia, la categoría de edad de 4-6 años se diferenció del resto de las categorías. Mientras que 19-21 y BP no se diferenciaron entre sí. La categoría de edad 14-16 presentó un perfil de medias que no se diferenció de la categoría 19-21. Estas diferencias se deben, en principio, a la alta abundancia proporcional de los TFP1 y TFP2 de la categoría de edad de 4-6 años, mientras que la categoría de 14-16 años tiene su mayor abundancia en el TFP4, y la categoría de edad de 19-21 años en el TFP3. El BP se diferenció de los bosques más jóvenes porque contiene la menor abundancia en general y porque ésta se concentra prácticamente en el TFP6 (Cuadro 5).

Cuadro 5. Análisis de la varianza multivariado (MANOVA) para la densidad proporcional entre categorías de edad y tipo funcional de planta (TFP) y comparación de vectores medios

F.V.	Estadístico	F	gl(num)	gl(den)	p
Tratamiento	16,93	5,33	18	17	0,0006

Categoría de edad (años)	TFP1	TFP2	TFP3	TFP4	TFP5	TFP6	n	
4-6	0,28±0,11	0,37±0,09	0,09±0,02	0,17±0,02	0,06±0,03	0,03±0,02	4	a
19-21	0,17±0,06	0,17±0,04	0,29±0,07	0,23±0,03	0,1±0,03	0,04±0,03	4	bc
Bosque primario	0,12±0,01	0,14±0,04	0,21±0,07	0,14±0,02	0,06±0,01	0,33±0,07	4	b
14-16	0,15±0,03	0,24±0,03	0,13±0,04	0,31±0,04	0,13±0,05	0,03±0,02	4	c

Debido a que la suma de los TFP es una combinación lineal de las proporciones de densidad, los datos se transformaron a rango para realizar el MANOVA. Se presentan los datos sin transformar. Letras diferentes indican diferencia significativa entre clases de edad, prueba de Hotelling ($p < 0,05$).

El análisis de la varianza para el AB de las cronosecuencias por TFP presentó diferencias significativas en el TFP3 (Caducifolias de estrato bajo-intermedio, anemócoras, $p = 0,0017$) y en el TFP6 (Perennifolias de estrato intermedio-alto, zoócoras, $p = 0,0155$). En el TFP3, las categorías de edad más recientes (4-6 y 14-16 años) no se diferenciaron al presentar los valores proporcionales de área basal más bajos pero si se diferenciaron de manera significativa de la categoría de edad más avanzada (19-21 años) y del bosque primario que presentaron los valores proporcionales más altos. En el TFP6, las tres categorías de edad a través de la cronosecuencia se diferencian del bosque primario, al concentrar este último la mayor proporción de área basal (Cuadro 6).

Cuadro 6. Análisis de la varianza para las proporciones de área basal por categorías de edad y tipo funcional de plantas (TFP) y comparación de medias

Categoría de edad (años)	TFP1	TFP2	TFP3*	TFP4*	TFP5	TFP6*
	F = 1,08 p = 0,3938	F = 1,17 p = 0,3601	F = 9,53 p = 0,0017	F = 2,40 p = 0,1187	F = 0,68 p = 0,5814	F = 5,22 p = 0,0155
Bosque primario	0,10±0,01	0,21±0,05	0,19±0,05 b	0,08±0,02	0,09±0,04	0,33±0,07 b
19-21	0,18±0,08	0,27±0,08	0,23±0,08 b	0,14±0,02	0,15±0,05	0,02±0,01 a
14-16	0,19±0,06	0,37±0,07	0,08±0,02 a	0,16±0,02	0,16±0,05	0,04±0,03 a
4-6	0,32±0,15	0,42±0,12	0,05±0,01 a	0,11±0,02	0,09±0,05	0,02±0,01 a

* Los valores fueron transformados a rangos para el ANOVA. Se presentan los valores originales. Letras diferentes indican diferencias significativas, prueba LSD de Fisher ($p \leq 0,05$).

También se realizó el análisis de la varianza para la abundancia proporcional por TFP en la cronosecuencia (Cuadro 7). En este caso se encontraron diferencias significativas para el TFP2 (Caducifolias de estrato alto, zoócoras, $p = 0,0543$), el TFP4 (Caducifolias de estrato bajo, zoócoras, $p = 0,0062$) y para el TFP6 (Perennifolias de estrato intermedio-alto, zoócoras, $p = 0,0004$). En el TFP2, la mayor abundancia proporcional se concentró en las categorías de edad de 4-6 y de 14-16 años, categorías que no se diferenciaron estadísticamente entre sí. Sin embargo, la categoría de 4-6 años si se diferenció de manera significativa de la categoría de mayor edad de abandono y del BP, que presentaron los valores más bajos de abundancia proporcional. En el TFP4 el BP presentó la menor abundancia proporcional a través de la cronosecuencia y se diferenció de manera significativa del resto. La categoría de edad de 14-16 años tuvo la mayor abundancia proporcional pero no se diferenció de la categoría de edad 19-21 años, que tuvo un valor intermedio. En el caso del TFP6, las tres categorías de edad presentaron los valores de abundancia más bajos y se diferenciaron de manera significativa del BP que presentó la mayor abundancia proporcional al igual que en el caso del área basal. Para este TFP6, el área basal en el BP estuvo dada por pocas especies de diámetros considerables como ramón (*Brosimum alicastrum*) y (*Manilkara zapota*) mientras que la abundancia estuvo dada por especies del sotobosque muy abundantes como *Drypetes lateriflora*.

Cuadro 7. Análisis de la varianza para las proporciones de abundancia por categorías de edad y tipo funcional de plantas (TFP) y comparación de medias

Categoría de edad (años)	TFP1*	TFP2	TFP3*	TFP4	TFP5*	TFP6
	F = 0,83 p = 0,502	F = 3,38 p = 0,0543	F = 3,03 p = 0,0712	F = 6,83 p = 0,0062	F = 1,05 p = 0,4075	F = 13,1 p = 0,0004
4-6	0,28±0,11	0,37±0,09 b	0,09±0,02	0,17±0,02 b	0,06±0,03	0,03±0,02 a
19-21	0,17±0,06	0,17±0,04 a	0,29±0,07	0,23±0,03 bc	0,10±0,03	0,04±0,03 a
Bosque primario	0,12±0,01	0,14±0,04 a	0,21±0,07	0,14±0,02 a	0,06±0,01	0,33±0,07 b
14-16	0,15±0,03	0,24±0,03 ab	0,13±0,04	0,31±0,04 c	0,13±0,05	0,03±0,02 a

* Los valores fueron convertidos a rangos para realizar el ANOVA. Letras diferentes indican diferencias significativas, prueba LSD de Fischer ($p \leq 0,05$).

3.3.2 Identificación de tipos funcionales de plantas en bosques secundarios

La dinámica y la respuesta de la vegetación a diferentes factores ambientales de cambio global, y las variaciones en las funciones de los ecosistemas, pueden ser estudiadas por el agrupamiento de especies vegetales en un número limitado de grupos con funcionamiento similar, independientemente de su filogenia. A los grupos así definidos se los denomina TFPs, y son útiles como una alternativa ecológica a las tradicionales clasificaciones taxonómicas, por su eficacia para evaluar el probable impacto de potenciales cambios ambientales. Utilizando el enfoque de diversidad funcional, se identificaron y caracterizaron TFPs en bosques secundarios del Corredor Biológico Volcánica Central - Talamanca (CBVC-T) en Turrialba, Costa Rica. Los TFPs se definieron de acuerdo a un conjunto de rasgos foliares y de tallo relacionados con impactos del cambio climático, en el gradiente altitudinal que se observa en el corredor.

El trabajo se dividió en las siguientes fases:

- a) Muestreo de la vegetación y determinación de especies dominantes para la evaluación de rasgos funcionales: Se muestrearon 38 parcelas con un área de 0,25 ha (50 m × 50 m) donde evaluó el diámetro a la altura del pecho (dap) para todos los individuos de árboles, palmas y helechos con dap mayor a 10 cm registrándose su nombre científico, en un gradiente altitudinal desde los 400 a 2770 msnm. Para cada una de las 38 parcelas se calculó el área basal de cada individuo. Posteriormente, se identificaron por parcela las especies dominantes, que en conjunto sumaron el 75% del área basal (Grime 1998) y se elaboró una lista única para este grupo de especies considerando el total de 38 parcelas.

- b) Selección de rasgos funcionales relacionados con impactos del cambio climático: Se seleccionaron siete rasgos, el área foliar (AF, mm²), el área foliar específica (AFE, mm²/mg), el contenido foliar de materia seca (CFMS, mg/g), la concentración de nitrógeno (N, mg/g), la concentración de fósforo (P, mg/g), la fuerza física de las hojas (FFH, N/mm), y la densidad de madera (DM, g/cm³).
- c) Medición de rasgos funcionales en especies dominantes: Se realizó la medición de los rasgos en las 106 especies identificadas como dominantes dentro de las 38 parcelas evaluadas. Los métodos de muestreo y las categorías de asignación de los rasgos funcionales se basaron en los protocolos propuestos por Cornelissen et ál. (2003), Garnier et ál. (2001), y los adaptados por Fernández (2007).
- d) Identificación y caracterización de tipos funcionales de plantas: Análisis de conglomerados y análisis de varianza multivariado (MANOVA). También se obtuvieron las correlaciones de Pearson entre rasgos.

3.3.2.1 Rasgos funcionales

Se observó un alto coeficiente de variación (CV) para el AF (195%) debido principalmente a la variabilidad aportada por las especies de hoja grande *Cecropia angustifolia* y *Carapa guianensis*. El resto de los rasgos, AFE, CFMS, FFH, DM, P y N, presentaron CV menores al 35%, lo que indica una menor dispersión en sus valores (Cuadro 8).

Cuadro 8. Estadística descriptiva para los siete rasgos funcionales medidos en las 45 parcelas de muestreo en el Corredor Biológico Volcánica Central- Talamanca, Costa Rica

Rasgo funcional	Media	Mediana	S.D. D.E.	CV %	Mínimo	Máximo
AF (mm ²)	32614	10606	63850	195,77	1147	352125
AFE (mm ² /mg)	12,98	12,57	3,96	30,52	5,7	30,6
CFMS (mg/g)	403,06	400	93,84	23,28	190	684
FFH (N/mm)	0,80	0,79	0,24	30,65	0,32	1,65
DM (g/cm ³)	0,45	0,44	0,13	29,07	0,15	0,98
P (mg/g)	1,35	1,3	0,47	34,64	0,6	2,7
N (mg/g)	25,2	24,6	5,87	23,28	14,4	40,3

D. E.= desviación estándar; CV = coeficiente de variación; AF = área foliar; AFE = área foliar específica; CFMS = contenido foliar de materia seca; FFH = fuerza física/tensil foliar; DM = densidad de madera; P = contenido foliar de fósforo; N = contenido foliar de nitrógeno.

Se observó una correlación de Pearson significativa directa entre los nutrientes N y P ($r = 0,69$) que están estrechamente relacionados debido a que juntos, aunque en distintas proporciones, partici-

pan de los procesos fotosintéticos. La relación entre FFH y AF ($r = 0,46$) fue significativa y refleja la asociación de hojas grandes, que son en su mayoría fibrosas y de mayor espesor, con hojas más resistentes a un esfuerzo de tensión en ciertas especies; se observó además una la relación negativa de CFMS con AFE ($r = -0,53$) (Cuadro 9).

Cuadro 9. Correlaciones de Pearson para los rasgos funcionales medidos en las 45 parcelas de muestreo en el Corredor Biológico Volcánica Central- Talamanca, Costa Rica

	AF	AFE	CFMS	FFH	DM	P	N
AF		0,160	0,170	<0,001	<0,001	0,490	<0,001
AFE	0,07		<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
CFMS	-0,06	-0,53		0,98	<0,001	0,190	0,050
FFH	0,46	-0,18	-0,00		<0,001	<0,001	<0,001
DM	-0,22	-0,27	0,19	0,23		<0,001	<0,001
P	0,03	0,22	-0,06	-0,42	-0,37		<0,001
N	0,13	0,42	-0,09	-0,33	-0,44	0,69	

AF = área foliar; AFE = área foliar específica; CFMS = contenido foliar de materia seca; FFH = fuerza física/tensil foliar; DM = densidad de madera; P = contenido foliar de fósforo; N = contenido foliar de nitrógeno.

Por debajo de la diagonal se encuentran los coeficientes de Pearson (en negrilla los coeficientes significativos con $p < 0,05$); sobre la diagonal la significancia estadística.

3.3.2.2 Tipos funcionales de plantas (TFPs)

Con base en los rasgos funcionales de las 106 especies seleccionadas, y utilizando el análisis de conglomerados con el método de agrupamiento de Ward y distancia Euclídea como la medida de distancia, se construyó un dendrograma que muestra la asociación entre especies en seis grupos claramente identificados (Figura 4). El MANOVA basado en los rasgos de las especies de cada grupo y la prueba múltiple de diferencias de medias entre grupos de Hotelling, mostraron diferencias significativas ($p < 0,0001$, Cuadro 10).

Las especies agrupadas dentro de los seis TFPs pueden ser consistentemente asociadas con estrategias adquisitivas (alta AFE, P y N; bajo CFMS y DM) como elementos clave de un síndrome de uso, retención y liberación de recursos; y conservativas (baja AFE, P y N; alta DM y CFMS) propio de especies que conservan y retienen recursos. La interpretación de los valores promedio de rasgos en los seis grupos permitió caracterizar los TFPs formados.

A nivel de distribución de las especies en los TFPs, los TFP1 y TFP4 están más relacionados con rasgos de tipo conservativo (baja AFE, P y N; alta DM), a diferencia de los TFP2, TFP3 y TFP5 donde predominaron especies asociadas con estrategias de tipo adquisitivas (alta AFE, P y N, baja DM).

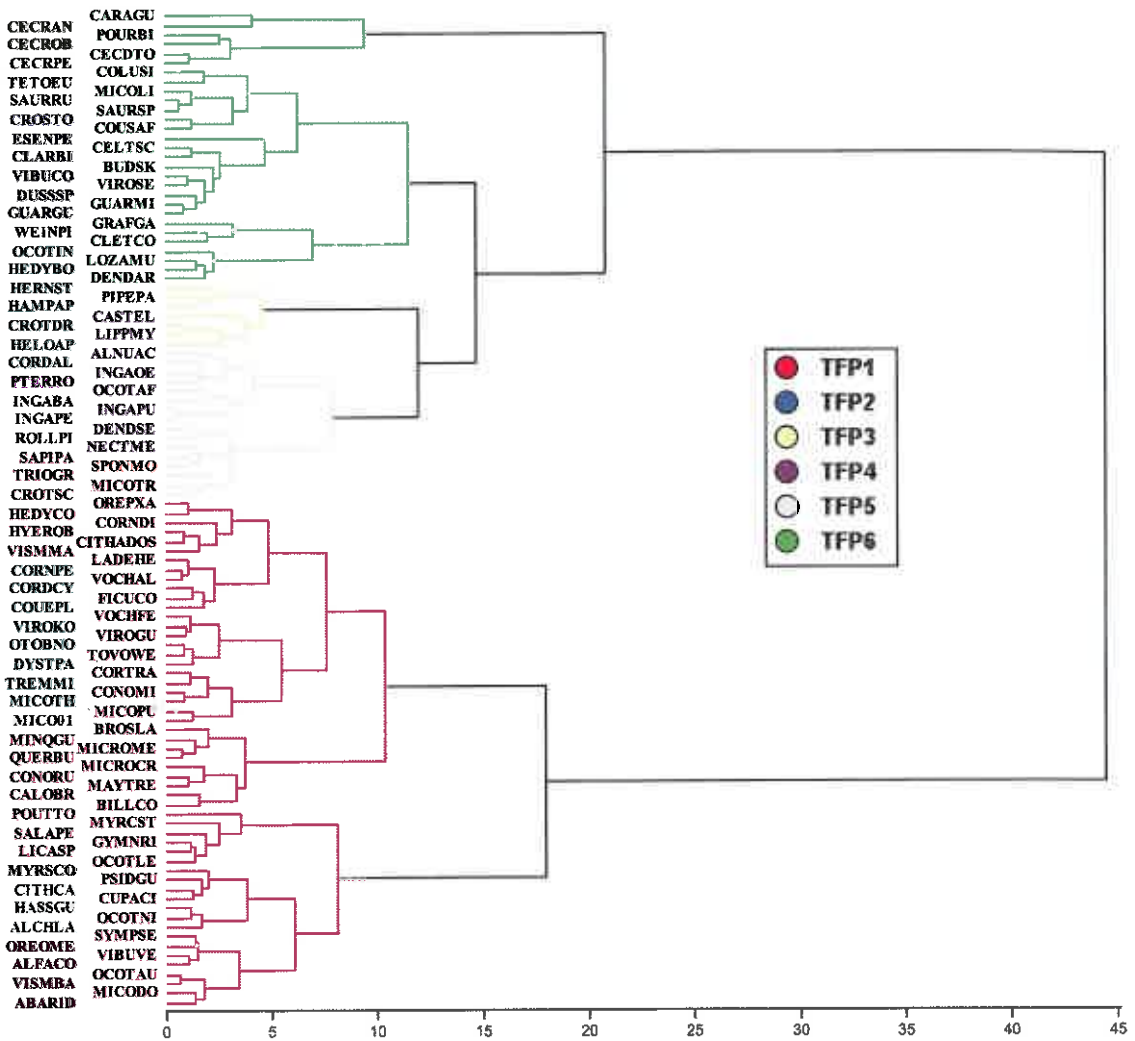


Figura 4. Dendrograma resultante del análisis de conglomerados (método de Ward, distancia Euclídea) para las 106 especies a partir de rasgos foliares (área foliar específica, área foliar, contenido foliar de materia seca, fuerza física de la hoja, contenidos de N y P) y de tallo (densidad de madera) en bosques secundarios del Corredor Biológico Volcánica Central-Talamanca, Costa Rica.

El TFP6, compuesto por una combinación de especies con estrategias adquisitivas-conservativas, se distingue del resto de los tipos funcionales (Cuadro 10). Estas estrategias resultan claves para evaluar los cambios en la diversidad funcional de las comunidades vegetales y podrían considerarse como indicadores de procesos de restauración y de impacto. En el caso de bosques secundarios se espera que conforme los bosques maduren los TFPs conservativos aumenten su abundancia, riqueza y diversidad

de especies. Estos grupos normalmente son dominantes en bosques con edades avanzadas de desarrollo. Si este no fuera el caso, y se observara un aumento en la predominancia de TFPs adquisitivos con la edad de abandono, habría que evaluar si se encuentra operando algún factor de cambio en los valores y abundancias relativas de los rasgos funcionales de las plantas, tal como un cambio en las condiciones climáticas que favorecen a las especies de tipo adquisitivas.

Cuadro 10. Valores promedio (\pm error estándar) de los rasgos calculados dentro de cada grupo funcional y comparación de vectores medios usando MANOVA (Lawley-Hotelling)

TFP	S	AF	AFE	CFMS	FFH	DM	P	N	$p < 0,0001$
1	21	11636 \pm 5811	9,18 \pm 0,21	523,12 \pm 5,18	0,97 \pm 0,02	0,54 \pm 0,01	1,06 \pm 0,04	19,80 \pm 0,40	D
2	6	238170 \pm 16845	13,14 \pm 0,59	417,37 \pm 14,97	1,09 \pm 0,07	0,32 \pm 0,01	1,41 \pm 0,05	26,85 \pm 0,88	E
3	7	23107 \pm 2609	16,11 \pm 0,29	375,36 \pm 7,64	0,54 \pm 0,02	0,28 \pm 0,01	2,22 \pm 0,06	34,48 \pm 0,43	F
4	33	20231 \pm 2620	10,9 \pm 0,21	379,33 \pm 6,08	0,77 \pm 0,01	0,51 \pm 0,01	1,09 \pm 0,02	21,35 \pm 0,27	A
5	16	21634 \pm 2669	12,83 \pm 0,35	487,32 \pm 9,34	0,74 \pm 0,02	0,39 \pm 0,01	1,44 \pm 0,04	30,88 \pm 0,57	B
6	23	14303 \pm 1058	15,97 \pm 0,37	338,3 \pm 6,23	0,77 \pm 0,02	0,48 \pm 0,01	1,48 \pm 0,03	26,13 \pm 0,32	C

Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$). TFP = Tipo funcional de plantas; S = número especies; AF = área foliar; AFE = área foliar específica; CFMS = contenido foliar de materia seca; FFH = fuerza física/tensil foliar; DM = densidad de madera; P = contenido foliar de fósforo; N = contenido foliar de nitrógeno.

La caracterización de los TFPs puede complementarse con un Biplot construido con los dos primeros componentes principales resultantes de la síntesis de los rasgos funcionales (Figura 5). Los dos primeros componentes explican el 58,4% de la variabilidad total en las observaciones (36,7% y 21,7% respectivamente). Según el análisis de componentes principales, la mayor variabilidad en la conformación de los TFPs se explica en forma general con base en la DM (mayor valor negativo en el CP1) y por N, P y AFE (mayor valor positivo en el CP1); esta variabilidad permite separar claramente los TFP1 y TFP4 del TFP3. En el segundo componente principal (CP2), la mayor variabilidad se asocia positivamente con AF y FFH y negativamente con CFMS, generando un gradiente de los TFP2, TFP6, TFP5 de mayor a menor.

3.3.2.3 Tipos funcionales relacionados con la altitud

Para estudiar la importancia de los distintos TFPs en el gradiente altitudinal que se observa dentro del CBVC - T, se utilizaron como ponderadores de las frecuencias de cada TFP los valores relativos de área basal (G), de la abundancia (N) y del número de especies (S). Los TFPs que mejor se ajustaron al modelo de relación lineal fueron los grupos N_TFP6 ($R^2 = 0,40$, $p = 0,0010$) ponderados por número de individuos, G_TFP1 ($R^2 = 0,46$, $p < 0,0001$) y G_TFP6 ($R^2 = 0,53$, $p = 0,0040$) ponderados por área basal, y S_TFP1 ($R^2 = 0,30$, $p = 0,0003$) ponderado por número de especies. Las abundancias relativas de los TFP1 y TFP6 mostraron relaciones significativas ($p < 0,05$) con la altura (Cuadro 11, Figura 6).

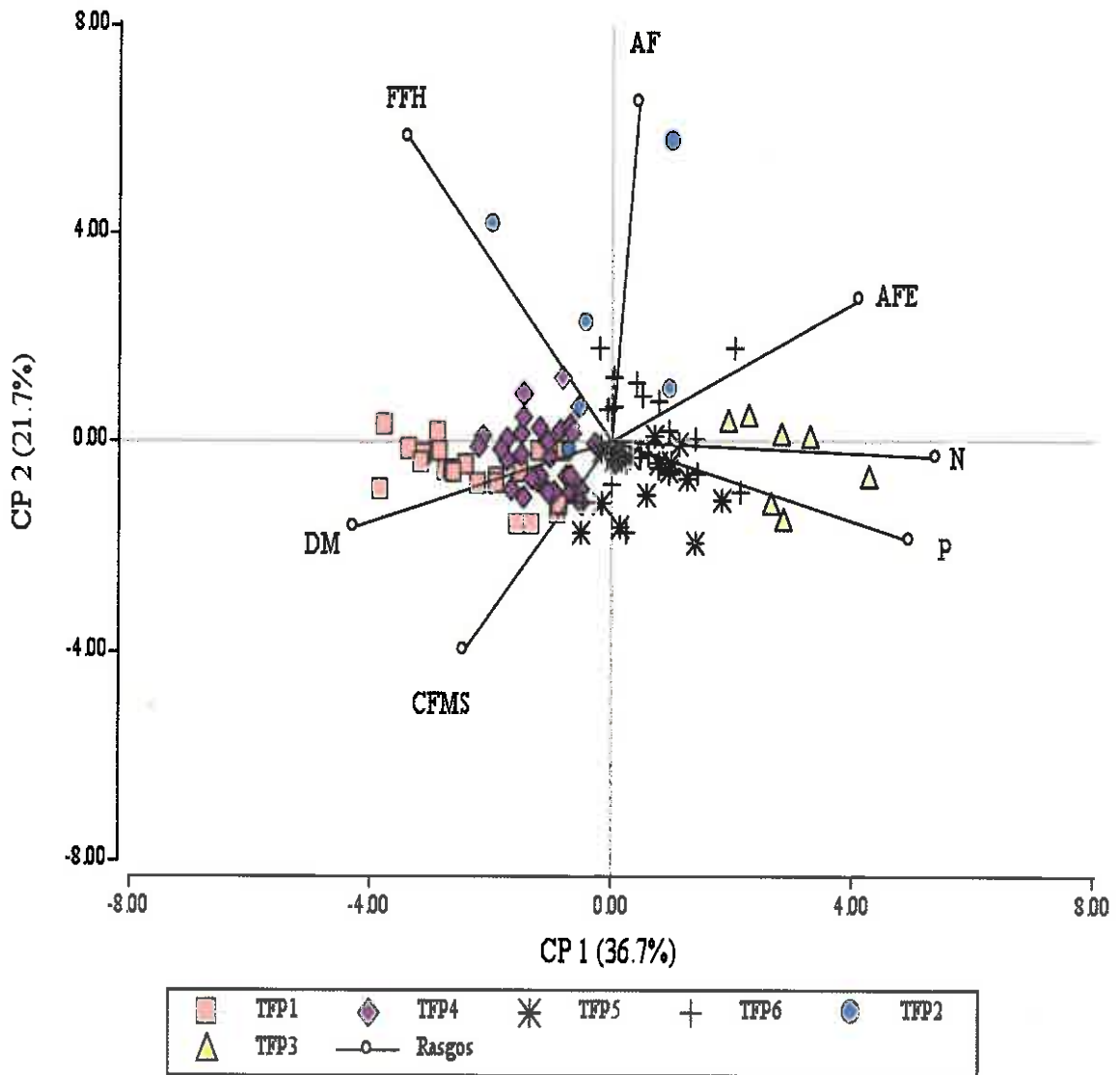


Figura 5. Análisis de componentes principales mostrando las especies clasificadas en Tipos Funcionales de Plantas (TFPs) en base a los rasgos funcionales estudiados: AF = área foliar; AFE = área foliar específica; CFMS = contenido foliar de materia seca; FFH = fuerza física de las hojas; DM = densidad madera; P = contenido foliar de fósforo; N = contenido foliar de nitrógeno.

La clasificación en TFPs basados en rasgos funcionales, proporciona un poderoso enfoque para el entendimiento de la respuesta de la vegetación frente a factores ambientales. Al estar la frecuencia relativa de algunos tipos funcionales afectada por la altitud, esto nos permite indirectamente

encontrar relaciones con cambios ambientales, y así inferir posibles cambios en la vegetación por efectos del cambio climático global.

Cuadro II. Modelos de regresión lineal de la abundancia relativa (Y, en porcentaje) en función de la altitud (ALT) para los distintos tipos funcionales de plantas (TFPs) que resultaron significativos

Variable	R²	R²_{ajus}	p	Modelo
N_TFP6	0,40	0,36	0,0010	$Y = 65,43 - 0,07 \text{ ALT} + 0,000027 \text{ ALT}^2$
G_TFP1	0,46	0,44	<0,0001	$Y = -4,78 + 0,01 \text{ ALT}$
G_TFP6	0,53	0,50	0,0040	$Y = 33,89 - 0,04 \text{ ALT} + 0,000017 \text{ ALT}^2$
S_TFP1	0,30	0,29	0,0003	$Y = -0,22 + 0,0015 \text{ ALT}$

Grupos ponderados por el área basal (G), abundancia (N) o número de especies (S).

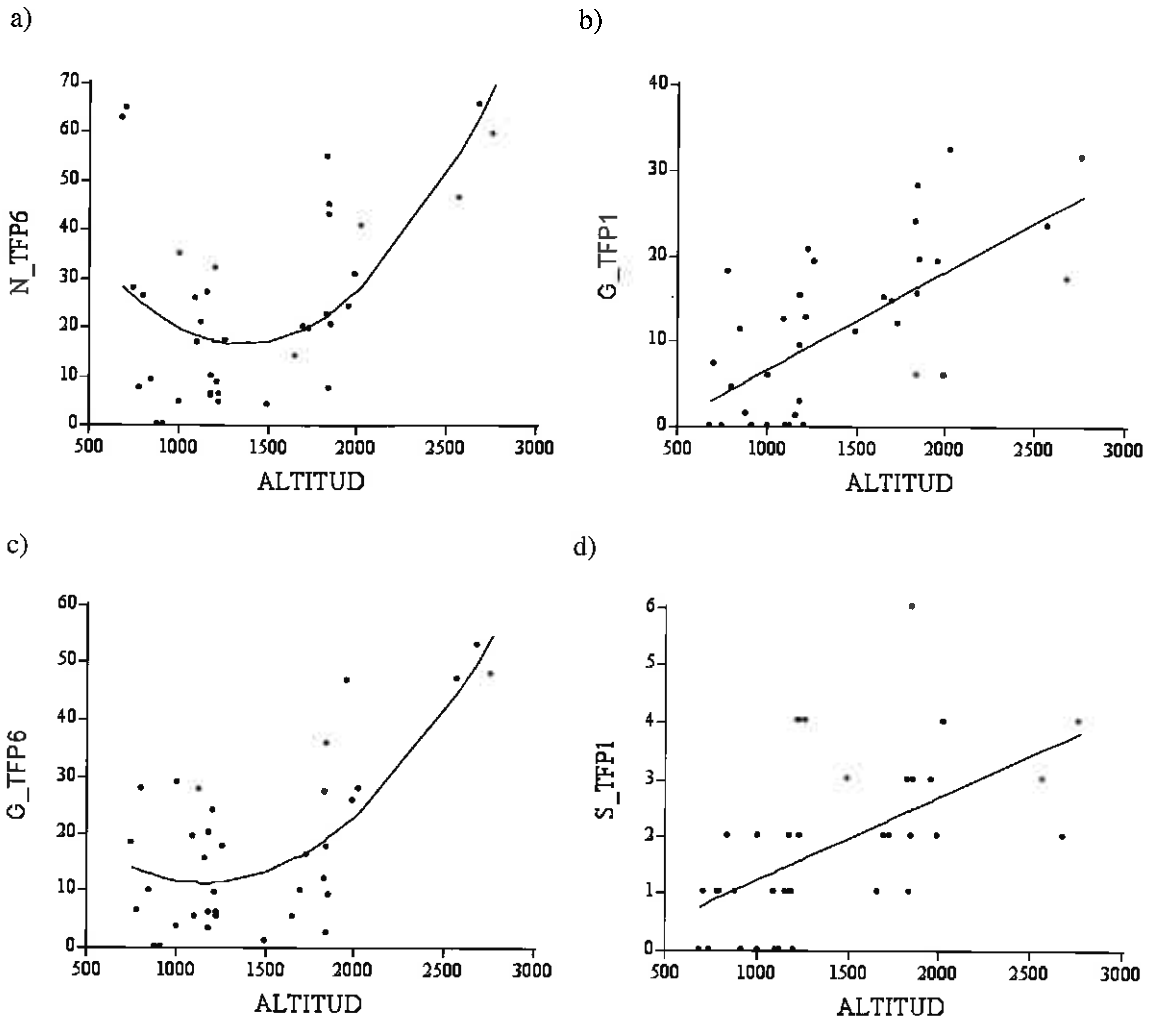


Figura 6. Correlaciones entre grupos funcionales y altitud en metros sobre el nivel del mar, (a) Tipo funcional seis ponderado por número de individuos (N_TFP6), (b) Tipo funcional uno ponderado por área basal (G_TFP1), (c) Tipo funcional seis ponderado por área basal (G_TFP6), (d) Tipo funcional uno ponderado por número de especies (S_TFP1).

4

Cuantificación de la diversidad funcional

Laura Pla, Fernando Casanoves, Julio A. Di Rienzo

Existen dos aproximaciones principales para expresar la diversidad funcional: discontinuas, que consideran la riqueza de tipos funcionales de plantas en una comunidad (Capítulo 3), y las continuas que consideran la medición de la diversidad funcional a partir de índices (Petchey y Gaston 2006). Ambas formas se basan en caracteres ecológicamente significativos para las relaciones de la planta con su entorno biótico y abiótico, con capacidad de reflejar la acción de diferentes presiones selectivas (Díaz et ál. 2002).

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

Respecto a los índices de diversidad, los puntos críticos son la elección de rasgos funcionales apropiados a las preguntas de interés, cómo resumir la información de esa diversidad de rasgos en una medida de diversidad funcional (análisis estadístico), y que esas medidas de diversidad funcional sean validadas a través de análisis cuantitativos y pruebas experimentales en campo (Petchey y Gaston 2006). Esto es particularmente importante en regiones de alta diversidad florística como los bosques del neotrópico (Díaz et ál. 2006a).

Algunos de los índices más usados en los primeros estudios de diversidad funcional fueron: el índice de diversidad de atributos funcionales (FAD1 y FAD2) propuesto por Walker et ál. (1999) y el índice de diversidad funcional (FD) propuesto por Petchey y Gaston (2002b, 2006). Posteriormente se han propuesto otros índices que miden diferentes propiedades de la diversidad funcional, cumpliendo los criterios propuestos por diferentes autores, y tomando en cuenta la abundancia relativa

de las especies en la comunidad (Mason et ál. 2005, Ricotta 2005, Villéger et ál. 2008, Laliberté y Legendre 2010).

A continuación se presenta una descripción de las medidas de diversidad funcional propuestos hasta la fecha. Esta clasificación, sugerida por Casanoves et ál. (2008), se basa en el número de rasgos utilizados para el cálculo de los índices, en la inclusión o no de ponderadores para los rasgos y en la forma de presentación de los resultados (Figura 7).

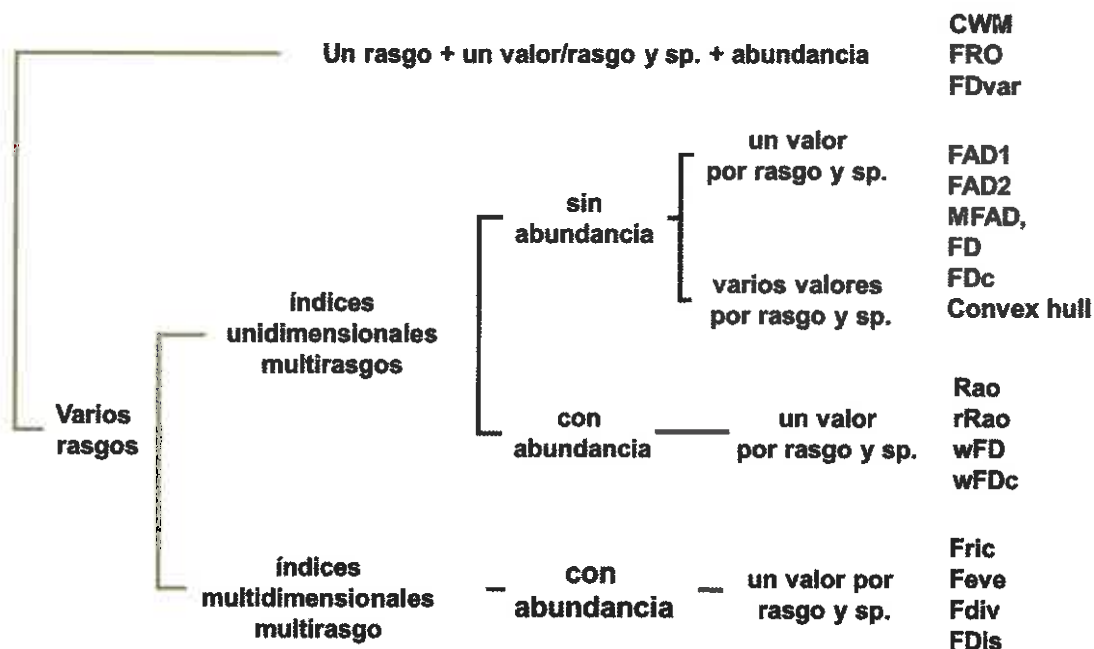


Figura 7. Clasificación de las medidas e índices usados en estudios de diversidad funcional.

4.1 Medidas e índices basados en un rasgo

Los índices de regularidad funcional (FRO) de Mouillot et ál. (2005), la divergencia funcional (FDvar) de Mason et ál. (2003) y la media ponderada de la comunidad (CWM) se denominan mono-rasgo ya que en su cálculo interviene un solo rasgo funcional.

4.1.1 Media ponderada de la comunidad (CWM)

La media ponderada de la comunidad (conocida como CWM por sus siglas en inglés) es una medida apropiada para representar el valor esperado de un rasgo en una muestra (Garnier et ál. 2004,

Díaz et ál. 2007a, Lavorel et ál. 2008). La media se calcula a partir de un valor representativo del rasgo en cada especie (media, mediana o moda) y de su abundancia relativa:

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

donde S es el número total de especies, w_i es la abundancia relativa de la i -ésima especie y x_i es el valor del rasgo en la i -ésima especie.

4.1.2 Divergencia funcional (FDvar)

El índice de divergencia funcional (FDvar) basado en un solo rasgo propuesto por Mason et ál. (2003), es la varianza de los valores de un rasgo en escala logarítmica ponderados por la abundancia de las especies y expresado en la escala [0,1] mediante una transformación.

Se define como:

$$FD_{var} = \frac{2}{\pi} \arctan(5V)$$

donde 5 es el factor de escala usado para expresarlo en el rango [0,1], y V es la varianza ponderada del rasgo x , expresada como:

$$V = \sum_{i=1}^S w_i (\ln x_i - \overline{\ln x})^2$$

El índice considera un rasgo por vez y la abundancia relativa de la i -ésima especie se calcula como:

$$w_i = \frac{a_i}{\sum_{i=1}^S a_i}$$

donde a_i es la abundancia de la i -ésima y S es el número total de especies de la comunidad. La media de los $\ln x_i$ se pondera por la abundancia como:

$$\overline{\ln x} = \sum_{i=1}^S w_i \ln x_i$$

Este índice también puede definirse para más de un valor del rasgo para cada especie (Mason et ál. 2005) usando cada valor ponderado por la abundancia relativa en relación al total de las especies de la comunidad. Para esta formulación del FDvar la sumatoria se realiza sobre el total de posibles valores del rasgo considerado.

4.1.3 Regularidad funcional (FRO, OFRO)

El índice de regularidad funcional (FRO) ha sido definido para usar solo un valor representativo del rasgo en cada especie, como la media o la mediana, ponderado por una medida de abundancia relativa (Mouillot et ál. 2005). El índice FRO mide cuánto difieren las S especies de una comunidad de la máxima regularidad funcional ($FRO = 1$), que se alcanza cuando cada par de vecinos más cercanos igualan $1/(S - 1)$ de la amplitud total del rasgo en la comunidad, y todas las especie son equiabundantes.

El procedimiento de cálculo consta de los cuatro pasos siguientes:

- Las especies se ordenan por valores crecientes del rasgo (x_i);
- Se calcula la diferencia ponderada $EW_{i,i+1}$ entre dos valores consecutivos del rasgo ponderada por la suma de sus abundancias:

$$EW_{i,i+1} = \frac{|x_{i+1} - x_i|}{|w_{i+1} + w_i|}$$

donde w_i es la abundancia relativa de la i -ésima especie;

- Con estos valores se calcula el porcentaje de la diferencia ponderada ($PEW_{i,i+1}$) del valor del rasgo para los pares de especie como:

$$PEW_{i,i+1} = \frac{EW_{i,i+1}}{\sum_{i=1}^{S-1} EW_{i,i+1}}$$

donde S es el número total de especies en la comunidad;

- d) El índice FRO resulta de la suma de todas las $S - 1$ comparaciones de pares sucesivos, seleccionando el mínimo entre el porcentaje de la diferencia ponderada (PEW) y $1/(S - 1)$ correspondiente al caso equiprobable:

$$\text{FRO} = \sum_{i=1}^{S-1} \min(\text{PEW}_{i,i+1}, \frac{1}{S-1})$$

Si bien FRO fue definido para usar un solo rasgo cada vez, los autores sugieren dos opciones para extender el índice para considerar varios rasgos simultáneamente. La primera es estimar un valor de FRO para cada rasgo y luego calcular la media de estos valores; esta media puede incluir la ponderación por la importancia de cada rasgo en la evaluación del SE.

La segunda se obtiene haciendo un análisis de componentes principales de la matriz de especies por rasgos, calculando un FRO para cada componente principal, y luego se obtiene un valor promedio de estos FRO usando como ponderador la desviación estándar de cada componente (raíz cuadrada de los autovalores). El índice resultante fue denominado OFRO (Mouillot et ál. 2005) por sus siglas en inglés (*overall functional regularity*):

$$\text{OFRO} = \sum_{t=1}^T \text{SD}_t \times \text{FRO}_t$$

donde SD_t es la desviación estándar del FRO_t para cada componente principal.

Para realizar este procedimiento se debe realizar un análisis de componentes principales (CP) a partir de la matriz de especies por rasgos, calcular y guardar todos los componentes principales (el número de CP será igual al mínimo entre el número de rasgos y el número de especies menos uno).

Con estas nuevas variables (CP) que resultan de la combinación lineal de los rasgos, se obtiene una matriz de datos de dimensiones iguales a la matriz original. Luego, se calcula el índice FRO para cada CP y éstos se promedian usando como ponderador a la raíz cuadrada del autovalor asociado a cada CP; este promedio resume la información para todos los rasgos (multivariada) en el índice OFRO.

4.2 Índices basados en varios rasgos

En esta sección se describen los índices basados en el perfil de rasgos de cada especie. Un perfil es un vector que contiene la información de todos los rasgos de interés y también puede contener un valor de abundancia asociado a cada especie. De acuerdo a la clasificación los índices multirasgo unidimensionales son: FAD1, FAD2, MFAD, FD, FDC, **wFD**, **wFDC**, Convex Hull, **Rao** y **wRao**; los multidimensionales son: **wFAD**, **wFAD2**, **wMFAD**, **wFD**, **wFDC**, **wConvex Hull**, **wRao** y **wRao2**.

mensionales, por representar diferentes facetas de la diversidad funcional son: FRic, FEve, FDiv y FDis. Los índices resaltados en negrilla en las listas anteriores consideran medidas de abundancia.

4.2.1 Índices multirasgo unidimensionales que no incluyen abundancia

4.2.1.1 Diversidad funcional de atributos (FAD)

El índice FAD1 es el número de combinaciones diferentes de rasgos que ocurren dentro de la comunidad. Este valor puede ser igual o menor que el número de especies y en el contexto de la diversidad filogenética es análogo al número de especies o riqueza de especies (Walker et ál.1999).

El índice FAD2 es la suma de las distancias estandarizadas entre pares de especies en el espacio de los rasgos. Como distancia ecológica se utiliza generalmente la distancia Euclidiana entre pares de especies (Walker et ál. 1999):

$$DE_{ij} = \sqrt{\sum_{t=1}^T (x_{tj} - x_{ti})^2}$$

donde DE_{ij} es la distancia ecológica, T es el total de rasgos o atributos y X_{ij} y X_{ji} son los valores del t-ésimo rasgo en las i-ésima y j-ésima especies. Usando DE_{ij} como la distancia ecológica entre dos especies, FAD2 se define como:

$$FAD2 = \sum_{i=1}^S \sum_{j>1}^S DE_{ij}$$

donde S es el número de especies.

En los casos en que se cuenta con rasgos cuantitativos y cualitativos puede usarse la distancia de Gower (Casanoves et ál. 2008). Tanto FAD1 como FAD2 son afectados por la riqueza de especies y por valores extremos de rasgos y no toman en cuenta las abundancias de las especies (Walker et ál. 1999, Villéger et ál. 2008).

4.2.1.2 Diversidad funcional de atributos modificada (MFAD)

Para superar el problema de falta de monotonicidad de FAD2, Schmera et ál. (2009) propusieron una versión modificada del índice de diversidad funcional de atributos (MFAD). Para un conjunto de S especies y T rasgos se definen las llamadas *especies funcionales*. El conjunto de especies funcionales resulta de combinar las especies con valores del perfil de rasgos similares en una única unidad de

análisis. Así, el número de filas de la matriz de especies por rasgo se reduce de S a N , siendo $N < S$, y consecuentemente también se reduce la matriz de disimilaridad o distancia entre especies. Los autores proponen usar solo una medida de disimilaridad definida en el rango $[0,1]$, por ejemplo la de Marczewski y Steinhaus (1958), o la de Gower (1971).

El índice se estima como:

$$\text{MFAD} = \frac{\sum_{i=1}^N \sum_{j>1}^N d_{ij}}{N}$$

donde d_{ij} es la disimilaridad entre i -ésima y la j -ésima especies funcionales. Esta nueva aproximación, además de cumplir con el criterio de monotonicidad, evita la dependencia directa de éste índice con la riqueza de especies, superando en este sentido a FAD2.

4.2.1.3 Diversidad funcional basada en dendrogramas (FD, FDc, GFD)

Este índice de diversidad funcional está definido como la suma de la longitud de las ramas de un dendrograma funcional elaborado a través de un análisis de conglomerados (Petchey y Gaston 2002b). El agrupamiento jerárquico puede construirse a partir del conjunto de especies presentes en la comunidad estudiada o hacer un dendrograma con las especies presentes en cada muestra. A su vez, en el dendrograma construido a partir de todas las especies de la comunidad las ramas de las especies presentes en cada muestra pueden sumarse considerando la distancia al origen del árbol (raíz) o hacerlo solamente hasta que todas las especies presentes estén conectadas (Petchey y Gaston 2006).

La primera expresión de FD fue cuestionada porque aun cuando solo había una especie el índice de diversidad presentaba un valor mayor a cero (Podani y Schmera 2006). Podani y Schmera (2006) propusieron recalculer el dendrograma para cada parcela, aunque al hacerlo se pierde el supuesto deseable de conjunto monotónico; por su parte, Petchey y Gaston (2006) insistieron en calcular un dendrograma para toda la comunidad y en su nueva propuesta (FDc) corrigen la falta de monotonicidad que se presenta cuando se calcula un dendrograma por cada parcela y también corrigen la ausencia de valor cero cuando sólo una especie está presente. Esto se alcanza al sumar la longitud de las ramas necesarias para conectar las especies presentes, excluyendo la longitud de rama requerida para conectarse a la raíz.

Si bien FD y FDc se propusieron para utilizar un valor representativo de cada especie (media, moda, mediana) es posible incorporar la variabilidad intraespecífica cuando se dispone de más de un valor para los rasgos medidos. La consideración de esta variabilidad intraespecífica disminuye la correlación del FD con la riqueza (Cianciaruso et ál. 2009). La polémica generada alrededor del uso

de dendrogramas para la estimación de la diversidad funcional fue discutida por Petchey et ál. (2004), Petchey y Gaston (2007), Podani y Schmera (2006, 2007) y por Poos et ál. (2009).

Mouchet et ál. (2008) propusieron un método iterativo de selección de la mejor combinación entre medida de distancia y estrategia de formación del dendrograma. Si bien ningún procedimiento de formación de conglomerados ajusta perfectamente la distribución de los datos en el multiespacio, es posible comparar los resultados de diferentes medidas de distancia (Mouchet y sus colaboradores comparan la distancia Euclídea y la de Gower, pero pueden agregarse otras) y diferentes algoritmos aglomerativos (encadenamiento simple, encadenamiento completo, promedio, promedio ponderado, centroide ponderado y centroide no ponderado). El índice propuesto (GFD, FD generalizado) es la suma de la longitud de las ramas del dendrograma que mejor ajusta.

La combinación que mejor ajusta se selecciona comparando la matriz de disimilaridad con la matriz cofenética. La matriz cofenética es una matriz simétrica $S \times S$ que cuantifica la distancia entre especies en el dendrograma. Cuanto menor sea la diferencia entre los elementos de estas dos matrices, mejor será el ajuste de la representación de las especies en el dendrograma en comparación con la representación de la especies en el espacio original de los rasgos funcionales. Mouchet y colaboradores utilizan la correlación cofenética (correlación de Pearson entre pares de distancias) para cuantificar esta relación y seleccionar la de mayor correlación. Es posible obtener un *script* de R para calcular GFD en el sitio web de los autores (Ecosim: <http://www.ecolag.univ-montp2.fr>) o calcularlo con FDivarsity usando la misma información que se requiere para los otros índices.

4.2.1.4 Convex hull

La dispersión de la especies en el espacio de los rasgos es la mejor representación de la amplitud funcional de la comunidad. Cornwell et ál. (2006) propusieron sintetizar esta dispersión usando el volumen de cierre convexo. En el espacio multivariado (hiperespacio) construido con los rasgos funcionales, se define como el volumen contenido por los valores extremos de los rasgos, formando un cuerpo irregular poligonal.

4.2.2 Índices multirasgo que incluyen abundancia

4.2.2.1 Entropía cuadrática (Rao, rRao)

La diversidad funcional puede ser expresada por la distancia promedio entre pares de especies ponderando por alguna medida de abundancia. El índice de diversidad funcional Q de Rao (Rao 1982, Ricotta 2005) se deriva de la teoría de la entropía y se expresa como una forma cuadrática usando la abundancia relativa de las especies como ponderador. Para su cálculo se requiere tener una medida de distancia entre especies en el espacio de los rasgos, por ejemplo la Euclídea:

$$d_{ij} = \sum_{t=1}^T (x_{tj} - x_{ti})^2$$

y estimar Rao como:

$$Q = \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j>1}^S d_{ij} w_i w_j = \frac{1}{2} \mathbf{w}_i' \mathbf{D} \mathbf{w}_j$$

donde S es el número de especies, d_{ij} es la distancia entre la i -ésima y la j -ésima especie y w_i es la frecuencia relativa de la i -ésima especie. En notación matricial, \mathbf{D} es la matriz de distancias con elementos d_{ij} , y \mathbf{w} es un vector con las frecuencias relativas w_i .

Botta-Dukát (2005) sugirió usar la distancia Euclídea dividida por el número de rasgos. Como todas las distancias se calculan sobre el mismo conjunto de rasgos (Casanoves et ál. 2008), el único efecto de esta transformación es un cambio de escala ya que el índice Rao así calculado será el original dividido por el número de rasgos.

La expresión de la entropía cuadrática sobre la base de valores absolutos (Rao) no es útil para realizar comparaciones entre comunidades con riquezas muy diferentes, o cuando el conjunto de rasgos usados para su cálculo difieren. Es posible obtener una expresión relativa de la entropía cuadrática (rRao) respecto al máximo valor potencialmente alcanzable para una comunidad dada. La matriz de distancias no depende de la abundancia de las especies, y permanece inalterable cuando cambian las abundancias relativas. Esta característica puede usarse para encontrar la combinación de abundancias relativas que maximicen la entropía cuadrática (Rao_{max}). Luego, el rRao, se calcula como el cociente entre el valor observado y el máximo ($rRao = Rao/Rao_{max}$). Una discusión detallada de las propiedades de estos índices puede ser consultada en Casanoves et ál. (2008).

4.2.2.2 Diversidad funcional basada en dendrogramas con abundancia (wFD, wFDc)

El índice FD propuesto por Petchey y Gaston (2006) se basa en una matriz de distancias calculada con un valor para cada rasgo y especie sin considerar la abundancia de las especies. Es posible ponderar cada entrada de esta matriz de distancias con una medida de abundancia relativa (frecuencia, cobertura, biomasa, área basal, etc.) antes de construir el dendrograma. Si d_{ij} es la distancia entre la i -ésima y la j -ésima especie, w_i y w_j son las abundancias relativas de estas especies, el índice wFD (Pla et ál. 2008) se calcula a partir de una matriz con elementos $d'_{ij} = d_{ij}(w_i w_j)$. El índice se calcula como la longitud total de las ramas del dendrograma resultante usando una de las dos estrategias: con

todas las especies de la comunidad (wFDc), o solo con las de cada muestra (wFD). En ambos casos el valor con especies equiabundantes es igual a los correspondientes FDC y FD divididos por el cuadrado del número de especies.

4.2.3 Índices multirasgo multidimensionales

Recientemente Villéger et ál. (2008) han propuesto tres índices de diversidad funcional que exploran diferentes aspectos de la diversidad funcional: riqueza funcional (FRic), equidad funcional (FEve) y divergencia funcional (FDiv). Complementariamente, Laliberté y Legendre (2010) propusieron el índice de dispersión funcional (FDis). La caracterización funcional de la comunidad se alcanza al considerar en forma conjunta estos cuatro componentes, de allí su clasificación como un índice multidimensional.

4.2.3.1 Riqueza funcional (FRic)

Representa el volumen ocupado por la comunidad en el espacio de los rasgos. Este índice, al igual que el Convex Hull identifica las especies con valores extremos de los rasgos y luego estima el volumen del cuerpo en el hiperespacio. El algoritmo usado identifica el tipo de variables produciendo una estandarización que evita los efectos de escala y cuando el número de rasgos considerados es igual o superior al número de especies realiza una transformación previa por coordenadas principales para reducir la dimensionalidad, ya que para el cálculo del Convex hull es necesario que el rango de la matriz sea la menos igual al rango columna. El valor máximo posible de FRic en un espacio de los rasgos de T dimensiones con 2^T especies se obtiene con la combinación de los valores extremos (mínimo, máximo) de todos los rasgos.

4.2.3.2 Equidad funcional (FEve)

Mide la regularidad con que las especies se distribuyen en el espacio de los rasgos, considerando su abundancia, al igual que en el caso mono-rasgo lo hace el FRO (Mouillot et ál. 2005). Esta es otra forma de generalizar el índice FRO evitando la dependencia del OFRO del método de ordenación usado para resumir la información de los rasgos (Villéger et ál. 2008). La estimación de FEve requiere de los siguientes pasos:

- a) Calcular el árbol de recorrido mínimo en el espacio de los rasgos para obtener la magnitud de todos los segmentos que componen el árbol (S-1).
- b) La longitud de cada segmento se divide por la suma de las abundancias de las especies involucradas:

$$EW_b = \frac{d_{ij}}{w_i + w_j}$$

donde EW_b es la equidad ponderada del b-ésimo segmento, d_{ij} es la distancia entre la i-ésima y la j-ésima especie, con abundancias relativas w_i y w_j .

- c) Calcular la equidad ponderada parcial PEW_b dividiendo por la suma de los EW_b en los $S - 1$ segmentos:

$$PEW_b = \frac{EW_b}{\sum_{b=1}^{S-1} EW_b}$$

- d) Cuando los valores de PEW_b varían entre los segmentos, el índice final podría disminuir; así, para cuantificar la discrepancia en el cálculo del índice final se los compara con el caso equiabundante ($1/(S - 1)$). La expresión final de índice es:

$$FEve = \frac{\sum_{b=1}^{S-1} \min(PEW_b, \frac{1}{S-1}) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}$$

incluyendo una estandarización similar a la propuesta por Bulla (1994).

Este índice varía entre cero, completamente carente de equidad, y uno, equidad completa, no correlaciona con la riqueza, y a su vez es independiente del FRic. Se requieren al menos tres especies en cada muestra para poder calcular el árbol de recorrido mínimo sin importar el número de rasgos. El valor del índice decrece cuando la abundancia de las especies es menos uniformemente distribuida y cuando las distancias entre ellas son irregulares.

4.2.3.3 Divergencia funcional multirasgo (FDiv)

FDiv cuantifica la dispersión de los valores de los rasgos en el espacio multivariado. Representa una versión multirasgo del índice mono-rasgo FDvar (Mason et ál. 2005). Este índice refleja cómo se distribuyen las abundancias de las especies en el espacio de los rasgos. Para su cálculo se siguen los siguientes pasos:

- a) Definir el centro de gravedad de las V especies que forman los vértices del Convex hull como $G_v = \{g_1, g_2, \dots, g_T\}$. Cada valor g_t se calcula como

$$g_t = \frac{1}{V} \sum_{i \in S_v} x_{ti},$$

donde SV es el subconjunto de especies que forman los vértices del Convex hull, x_{ti} es la coordenada del t-ésimo rasgo en la i-ésima especie, T es el total de rasgos y g_t es la coordenada del centro de gravedad del t-ésimo rasgo.

- b) Calcular la distancia euclidiana de cada especie al centro de gravedad como:

$$dG_i = \sqrt{\sum_{t=1}^T (x_{ti} - g_t)^2}$$

y la distancia media \overline{dG} , de las S especies al centro de gravedad es:

$$\overline{dG} = \frac{1}{S} \sum_{i=1}^S dG_i$$

- c) Calcular los desvíos ponderados (Δd) y $\Delta|d|$ como:

$$\Delta d = \sum_{i=1}^S w_i \times (dG_i - \overline{dG}) \text{ y } \Delta|d| = \sum_{i=1}^S w_i \times |dG_i - \overline{dG}|$$

siendo w_i la abundancia relativa de la i-ésima especie.

- d) Calcular el índice de divergencia funcional como:

$$FDiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta|d| + \overline{dG}}$$

La inclusión de \overline{dG} en el numerador y el denominador asegura que el índice se exprese en el intervalo $[0,1]$ cuando se usa la distancia euclidiana, debido a que Δd está acotada entre \overline{dG} y $\Delta|d|$.

4.2.3.4 Dispersión funcional (FDIs)

La dispersión funcional (Laliberté y Legendre 2010) es la distancia promedio de cada especie al centroide de la comunidad en el espacio de los rasgos, teniendo en cuenta la abundancia para el cálculo del centroide (centroide ponderado). Para calcular el centroide ponderado se parte de la matriz de especies por rasgo, y se estima cada coordenada del centroide como:

$$C_t = \sum_{i=1}^S W_i X_{ti}$$

siendo W_i la abundancia relativa de la i -ésima especie, y X_{ti} el valor del t -ésimo atributo de la i -ésima especie y S el número total de especies. El centroide es el punto en el espacio de los rasgos con coordenadas $\mathbf{C} = \{C_1, C_2, \dots, C_T\}$. Esta forma es adecuada para el cálculo cuando los rasgos tienen una escala cuantitativa; pero si están involucrados rasgos en escalas cualitativas puede utilizarse una transformación previa por coordenadas principales cuyos ejes reemplazan a los rasgos. La distancia media ponderada FDis se calcula como:

$$FDis = \sum_{i=1}^S W_i Z_i$$

donde W_i es la abundancia relativa de la i -ésima especie y Z_i es la distancia de la i -ésima especie al centroide ponderado \mathbf{C} . Este procedimiento traslada la posición del centroide hacia las especies con mayor abundancia, y pondera la distancia individual de cada especie por su abundancia relativa. Se ha sugerido que las comunidades con una sola especie deben tener un FDis igual a cero, pero no existe un límite superior para este índice (Laliberté y Legendre 2010).

5

Medidas de distancia y de similitud

Jhonny R. Demey, Laura Pla, José L. Vicente-Villardón, Julio A. Di Rienzo, Fernando Casanoves

5.1 Introducción

A partir de la matriz de datos \mathbf{X} de orden $(S \times T)$ con S especies y T rasgos funcionales es posible generar dos tipos de matrices que permiten medir las similitudes o las distancias entre pares de especies. Estas son: matriz de similitud $\mathbf{A}_{S \times S} = (\delta_{ij})$, y matriz de disimilitud o distancia $\mathbf{D}_{S \times S} = (d_{ij})$.

Generalmente, las similitudes están acotadas en el rango cero a uno; un aumento de la similitud implica un aumento de la semejanza entre especies, y toda similitud de una especie consigo misma debería ser igual al máximo valor posible, es decir, uno. Las distancias en cambio disminuyen con un aumento del parecido, no son negativas y la distancia de un elemento consigo mismo es cero. Tanto las matrices de similitudes como las de distancias son simétricas; es decir, la distancia entre el individuo 'a' y el 'b' es la misma que entre el 'b' y el 'a'. Las matrices $\mathbf{X}'\mathbf{X}$ y $\mathbf{X}\mathbf{X}'$ representan los productos escalares entre columnas y filas de la matriz \mathbf{X} y son útiles para medir la variabilidad entre variables (matriz de varianza-covarianza entre rasgos funcionales) y la distancia entre especies, respectivamente.

Dependiendo del método elegido para la ordenación, la clasificación, o el cálculo de índices de diversidad, así como de la escala de medición de los rasgos funcionales, la asociación entre las especies se expresará en términos de similitud o distancia. Sin embargo, las similitudes pueden transformarse en distancias y viceversa. Por ejemplo, para el rango cero-uno, la similitud δ_{ij} puede ser transformada a distancia de la siguiente forma:

$$d_{ij} = 1 - \delta_{ij}, \quad d_{ij} = \sqrt{1 - \delta_{ij}} \quad \text{y} \quad d_{ij} = \sqrt{\delta_{ii} - 2\delta_{ij} + \delta_{jj}}$$

También es posible transformar la similitud en distancia usando por ejemplo:

$$d_{ij} = -\log(\delta_{ij}) \text{ y } d_{ij} = \frac{1}{\delta_{ij} - 1}$$

El uso de índices de diversidad funcional basados en distancias, así como los métodos de clasificación y/o de ordenación requiere una comprensión de las propiedades de la escala de medición de los rasgos funcionales de las especies, y de las características de las medidas de semejanza asociadas a cada tipo de datos. El estudio de la diversidad funcional incluye rasgos funcionales expresados en diferentes formas: variables binarias (presencia/ausencia), variables cualitativas (nominales y ordinales) y variables cuantitativas (discretas o continuas).

A continuación se presentan las diferentes medidas de similitud y distancia calculadas a partir de la matriz \mathbf{X} para datos binarios, cualitativos, cuantitativos y su mezcla. La enumeración incluye las medidas de similitud y de distancia más utilizadas, así como consideraciones comparativas ilustradas con ejemplos de rasgos funcionales.

5.2 Datos binarios

Cuando la matriz \mathbf{X} proviene de la observación de T atributos o caracteres cualitativos que se asocian a variables binarias que toman el valor 0 si la característica está ausente y el valor 1 si está presente, la información del grado de asociación entre cualquier par de individuos x_i y x_j puede representarse como una tabla de contingencia 2×2 (Figura 8):

		Individuo j		
		Presente (1)	Ausente (0)	
Individuo i	Presente (1)	a	b	$a+b$
	Ausente (0)	c	d	$c+d$
		$a+c$	$b+d$	$a+b+c+d$

Figura 8. Esquema de una tabla de contingencia de dos por dos con las codificaciones para identificar las frecuencias de las combinaciones de presencia-ausencia.

donde a es el número de caracteres presentes comunes, b es el número de caracteres presentes en i pero ausentes en j , c es el número de caracteres ausentes en i pero presentes en j y d es el número de caracteres ausentes simultáneamente. Para la matriz \mathbf{X} de orden $(S \times T)$ es posible construir $S(S-1)/2$ tablas de contingencia que definen la similitud entre los individuos en función de las frecuencias a , b , c y d .

Cada elemento $\delta_{ij} = f(a, b, c, d)$ de la matriz de orden $(S \times S)$, es una función creciente en a , decreciente y simétrica en b y en c , que tomará igual valor cuando la i -ésima unidad está presente y

la j -ésima ausente, y cuando la i -ésima unidad está ausente y la j -ésima presente. Este es un requisito necesario y suficiente para que la matriz de similaridad sea simétrica; es decir, la similaridad entre las unidades x_i y x_j es la misma que la entre x_j y x_i . La mayoría de las medidas de similitud δ_{ij} están acotados en el rango $[0,1]$, es decir, δ_{ij} valdrá 0 cuando todo carácter presente en x_i no está presente en x_j (disimilaridad total), y δ_{ij} valdrá 1 cuando todo carácter presente en x_i está presente también en x_j (similaridad total).

Se han propuesto diversas medidas de similaridad que verifican estas propiedades, entre otros, Jaccard (1908), Rusell y Rao (1940), Sorensen (1948) y Sokal y Michener (1958). Sin embargo, existen similitudes que no verifican las propiedades de simetría y rango tales como la de Kulczynski (1970) acotada en el rango $[0,\infty)$ y otros que expresan dependencia estocástica entre x_i y x_j como son las de Yule (1912) y la de Pearson (1926), acotadas en el rango $(-1,1)$, donde la mayor disimilaridad corresponde a -1, la similaridad total a 1 y el valor 0 se asocia a la independencia estocástica (Cuadro 12).

Independientemente de las propiedades ya mencionadas, las medidas de similaridad pueden ser clasificados en dos grupos: aquellas donde tanto la ausencia como la presencia simultánea del carácter contribuyen a la semejanza entre las unidades; y aquellas en que no se considera como motivo de aumento de la similaridad, la ausencia simultánea. La utilización de las medidas donde tanto la ausencia como la presencia simultánea del carácter contribuyen a la semejanza entre las unidades, es decir, donde aparece d en el numerador de δ_{ij} , puede ocasionar problemas ya que al aumentar el número de rasgos funcionales no comunes, los pares de especies podrían hacerse falsamente similares cuando en realidad no lo son. Es importante definir adecuadamente qué se entiende por presencia (que se denotará con 1) ya que varios de los índices de similitud tratan en forma diferencial la presencia de la ausencia. Por ejemplo, al definir el rasgo funcional 'caducidad de las hojas' no será igual otorgar el valor 1 a las caducifolias, que otorgárselo a las perennifolias si se está usando una medida de similitud no simétrica (Cuadro 12).

En el estudio de la diversidad funcional, cuando el conjunto de rasgos funcionales está acotado a uno o dos servicios ecosistémicos, la ausencia simultánea de un carácter contribuye a la similitud. Por ejemplo, tipo de caducidad (hoja caducifolia = 1, hoja perennifolia = 0), presencia de espinas (con espinas = 1, sin espinas = 0). En estos casos debiera utilizarse una distancia calculada a partir de una similitud que contemple tanto la ausencia simultánea como la presencia simultánea del carácter (a y d); por ejemplo, el Emparejamiento Simple (Cuadro 12).

No existe un criterio universal de cuándo usar una u otra similitud. Los diferentes autores que han abordado el tema coinciden en que la elección de una determinada similitud dependerá del peso que se desea dar a las frecuencias de a , b , c y d , del tipo de datos que se quieran representar y de la situación experimental (Legendre y Legendre 1979, Gower y Legendre 1986).

Cuadro 12. Propiedades de algunas medidas de similaridad para variables binarias¹

Similaridad ²		Simetría entre a y d	Rango	$\Delta \geq 0$ ^{3,4}	Métrica ⁵	Euclídea ⁶
Emparejamiento Simple (Sokal y Michener 1958)	$\frac{a+d}{a+b+c+d}$	Si	0,1	Si	Si	Si
Rogers y Tanimoto (1960)	$\frac{a+d}{a+2b+2c+d}$	Si	0,1	Si	Si	Si
Hamman (1961)	$\frac{(a+d)-(b+c)}{a+b+c+d}$	Si	-1,1	Si	Si	Si
Yule (1912)	$\frac{ad-bc}{ad+bc}$	Si	-1,1	No	No	No
Yule2 (1912)	$\frac{\sqrt{ad}-\sqrt{bc}}{\sqrt{ad}+\sqrt{bc}}$	Si	-1,1	No	No	No
Pearson (1926)	$\frac{ad-bc}{\sqrt{(a+c)(b+d)(a+b)(c+d)}}$	Si	-1,1	Si	Si	Si
Jaccard (1908)	$\frac{a}{a+b+c}$	No	0,1	Si	Si	Si
Kulczynski (1970)	$\frac{a}{b+c}$	No	0,∞	Si	Indefinida	Indefinida
Russel y Rao (1940)	$\frac{a}{a+b+c+d}$	No	0,1	Si	Si	Si
Dice (1945)	$\frac{2a}{2a+b+c}$	No	0,1	Si	Si	Si
Ochiai (1957)	$\frac{a}{\sqrt{(a+b)(a+c)}}$	No	0,1	Si	Si	Si
Braun Blanquet	$\frac{a}{\max\{(a+b),(a+c)\}}$	No	0,1	Si	Si	Si
Simpson	$\frac{a}{\min\{(a+b),(a+c)\}}$	No	0,1	Si	Si	Si
Sokal y Sneath (1963)	$\frac{a}{a+2(b+c)}$	No	0,1	Si	Si	Si

¹ Modificada de Cuadras (1996).

² a, b, c y d son las frecuencias absolutas de los eventos (1,1), (1,0), (0,1) y (0,0), respectivamente.

³ $\Delta \geq 0$ la matriz de similaridades es semidefinida positiva.

⁴ Se puede verificar calculando los valores propios de la matriz de similaridad.

⁵ La propiedad métrica se refiere a la distancia $d_{ij} = \sqrt{1-\delta_{ij}}$ y $d_{ij} = \sqrt{\delta_{ii}-2\delta_{ij}+\delta_{jj}}$

⁶ La distancia d_{ij} es Euclídea.

Una vez definida la medida de similitud, es posible construir la matriz simétrica $\Delta_{S \times S} = (\delta_{ij})$ que representa la similitud entre especies:

$$\Delta = \begin{pmatrix} \delta_{11} & \delta_{12} & \cdots & \delta_{1S} \\ \delta_{21} & \delta_{22} & \cdots & \delta_{2S} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \delta_{S1} & \delta_{S2} & \cdots & \delta_{SS} \end{pmatrix}$$

Otra característica deseable de la matriz de disimilitudes o distancias es que debe verificar la propiedad de desigualdad ultramétrica. Sin embargo, difícilmente las distancias calculadas a partir de información de datos reales satisfacen esta condición restrictiva *in extremis*, salvo en situaciones o conjuntos de datos particulares. En consecuencia, los algoritmos de encadenamiento que generan clasificaciones jerárquicas se inician transformando ‘razonablemente’ la disimilaridad inicial para convertirla en ultramétrica, y luego construir la jerarquía indexada. Por esta razón, la representación de las relaciones entre los objetos, generada por la mayoría de estos métodos de clasificación, no es exacta.

Cada medida de similitud tiene propiedades que las diferencian (Cuadro 12) y que permiten seleccionar la más adecuada para cada caso particular. Las similitudes más utilizadas en los estudios de diversidad funcional, en orden decreciente son: Jaccard, Emparejamiento Simple, Sorensen (Bray y Curtis) y Dice. Existe un conjunto grande de medidas de similitud derivadas de los casos clásicos que se muestran; sin embargo, las diferencias entre unas y otras no son relevantes. Una lista extensa puede ser consultada en Sneath y Sokal (1973), Hubálek (1982) y Gower (1985). En el Anexo 7 se detallan las expresiones de todas las medidas que puede calcular la librería proxy del R. A continuación se muestra un ejemplo del cálculo de la similitud entre dos especies usando ocho rasgos funcionales binarios y varias medidas de similitud (Figura 9).

	t1	t2	t3	t4	t5	t6	t7	t8
sp1	1	0	0	1	0	0	0	0
sp2	0	1	0	1	1	0	0	0

Rasgos por especie (S×T)

		sp1		
		Presente(1)	Ausente (0)	
sp2	Presente (1)	1	2	3
	Ausente (0)	1	4	5
		2	6	8

Tabla de contingencia (S×S)

Figura 9. Ejemplo de cálculo de las frecuencias para la tabla de contingencia entre dos especies (sp1 y sp2) con ocho rasgos (t1 a t8).

Para el ejemplo presentado en la Figura 9, la similitud de Jaccard será

$$\frac{a}{a+b+c} = \frac{1}{1+2+1} = 0,25,$$

la de Emparejamiento Simple será

$$\frac{a+d}{a+b+c+d} = \frac{1+4}{1+2+1+4} = \frac{5}{8},$$

y la de Dice será

$$\frac{2a}{2a+b+c} = \frac{2 \times 1}{2 \times 1 + 2 + 1} = \frac{2}{5}.$$

5.3 Datos cualitativos

5.3.1 Nominales

Supongamos que la matriz X proviene de la observación de T atributos o rasgos cualitativos que se asocian a variables del tipo multiestado, como el color del tallo o tipo de yemas, entre otras. El grado de asociación entre cualquier par de individuos x_i y x_j puede medirse utilizando las medidas de similitud propuestas para variables binarias si las variables cualitativas multiestados son reemplazadas por pseudo variables binarias que toman el valor 0 si la característica está ausente y el valor 1 si está presente. Para el caso del tipo de yemas se generarían cinco variables binarias para las formas: deltoide alargada, obconoidal, ovalada, pentagonal y redondeada. Sin embargo, esta propuesta metodológica de Sneath y Sokal (1973) tiene el inconveniente de ser artificial ya que otorga mayor peso a las variables que posean más multiestados (Digby y Kempton 1991).

Si por el contrario las categorías para cada variable son codificadas por ejemplo, como: 0, 1, 2, 3, ..., k , el grado de asociación entre cualquier par de individuos x_i y x_j puede medirse a través de la expansión del emparejamiento simple (Gower 1985) que se expresará como:

$$\delta_{ij} = \frac{\text{número de caracteres coincidentes}}{\text{número total de caracteres}}$$

No obstante cuando el cero representa ausencia del carácter es recomendable ignorar el empate de ceros en forma similar como lo hace Jaccard.

Las variables ‘indicadoras no excluyentes’, son aquellas variables nominales que permiten identificar presencia-ausencia de diferentes estados de un mismo rasgo funcional, cuando dichos estados no son excluyentes. Todos los individuos tienen que tener al menos un valor diferente de cero en alguno de los estados del rasgo; por ejemplo, agente polinizador (aves, insectos, murciélagos, viento), agente dispersor (anemocoria, hidrocoria, autocoria, zoocoria). En estos casos debiera utilizarse una distancia calculada a partir de una similitud que otorgue mayor importancia a las presencias simultáneas (a) como Dice (Cuadro 12), o de una similitud que incluya la diferencia entre presencias y ausencias simultáneas (a y d) con presencia en una especie y ausencia en la otra (c y d) como por ejemplo Yule o Hamman (Cuadro 12). En estos casos también puede utilizarse Jaccard ya que representa la presencia simultánea en relación a todas las combinaciones posibles (Cuadro 12).

Para el tratamiento de las variables ‘indicadoras excluyentes’ pueden utilizarse dos estrategias: uso de variables ‘auxiliares’ (*dummy*) o desdoblamiento en tantas variables como estados posibles presente el carácter. En el caso de variables ‘auxiliares’ cada variable estará representada por tantas pseudo variables como número de estados diferentes menos uno. Así cada especie tendrá asociado un perfil con un 1 en el estado en que se encuentre, estando el último estado representado solo por ceros. En estos casos debería utilizarse una medida de similitud que incluyera la presencia-ausencia (b y c) ya que contribuye a la diferencia entre las especies, sin incluir el componente de ausencia-ausencia, ya que aumentaría artificialmente la similitud. Entre estos índices se encuentran Jaccard y Kulczynski (Cuadro 12).

Cuando se realiza el desdoblamiento de una variable nominal en todos sus posibles estados, se identifica la presencia o ausencia de cada estado del rasgo funcional en estudio, pero como estos estados son excluyentes cada especie tendrá un solo valor de presencia (1) y el resto serán ceros. Por ejemplo en el caso de forma de crecimiento (rastrera, erecta, semi erecta, enredadera) o de sistema sexual (hermafrodita, dioicas, monoicas, polígamas). La distancia utilizada debiera basarse en una medida de similitud que no tuviera en cuenta la ausencia simultánea ya esta no aporta ninguna información adicional sobre la relación entre las especies; por ejemplo Jaccard o Sokal y Sneth (Cuadro 12).

5.3.2 Ordinales

En el caso de las variables ordinales, pueden considerarse como variables cuantitativas si la asignación del *ranking* no es caprichosa sino que refleja en cierta forma una diferencia entre los estados de la variable. Por ejemplo, si se considera la resistencia al fuego de un conjunto de especies usando las categorías: muy baja, baja, media, alta y muy alta; puede ser razonable asignarle valores: 0, 1, 2, 3, 4, respectivamente ya que las categorías consecutivas pueden considerarse como equidistantes. De esta manera, la nueva variable numérica podría ser tratada como una variable cuantitativa.

Cuando las variables ordinales tienen categorías no equidistantes, como puede ser el caso de la estructura vertical del dosel con las categorías: herbácea, sotobosque, primer estrato arbóreo, segundo estrato arbóreo y emergentes, no es razonable suponer equidistancias. La asignación de valores a estas categorías debe reflejar la relación con el servicio ecosistémico que se está evaluando; por ejemplo, para fijación de carbono, servicio altamente asociado al diámetro del fuste y la altura de los árboles, no pueden asignarse valores correlativos 0, 1, 2, 3, 4 como en el ejemplo anterior. Dependiendo de la altura media de los estratos podríamos asignar, por ejemplo, valores 0, 1, 3, 4, 7. Con esta nueva variable numérica pueden utilizarse las medidas de distancia para variables cuantitativas de forma razonable. Si en lugar de fijación de carbono, consideramos el efecto de la estructura vertical del dosel en el servicio ecosistémico de regulación del ciclo hidrológico, estos mismos estratos podrían ser tomados como equidistantes, ya que lo que determina su contribución al servicio es la existencia de cada estrato y no su posición relativa respecto del suelo.

5.4 Datos cuantitativos

Supongamos que en una comunidad se han observado 4 especies (sp1, sp2, sp3 y sp4) y se consideran dos rasgos funcionales expresados en escala cuantitativa, X1 y X2. La distancia que se observa entre un par de especies cuando se representan en un plano (Figura 10) está dada por:

$$d_{sp1,sp3} = \sqrt{(x_{sp1,1} - x_{sp3,1})^2 + (x_{sp1,2} - x_{sp3,2})^2}$$

Generalizando para S especies y T variables aleatorias cuantitativas (rasgos funcionales), la distancia usual que se observa entre el par de unidades x_i y x_j cuando se representan en el espacio de coordenadas definido por T variables cuantitativas, es conocida como distancia Euclídea:

$$d_{(i,j)} = \sqrt{\sum_{t=1}^T (x_{it} - x_{jt})^2}$$

donde T son los rasgos funcionales. Esta distancia representa un caso particular de la distancias de Minkowski, dada por:

$$d_{q(i,j)} = \sqrt[q]{\sum_{t=1}^T (x_{it} - x_{jt})^q} \quad 1 < q < \infty$$

La distancia Euclídea es la más conocida, la de mayor uso y es la herramienta fundamental de cálculo de la mayoría de los métodos multivariados basados en distancias. Sin embargo, presenta varios inconvenientes: no está acotada, es sensible a cambios de escalas y considera las T variables estocásticamente independientes (Cuadras 1996).

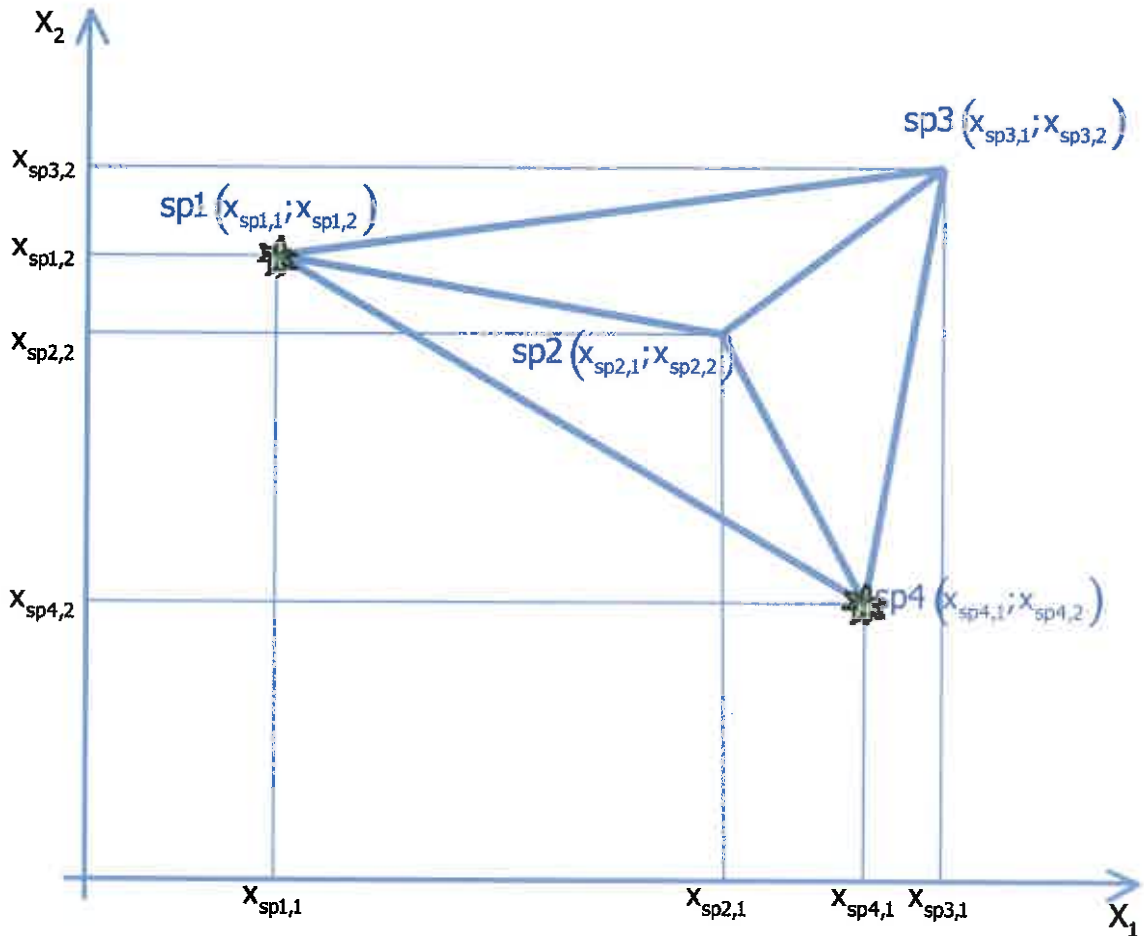


Figura 10. Representación de las especies ($sp1$, $sp2$, $sp3$ y $sp4$) como puntos sobre el plano determinado por las variables X_1 y X_2 . Arbitrariamente fue asignado el orden $sp1 < sp2 < sp4 < sp3$ para la variable x_1 y $sp4 < sp2 < sp1 < sp3$ para la variable x_2 . Adaptado de Sneath y Sokal (1973).

Se han propuesto varias transformaciones que permiten minimizar y/o eliminar estos inconvenientes, entre otras: se recomienda utilizarla en caso de homogeneidad en la naturaleza física de las variables, cuando esto no es posible se puede estandarizar cada variable por su rango (r_i) asegurando que la contribución de cualquier variable estará acotada en el intervalo (0,1). Además puede dividirse por la cantidad de variables obteniendo una distancia media que oscilará en este rango y facilita su conversión a similitud, la expresión estará definida por:

$$d_{(i,j)} = \sqrt{\frac{1}{T} \sum_{t=1}^T \frac{(x_{it} - x_{jt})^2}{r_t^2}}$$

Se han estudiado soluciones adicionales para corregir las imperfecciones de la distancia Euclídea como la estandarización de cada variable por su desviación estándar o estandarización por media y desviación (también conocida como distancia Euclídea normalizada, o distancia de Pearson). La distancia de Manhattan o métrica *city-block* o ciudad, calculada como la suma de las diferencias absolutas entre unidades para cada variable, es un caso particular de la distancia de Minkowski para $q = 1$. Es menos sensible a valores muy grandes o aberrantes, ya que es función de diferencias absolutas en lugar de diferencias al cuadrado, adicionalmente cada variable puede ser estandarizada por su rango (Cain y Harrison 1958, Gower 1971a). Otras distancias derivadas de la Manhattan son las de Bray-Curtis (1957) y la de Canberra (Lance y Williams 1966).

El problema de la independencia aleatoria se resuelve introduciendo la distancia de Mahalanobis que tiene en cuenta las correlaciones entre variables y por lo tanto la redundancia que existe entre las mismas; es una distancia general, perfectamente adecuada para diferenciar individuos, grupos o poblaciones mediante variables aleatorias. Es invariante por transformaciones lineales no singulares de las variables, particularmente es invariante por cambios de escalas, siendo de gran utilidad cuando las variables son muy heterogéneas. (Cuadras 1996, Digby y Kempton 1991). Su expresión matricial es:

$$D_{ij}^2 = (\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j)' \Sigma^{-1} (\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j)$$

donde Σ es la matriz de varianzas-covarianzas entre las T variables (rasgos funcionales). Si las T variables son independientes, Σ sería diagonal y la distancia de Mahalanobis se aproximará a la distancia Euclídea al cuadrado con pesos inversos dados por las varianzas de las T variables.

Otra medida utilizada es la correlación de Pearson (1926). Su uso como medida de similaridad en clasificación de genotipos (taxonomía numérica) data de finales de los años 50 y su complemento ha sido usado como una medida de distancia (Sneath y Sokal 1973). Debido a su rango (-1,1) presenta restricciones funcionales puesto que es improbable que para datos reales, en todos los caracteres estudiados existan altas correlaciones negativas entre especies. En general la correlación es usada para calcular la asociación entre variables (rasgos) cuando la mayoría, si no todos, presentan más de dos estados, esto la hace apropiada para cuantificar las distancias existentes entre columnas de la matriz \mathbf{X} .

En el Cuadro 13 se presenta la formulación y propiedades de las distancias y disimilaridades no negativas más utilizadas en los estudios de diversidad. Las más usadas son las distancias: Euclídea, Manhattan y Mahalanobis. Una lista extensa de medidas puede ser consultada en Sneath y Sokal (1973) y Gower (1985).

Cuadro 13. Definición y propiedades de algunas distancias para variables cuantitativas

Distancias y disimilaridades		Métrica	Euclídea
Euclídea	$\sqrt{\sum_{t=1}^T (x_{it} - x_{jt})^2}$	Si	Si
Manhattan	$\sum_{t=1}^T x_{it} - x_{jt} $	Si	No
Bray-Curtis	$\frac{\sum_{t=1}^T x_{it} - x_{jt} }{\sum_{t=1}^T (x_{it} + x_{jt})}$	Si	No
Canberra	$\sum_{t=1}^T \frac{ x_{it} - x_{jt} }{(x_{it} + x_{jt})}$	Si	No
Minkowski	$\sqrt[q]{\sum_{t=1}^T x_{it} - x_{jt} ^q}$	Si	Si
Mahalanobis	$\sqrt{\sum_{t=1}^T \sum_{l=1}^T (x_{it} - x_{jt}) \sigma_{tl}^{-1} (x_{il} - x_{jl})}$	Si	Si

σ_{il} elemento de la matriz Σ de varianzas-covarianzas entre las T variables.
 q número entero.

5.5 Datos mixtos

Supongamos que sobre S especies, representadas en la matriz \mathbf{X} , se han observado simultáneamente diferentes rasgos funcionales que por su naturaleza pueden corresponder a variables binarias, cualitativas y cuantitativas. La distancia entre individuos que presenten esta combinación de caracteres puede ser medida a través de la similaridad de Gower (1971). Esta similaridad para tipos mixtos de variables contempla además las situaciones de valores faltantes.

La similaridad δ_{ijt} entre la i -ésima y la j -ésima especie para el t -ésimo rasgo, promediado sobre los T rasgos, es la medida de similaridad propuesta por Gower (1971):

$$\delta_{ij} = \frac{1}{T} \sum_{t=1}^T \delta_{ijt}$$

En el caso de variables binarias o cualitativas, $\delta_{ijt} = 1$ si $x_{it} = x_{jt}$ y $\delta_{ijt} = 0$ si $x_{it} \neq x_{jt}$. Si la variable es cuantitativa la similaridad entre los individuos estará dada por:

$$\delta_{ijt} = 1 - \frac{|x_{it} - x_{jt}|}{r_t}$$

donde r_t es el rango (diferencia entre el máximo y el mínimo) del carácter t -ésimo sobre toda la población conocida o de la muestra. Si $x_{it} = x_{jt}$ entonces $\delta_{ijt} = 1$, cuando x_{it} y x_{jt} se encuentran en los extremos de r_t entonces $\delta_{ijt} = 0$, y si x_{it} y x_{jt} son valores intermedios de r_t entonces $0 < \delta_{ijt} < 1$.

El tratamiento de los datos faltantes, la consideración de la ausencia simultánea del carácter, y la ponderación relativa de caracteres, son debilidades metodológicas que afectan las medidas de similitud y distancias referidas hasta ahora para todo tipo de variables. En este sentido, Gower introdujo en la expresión de la medida de similitud, ponderaciones denominadas w_{ijt} , como una función que depende de cada par de datos x_{it} y x_{jt} , obteniendo la siguiente expresión general:

$$\delta_{ij} = \frac{\sum_{t=1}^T w_{ijt} \delta_{ijt}}{\sum_{t=1}^T w_{ijt}}$$

Las debilidades metodológicas mencionadas se corrigen porque: (i) si x_{it} o x_{jt} son faltantes solo bastará con tomar $w_{ijt} = 0$ en la expresión general para que los valores faltantes sean tratados individualmente, sin necesidad de omitir toda la variable; (ii) si $x_{it} = x_{jt} = 0$ tal como sucede en las similaridades de Jaccard, de Dice y de Sokal y Sneath entre otros, que consideran la simetría entre a y d , se podrá ignorar el empate de doble cero haciendo $w_{ijt} = 0$; y (iii) con la forma general es posible considerar que ciertos caracteres son más importantes que otros asignándoles diferentes valores a w_{ijt} . La asignación de las ponderaciones dependerá de la situación experimental y del tipo de relaciones que se quieran establecer entre los individuos. Como se deduce de la expresión general, algunos de las medidas de similaridad o de distancias entre pares de individuos que han sido descritos pueden ser considerados como un caso particular de la expresión general de la similaridad de Gower.

Una alternativa adicional, poco utilizada en los estudios de diversidad funcional, para el tratamiento conjunto de variables cuantitativas y cualitativas, es la codificación de variables continuas propuesta por Excoffier (1979). Usando un criterio similar al descrito previamente para variables cualitativas multiestado, Excoffier (1979) propone transformar cada variable cuantitativa en dos nuevas variables:

$$\frac{1 - x_i}{2} \text{ y } \frac{1 + x_i}{2},$$

donde x_i representa el valor estandarizado de la variable para el individuo i . Nótese que aquí al igual que para una variable dicotómica, ésta queda definida por dos columnas, que para un mismo carácter siempre suma 1 para todos los individuos. Las variables cuantitativas codificadas pueden ser analizadas conjuntamente con las variables cualitativas binarias y cualitativas multiestado utilizando cualquiera de las medidas de similitud discutidas previamente para este tipo de datos. Este método de discretización ha sido desarrollado con el fin de poder utilizar Análisis de Correspondencias Múltiples (ACM) bajo un conjunto mixto de variables y tiene la ventaja de garantizar que las variables cuantitativas no sufran alteración o pérdida de información en el proceso de reestructuración de la matriz \mathbf{X} . En el análisis de servicios ecosistémicos, la medida de Excoffier puede ser de utilidad en los casos en que hay muchos rasgos funcionales no cuantitativos y uno o muy pocos rasgos cuantitativos. En este caso, puede ser preferible transformar los rasgos cuantitativos para utilizar una medida de similaridad más acorde a la escala de expresión de los rasgos cuantitativos.

6

Aplicación del análisis de varianza en el estudio de la diversidad funcional

Albert Chan-Dzul, Bryan Finegan, Fernando Casanoves, Diego Delgado

6.1 Introducción

Las propiedades ecosistémicas dependen de la biodiversidad en términos de las características funcionales de los organismos presentes y de la distribución y abundancia de estos en el tiempo y espacio (Hooper et ál. 2005, Violle et ál. 2007). De acuerdo con Hooper et ál. (2005) todos los componentes de la biodiversidad juegan un papel crucial en la generación de funciones y la provisión de servicios ecosistémicos; aunque, Díaz et ál. (2006) mencionan que las evidencias apuntan a que la diversidad funcional es el componente que mejor explica los efectos de la biodiversidad en la mayoría de los servicios vitales para el bienestar humano.

Cuando un ecosistema experimenta una fuerte perturbación, la tasa de recuperación dependerá del tipo, frecuencia e intensidad de la misma, así como de la capacidad de resiliencia del ecosistema. El sistema agrícola basado en la roza-tumba-quema (RTQ) constituye uno de los principales factores de perturbación en los bosques tropicales y la intensidad de su impacto se ha visto agravada principalmente por el acortamiento de los periodos de descanso o abandono de las tierras después del uso agrícola y por la reconversión de los campos de cultivo a pastizales (García et ál. 2001, Ochoa-Gaona et ál. 2007).

6.2 Diversidad funcional en una cronosecuencia producto de la agricultura de roza-tumba-quema de la selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche, México

En el sur de México no existen investigaciones que analicen las respuestas de los bosques secos estacionales, como la selva mediana subperennifolia, a factores de perturbación como es el caso de

la RTQ, desde el enfoque de la diversidad funcional. Esta investigación se desarrolló en el área de uso agrícola del ejido Nuevo Conhuás donde fueron establecidas parcelas permanentes de muestreo a través de una cronosecuencia producto de la agricultura basada en la RTQ. El objetivo fue determinar y comparar la diversidad funcional de acuerdo a la edad de abandono de bosques, basada en cuatro rasgos funcionales: altura máxima (Amax), densidad de madera (DM), fenología foliar (caducifolia o perennifolia) y agente dispersor (anemocoria, autocoria y zoocoria).

6.3 Materiales y métodos

6.3.1 Índices de diversidad funcional

Para determinar la diversidad funcional se emplearon seis índices multirasgo: FAD1 y FAD2, conocidos como índices de diversidad de atributos funcionales (Walker et ál. 1999); FD o índice de diversidad funcional (Petchey y Gaston 2002b) basado en cada parcela muestral (Podani y Schmera 2006) y FDc basado en la comunidad (Petchey y Gaston 2006), el índice wFD o índice de diversidad funcional ponderada (Pla et ál. 2008) y el índice de diversidad funcional de Rao (Rao 1982, Botta-Dukát 2005). También se utilizaron 4 índices multidimensionales: la riqueza funcional (FRic), la equidad funcional (FEve), la divergencia funcional (FDiv), propuestos por Villéger et ál. (2008) y la dispersión funcional (FDis) propuesta por Laliberté y Legendre (2010). Por último, se determinó la media ponderada de la comunidad (CWM, por sus siglas en inglés) para las variables continuas Amax y DM (Violle et ál. 2007).

El índice FAD2 (Walker et ál. 1999) representa la suma de las distancias estandarizadas de las especies dentro del rango de cada rasgo. Como distancia ecológica estos autores utilizan la distancia Euclídea entre dos especies; sin embargo, para el presente estudio se utilizó la distancia de Gower que permite combinar datos cuantitativos y cualitativos (Casanoves et ál. 2008).

Se calculó el índice FD considerando dos propuestas: FD basada en parcelas (Podani y Schmera (2006) donde se recalcula el dendrograma para cada parcela, aunque al hacerlo se pierde el supuesto de conjunto monotónico. También se calculó el FD basado en la comunidad (Petchey y Gaston 2006) donde corrigen la falta de monotonicidad que se pierde cuando se calcula un dendrograma por cada parcela y también se corrige la falta de valor cero cuando solo una especie está presente, y se suma la longitud de las ramas requerida para conectar las especies presentes y se excluye la longitud de rama requerida para conectarse a la raíz.

El índice wFD o índice de diversidad funcional ponderado mide el rango, valor y la abundancia de los rasgos funcionales en una comunidad; los valores de wFD se generan de una matriz de distancias entre especies en el espacio de los rasgos ponderado por la abundancia y genera un dendrograma funcional que combina el espacio rasgo y espacio abundancia (Pla et ál. 2008).

El índice de diversidad funcional Q de Rao (Rao 1982) se deriva de la teoría de la entropía y se expresa como una forma cuadrática usando la abundancia relativa de las especies (Botta-Dukát 2005). Para su cálculo se requiere tener una distancia ecológica entre especies en el espacio rasgo.

Con respecto a los índices multidimensionales, el índice de riqueza funcional (FRic), es la amplitud de valores de los rasgos funcionales exhibidos por las especies de una comunidad (Villéger et ál. 2008). Para su cálculo, basado en el volumen de cierre convexo (Cornwell et ál. 2006), el algoritmo identifica las especies extremas y estima el volumen en el espacio rasgo (Casanoves et ál. 2008).

La equidad funcional (FEve), es la equidad en la representación relativa de los valores de los rasgos funcionales dentro de la comunidad y se basa en el árbol de recorrido mínimo que enlaza todas las especies en el espacio funcional multidimensional. Este índice cuantifica la regularidad con que la abundancia de especies se distribuye a lo largo del árbol de recorrido mínimo (Villéger et ál. 2008).

La divergencia funcional (FDiv) se define como una medida, que en el espacio rasgo, maximiza la variabilidad de la distribución de los valores de los rasgos funcionales (Mason et ál. 2005, Farias y Jaksic 2009). Este índice también se basa en el volumen de cierre convexo, cuando se trabaja con varios rasgos funcionales; de esta manera, la divergencia funcional se relaciona a cómo la abundancia es distribuida dentro del volumen del espacio de rasgos funcionales (Casanoves et ál. 2008, Villéger et ál. 2008).

Respecto a los índices multidimensionales, también se calculó FDis, el índice de dispersión funcional (Laliberté y Legendre 2010), que es la distancia promedio en el espacio rasgo multidimensional de cada especie al centroide de todas las especies de la comunidad. FDis considera las abundancias relativas para calcular el centroide ponderado de la matriz especie x rasgo.

Por último, se determinó la media ponderada de la comunidad, propuesta por Violle et ál. (2007) como un parámetro funcional de la comunidad que integra los rasgos de las especies de la comunidad, ponderados por valores de abundancia.

Los rasgos cuantitativos (con métricas diferentes) fueron estandarizados y el cálculo de los índices se basó en la distancia obtenida a partir de la similaridad de Gower. Esta medida de similaridad se obtiene al combinar la distancia Euclídea (aplicada sobre variables cuantitativas) con la similitud de Jaccard (aplicada a variables cualitativas). Para los índices basados en dendrogramas (FD, FDc, wFD) se utilizó el método de Ward como algoritmo de encadenamiento. Todos los índices de diversidad funcional se calcularon mediante el programa FDiversity (Di Rienzo et ál. 2008).

6.3.2 *Análisis estadístico*

Los datos de los índices de diversidad funcional, fueron analizados usando ANDEVA para un diseño completamente aleatorizado con 4 repeticiones por condición. Las condiciones consistieron en

tres tiempos sucesionales y un bosque primario, y el modelo matemático para el análisis fue:

$$Y_{ij} = \mu + T_i + \varepsilon_{ij}$$

donde Y_{ij} es la variable respuesta, μ es la media general, T_i es el efecto del i -ésimo tratamiento y ε_{ij} es el término de error aleatorio independiente, supuestamente distribuido normal, con media cero y varianza constante. Para determinar diferencias entre medias de tratamientos se usó la prueba LSD de Fisher. Las pruebas estadísticas se realizaron con el programa InfoStat v.2009 (Di Rienzo et ál. 2008), con un nivel de significancia de 0,05.

6.4 Resultados

En general, puede observarse que los bosques más jóvenes (4-6 años) son los que se diferenciaron de manera consistente del bosque primario (BP). El ANDEVA para FAD1 mostró diferencias a través de la cronosecuencia ($p = 0,0267$). La categoría de edad de 4-6 años tuvo el menor valor de FAD1 (27,25) y se diferenció de manera significativa del BP que presentó el mayor valor (43,5). Para FAD2 ($p = 0,0237$), las clases de edad de 4-6 años y de 19-21 son las que presentaron los valores más bajos (120,95 y 189,99, respectivamente), sin diferenciarse de la categoría de edad de 14-16 años; pero sí se diferenciaron significativamente del BP que presentó el valor más alto (332,41) (Cuadro 14).

Para el índice de diversidad funcional basado en dendrogramas en el que se recalcula un dendrograma por cada parcela (FD), se encontraron diferencias entre cronosecuencias (0,0166); la clase de edad de 4-6 años y la clase de edad de 19-21 años presentaron los valores más bajos (3,68 y 3,92, respectivamente) y se diferenciaron de manera significativa del BP que presentó el valor más alto (5,01). Para este mismo índice pero basado en un dendrograma de la comunidad completa (FDc), las diferencias significativas entre cronosecuencias ($p = 0,0482$) fueron entre la clase de edad de 4-6 años, de menor valor (17,84) y el BP con el valor más alto (27,41). El índice de diversidad funcional ponderado (wFD) por el área basal, presentó los mayores valores en las categorías de edad de 4-6 años (0,01) y de 19-21 años (0,01) y no se diferenciaron de la categoría de edad intermedia (14-16 años) pero sí del BP ($p = 0,0346$), que presentó el valor más bajo (0,0025). Para el índice Q de Rao, que también es ponderado con alguna variable como peso, no se encontraron diferencias estadísticas (Cuadro 14).

En cuanto a los índices de diversidad funcional multidimensionales, estos mostraron menor diferenciación entre categorías de edad pero de alguna manera la tendencia fue la misma que para los índices multivariados. El índice FRic o de riqueza funcional presentó el valor más bajo (0,31) en la categoría de edad de 4-6 años, y aunque hay un ligero incremento con la edad de abandono, no se diferenció de las otras categorías de edad, pero sí se diferenció de manera significativa del BP que presentó el valor más alto (0,94) ($p = 0,0040$). Por su parte, el índice de regularidad funcional (FEve), cuando se ponderó con la variable área basal mostró diferencias significativas y obtuvo el valor más

alto (0,51) en la categoría de 4-6 años que no se diferenció de la edad de 19-21 años ni del BP; aunque todas se diferenciaron significativamente de la categoría de 14-16 años ($p = 0,0427$), que presentó el valor más bajo (0,37). También presentó diferencia estadística el índice de dispersión (FDis) cuando se usó la variable abundancia como peso; en este caso, la diferencia significativa ($p = 0,0073$) fue entre la categoría de edad de 4-6 años que presentó el valor más alto (8,53) y las categorías de edad 19-21 años y BP, que presentaron los valores más bajos (6,13 y 5,23 respectivamente) (Cuadro 14).

Cuadro 14. Análisis de la varianza para los índices de diversidad funcional por clases de edad en la cronosecuencia producto de la agricultura de RTQ en la selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche

		4-6 años	14-16 años	19-21 años	Bosque primario	F	P
FAD1		27,25±2,46 a	36,75±3,90 ab	33,75±3,45 ab	43,50±2,90 b	4,38	0,0267
FAD2		120,9±20,7 a	233,6±52,8 ab	189,9±39,7 a	332,4±45,7 b	4,55	0,0237
FD		3,68±0,26 a	4,23±0,21 ab	3,92±0,32 a	5,01±0,21 b	5,1	0,0166
FDc		17,84±1,80 a	23,93±2,29 ab	22,06±2,13 ab	27,41±2,22 b	3,54	0,0482
wFD	AB	0,010±0,000 b	0,007±0,020 ab	0,010±0,000 b	0,003±0,020 a	4,00	0,0346
	N	0,010±0,000 a	0,010±0,003 a	0,010±0,003 a	0,003±0,003 a	2,11	0,1522
Rao	AB	0,05±0,01 a	0,06±0,0048 a	0,06±0,01 a	0,08±0,01 a	2,68	0,0937
	N	0,06±0,003 a	0,06±0,01 a	0,07±0,01 a	0,07±0,0041 a	1,78	0,2036
FRic		0,31±0,08 a	0,54±0,09 a	0,41±0,11 a	0,94±0,11 b	7,65	0,0040
FEve*	AB	0,51±0,03 b	0,37±0,03 a	0,45±0,04 ab	0,48±0,03 b	3,70	0,0427
	N	0,52±2,49 a	0,45±1,3 a	0,45±2,9 a	0,51±1,55 a	1,85	0,1911
FDiv	AB	0,84±0,05 a	0,76±0,08 a	0,73±0,05 a	0,74±0,04 a	0,79	0,5214
	N	0,81±0,04 a	0,73±0,03 a	0,65±0,06 a	0,68±0,03 a	2,47	0,1119
FDis	AB	7,05±0,67 a	7,72±1,02 a	7,14±1,18 a	6,52±0,43 a	0,31	0,8157
	N	8,53±0,34 c	7,52±0,4 bc	6,13±0,97 ab	5,23±0,32 a	6,53	0,0073

* Los valores fueron convertidos a rango para la prueba de ANDEVA. Se presentan los valores originales.

Letras distintas indican diferencia significativa, LSD de Fischer ($p < 0,05$). AB = área basal, N = abundancia.

Respecto a la media ponderada de la comunidad (CWM), tanto para Amax como para DM, las diferencias mayores se presentaron entre la clase de edad de 4-6 años y el BP. La CWM para Amax usando como ponderador el área basal diferenció significativamente la clase de edad de 4-6 años ($p = 0,0514$), que presentó el mayor valor (22,77), de la clase de edad de 19-21 años (17,9) y del BP (18,2), pero no se diferenció de la categoría de 14-16 años (20,59). Cuando el ponderador fue la abundancia, la clase de edad de 4-6 años también presentó el valor más alto (20,41) y se diferenció de las demás categorías de la cronosecuencia ($p = 0,0009$). Es interesante notar que los valores de la CWM para la altura máxima son mayores en las clases de edad más temprana (4-6 años), incluso, respecto al BP.

La CWM para DM también mostró diferencias significativas entre las clases de edad y el BP tanto con el área basal como con la abundancia como ponderadores. Con el área basal la clase de edad de 4-6 años presentó el valor más bajo (0,53) y se diferenció de manera significativa de la clase de edad de 19-21 años (0,62) y del BP (0,73) ($p = 0,0006$); en tanto, la clase de edad de 19-21 años no se diferenció de la de 14-16 años (0,55). Al emplear la abundancia como valor ponderador las clases de edad de 4-6 y de 14-16 años, que no se diferenciaron entre sí, presentaron los valores más bajos (0,55 y 0,59, respectivamente) y se diferenciaron de la clase de edad de 19-21 años (0,66) y del BP (0,74) ($p < 0,0001$). En general, los valores de la CWM para la densidad de la madera tendieron a incrementar con la edad de abandono del bosque, a diferencia de la Amax que solo diferenció al bosque joven del resto (Cuadro 15).

Cuadro 15. Análisis de la varianza de la media ponderada de la comunidad (CWM) para altura máxima (Amax) y densidad de madera (DM) por clases de edad en la cronosecuencia producto de la roza-tumba-quema (RTQ) en la selva mediana subperennifolia, en Calakmul, Campeche

		4-6 años	14-16 años	19-21 años	Bosque primario	F	P
CWM. Amax	AB	22,77±1,33 b	20,59±0,85 ab	17,9±1,38 a	18,2±1,28 a	3,45	0,0514
	N	20,41±1,06 b	16,47±0,35 a	14,6±0,74 a	14,76±1,26 a	17,31	0,0009**
CWM. DM	AB	0,53±0,04 a	0,55±0,02 ab	0,62±0,03 b	0,73±0,01 c	12,29	0,0006
	N	0,55±0,03 a	0,59±4,80E-03 a	0,66±0,01 b	0,74±0,01 c	63,69	<0,0001**

** El ANDEVA se realizó con permutaciones (Anderson y Legendre 1999). Letras distintas indican diferencia significativa, prueba LSD de Fischer ($p < 0,05$). AB = Área basal, N = abundancia.

El análisis de componentes principales a partir de los diferentes índices de diversidad funcional usando el área basal como ponderador, cuando el índice lo incluye, explicó un 74,4% en sus dos primeros ejes. El primer componente (60,1%), separa en primera instancia al índice de diversidad funcional ponderada (wFD) de los índices que son afectados por la riqueza de especies (FAD1, FAD2, FD, FDc), así como del índice multidimensional FRic, que también es afectado por la riqueza (Figura 11). El segundo componente (14,3%) separa los índices de diversidad multidimensionales (FDiv, FEve y FDis) de los índices de diversidad afectados por la riqueza de especies y también de los índices de diversidad florística. El índice de diversidad Q de Rao, aparece más relacionado a los índices de diversidad multidimensionales, principalmente a FDis, tal como se ha reportado en otro trabajo (Laliberté y Legendre 2010).

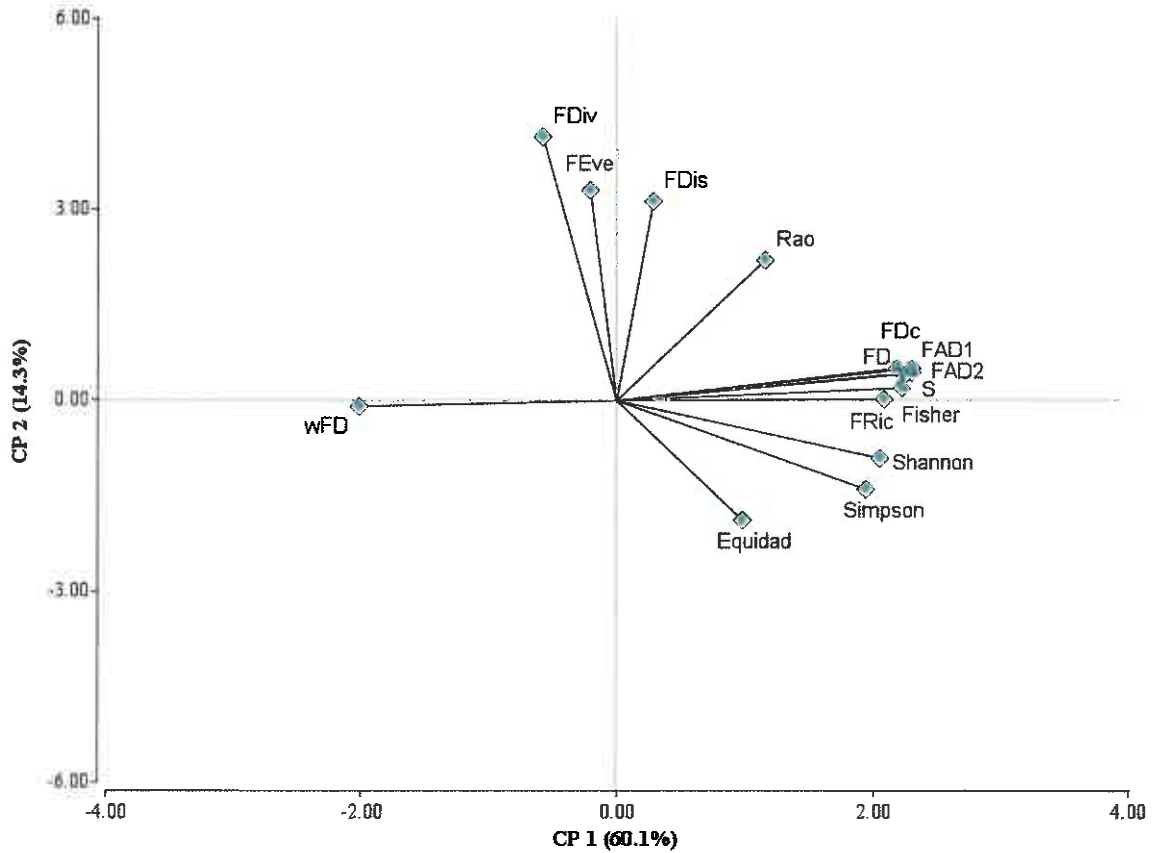


Figura 11. Biplot obtenido a partir de análisis de componentes principales de los índices de diversidad funcional y taxonómica en la selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche.

7

Aplicación de técnicas de regresión lineal en el estudio de la diversidad funcional

Diego Bermeo, Diego Delgado, Bryan Finegan, Fernando Casanoves, Laura Pla

En el Capítulo 3 se definieron y caracterizaron seis tipos funcionales de plantas (TFPs) y se estudió el comportamiento de la frecuencia de cada uno en un gradiente altitudinal (400 a 2770 msnm). Este estudio fue conducido en el Corredor Biológico Volcánica Central Talamanca (CBVC-T), Costa Rica, y los detalles de la toma de datos se encuentran en el Acápite 3.3.2.

Las variaciones de la diversidad funcional (DF) analizadas en el Capítulo 3 mediante las frecuencias relativas de los TFPs en el gradiente altitudinal del corredor biológico, pueden también ser analizadas utilizando índices cuantitativos de DF. Los índices de DF contemplan las correlaciones entre rasgos y sintetizan la variación funcional de las comunidades asociada a los cambios altitudinales.

En este capítulo se analizan las relaciones entre índices de DF multirasgo y monorasgo, así como las medias ponderadas de la comunidad (CWMs) de los distintos rasgos, en un gradiente altitudinal. En primer lugar se realizaron correlaciones lineales de Pearson de cada medida de diversidad con la altitud, lo que permitió reconocer los índices que están más asociados con cambios altitudinales y la dirección de este cambio. En segundo lugar se realizaron análisis de regresiones lineales simples y múltiples, utilizando la altitud expresada en miles de metros sobre el nivel de mar. Las regresiones múltiples se deben a la inclusión de términos cuadráticos para la altitud. Los modelos resultantes permiten conocer la tasa de cambio del índice con la altitud en los modelos lineales, y la altura a la que se alcanza el máximo o mínimo valor de la medida de diversidad.

7.1 Índices de diversidad funcional y su relación con la altitud

Para observar cómo varía la DF en términos del gradiente altitudinal encontrado a lo largo del corredor se estimaron trece índices por parcela. Los índices multirasgo estimados fueron: FAD1 y FAD2 (Walker et ál. 1999), FD (Petchey y Gaston 2006), wFD (Pla et ál. 2008), Rao (Rao 1982), rRao (Pavoine et ál. 2005), Convex hull (Cornwall et ál. 2006), FRic, FEve y FDiv (Villéger et ál. 2008), y FDis (Laliberté y Legendre 2009). También se calcularon los índices monorasgo: FRO (Mouillot et ál. 2005) y FDvar (Mason et ál. 2003). Se estimó además la CWM (Díaz et ál. 2007a) para cada rasgo funcional con los valores originales. Todas las medidas de DF que incluyen un ponderador por especie fueron calculadas usando el número de individuos (N) y el área basal (G).

Los índices se estimaron con el programa FDiversity (Casanoves et ál. 2011). Los valores de los rasgos (AF: área foliar, DM: densidad de madera y CFMS: contenido foliar de materia seca) fueron estandarizados, debido a que involucran distintas unidades de medida, con el objetivo de evitar confusiones debidas a cambios de escala en el cálculo final del valor de los índices.

Solo siete índices tuvieron una asociación lineal significativa con la altitud (Cuadro 16). La correlación de Pearson reporta una mayor relación lineal positiva con el índice monorasgo FDvar_AF ponderado por el número de individuos ($r = 0,51$, $p = 0,0009$) y FDvar_AF ponderado por área basal ($r = 0,44$, $p = 0,0053$). En el caso de FDvar_DM la relación es negativa usando como ponderador al número de individuos o al área basal ($r = -0,43$ y $r = -0,33$ respectivamente). Como FDvar es un indicador de la variabilidad de un rasgo, podemos afirmar que la varianza de la DM a bajas alturas sobre el nivel del mar es mayor y disminuye a medida que aumenta la altitud. La mayor asociación lineal negativa se encontró en FRO_CFMS, seguida de FDiv y de FDvar_CFMS, todas ponderadas por el número de individuos.

Cuadro 16. Correlación de Pearson para los índices de diversidad funcional considerando número de individuos y área basal

Ponderador	Índice	r	p
Número de individuos	FDiv	-0,35	0,0324
	FRO_CFMS	-0,48	0,0022
	FDvar_AF	0,51	0,0009
	FDvar_CFMS	-0,35	0,0317
	FDvar_DM	-0,43	0,0078
Área basal	FDvar_AF	0,44	0,0053
	FDvar_DM	-0,33	0,0437

Índices monorasgo para área foliar (AF), densidad de madera (DM) y contenido foliar de materia seca (CFMS).

Se realizó un análisis de regresión lineal que permitió identificar cómo los cambios de la variable predictora (altura de las parcelas) afectan la variable respuesta (índice). Para los índices que no presentaron tendencia lineal significancia con la altura, se ajustó un nuevo modelo incorporando el término cuadrático.

Solo nueve índices resultaron significativos en el análisis de regresión lineal usando como regresora la altura sobre el nivel del mar (Cuadro 17). Ninguno de los índices de DF que se calculan sin tener en cuenta una medida de ponderación (área basal o número de individuos) presentaron cambios significativos con la altura.

Los índices multirasgo wFD y FDiv calculados usando el número de individuos como ponderador mostraron cambios significativos con la altura. En el caso de wFD la relación es cuadrática, disminuyendo el valor del índice de DF hasta los 1818 msnm (altura a la que se encuentra el mínimo valor de wFD) para luego crecer. Este valor de altura en el cual se alcanza el mínimo (o el máximo, dependiendo del signo de los coeficientes) para el índice se calcula a partir de la derivada primera de la función estimada, que luego de ser igualada a cero, permite encontrar el valor de la altura en función de los coeficientes del modelo (Cuadro 17). Si $y = a + bx + cx^2$, siendo y el índice y x la altura, entonces la derivada primera igualada a cero es $0 = b + 2cx$; luego despejando la variable independiente se tiene que $x = -b/2c$. Si reemplazamos los coeficientes para wFD se tiene $[-(-0,49)/2(0,1348) = 1,818]$, que al expresarlo en metros, resulta en 1818 msnm. En este caso, dados los coeficientes estimados en la ecuación de regresión, la altura sobre el nivel de mar x corresponde a un mínimo, debido a que el coeficiente c es positivo. El índice FDiv presentó solo tendencia lineal negativa, con una tasa de disminución de 0,06 cada 1000 m de incremento de altura sobre el nivel del mar (Cuadro 17).

Cuadro 17. Modelos de regresión lineal para los índices de DF en función de altitud (ALT) considerando número de individuos y área basal

Ponderador	Índice	Modelo	R ²	p
Número de individuos	wFD	$Y = 0,63 - 0,49 \text{ ALT} + 0,1348 \text{ ALT}^2$	0,21	0,0162
	FDiv	$Y = 0,84 - 0,06 \text{ ALT}$	0,12	0,0324
	FRO_CFMS	$Y = 0,96 - 0,40 \text{ ALT} + 0,0970 \text{ ALT}^2$	0,35	0,0137
	FRO_FFH	$Y = 0,98 - 0,51 \text{ ALT} + 0,1407 \text{ ALT}^2$	0,20	0,0115
	FDvar_AF	$Y = 0,71 + 0,09 \text{ ALT}$	0,26	0,0009
	FDvar_DM	$Y = 0,40 - 0,11 \text{ ALT}$	0,18	0,0078
Área basal	FRO_CFMS	$Y = 0,65 - 0,05 \text{ ALT}$	0,12	0,0338
	FDvar_AF	$Y = 0,71 + 0,08 \text{ ALT}$	0,20	0,0053
	FDvar_DM	$Y = 0,09 + 0,33 \text{ ALT} - 0,1319 \text{ ALT}^2$	0,18	0,0295

Área foliar (AF), densidad de madera (DM), contenido foliar de materia seca (CFMS) y fuerza física foliar (FFH).

El índice monorasgo FRO_FFH (FFH: fuerza foliar de la hoja) solo resultó significativo cuando se usó como ponderador al número de individuos, y ajustó con una función cuadrática positiva, con valor mínimo a los 1812 msnm. Para el caso de los índices FRO_CFMS, FDvar_AF y FDvar_DM, se encontraron relaciones significativas con la altura tanto usando como ponderador el número de individuos como el área basal (Cuadro 17).

El índice FRO_CFMS mostró una tendencia cuadrática con un mínimo en 2062 msnm cuando se ponderó por número de individuos, y la tendencia fue lineal cuando se ponderó por área basal, con una tasa de cambio negativa de 0,05 por cada mil metros de altitud. En el caso de FDvar_AF se observó una tendencia lineal positiva cuando se ponderó por número de individuos y por área basal (Cuadro 17). El índice FDvar_DM presentó una asociación lineal negativa al ponderarlo por el número de individuos y una asociación cuadrática cuando se lo ponderó con área basal. En este último caso el máximo se logró a los 1251 msnm.

Si bien los coeficientes de determinación lineal de estos modelos no fueron altos ($0,12 < R^2 < 0,35$) esto puede explicarse porque sólo se está considerando la altitud como variable regresora. El hecho de que un par de parcelas a la misma altitud puedan tener distinta cantidad de precipitaciones, temperaturas, tipo de suelo, etc. introduce variabilidad que no ha sido considerada. Sin embargo, el hecho de encontrar significancias para varios índices, indica que estos son sensibles al cambio de la composición funcional en el gradiente de altitudes considerado.

7.2 Media ponderada de la comunidad (CWM) en relación a la altitud

Los resultados de la prueba de correlación de Pearson para la media ponderada de la comunidad (CWM) mostraron que los rasgos AFE, CFMS, FFH, DM y el contenido foliar de nitrógeno (N) tuvieron una asociación lineal significativa con la altitud (Cuadro 18). El AFE y el contenido de N foliar presentaron una disminución del valor promedio con el aumento de la altura sobre el nivel del mar cuando se usó el área basal como ponderador. Cuando se usó el número de individuos, AFE también tuvo una correlación negativa. Usando área basal como ponderador, FFH mostró una tendencia positiva con la altitud. Los índices CFMS y DM presentaron una correlación positiva con la altitud para ambos ponderadores.

El análisis de regresión lineal de las CWM del contenido de N foliar solo resultó significativo cuando se ponderó por el área basal para su componente lineal, indicando una pérdida de 2,47 mg/g por cada aumento de 1000 msnm (Cuadro 19). Las CWM de los demás rasgos que respondieron a cambios en la altitud, fueron significativas utilizando ambos ponderadores. En el caso de AFE ponderada por número de individuos, el promedio respondió a una función cuadrática con un máximo de 13,83 mm²/mg a los 1299 msnm, y cuando fue ponderada por área basal, presentó una tasa de disminución promedio de 1,4 mm²/mg por cada 1000 m.

Las CWM para CFMS, tanto con número de individuos como con área basal, mostraron una relación lineal positiva con una tasa de cambio de 23,07 mg/g y 22,18 mg/g por cada 1000 m de altitud. La DM cuando se ponderó por número de individuos presentó una relación cuadrática, mientras que cuando se ponderó con área basal mostró una tendencia lineal positiva (Cuadro 19).

Cuadro 18. Correlación de Pearson para las medias ponderadas de la comunidad (CWM) considerando número de individuos y área basal

Ponderador	CWM	r	p
Número de individuos	CWM_AFE	-0,33	0,0448
	CWM_CFMS	0,35	0,0320
	CWM_DM	0,33	0,0447
Área basal	CWM_AFE	-0,42	0,0095
	CWM_CFMS	0,38	0,0195
	CWM_FFH	0,34	0,0351
	CWM_DM	0,49	0,0017
	CWM_N	-0,37	0,0231

Área foliar específica (AFE), densidad de madera (DM), contenido foliar de materia seca (CFMS), fuerza física foliar (FFH) y contenido foliar de nitrógeno (N).

Cuadro 19. Modelos de regresión lineal para las medias ponderadas de la comunidad (CWM) considerando número de individuos y área basal, en función de altitud (ALT)

Ponderador	Índice	Modelo	R ²	p
Número de individuos	CWM_AFE	$Y = 11,12 + 4,17 \text{ ALT} - 1,6054 \text{ ALT}^2$	0,20	0,0199
	CWM_CFMS	$Y = 363,87 + 23,07 \text{ ALT}$	0,12	0,0320
	CWM_DM	$Y = 0,57 - 0,21 \text{ ALT} + 0,0732 \text{ ALT}^2$	0,31	0,0015
Área basal	CWM_AFE	$Y = 14,89 - 1,40 \text{ ALT}$	0,17	0,0095
	CWM_CFMS	$Y = 377,80 + 22,18 \text{ ALT}$	0,14	0,0195
	CWM_DM	$Y = 0,35 + 0,07 \text{ ALT}$	0,24	0,0017
	CWM_N	$Y = 29,04 - 2,47 \text{ ALT}$	0,14	0,0231

Área foliar específica (AFE), densidad de madera (DM), contenido foliar de materia seca (CFMS) y contenido foliar de nitrógeno (N).

Los modelos lineales permiten estimar no solo las tendencias generales de cambio de las distintas dimensiones de la DF sino también los umbrales donde se produce un cambio de sentido en la relación con la variable regresora, en este caso con la altitud. El análisis comparativo de estas tendencias, así como de los cambios en los umbrales para los diferentes índices o para las CWMs de los rasgos, aporta información relevante para la interpretación de las relaciones objeto de estudio.

8

Estimación de los servicios ecosistémicos con índices funcionales específicos

Eleni Marinidou, Bryan Finegan, Guillermo Jiménez-Ferrer, Fernando Casanoves, Diego Delgado

En los capítulos anteriores se vio que la diversidad funcional (DF), expresada a través de varias medidas o índices, se relaciona directamente con la generación potencial de servicios ambientales o servicios ecosistémicos (SE). En este capítulo veremos cómo usando los principios de la ecología funcional y los rasgos funcionales (RF) de las especies arbóreas se puede hacer una estimación directa de los SE que estas potencialmente ofrecen (Marinidou 2009). Para entender este enfoque debemos visualizar la DF como sinónimo de variedad de los rasgos funcionales en relación al SE de interés y no como los valores de estos rasgos.

La contribución potencial de las especies a los SE puede ser evaluada indirectamente por los RF (Loreau y Hector 2001, Quétier et ál. 2007b) y por algunas caracterizaciones extrínsecas a las especies que llamaremos características ecológicas (CE). Combinando los valores de los RF y de las CE es posible valorar una especie mediante un índice funcional que refleje, en valores relativos, su potencial de ofrecer un SE de interés. Esta valoración brinda criterios de selección de especies con mayor potencial para uno u otro servicio (Cuadro 20).

En el presente ejemplo se usa un índice ecológico, en una escala de valores con un máximo de 100 que relaciona las especies arbóreas con el potencial que tienen para generar un SE, en este caso el almacenamiento de carbono y la conservación de la biodiversidad. El valor funcional ecológico de cada especie para cada SE se estima combinando los valores de las clases de diferentes RF y CE (Cuadro 20). Para esto se usan ecuaciones que se construyen con las distancias al valor promedio de cada clase de valores, multiplicados por una ponderación que depende del SE de interés.

Además, para estimar la contribución de un individuo a los SE en un momento determinado (valor ecológico del individuo), aparte del valor funcional de la especie a la que pertenece, es necesario

conocer sus dimensiones como: altura (H), diámetro a la altura del pecho (dap) y diámetro de la copa (dC). La magnitud de estos valores permite otorgar la importancia relativa del individuo en la comunidad. Un individuo joven ofrece menos recursos que un individuo de la misma especie de mayor tamaño (Cuadro 20).

Cuadro 20. Rasgos funcionales (RF), características ecológicas (CE) y medidas de los árboles relacionados con los servicios ecosistémicos

SE	Tipo de efecto funcional	Medidas del individuo	RF y CE	Fuentes consultadas sobre RF y CE*
Regulación climática	Fijación de Carbono	dap altura	densidad de madera	Cornelissen et ál. 2003, Díaz et ál. 2006a
Conservación de la biodiversidad	Alimento para la fauna silvestre	dap diámetro de copa	fruto semilla follaje (forrajero) recursos florales alimento en época de sequía	Mayfield et ál. 2006, Wright et ál. 2006 Pausas y Lavorel 2003, Mayfield et ál. 2006, Wright et ál. 2006 Pausas y Lavorel 2003, Louault et ál. 2005 Mayfield et ál. 2006 Foster 1990
	Hábitat y conectividad	altura diámetro de copa	densidad de copa perennidad	Lavorel et ál. 1998, Thiollay 1995 Thiollay 1995
	Valor de Existencia	dap altura	nativa / introducida amenazada / no amenazada presión destructiva densidad de madera altura máxima tipo de dispersión sistema reproductivo	DOF 2002 DOF 2002, IUCN 2007 Finegan y Delgado 2000, Cornelissen et ál. 2003, Pausas y Lavorel 2003, Mayfield et ál. 2006 Lavorel et ál. 1998, Cornelissen et ál. 2003

* Los autores citados no necesariamente relacionan los rasgos mencionados con este tipo de efecto funcional. Diámetro a la altura del pecho (dap).

Los pasos a seguir para estimar el valor ecológico de las especies y de la cobertura arbórea para los servicios ambientales de interés, almacenamiento de carbono y conservación de la biodiversidad, son:

- Estimar el valor funcional ecológico de las especies, combinando el valor de clases categóricas de sus RF y sus CE, relativos a los diferentes servicios ecosistémicos potencialmente ofrecidos.
- Estimar las métricas dimensionales de los individuos arbóreos, combinando el valor de clases de dos de sus dimensiones (dap, H, y dC), relativas a cada servicio ambiental de interés.

- Estimar el valor ecológico de los individuos arbóreos, ponderando el valor funcional ecológico de la especie a la que pertenecen por sus métricas dimensionales.
- Estimar el valor ecológico de la cobertura arbórea de un sitio sumando el valor ecológico de los individuos arbóreos.

8.1 Estimación del valor funcional ecológico de las especies arbóreas relacionado con el almacenamiento de carbono

El valor funcional de una especie arbórea para el servicio ecosistémico almacenamiento de carbono (VC) se estima solo con el RF de densidad de la madera, usando cinco clases: muy suave ($< 0,30 \text{ g/cm}^3$), suave ($0,30 - 0,44 \text{ g/cm}^3$), mediana ($0,45 - 0,59 \text{ g/cm}^3$), densa ($0,60 - 0,74 \text{ g/cm}^3$) y muy densa ($\geq 0,75 \text{ g/cm}^3$). A estas clases identificadas con la sigla Dm se les asigna un valor de 1 a 5 respectivamente. El VC de cada especie se estima con base en la distancia del valor promedio entre clases ($Dm + 0,5$) y multiplicando por un factor $i = 100 / 5,5$ para llevarlo a la escala propuesta:

$$VC = (Dm + 0,5) \times i .$$

Así se definieron cinco categorías de valor funcional para carbono: VC = 27, 46, 64, 82 y 100. El menor valor corresponde a las especies de madera más liviana como *Ceiba* sp. y el mayor valor a las de madera más densa, como *Acosmium panamensis*.

En el presente ejemplo, cuando hablamos de carbono almacenado nos referimos solo a la biomasa arbórea que se encuentra arriba del suelo. Sin embargo, la biomasa radicular está directamente relacionada con la biomasa aérea y puede ser deducida. Por ejemplo, para bosques secundarios y plantaciones forestales en Costa Rica la relación promedio es de 0,32, con rangos que varían entre 0,19 – 0,39 (Fonseca et ál. 2008).

8.2 Estimación del valor funcional ecológico de especies arbóreas para la conservación de la biodiversidad

La contribución de los árboles en la conservación de la biodiversidad está ampliamente aceptada, pero ha sido poco estudiada con un enfoque funcional relacionándola directamente con la biodiversidad como SE. Para estimar el valor funcional de las especies arbóreas para la conservación de la biodiversidad, se considera que esta es una combinación de tres subservicios: dos de provisión a otras especies, ya sea como alimentación o como hábitat y/o conectividad para la fauna silvestre, y uno que indica el grado de conservación de las especies arbóreas mismas, llamado “valor de existencia” o valor intrínseco de las especies, no por ofrecer algo a otra especie, sino por su existencia misma en el sitio con relación a otras especies arbóreas (Cuadro 21).

Cuadro 21. Relación potencial de los rasgos funcionales (RF) y las características ecológicas (CE) con el valor de las especies arbóreas para la conservación de la biodiversidad

Servicio	RF y CE	Criterio
Alimentación	Oferta de alimento	Todos los alimentos son importantes para diferentes especies de vertebrados. No se da importancia a la cantidad o tamaño del alimento pero sí a la variedad de la oferta
	Alimento en época crítica	Se da especial énfasis a la producción de alimento en épocas de escasez de recursos
Hábitat y conectividad	Densidad de copa	La fauna silvestre prefiere árboles con copas densas para su percha, escondite y anidación
	Perennidad de follaje	La densidad de copa es más importante durante los meses en que las especies arbóreas guardan su follaje
Valor de Existencia	Nativa / Introducida	Solamente las especies nativas se valoran por su existencia en el sitio
	Amenazada o no	Especies en cualquier estado de amenaza tienen máximo valor de existencia
	Presión destructiva	Valor indirecto: la existencia de especies con alto uso destructivo en parcelas productivas significaría una disminución de la presión que sufren en el bosque original
	Densidad de madera	Especies con densidad de madera alta requieren más recursos de materia y tiempo para alcanzar el mismo volumen que especies de densidad de madera baja
	Altura máxima potencial alcanzable	Especies que no alcanzan los niveles de dosel superior en el bosque original tienen menor valor de existencia
	Tipo de dispersión	Especies autócoras no tienen problemas de dispersión, las especies que requieren agentes de dispersión escasos presentan potencialmente mayor dificultad
	Sistema reproductivo	Especies dioicas, necesitan obligatoriamente de la existencia de otro individuo de la misma especie dentro del radio de alcance de sus agentes de polinización, lo que potencialmente disminuye la tasa reproductiva en sitios de densidad poblacional baja

8.2.1 Provisión de alimento para la fauna silvestre

El valor de una especie arbórea por su provisión de alimento a la fauna silvestre (VAL) se estima por medio de cuatro rasgos funcionales: la provisión de fruto (Fr), de semilla (Sm), de forraje/follaje (Hj) y de recursos florales (Fl). También se considera la época del año en que están disponibles los alimentos. Si el árbol provee alimento, le corresponde un valor de importancia de uno para cada una de los rasgos funcionales provistos, pero si además estos alimentos son provistos en la época seca (SqFr, SqSm, SqHj, SqFl), se le adiciona un valor de importancia adicional. Todos los rasgos son valorados en escala binaria (0: no ofrece alimento para vertebrados y 1: sí lo ofrece). El rasgo de sequía (Sq) para cada tipo de alimento ofrecido se pondera por la mitad del valor asignado para cada recurso. Dentro de la escala de valores de 1 a 100, las especies que ofrecen un tipo de alimento se consideran aproximadamente 8 veces más valiosas que las que no ofrecen ningún alimento registrado. Para el cálculo del VAL por cada especie, se pondera la diversidad de diferentes tipos de alimento con un factor $i = 4$ y el resultado se eleva a la potencia $j = 1,455$. Para evitar valores nulos, tomando en cuenta que las especies arbóreas con puntaje cero para todo tipo de alimentos según los criterios planteados, indirectamente ofrecen un servicio alimenticio a los vertebrados (por ejemplo, el follaje y las semillas de los árboles aunque no sean directamente alimento para los vertebrados sí los son para los insectos, que a su vez alimentan a los vertebrados), se añade un punto en la ecuación (+1).

$$VAL = \left(\left(Fr + Sm + Hj + Fl + \frac{SqFr + SqSm + SqHj + SqFl}{2} \right) \times i \right)^j + 1.$$

De esta forma, se tienen doce clases de VAL de especies para el servicio de alimentación. Las que ofrecen los cuatro tipos de recurso en la época de sequía, como *Inga jinicuil*, tienen el valor máximo (VAL = 100), las especies que ofrecen menor cantidad de los diferentes tipos de recursos alimenticios como *Ficus* sp., en este estudio, o aquellas que no los ofrecen en la época de sequía, como *Bursera simarouba*, tienen menor valor. Las especies que no ofrecen ningún recurso alimenticio como *Blepharidium guatemalense*, tienen el valor mínimo (VAL = 1).

8.2.2 Provisión de hábitat y/o conectividad para la fauna silvestre

El valor de una especie arbórea por su capacidad potencial para proporcionar hábitat y conectividad a la avifauna silvestre (VHB) se estima combinando los valores de dos rasgos funcionales: densidad de copa (Dc) y perennidad de follaje (Pn) (Cuadro 21). Para la densidad de copa se usa una escala ordinal (1 – 3), dando mayor valor (3) a las especies de copa densa. Para la perennidad de follaje se consideran tres clases: caducifolias, las que pierden sus hojas durante 4 ó más meses (1); subperennifolias, las que pierden sus hojas por cortos períodos, de hasta 3 meses (2); y perennifolias (3). Para obtener el VHB se ponderan los valores de las clases de rasgos de tal forma que cada clase subsecuente de densidad de follaje tenga tres veces el valor de la clase anterior, y las especies subperennifolias y perennifolias 2 y 3 veces el valor de las caducifolias respecti-

vamente. Los valores se ponderan por un factor $i = 100/27$, para expresarlos en el intervalo de escala propuesta

$$VHB = 3^{Dc-1} \times Pn \times i.$$

Con esta escala de cuantificación se formaron siete clases del valor funcional de especies para el servicio potencial de provisión de hábitat, con valores absolutos de 4 a 100. Así, especies perennifolias con follaje denso como *Mangifera indica*, tienen el máximo valor (VHB = 100) y especies caducifolias con follaje ralo como *Cordia alliodora*, tienen el valor mínimo (VHB = 4).

8.2.3 Valor de existencia de las especies arbóreas en el sitio

El “valor de existencia” (VEX) es el valor que tienen las especies arbóreas por su simple existencia y no por los servicios que ofrecen a otras especies ni a la sociedad, sean de producción, uso o de belleza escénica. Autores como Groom et ál. (2006) indican que este valor refleja qué sentiríamos si algún día estas especies se extinguieran. Para evitar este nivel de subjetividad y apoyándose en un punto de vista más ecológico, en este trabajo se considera que solo las especies nativas del bosque original tienen valor de existencia para la conservación de la biodiversidad, y que las especies amenazadas, las de mayor potencial de alcanzar el dosel superior, las más vulnerables por ser preferidas para su uso (presión destructiva), las de menor probabilidad de dispersión y reproducción y las de crecimiento lento tienen mayor valor.

El VEX se estima por la combinación de los valores de tres CE: especie introducida (Int), nivel de amenaza (Am) y presión que recibe por el hombre (Pr); y cuatro RF: densidad de madera (Dm), altura máxima alcanzable (Hmax), tipo de dispersión (Ds) y sistema reproductivo (Rp). Las primeras dos son filtros, asignando valor cero (0) a las especies introducidas y el valor máximo (100) a las reportadas en cualquier nivel de amenaza; el mismo valor que se asignaría a cualquier especie que presentara nivel de clase máximo para todos sus rasgos y características ecológicas. La Pr se estima por la suma de las preferencias sobre su madera u otros productos y sobre su leña, obteniendo cuatro categorías: sin uso (0), leña (1), madera u otro uso “destructivo” (2), y madera y leña (3).

Para Dm se usan las mismas categorías y distancias que para el servicio ecológico de almacenamiento de C. Por su Hmax las especies se categorizan en tres clases: hasta 1/3 de la altura máxima alcanzada por los árboles del bosque original o hasta los 15 m (1), hasta 2/3 o hasta 30 m (2) y arriba de los 30 m (3). La distancia entre ellas se estima por sus medias (Hmax - 0,5). La Ds se categoriza también en tres clases: especies autócoras o anemócoras, sin puntaje (0); especies dispersadas por aves y mamíferos (1); y especies dispersadas solamente por aves y mamíferos grandes (2), por considerarlos más escasos. Para el cálculo de las distancias se aplica (Ds + 1) excepto para la primera clase que se considera nula. De esta manera, la última categoría tiene medio puntaje más que la anterior. Para Rp se usa una clasificación binaria (0: no dioicas, y 1: dioicas). Finalmente, el valor de cada rasgo se pondera por un factor que considera su peso en el cálculo del valor de existencia.

El valor total obtenido se divide por un factor $i = 2,27$ igual a la suma de los valores mínimos, y la combinación de los rasgos se pondera con un factor $j = 2,84$, obteniendo así una escala de valores absolutos de 0 a 100 para VEX

$$VEX = \left(\frac{a \left(\frac{Dm + 0,5}{5,5} \right) + b \left(\frac{Hmax - 0,5}{2,5} \right) + c \left(\frac{Pr}{3} \right) + d \left(\frac{Ds + 1^*}{3} \right) + eRp}{i} \right)^j$$

Nota: a, b, c, d y e son los ponderadores de cada rasgo (Marinidou 2009). * Si $Ds = 0$, entonces no se suma 1

Con este modelo, en este estudio se obtuvieron setenta y seis clases de valor absoluto, incluyendo las especies amenazadas como *Astronium graveolens* de valor máximo (VEX = 100) e introducidas como *Mangifera indica* de valor mínimo (VEX = 0). Usando este índice, especies que por su uso reciben alta presión destructiva en el bosque natural, que son de crecimiento lento por tener madera densa, que alcanzan alturas de dosel medio-alto, y que necesitan mamíferos medianos a grandes para su dispersión, como *Hymenaea courbaril* (VEX = 71), tienen mayor valor de existencia que especies con baja presión de uso, baja densidad de madera, que no superan el nivel de dosel bajo y que son autócoras, como *Cochlospermum* sp. (VEX = 2).

8.2.4 Conservación de la biodiversidad como servicio combinado

El valor potencial de una especie arbórea para proveer servicios para la biodiversidad (VBD) se estima sumando el valor que tiene frente a los tres subservicios mencionados, creando un índice de servicio a la biodiversidad de 1 a 100.

Este es un indicador del valor funcional de una especie con relación a la biodiversidad. Aunque para estimar el valor ecológico de toda la comunidad, se utiliza el valor funcional con las dimensiones de los árboles, con cada componente de este valor por separado (VAL, VHB y VEZ), y después se expresa como promedio

$$VBD = \frac{VAL + VHB + VEX}{3}$$

8.3 Estimación del valor ecológico de los árboles

8.3.1 Dimensiones de los individuos que afectan el potencial del valor ecológico de las especies

La capacidad de los árboles para generar SE depende de los diferentes rasgos funcionales de las especies presentes pero también de las dimensiones de los individuos: altura (H), diámetro a la altura del pecho (dap) y diámetro de copa (dC). Las relaciones entre estas medidas pueden cambiar en diferentes sistemas productivos, tanto por los daños que producen animales y humanos sobre los árboles como por los cambios en la arquitectura del árbol asociados a condiciones del suelo. Así, para reflejar el tamaño del árbol en relación con cada SE es necesario tomar en cuenta más de una dimensión aunque estas últimas estén correlacionadas.

Además, las dimensiones influyen de manera diferente sobre el valor ecológico de un individuo por cada servicio ambiental. El volumen del árbol, estimado por el dap y la H, es proporcional a la cantidad de carbono almacenado. Para la alimentación, el dap refleja la etapa de desarrollo del árbol y el dC la condición y tamaño de la copa donde los recursos alimenticios se producen. Los tipos de medidas del árbol más relacionados con el servicio de hábitat y conectividad son el dC, por reflejar el volumen de la copa donde la fauna silvestre puede tener refugio (Thiollay 1995), y la H porque influye en la atracción de animales depredadores o frugívoros, como la cotinga piquiamarillo (*Carpodectes antoniae*) (Stiles y Skutch 1989) y otras aves (Thiollay 1995), que prefieren las alturas para su movimiento. El dap y la H se consideran como las dimensiones más influyentes en el valor de existencia, considerando las dificultades superadas y los recursos requeridos por las especies para llegar al volumen o a la etapa de desarrollo alcanzada.

De esta forma, el valor ecológico de un individuo se estima ponderando el valor funcional de la especie por sus métricas dimensionales (Dim). Las Dim se crean combinando los valores categorizados de los dos tipos de dimensión relacionados, de la misma forma que los valores ecológicos funcionales de las especies. Por la importancia del dap en el modelo del carbono y para reflejar mejor la variable continua en categorías, se forman clases cada 10 cm, *i.e.* CatdapC = 1, de 5 a 15 cm; CatdapC = 2, de 15 a 25, y así sucesivamente (Cuadro 22).

Cuadro 22. Categorías de dimensión de los árboles en función del diámetro a la altura del pecho (*dap*), la altura (*H*) y el diámetro de copa (*dC*)

Cat	dap	H	dC
1	10	≤ 15	≤ 1,5
2	10,1 – 30	15,1 – 30	1,6 – 5
3	30,1– 50	> 30	5,1 – 10
4	50,1 – 70	-	> 10
5	> 70	-	-

8.3.2 Estimación del valor ecológico de los árboles en relación con el almacenamiento de carbono

El carbono se estima como una fracción de la biomasa de materia seca arriba del suelo (tonelada de materia seca). Para calcular el valor de los individuos arbóreos con relación al carbono fijado (C en toneladas) se usa el modelo lineal de estimación de biomasa aérea (kilogramos de materia seca) que usa datos de *dap* (en centímetros), altura total (*H* en metros) y densidad de madera (*d* en gramos por centímetro cúbico), con coeficiente multiplicador constante $F = 0,06$ para árboles de hoja ancha, que asume conicidad del fuste estable para diferentes tamaños del árbol, con $\beta = 1$ (Chave et ál. 2005) y fracción C / biomasa fija = 0,5 (IPCC 2003, FAO 2005)

$$C_{base} = 0,06 \times \left(\frac{\pi}{4} \times dap^2 \times H \times d\right)^\beta \times \frac{0,5}{1000} = 0,0471 \times dap^2 \times H \times d \times \frac{0,5}{1000}.$$

Con este modelo base se construye el modelo funcional propuesto que estima la cantidad de carbono almacenado por los árboles tomando en cuenta el valor funcional para el C (VC) y la métrica dimensional (DimC). La DimC compuesta por *CatdapC* y *CatH*, y el VC se ponderan de forma que se reflejen el valor y la distancia real de las medias entre categorías (Cuadro 23).

Cuadro 23. Equivalencias entre los modelos base C_{base} y funcional C para la estimación de almacenamiento de carbono

Modelo	Factor	DimC	Densidad de madera
C_{base}	0,0471	$dap^2 \times H$	<i>d</i>
Funcional C	0,0471	$10 \times CatdapC^2 \times 15 \times CatH - 0,5$	$0,825100 \times VC$
	0,5832	$CatdapC^2 \times CatH - 0,5$	VC

Diámetro a la altura del pecho (*dap*), altura (*H*), densidad de madera (*d*), categorías (*Cat*) para carbono (Cuadro 22), y valor funcional de la especie para el almacenamiento de carbono (VC).

8.3.3 Estimación del valor de los árboles para la conservación de la biodiversidad

El valor funcional ecológico de los individuos se estima ponderando el valor funcional de la especie correspondiente por su métrica dimensional (Dim). Las Dim se modelan combinando los valores categóricos de dos de las dimensiones (Cuadro 22), escogidas por su relación con el servicio de interés (Cuadro 20), respetando la distancia real entre las medias de cada categoría.

La Dim para la provisión de alimentos (DimAL) se construye con base en dos medidas (dap y dC) con igual peso. Debido a que los árboles alcanzan una etapa máxima de desarrollo para la producción de recursos alimenticios y pueden seguir creciendo sin aumentar su oferta alimenticia y a veces hasta disminuirla, se usa una DimAL_{capmax}, otorgando desde la penúltima clase de DimAL, los valores máximos.

La Dim de hábitat (DimHB) tiene una relación cúbica con respecto a las medidas del árbol (cuadrática por el dC a la que se multiplica por H). Suponiendo un crecimiento continuo, cuánto más grande sea el árbol mayor será su valor DimHB.

La Dim para el valor de existencia (DimEX) se basa en la raíz cuadrada del volumen del árbol. De la misma forma que para la DimAL, se considera que después de una etapa de crecimiento el valor del árbol permanece constante o incluso puede disminuir ya que se acerca a su muerte. Se usa una DimEX_{capmax} para disminuir los valores de las categorías de DimEX que son máximas o se aproximan al máximo (Cuadro 24).

Cuadro 24. Métricas dimensionales (Dim) para la estimación del aporte de los árboles a la conservación de la biodiversidad

Dimensión	Dimdap*	DimH	DimdC	Dim
AL	Catdap - 1	-	CatdC	Dimdap × DimdC
AL _{capmax}				1,45 × DimAL ^(1 - $\frac{DimAL}{50}$)
HB	-	CatH - 0,5	CatdC ²	DimH × DimdC
EX	(Catdap - 1) ²	CatH - 0,5	-	(Dimdap × DimH) ^{0,5}
EX _{capmax}				$\frac{2}{100} \times DimEX^{(1 - \frac{DimEX}{60})}$

* Para la primera categoría de Catdap se usa un filtro llevándola a 0,5 veces del valor de la siguiente.

Las abreviaturas Catdap, CatH y CatdC, se refieren al valor de cada categoría de dimensión (Cuadro 22).

La abreviatura capmax hace referencia a las escalas creadas para alimento (AL) y existencia (EX), donde la capacidad máxima de servicio se alcanza antes de llegar a la dimensión DimAL y DimEX máxima. Habitat = HB.

Primero el valor de los árboles encontrados en el sitio se estima para cada subservicio por separado

$$AL = DimAL_{capmax} \times VAL_i$$

$$HB = \frac{DimHB \times VHB}{4},$$

$$EX = DimEX_{capmax} \times VEX_i$$

Luego, su valor para el servicio a la conservación de la biodiversidad en su totalidad se estima con el promedio de los valores de los tres subservicios

$$BD = \frac{AL+HB+EX}{3}$$

8.4 Estimación del valor ecológico de la cobertura arbórea

El valor ecológico de una comunidad arbórea para cualquier SE se puede estimar a partir del valor ecológico de los individuos que la integran. Esta forma de estimación del valor de la cobertura arbórea es equivalente al escalamiento desde los rasgos funcionales a nivel de individuos hasta el rasgo agregado a nivel de comunidad o población, definido por Violle et ál. (2007) con el nombre “parámetro funcional de la comunidad” (*PFC*):

$$PFC = \sum_{i=1}^{n_i} A_i \times ET_i$$

donde n_i es el número de las especies muestreadas en la comunidad, A_i es la abundancia relativa de la especie i en la comunidad, y ET_i es el rasgo de efecto de la especie i en la comunidad.

Más allá del *PFC*, el valor ecológico de una comunidad arbórea se estima tomando en cuenta, además del valor funcional, las métricas dimensionales de los individuos. Por otro lado, el cálculo del valor ecológico de la cobertura arbórea requiere el uso de funciones integradoras, que pueden ser simplemente aditivas cuando los efectos considerados son aditivos como en el caso del almacenamiento de carbono, o más complejas como en el caso de la conservación de la biodiversidad. En este trabajo se estima el valor ecológico de la cobertura arbórea para el SE de almacenamiento de C como

$$C = \sum_{i=1}^{n_i} C_i$$

y se calcula el valor ecológico de la cobertura arbórea para la biodiversidad también por sumatoria simple de los valores ecológicos de los individuos arbóreos

$$AL = \sum_{i=1}^{n_i} AL_i \quad HB = \sum_{i=1}^{n_i} HB_i \quad EX = \sum_{i=1}^{n_i} EX_i$$

$$BD = 1/3 \sum_{i=1}^{n_i} (AL_i + HB_i + EX_i) \quad \text{ó} \quad BD = \frac{AL+HB+EX}{3}$$

Algunas formas para mejorar los modelos de estimación del valor de la cobertura arbórea para la biodiversidad podrían incluir una función (\mathcal{F}) diferente a la sumatoria simple del valor de los individuos, o un ponderador del valor ecológico resultante (BD) con un índice de diversidad funcional (IDF) o ambas cosas

$$BD = \mathcal{F}_{i=1}^{n_i} BD_i, \quad BD = \sum_{i=1}^{n_i} BD_i \times IDF \quad \text{ó} \quad BD = \mathcal{F}_{i=1}^{n_i} BD_i \times IDF$$

Estos ponderadores, adecuadamente seleccionados podrían ayudar a evitar incentivos perversos, como sembrar de forma masiva los individuos de una especie que muestren mayor valor para la BD, como por ejemplo plantaciones monoespecíficas, que en cobertura arbórea tendrían bajo valor para la conservación de la biodiversidad.

9

Bibliografía

- Aerts, R. 1995. The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 402-407.
- Aerts, R; Chapin III, FS. 1999. The mineral nutrition of wild plant revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30: 1-67.
- Anderson, MJ; Legendre, P. 1999. An empirical comparison of permutation methods for tests of partial regression coefficients in a linear model. *Journal of Statistical Computation and Simulation* 62: 271-303.
- Arellano, JA; Flores, JS; Tun, J; Cruz, MM. 2003. Nomenclatura, formas de vida, uso, manejo y distribución de las especies vegetales de la Península de Yucatán. Mérida, Yucatán, MX. Universidad Autónoma de Yucatán. 815 p. (Serie, Etnoflora Yucatanense) no. 20.
- Bárceñas, G. 1998. Banco de información sobre características tecnológicas de maderas mexicanas. Xalapa, Veracruz. Inecol-Conabio. Informe técnico final, Proyecto HU15.
- Bardgett, RD; Wardle, DA. 2003. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* 84: 2258-2268.
- Bermeo, D. 2010. Determinación y caracterización de tipos funcionales de plantas (TFPs) en bosques secundarios dentro de un gradiente altitudinal y su relación con variables bioclimáticas. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 126 p.
- Botta-Dukát, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16: 533-540.
- Brauman, KA; Daily, GC; Duarte, TK; Mooney, HA. 2007. The nature and value of ecosystem services: An overview highlighting hydrologic services. *Annual Review of Environment and Resources* 32: 67-98.
- Bray, JR; Curtis, JT. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27: 325-349.
- Bulla, L. 1994. An index of evenness and its associated diversity measure. *Oikos* 70: 167-171.
- Cain, AJ; Harrison, GA. 1958. An analysis of the taxonomists' judgment of affinity. *Proceedings of the Zoological Society of London* 131: 85-98.

- Carpenter, SR; Mooney, HA; Agard, J; Capistrano, D; DeFries, R; Díaz, S; Dietz, T; Duriappah, A; Oteng-Yeboah, A; Pereira, HM; Perrings, C; Reid, WV; Sarukhan, J; Scholes, RJ; Whyte, A. 2009. Science for managing ecosystem services: Beyond the Millennium Ecosystem Evaluation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 1305-1312.
- Casanoves, F; Di Rienzo, JA; Pla, L. 2008. User Manual f-Diversity: Statistical software for the analysis of functional diversity. First Edition, Argentina. 52 p. Disponible en www.fdiversity.nucleodiversus.org
- Casanoves F; Pla L; Di Rienzo JA; Díaz S. 2011. FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology & Evolution* 2: 233-237.
- Chabot, BF; Hicks, DJ. 1982. The ecology of leaf life span. *Annual Review and Ecological Systematic* 13: 229-259.
- Chan-Dzul, AM. 2010. Diversidad florística y funcional a través de una cronosecuencia de la selva mediana subperennifolia en la zona de influencia de la Reserva de la Biósfera Calakmul, Campeche, México. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 146 p.
- Chapin III, FS; Zavaleta, ES; Eviner, VT; Naylor, R; Vitousek, PR; Reynolds, HL; Hooper, DU; Lavorel, S; Sala, OE; Hobbie, SE; Mack, MC; Díaz, S. 2000. Functional and societal consequences of changing biotic diversity. *Nature* 405: 234-242.
- Chapin, S; Randerson, JT; McGuire, AD; Foley, JA; Field, CB. 2008. Changing feedbacks in the climate-biosphere system. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 313-320.
- Chave, J. 2005. Woody density measurement protocol. Measuring wood density for tropical forest trees. A field manual for the CFTS sites. Laboratory Evolution et Diversité Biologique Université Paul Sabatier. Toulouse, France. 7 p.
- Chave, J; Muller-Landau, HC; Baker, TR; Easdale, TA; Ter Steege, H; Webb, CO. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16(6): 2356-2367.
- Chave, JC; Andalo, C; Brown, S; Cairns, MA; Chambers, JQ; Eamus, D; Fölster, H; Fromard, F; Higuchi, N; Kira, T; Lescure, J-P; Nelson BW; Ogawa, H; Puig, H; Riéra, B; Yamakura, T. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145:87-99.
- Cianciaruso, MV; Batalha, MA; Gaston, KJ, Petchey, OL. 2009. Including intraspecific variability in functional diversity. *Ecology* 90: 81-89.
- Condit, R; Hubbel, SP; Foster, RB. 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science* 7: 405-416.
- Cornelissen, JHC; Lavorel, S; Garnier, E; Díaz, S; Buchmann, N; Gurvich, DE; Reich, PB; Ter Steege, H; Morgan, HD; Heijden, MGA van der; Pausas, JG; Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380.
- Cornwell, WK; Schilck, DW; Ackerly, DD. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87(6): 1465-1471.
- Costanza, R; d'Arge, R; de Groot, R; Farber, S; Grasso, M; Hannon, B; Limburg, K; Naeem, S; O'Neill, RV; Paruelo, J; Raskin, RG; Sutton, P; van den Belt, M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.
- Cuadras, CM. 1996. Métodos de análisis multivariante. EUB. Ed. SL. Barcelona. 642 p.

- De Bello, F; Lavorel, S; Díaz, S; Harrington, R; Cornelissen, JHC; Bardgett, RD; Berg, MP; Cipriotti, P; Feld, CK; Hering, D; Marins da Silva, P; Potts, SG; Sandin, L; Sousa, JP; Storkey, J; Wardle, DA; Harrison, PA. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19: 2873-2893.
- De Deyn, GB; Cornelissen, JHC; Bardgett, RD. 2008. Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters* 11: 516-531.
- Di Rienzo, J; Casanoves, F; Pla, L. 2008. F-Diversity, versión 2008. Córdoba Argentina. (en línea). Consultado el 10 de Agosto de 2009. Disponible en: www.fdiversity.nucleodiversus.org
- Di Rienzo, JA; Casanoves, F; Balzarini, MG; Conzalez, L; Tablada, M; Robledo, CW. 2009. InfoStat versión 2009. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba.
- Díaz, S; Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8: 463-474.
- Díaz, S; Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16(11): 646-655.
- Díaz, S; Fargione, J; Chapin, S; Tilman, D. 2006a. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* 4 (8): e277. DOI: 10.1371/journal.pbio.0040277. (en línea). Consultado el 28 de mayo de 2010. Disponible en: <http://biology.plosjournals.org/>.
- Díaz, S; Gurvich, DE; Pérez H, N; Cabido, M. 2002. ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Botánica de Argentina*. 37(1-2): 135-140.
- Díaz, S; Hector, A; Wardle, DA. 1999. Biodiversity in forest carbon sequestration initiatives: not just a side benefit. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 1: 55-60.
- Díaz, S; Hector, A; Wardle, DA. 2009. Biodiversity in forest carbon sequestration initiatives: not just a side benefit. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 1: 55-60.
- Díaz, S; Hodgson, JG; Thompson, K; Cabido, M; Cornelissen, JHC; Jalili, A; Montserrat-Martí, G; Grime, JP; Zarrinkamar, F; Asri, Y; Band, SR; Basconcelo, S; Castro-Díez, P; Funes, G; Hamzehee, B; Khoshnevi, M; Pérez-Harguindeguy, N; Pérez-Rontomé, MC; Shirvany, FA; 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, MR. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15: 295-304.
- Díaz, S; Lavorel, S; Chapin III, FS; Tecco, PA; Gurvich, DE; Grigulis, K. 2006b. Functional diversity – at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters. In *Terrestrial ecosystems in a changing World*. Canadell, J; Pitelka, LF; Pataki, D. Eds. p. 103-113.
- Díaz, S; Lavorel, S; de Bello, F; Quétier, F; Grigulis, K; Robson, M. 2007a. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 20684-20689.
- Díaz, S; Lavorel, S; McIntyre, S; Falczuk, V; Casanoves, F; Milchunas, DG; Skarpe, C; Rush, G; Sternberg, M; Noy-Meir, I; Landsberg, J; Zhang, W; Clark, H; Campbell, BD. 2007b. Plant trait responses to grazing a global synthesis. *Global Change Biology* 13: 313-341.

- Díaz, S; Lavorel, S; Stuart Chapin, F; Tecco, PA; Gurrich, DE; Grigulist, K. 2007c. Functional Diversity - at the Crossroads between Ecosystem Functioning and Environmental Filters. In: Canadell, JG; Pataki, DE; Pitelka, LF. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer-Verlag, Nueva York. P. 81-91.
- Díaz, S; Quétier, F; Cáceres, DM; Trainor, SF; Pérez-Harguindeguy, N; Bret-Harted, MS; Finegan, B; Peña-Claros, M; Poorter, L. 2011. Linking functional diversity and social actor strategies in a framework for interdisciplinary analysis of nature's benefits to society. 108: 895-902.
- Dice, LR. 1945. Measures of the amount of ecologic association between species. *Ecology* 26: 297-302.
- Digby, PGN; Kempton, RA. 1991. *Multivariate analysis of ecological communities*. Chapman and Hall. London. England. 206 p.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2002. Norma Oficial Mexicana. NOM-059-SEMARNAT-2001. Protección ambiental; especies nativas de México de flora y fauna silvestres; categorías de riesgos y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio; lista de especies en riesgo. MX, 84 p.
- Duffy, JE. 2002. Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos* 99: 201-219.
- Eamus, D. 1999. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Trends in Ecology and Evolution* 14(1): 11-16.
- Eviner, VT; Chapin, FS. 2003. Functional matrix: A conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystem processes. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 455-485.
- Excoffier, B. 1979. Traitement simultané de variables qualitatives et quantitatives en analyse factorielle. *Les cahiers de l'analyse des données* 4: 137-146.
- Falster, DS; Westoby, M. 2003. Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology and Evolution*. 18(7): 337-343.
- Farias, AA; Jaksic, FM. 2009. Hierarchical determinants of the functional richness, evenness and divergence of a vertebrate predator assemblage. *Oikos* 118: 591-603.
- Fernández, MF. 2007. Diversidad funcional de bosques muy húmedos tropicales en el noreste de Costa Rica a partir de rasgos foliares y densidad de la madera. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE 97 p.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first hundred years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 119-124.
- Finegan, B; Delgado, D. 2000. Structural and floristic heterogeneity in a 30-year-old Costa Rican rain forest restored on pasture through natural secondary succession. *Restoration Ecology* 8(4): 380-393.
- Fisher, B; Turner, K; Zylstra, M; Brouwer, R; De Groot, R; Farber, S; Ferraro, P; Green, R; Hadley, D; Harlow, J; Jefferiss, P; Kirkby, C; Morling, P; Mowatt, S; Naidoo, R; Paavola, J; Strassburg, B; Yu, D; Balmford, A. 2008. Ecosystem services and economic theory: integration for policy-relevant research. *Ecological applications*, 18(8): 2050-2067.
- Flynn, DFB; Gogol-Prokurat, M; Nogeire, T; Molinari, N; Richers, BT; Lin, BB; Simpson, N; Mayfield, MM; DeClerck, F. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* 12: 22-33.
- Fonseca, GW; Alice, FE; Monetro, J; Toruño, H; Lemblanc, H. 2008. Acumulación de biomasa y carbono en bosques secundarios y plantaciones forestales de *Vochysia guatemalensis* e *Hyeronima alchornoides* en el Caribe de Costa Rica. *Agroforestería de las Américas* 46: 57-64.

- Fornara, DA; Tilman, D. 2009. Ecological mechanisms associated with the positive diversity–productivity relationship in an N-limited grassland. *Ecology* 90: 408-418.
- Foster, RB. 1990. Hambruna en la isla de Barro Colorado. In Leigh, EGjr; Rand, AS; Windsor, DM. Eds. *Ecología de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Smithsonian Institution. p 271-283
- García, G; March, I; Castillo, MA. 2001. Transformación de la vegetación por cambio de uso del suelo en la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche. *Investigaciones Geográficas* 46: 45-57.
- García, G; Palacio, JL; Ortiz, MA. 2002. Reconocimiento geomorfológico e hidrológico de la Reserva de la Biosfera Calakmul, México. *Investigaciones Geográficas* 48: 7-23.
- Garnier, E; Cortez, J; Bille's, G; Navas, ML; Roumet, C; Debussche, M; Laurent, G; Blanchard, A; Aubry, D; Bellmann, A; Neill, C; Toussaint, JP. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85(9): 2630-2637.
- Garnier, E; Shipley, B; Roumet, C; Laurent, G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15: 688-695.
- Gillespie, TW. 1999. Life history characteristics and rarity of woody plants in tropical dry forest fragment of Central America. *Journal of Tropical Ecology* 15: 637-649.
- Gower, JC. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, 27: 857-874.
- Gower, JC. 1985. Measures of similarity, dissimilarity and distance. En: *Encyclopedia of Statistics*. Vol. 5. Johnson, N.L.; Kotz, S.; Read, C.B. Eds. New York. p 397-405.
- Gower, JC; Legendre, P. 1986. Metric and euclidean properties of dissimilarity coefficients. *Journal of Classification* 3: 5-48.
- Grime, JP. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902-910.
- Grime, P. 2001. *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties*. John Wiley & Sons Inc. NY, 417 p.
- Grime, JP; Fridley, JD; Askew, AP; Thompson, K; Hodgson, JG; Bennett, CR. 2008. Long-term resistance to simulated climate change in an infertile grassland. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 10028-10032.
- Groom, MJ; Meffe, GK; Carroll, CR. 2006. *Principles of conservation biology*. 3 edición. Edit. Sinauer Associates, Inc. USA. p. 793.
- Hamman, U. 1961. Merkmalsbestand und verwandtschaftsbeziehungen der farinosae. ein beitrag zum system der monokotyledonen. *Willdenowia* 2: 639-768.
- Hillebrand, H; Matthiessen, B. 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional diversity research. *Ecology letters* 12: 1405-1419.
- Hooper, DUF; Chapin, S; Ewel, JJ; Hector, A; Inchausti, P; Lavorel, S; Lawton, JH; Lodge, DM; Loreau, M; Naeem, S; Schmid, B; Setälä, H; Symstad, AJ; Vandermeer, J; Wardle, DA. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3-35.
- Hooper, DU; Vitousek, PM. 1998. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs* 68: 121-149.

- Howe, HF; Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 13: 201-208.
- Hubálek, Z. 1982. Coefficients of association and similarity, based on binary (presence-absence data): an evaluation. *Biological Reviews* 57: 669-689.
- Ibarra-Manríquez, G; Sánchez-Garfias, B; González-García, L. 1991. Fenología de lianas y árboles anemocoros en una selva cálida húmeda de México. *Biotrópica* 23(3): 242-254.
- INE (Instituto Nacional de Ecología). 2000. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera de Calakmul. Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT. México. 268 p.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2003. Good Practice Guidance for Land Use, Land-Use Change and Forestry. Chapter 3. Appendix 3a.4. Settlements: Basis for Future Methodological Development (en línea) Consultado febrero 2009. Disponible en <http://www.ipcc-nggip.iges.or.jp/public/>.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources). 2007. Red list of threatened species. (online) The World conservation unit. Species survival commission. Consulted Dec. 2007. Available in <http://www.iucnredlist.org/>.
- Jaccard, P. 1908. Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bulletin Society Vaudoise Science Natural* 44: 223-270.
- Köhler, P; Ditzer, T; Huth, A. 2000. Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to Sabah's lowland rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 16: 591-602.
- Kulczynski, TW. 1970. Generalized distance and discrete variables. *Biometrics* 26: 525-534.
- Laliberté, E; Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91(1): 299-305.
- Laliberté, E; Wells, JA; DeClerck, F; Metcalfe, DJ; Catterall, CP; Queiroz, C; Aubin, I; Bonser, SP; Ding, Y; Fraterrigo, JM; McNamara, S; Morgan, JW; Merlos, DS; Vesk, PA; Mayfield, MM. 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters* 13: 76-86
- Lance, GN; Williams, WT. 1966. Computer programs for hierarchical polythetic classification. *Computer Journal* 9: 64.
- Lavorel, S; Díaz, S; Cornelissen JH; Garnier, E; Harrison, SP; McIntyre, S; Pausas, J; Pérez, N; Roumet, C; Urcelay, C. 2007. Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail?. In Canadell JG, Pataki D, Pitelka, L. Eds. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. p 149-159.
- 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.
- Lavorel, S; Grigulis, K; Lamarque, P; Colace, MP; Garden, D; Girel, J; Pellet, G; Douzet, R. 2011. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology* 99: 135-147.
- Lavorel, S; Grigulis, K; McIntyre, S; Williams, NSG; Garden, D; Dorrough, J; Berman, S; Quétier, F; Thébault, A, Bonis, A. 2008. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology* 16: 134-147.

- Lavorel, S; McIntyre, S; Landsberg, J; Forbes, TDA. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 474-478.
- Lavorel, S; Touzard, B; Lebreton, JD; Clement, B. 1998. Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. *Acta Ecológica* 19(3):227-240.
- Leps, J; Osbornova-Kosinova, J; Rejmanek, M. 1982. Community stability, complexity and species life history strategies. *Vegetatio* 50: 53-63.
- López-Torres, JL; Tamarit-Urias, JC. 2005. Crecimiento e incremento en diámetro de *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth. en bosques secundarios en Escárcega, Campeche, México. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 11(2): 117-123.
- Loreau, M; Hector, A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments (online). *Nature* 412:72-76. Consultado febrero 2009. Disponible en <http://biology.mcgill.ca/faculty/loreau/>.
- Louault, F; Pillar, VD; Aufrère, J; Garnier, E; Soussana, JF. 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16:151-160.
- Manzo-Delgado, L; Meave, JA. 2003. La vegetación vista desde el espacio: la fenología foliar a través de la percepción remota. *Ciencia* 54(3): 18-28.
- Marczewski, E., Steinhaus, H. 1958. On a certain distance of sets and the corresponding distance of functions. *Colloquium Mathematicum* 6: 319-327.
- Marinidou, E. 2009. Estimación del aporte de la cobertura arbórea a la regulación climática y la conservación de la biodiversidad: diseño y aplicación de una metodología en Chiapas, México. (en línea) Tesis Mag Sc. *Catie, Turrialba, CR*. 164 p. Disponible en <http://orton.catie.ac.cr/reprodoc/A3727E/A3727E.PDF>.
- Martínez, JL; Martínez-Pinillos, E. 1996. Características de maquinado de 32 especies de madera. *Madera y Bosques* 2(1): 45-61.
- Mason, NWH; MacGillivray, K; Steel, JB; Wilson, JB. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14: 571-578.
- Mason, NWH; Mouillot, D; Lee, WG; Bastow, W. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112-118.
- Mayfield, MM; Ackerly, D; Daily, GC. 2006. The diversity and conservation of plant reproductive and dispersal functional traits in human-dominated tropical landscapes. *Ecology* 94:522-536.
- MBG (Missouri Botanical Garden). 2010. Proyecto Flora de Nicaragua (en línea). Consultado 01 de octubre de 2009. Disponible en: <http://www.tropicos.org>.
- MEA (Millenium Ecosystem Assessment). 2005. *Ecosystems and human well-being: Biodiversity Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC. 31 p.
- Mendoza, J; Ku, VM; Pool, L. 2008. Calidad de tierras y sistemas de producción en la Micro-región Constitución, Calakmul, Campeche. *Ecosur-GTZ. Campeche, Campeche, México*. 24 p.
- Mouchet, M; Guilhaumon, F; Villéger, S; Mason, NW; Tomasini, JA; Mouillot, D. 2008. Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. *Oikos* 117: 794-800.

- Mouchet, MA; Villéger, S; Mason, NW; Moullot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867-876.
- Moullot, D; Mason, WH; Dumay, O; Wilson, JB. 2005. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia* 142: 353-359.
- Ochiai, A. 1957. Zoogeographic studies on the solenoid fishes found in Japan and its neighboring regions. *Bulletin Japan Society Science Fishing* 22: 526-530.
- Ochoa-Gaona, S; Hernández, VF; De Jong, BHJ; Gurri, GFD. 2007. Pérdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación del sistema agrícola de roza-tumba-quema: un estudio de caso en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81: 65-80.
- Ogata, N; Gómez-Pompa, A; Aguilar-Meléndez, A; Castro-Cortés, R; Plummer, OE. 1999. Árboles tropicales comunes del área maya. Sistema de identificación taxonómica. México, DF. Q'Taxa, Conabio. (CD-ROM).
- Ortíz D, JJ. 1994. Polygonaceae. *Etnoflora Yucatanense*. No 10. México. UADY. 61 p.
- Ortíz-Pulido, R; Laborde, J; Guevara, S. 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotrópica* 32(3): 473-488.
- Pausas, JG; Lavorel, S. 2003. A hierarchical deductive approach for functional types in disturbed ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 14:409-416
- Pavoine, S; Ollier, S; Pontier, S. 2005. Measuring diversity from dissimilarities with Rao's quadratic entropy: Are any dissimilarities suitable? *Theoretical Population Ecology* 67: 231-239.
- Pearson, K. 1926. On the coefficient of racial likeness. *Biometrika* 18: 337-343.
- Pennington, TD; Sarukhan, J. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. 3 Ed. México. UNAM-FCE. 523 p.
- Petchey, OL; Gaston, KJ. 2002a. Extinction and the loss of functional diversity. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 269: 1721-1727.
- Petchey, OL; Gaston, KJ. 2002b. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402-411.
- ✓ Petchey, OL; Gaston, KJ. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741-758.
- ⊗ Petchey, OL; Gaston, KJ. 2007. Dendrograms and measuring functional diversity. *Oikos* 116: 1422-1426.
- Petchey, OL; Hector, A; Gaston, KJ. 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology* 85(3): 847-857.
- Pla, L; Casanoves, F; Di Rienzo, J; Fernandez, F; Finegan, B. 2008. Confidence intervals for functional diversity indices considering species abundance. XXIV International Biometric Conference. Dublin, 2008.
- Podani, J; Schmera, D. 2006. On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos* 115: 179-185.
- Podani, J; Schmera, D. 2007. How should a dendrogram-based measures of functional diversity function? A rejoinder to Petchey and Gaston. *Oikos* 116: 1427-1430.

- Pokorny, ML; Sheley, RL; Zabinski, CA; Richard, E; Engel, RE; Svejcar, TJ; Borkowski, JJ. 2005. Plant Functional Group Diversity as a Mechanism for Invasion Resistance. *Restoration Ecology* 13: 448-459.
- Poos, MS; Walker, SC; Jackson, DA. 2009. Functional-diversity indices can be driven by methodological choices and species richness. *Ecology* 90: 341-347.
- Pulido-Salas, MT. 1993. Plantas útiles para consumo familiar en la región de la Frontera México-Belice. *Caribbean Journal of Science* 29(3-4): 235-249.
- Quétier, F; Lavorel, S; Thuiller, W; Davies, I. 2007a. Plant-trait-based modeling assessment of ecosystem service sensitivity to land-use change. *Ecological Applications* 17(8): 2377-2386.
- Quétier, F; Thebault, A; Lavorel, S. 2007b. Plant traits in a state and transition framework as markers of ecosystem response to land-use change. *Ecological Monographs* 77: 33-52.
- Ranganathan, J; Raudsepp-Hearne, C; Lucas, N; Irwin, F; Zurek, M; Bennett, H; Ash, N; West, P. 2008. *Ecosystem Services: A Guide for Decision Makers*. World Resources Institute. 96 p.
- Rao, CR. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical Population Biology* 21: 24-43.
- Ricotta, C. 2005. A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology* 6:479- 486.
- Rodríguez, VJ; Sinaca, CP; Jamangapé, GG. 2009. Frutos y semillas de árboles tropicales de México. México. INE-Semarnat. 119 p.
- Rogers, DJ; Tanimoto, TT. 1960. A computer program for classifying plants. *Science* 132: 1115-1118.
- Russel, TS; Rao, TR. 1940. On habitat and association of species of Anotheline larvae in Southeastern Madras. *Indian Journal of Malariology* 3: 153-178.
- Salgado-Negret, B. 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. Tesis MSc. Turrialba, CR. CATIE. 136 p.
- Sánchez, MD; Harvey, CA; Grijalva, A; Medina, A; Vilchez, S; Hernández, B. 2005. Diversidad, composición y estructura de la vegetación en un agropaisaje ganadero en Matiguás, Nicaragua. *Revista de Biología Tropical* 53(3-4): 387-414.
- Sánchez, SO; Islebe, GA; Valdez, HM. 2007. Flora arbórea y caracterización de gremios ecológicos en distintos estados sucesionales de la selva mediana de Quintana Roo. *Foresta Veracruzana* 9(2): 17-26.
- Schmera, D; Erős, T; Podani, J. 2009. A measure for assessing functional diversity in ecological communities. *Aquatic Ecology* 43:157-167.
- Sneath, PHA; Sokal, RR. 1973. *Numerical taxonomy: The principles and practices of numerical classification*. Freeman W.H. and Co. San Francisco. Eds. USA. 573 p.
- Sokal, RR; Michener, CD. 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. *University Kansas Science Bulletin* 38: 1409-1438.
- Sokal, RR; Sneath, PHA. 1963. *Numerical taxonomy*. Freeman W.H. and Co. San Francisco. 359p.
- Sorensen, T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its applications to analysis of the vegetation on Danish commons. *Biological Skrifter* 15: 201-293.

- Standley, PC; Steyermark, LO. 1949. Flora de Guatemala. Parte VI. Fieldiana 24: 1-440.
- Standley, PC; Williams, LO. 1975. Flora de Guatemala. Parte XI. Fieldiana 24(1-3): 1-274.
- Stiles, FG; Skutch, AF. 1989. A guide to the birds of Costa Rica. Cornell University. 297 p.
- Suding, KN; Lavorel, S; Chapin III, FS; Cornelissen, JHC; Díaz, S; Garnier, E; Goldberg, D; Hooper, DU; Jackson, ST; Navas, ML. 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology* 14: 1125-1140.
- Tamarit-Urias, JC. 1996. Determinación de los índices de calidad de pulpa para papel de 132 maderas latifoliadas. *Madera y Bosques* 2(2): 29-41.
- Thiollay, JM. 1995. The Role of Traditional Agroforests in the Conservation of Rain Forest Bird Diversity in Sumatra. *Conservation Biology* 9(2): 335-353.
- Tilman, D. 2001. Functional diversity. En: Levin, SA. (Ed.) *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press, San Diego, CA. p. 109-120.
- Valdéz, HM. 2008. Fenología y relaciones hídricas en árboles del dosel de una selva baja caducifolia de Yucatán, México. Ph.D. Tesis. Mérida, México. CICY. 95p.
- Vester, HFM; Navarro, MA. 2007. Árboles maderables de Quintana Roo. Quintana Roo, Méx. Conacyt-Conabio-Ecosur. 139 p.
- Villéger, S; Mason, NWH; Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89(8): 2290-2301.
- Violle, C; Navas, M; Vile, D; Kazakou, E; Fortunel, C; Hummel, I; Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional. *Oikos* 116: 882-892.
- Walker, BH; Kinzing, A; Langridge, J. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *ecosystems* 2: 95-113.
- Wardle, DA; Walker, LR; Bardgett, RD. 2004. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. *Science* 305 (5683): 509-513.
- Wright, IJ; Ackerly, DD; Bongers, FJMJ; Harms, KE; Ibarra-Manriquez, G; Martínez-Ramos, M; Mazer, SJ; Muller-Landau, HC; Paz, H; Pitman, NCA; Poorter, L; Silman, MR; Vriesendorp, CF; Webb, CO; Westoby, M; Wright, SJ. 2006. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany* 99(5):1003-1015. (en línea). Consultado diciembre 2007. Disponible en <http://aob.oxfordjournals.org/cgi/reprint/mcl066v2>
- Yule, GU. 1912. On the methods of measuring association between two attributes (with discussion). *Journal of the Royal Statistical Society* 75: 579-642.

Anexo 1. Servicios ecosistémicos y propiedades ecosistémicas asociadas

Servicio ecosistémico	Propiedades ecosistémicas asociadas (códigos en Anexo 3) y referencias (en Anexo 6)
Acumulación y flujo de carbono (+)	P9 (1)
Regulación a través de la retroalimentación biofísica de las condiciones climáticas adecuadas para los humanos y las plantas, y para animales que se consideren importantes	P2, P4, P16, P31, P22, P23, P24, P25, P28 (9)
Regulación a través de la captura de carbono de las condiciones climáticas adecuadas para los humanos y para las plantas y animales consideradas importantes para los humanos	P2, P4, P5, P17, P25, P31 (9)
Cantidad de biomasa producida por plantas consideradas importantes para los humanos	P1 (5); P2, P4, P17, P31 (9)
Estabilidad de la producción de biomasa por plantas importantes para los humanos	P2, P4, P17, P31 (9)
Preservación de la fertilidad de suelos que sostienen la producción de plantas y animales considerados importantes para los humanos. Formación /estabilidad del suelo	P2, P4, P17, P22, P25, P28, P31 (9)
Producción de forraje	P2 (7, 9); P3, P5, P27 (7); P4, P17, P31 (9)
Producción de alimentos y fibras (+)	P2, P4, P17, P29 P30, P31 (9)
Polinización esencial para la producción de frutas y la perpetuación de especies de plantas importantes	P2, P4, P17, P31 (9)
Resistencia a organismos invasivos con impactos negativos a nivel ecológico, económico y/o cultural	P2, P4, P17, P31 (9)
Control de plagas y enfermedades en sistemas agrícolas	P1 (5); P2, P4, P17, P31 (9)
Protección natural contra tormentas, inundaciones, huracanes, fuegos que causen daño a los humanos y a los sistemas de producción animal que de ellos dependen y protección contra deslizamientos de nieve	P5 (7); P17 (7, 9); P2, P4, P31 (9)
Regulación hídrica (+)	P2, P4, P17, P22, P28, P31 (9)
Resiliencia de SE en el tiempo	P25, P29, P30 (9)
Resistencia para la producción de bienes y servicios en el tiempo	P2, P4, P17, P31 (9)
Hábitat para mariposas	P5 (7); P17 (7, 9); P2, P4, P31 (9)
Servicios culturales y estéticos	P5 (7); P17 (7, 9); P2, P4, P30, P29, P31 (9)

(+): Algunos autores consideran estos SE como propiedades ecosistémicas.

Anexo 2. Rasgos funcionales y propiedades ecosistémicas asociadas

Rasgo funcional y propiedades ecosistémicas asociadas (códigos en Anexo 3) y referencias (en Anexo 6)	
Forma de vida: P8, P11, P13, P14, P16, P26 (11); P13 (22); P16 (20)	Forma de crecimiento: P8, P11, P13, P14, P15, P16, P26 (11); P22, P23, P24 (9); P10 (27)
Área foliar específica: P6 (1, 2); P8 (11); P2 (9, 12); P4, P10, P31(9); P20 (1, 14); P16 (12); P21 (2); P22 (14); P11, P15, P19, P26 (11); P12 (19, 24, 25)	Altura de la planta o árbol: P6 (1, 14); P8, P11, P13, P14, P15, P16, P26 (11); P5 (9); P20 (14); P21 (2); P10 (16, 17)
Densidad de copa: P21 (2)	Arquitectura del árbol: P10 (16, 17)
Tamaño del dosel: P22, P23, P24 (9)	Arquitectura del dosel: P21 (21); P22, P23, P24, P25 (9)
Reclutamiento: P10 (27)	Crecimiento: P10 (27)
Mortalidad: P10 (27)	Longevidad: P7, P20 (14)
Flamabilidad: P8, P11, P14, P15, P19 (11)	Demanda de humedad: P10 (27)
Estructura vertical del bosque: P21 (21)	Área mínima foliar: P6, P20 (1)
Concentración de nutrientes y resinas en hojas: P2, P4, P5, P10, P17, P25, P31 (9)	Área foliar: P6, P20 (1); P6 (2); P8, P11, P15, P19, P26 (11); P21 (2); P27 (7)
Contenidos foliares de nitrógeno y fósforo: P6 (1, 2); P20 (1, 26); P5, P18 (7); P8, P11, P13, P15, P19, P26 (11); P2, P16 (12); P12 (19)	Contenido foliar de materia seca: P20 (1); P6 (1, 2); P8, P14, P15, P19, P26 (11); P2, P16 (12); P12 (19, 24)
Altura vegetativa: P5 (7)	Área máxima de la hoja: P12 (24)
Fuerza tensil foliar: P20 (1); P21 (2); P6 (1, 2); P5 (7); P13, P15, P19, P26 (11)	Fenología foliar: P6 (1); P21 (2); P22, P23, P24 (9); P11, P14, P19, P26 (11); P20 (26)
Textura de la hoja: P21 (2)	Relación nitrógeno lignina en la hoja: P5 (7)
Tiempo de vida de las hojas/tasa de recambio: P2, P4, P5, P17, P31 (9); P10 (9, 27); P8, P11, P13, P14, P15, P19, P26 (11)	Densidad de madera: P20 (1); P6 (1, 2); P7 (4); P5 (9); P8, P13, P14, P15, P19, P26 (11)
Distribución de las hojas sobre los tallos: P22, P23, P24 (9)	Contenido de agua en los tejidos foliares: P25 (9); P12 (25)
Resistencia de las hojas al frío: P11, P15 (11)	Hábito de la hoja: P16 (20)
Coloración del follaje en otoño: P16 (20)	Grosor de la hoja: P12 (24, 25)
Presencia de espinas: P8, P11, P14, P15 (11)	Rutas fotosintéticas: P8, P11 (11)
Profundidad de corona: P10 (16, 17)	Diámetro de corona: P10 (16, 17)
Textura y arquitectura de la hojarasca: P25 (9)	Calidad de hojarasca: P20 (14)
Dureza de la hoja: P2, P4, P10, P17, P31 (9)	Textura de la corteza: P21 (2)
Tasa de crecimiento: P6 (1); P13, P14, P15, P19, P26 (11)	Contenido de materia seca en las ramas: P8, P13, P14, P15, P19, P26 (11)
Tiempo de secado de las ramas: P8, P14, P26 (11)	Diámetro a nivel del pecho: P21 (21)
Angulo de inserción de la rama: P21 (2)	Capacidad de carga de epífitas: P21 (2)
Longitud de ralces: P27, P18 (7); P8, P11, P14, P15, P26 (11); P20 (26)	Profundidad de raíces: P22, P28 (9); P8, P11, P26, P13, P14, P19 (11); P26 (26)
Arquitectura de raíces: P22, P28 (9)	Tipo de raíces: P20 (14, 26)
Diámetro de raíces finas: P8, P26 (11)	Forma de semillas: P30, P29 (9); P13 (22)
Masa de semillas: P11, P13, P15, P26 (11); P29, P30 (9)	Estrategia de toma de nutrientes: P8, P13, P19, P26 (11)
Capacidad de reproducción vegetativa: P13 (22)	Capacidad de rebrote: P8, P11, P13, P19, P26 (11)
Clonalidad: P8, P11, P13, P14, P26 (11)	Tipo de dispersión: P13 (11)
Forma y tamaño del disperságuilo: P13 (11)	

Anexo 3. Código de las propiedades ecosistémicas utilizadas en los Anexos 1 y 2

Código	Propiedad ecosistémica
P1	Diversidad genética
P2	Productividad primaria neta
P3	Productividad específica primaria neta
P4	Tasa relativa de productividad
P5	Biomasa verde en pie sobre el suelo
P6	Acumulación y captura de carbono
P7	Flujo de carbono
P8	Respuesta al CO ₂
P9	Fotosíntesis
P10	Características demográficas (pioneras o tolerantes a la sombra)
P11	Fuerza competitiva
P12	Variación espacio temporal (uso de recursos por parte de la planta)
P13	Respuesta a disturbios
P14	Efectos en el régimen del disturbio
P15	Defensa de la planta (protección)
P16	Tasa de descomposición de la hojas
P17	Descomposición y mineralización neta
P18	Denitrificación potencial
P19	Efecto en ciclos biogeoquímicos
P20	Reciclaje de nutrientes
P21	Regulación hídrica
P22	Evapotranspiración
P23	Intercambio de calor
P24	Albedo
P25	Aislamiento del suelo de la temperatura del aire y la humedad
P26	Respuesta a recursos del suelo (disponibilidad de agua y nutrientes)
P27	Contenido de agua en el suelo
P28	Exploración del suelo por los sistemas radiculares
P29	Semillas transportadas por animales
P30	Persistencia del banco de semillas
P31	Consumo por herbívoros ungulados

Anexo 4. Condiciones biofísicas asociadas a rasgos funcionales

Rasgo funcional y condiciones biofísicas asociadas (códigos en Anexo 5) y referencias (en Anexo 6)	
Forma de crecimiento: C2, C8 (6); C4 (10); C7 (28)	Altura máxima: C2, C8 (6)
Altura de la planta: C6 (23)	Altura vegetativa de la planta: C3 (8)
Altura reproductiva de la planta: C3 (8)	Altura de la planta según floras: C3 (8)
Altura del dosel: C1 (15)	Biomasa de la planta madura: C6 (23)
Área foliar: C1 (3)	Área foliar específica: C1 (3, 15); C3 (8); C6 (23)
Distribución de las hojas: C2, C8 (6)	Contenido de nitrógeno en la hoja: C1 (3); C3 (8)
Contenido de fósforo en la hoja: C1 (3); C3 (8)	Contenido foliar de materia seca: C1 (3); C3 (8)
Concentración de carbono en la hoja: C3 (8)	Fuerza tensil foliar: C1 (3)
Longitud de las hojas: C2, C8 (6)	Proporción de peso de la hoja: C1 (15)
Suculencia de la hoja: C1 (15)	Fenología foliar: C2, C8 (6); C3 (8); C1 (15); C7 (28)
Presencia de espinas: C2, C8 (6); C1 (15)	Rutas fotosintéticas: C1 (15)
Calidad de hojarasca: C6 (23)	Densidad de madera: C1 (3)
Tasa de crecimiento: C5 (18)	Contenido de materia seca en el tallo: C3 (8)
Fracción de gas en el tallo: C9 (13)	Fracción de madera en el tallo: C9 (13)
Crecimiento lateral: C2, C8 (6)	Ramificaciones al nivel del suelo: C1 (15)
Retención de carbono en los tejidos: C1 (15)	Ciclo de vida: C2, C8 (y); C1 (15); C6 (23)
Tolerancia a la sombra: C7 (28)	Clonalidad: C3 (8)
Historia de vida: C3 (8)	Masa de semillas: C3 (8)
Modo de dispersión: C3 (8); C1 (15)	Tamaño de semillas: C1 (15)
Número de semillas por planta: C1 (15)	Modo de polinización: C3 (8); C1 (15)
Defensas contra el pastoreo: C3 (8)	Resistencia a la sequía: C1 (15)

Anexo 5. Código de las condiciones biofísicas usadas en el Anexo 4

Código	Condición biofísica
C1	Gradiente climático (precipitación y altitud)
C2	Humedad en un gradiente climático
C3	Cambio de uso del suelo
C4	Fertilización
C5	Estadio sucesional
C6	Cambio global
C7	Tolerancia a la sequía
C8	Pastoreo
C9	Requerimiento de luz para la regeneración

Anexo 6. Bibliografía de referencia para los ejemplos de los Anexos 1, 2 y 4

- 1 Fernández, F. 2007. Tipos funcionales de árboles en bosques muy húmedos tropicales del norte de Costa Rica: Aporte de los rasgos foliares y de tallo. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 97 p.
- 2 Aquino, S. 2009. Variación temporal de la provisión de servicios ecosistémicos por bosques tropicales muy húmedos bajo manejo forestal en Costa Rica: una aproximación desde la ecología funcional. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 121 p.
- 3 Bermeo, D. 2010. Determinación y caracterización de tipos funcionales de plantas (TFPs) en bosques secundarios dentro de un gradiente altitudinal y su relación con variables bioclimáticas. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 126 p.
- 4 Martínez, E. 2008. Estimación del aporte de la cobertura arbórea a la regulación climática y la conservación de la biodiversidad: diseño y aplicación de una metodología en Chiapas, México. Estimation of tree cover contribution to climate regulation and biodiversity conservation: a methodology design and application in Chiapas, México. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 108 p.
- 5 Díaz, S; Fargione, J; Chapin, S; Tilman, D. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* 4(8): e277. DOI: pbio.0040277.
- 6 De Bello, F; Lepš, J; Sebastiá, M. 2006. Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography* 29: 801-810.
- 7 Díaz, S; Lavorel, S; de Bello, F; Quétier, F; Grigulis, K; Robson, M. 2007a. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (52). 20684-20689.
- 8 Garnier, E; Lavorel, S; Ansqer, P; Castro, H; Cruz, P; Dolezal, J; Eriksson, O. 2007. Assessing the Effects of Land-use Change on Plant Traits, Communities and Ecosystem Functioning in Grasslands: A Standardized Methodology and Lessons from an Application to 11 European Sites. *Annals of Botany* 99: 967-985.
- 9 Díaz, S; Lavorel, S; Chapin, S; Tecco, P; Gurevich, D; Grigulis, K. 2007b. Functional Diversity – at the Crossroads between Ecosystem Functioning and Environmental Filters. Chapter 7. Part B Changing Biodiversity and Ecosystem Functioning In: Canadell JG, Pataki D, Pitelka L. Eds. 2007 *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. The IGBP Series, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- 10 Bret-Harte, M; Mack, M; Goldsmith, G; Sloan, D; DeMarco, J; Shaver, G; Ray, P; Biesinger, Z; Chapin, S. 2008. Plant functional types do not predict biomass responses to removal and fertilization in Alaskan tussock tundra. *Journal of ecology*, 96: 713-726.
- 11 Lavorel, S; Díaz, S; Cornelissen, H; Garnier, E; Harrison, S; McIntyre, S; Pausas, J; Pérez-Harguindeguy, N; Roumet, C; Urcelay, C. 2007. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. In Chapter 13 *Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail?* The IGBP Series, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- 12 Garnier, E; Cortez, J; Bille's, G; Navas, M; Roumet, C; Debussche, M; Laurent, G; Blanchard, A; Aubry, D; Bellmann, A; Neill, C; Toussaint, J. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85(9): 2630-2637.
- 13 Poorter, L. 2008. The Relationships of Wood-, Gas- and Water Fractions of Tree Stems to Performance and Life History Variation in Tropical Trees. *Annals of Botany* 102: 367-375.
- 14 Walker, B; Langridge, J. 2002. Measuring Functional Diversity in Plant Communities with Mixed Life Forms: A Problem of Hard and Soft Attributes. *Ecosystems* 5: 529-538.
- 15 Díaz, S; Cabido, M; Casanoves, F. 1999 Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. En: *The Search for Assembly Rules in Ecological Communities*. Weiher, E; Keddy, P.A., et al. Eds. p 338-362, Cambridge University Press.
- 16 Poorter, L; Bongers, F; Sterck, FJ; Wöll, H. 2003. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology* 84(3): 602-608.

Anexo 6 (continuación)

- 17 Poorter, L; Bongers, L; Bongers, F. 2006. Architecture of 54 moist forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* 87: 1289-1301.
- 18 Woodcock, DW; Shier, AD. 2002. Wood specific gravity and its radial variations: the many ways to make a tree. *Trees* 16: 437-443.
- 19 Garnier, E; Laurent, A; Bellmann, S; Debain, P; Berthelie, B; Ducout, C; Roumet Navas, M. 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist* 152: 69-83.
- 20 Cornelissen, JHC. 1996. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology* 84: 573-582.
- 21 Nakardani, N; Sumera M. 2004. Old-growth forest canopy structure and its relationship to through fall interception. *Forest Science* 50(3): 290-298.
- 22 McIntyre, S; Lavorel, S; Trémont, RM. 1995. Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* 83: 31-44.
- 23 Walker, B; Kinzig, A; Langridge, J. 1999. Plant attribute diversity, resilience and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2: 95-113.
- 24 Wilson, P; Thompson, K; Hodgson, J. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143(1): 155-162.
- 25 Vendramini, F; Diaz, S; Gurrich, D; Wilson, P; Thompson, K; Hodgson, J. 2002. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist* 154: 147-158.
- 26 Hooper, DU; Vitousek, P. 1998. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs* 68: 121-149.
- 27 Condit, R; Hubbell, SP; Foster, RB. 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forest. *Journal of Vegetation Science* 7(3): 405-416.

Anexo 7: Expresión para calcular las medidas de similitud y distancia

Similaridades		
Datos binarios	Jaccard, binary, Reysac, Roux $a / (a + b + c)$	Kulczynski1 $a / (b + c)$
	Mountford $2a / (ab + ac + 2bc)$	Kulczynski2 $[a / (a + b) + a / (a + c)] / 2$
	Russel, Rao a / n	simple matching, Sokal/Michener $(a + d) / n$
	Hamman $([a + d] - [b + c]) / n$	Faith $(a + d/2) / n$
	Tanimoto, Rogers $(a + d) / (a + 2b + 2c + d)$	Dice, Czekanowski, Sorensen $2a / (2a + b + c)$
	Phi $(ad - bc) / \sqrt{(a + b)(c + d)(a + c)(b + d)}$	Braun-Blanquet $a / \max\{(a + b), (a + c)\}$
	Michael $4(ad - bc) / [(a + d)^2 + (b + c)^2]$	Mozley, Margalef $an / (a + b)(a + c)$
	Yule1 $(ad - bc) / (ad + bc)$	Yule2 $(\sqrt{ad} - \sqrt{bc}) / (\sqrt{ad} + \sqrt{bc})$
	Ochiai $a / \sqrt{(a + b)(a + c)}$	Simpson $a / \min\{(a + b), (a + c)\}$
	Stiles $\log(n(ad - bc - 0.5n)^2 / [(a + b)(c + d)(a + c)(b + d)])$	
Datos cuantitativos	cosine, angular $xy / \sqrt{xx * yy}$	eJaccard, extended Jaccard $xy / (xx + yy - xy)$
	fJ accard, fuzzy Jaccard $\sum_i (\min\{x_i, y_i\} / \max\{x_i, y_i\})$	correlation $xy / \sqrt{xx * yy}$ for centered x,y
Datos nominales	Chi-squared $\sum_{ij} (o_{ij} - e_{ij})^2 / e_{ij}$	Phi-squared $[\sum_{ij} (o_{ij} - e_{ij})^2 / e_{ij}] / n$
	Pearson, contingency $\sqrt{\text{Chi} / (n + \text{Chi})}$	Cramer $\sqrt{\{\text{Chi} / n\} / \min\{(p - 1), (q - 1)\}}$
	Tschuprow $\sqrt{\{\sum_{ij} (o_{ij} - e_{ij})^2 / e_{ij}\} / n} / \sqrt{(p - 1)(q - 1)}$	
Disimilaridades o distancias		
Datos cuantitativos	Euclidean, L2 $\sqrt{\sum_i (x_i - y_i)^2}$	Mahalanobis $\sqrt{(x - y) \text{Sigma}^{-1} (x - y)}$
	Bhattacharyya $\sqrt{\sum_i (\sqrt{x_i} - \sqrt{y_i})^2}$	Manhattan, City-Block, L1, taxi $\sum_i x_i - y_i $

Anexo 7 (continuación)

	supremum, max, Tschebyscheff, Chebyshev $\max_i x_i - y_i $	Minkowski, Lp $(\sum_i (x_i - y_i)^p)^{1/p}$
	Canberra $\sum_i x_i - y_i / x_i + y_i $	Wave, Hedges $\sum_i (1 - \min(x_i, y_i)) / \max(x_i, y_i)$
	divergence $\sum_i (x_i - y_i)^2 / (x_i + y_i)^2$	Chord $\sqrt{2 * (1 - xy / \sqrt{xx * yy})}$
	Bray, Curtis $\sum_i x_i - y_i / \sum_i (x_i + y_i)$	Soergel $\sum_i x_i - y_i / \sum_i \max\{x_i, y_i\}$
	Podani, discordance $1 - 2 * (a - b + c - d) / (n * (n - 1))$	Levenshtein: Number of insertions, edits, and deletions between to strings
	Geodesic $\arccos(xy / \sqrt{xx * yy})$	Whittaker $\sum_i x_i / \sum_i x - y_i / \sum_i y / 2$
	Hellinger $\sqrt{\sum_i (\sqrt{x_i / \sum_i x} - \sqrt{y_i / \sum_i y})^2}$	Kullback, Leibler $\sum_i [x_i * \log((x_i / \sum_i x) / (y_i / \sum_i y))] / \sum_i x_i]$
Datos mixtos	Gower $\sum_k (s_{ijk} * w_k) / \sum_k (d_{ijk} * w_k)$	