

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

DIVISIÓN DE EDUCACIÓN

PROGRAMA DE POSGRADO

Diversidad funcional de respuestas y redundancia funcional en bosques lluviosos maduros de Costa Rica y su relación con variables ambientales y el espacio

Tesis sometida a consideración de la División de Educación y el Programa de Posgrado como requisito para optar al grado de

MAGISTER SCIENTIAE

en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad

Erick Calderón Morales

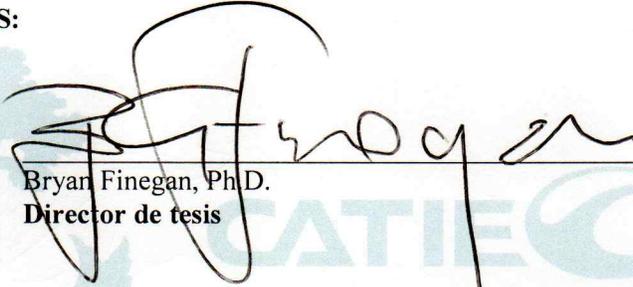
Turrialba, Costa Rica

2019

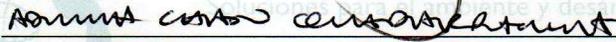
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de

**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN
DE BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**

FIRMANTES:



Bryan Finegan, Ph.D.
Director de tesis



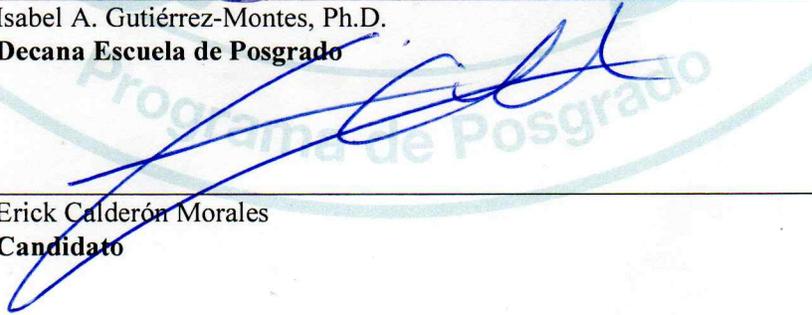
Adina Chain-Guadarrama, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Fernando Casanoves, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Isabel A. Gutiérrez-Montes, Ph.D.
Decana Escuela de Posgrado



Erick Calderón Morales
Candidato

Dedicatoria

Para vos, an sorry an jappy

Agradecimientos

A Ana Cecilia Morales Cordero, por su apoyo incondicional.

A Ronny Hernández Mora, por estar siempre en los momentos difíciles.

A Leland Werden, por ser un gran amigo y mentor.

A Marco Calderón Morales y a María del Pilar Madrigal Álvarez, por apoyarme siempre.

A Leonora Calderón Madrigal y a Alex Calderón Madrigal, por sus hermosas sonrisas que me impulsan a seguir hacia adelante.

A Bryan Finegan, Adina Chain Guadarrama y a Fernando Casanoves, por creer en mí.

Índice

1.	Introducción.....	1
2.	Objetivos	2
2.1.	Objetivo general.....	2
2.2.	Objetivos específicos	2
3.	Preguntas de investigación	2
4.	Marco teórico.....	2
4.1.	¿Qué es resiliencia?.....	2
4.2.	Mecanismos que podrían promover la resiliencia de bosques tropicales.....	3
4.3.	Biodiversidad taxonómica y funcional y su relación con procesos ecosistémicos.....	4
4.4.	Diversidad funcional de respuestas y redundancia funcional.....	5
4.5.	Ejemplos donde DFR y la RFR son importantes para los procesos ecosistémicos	6
4.6.	Estadística bayesiana.....	7
5.	Resultados generales	7
6.	Conclusión general.....	8
7.	Literatura citada	9
	Artículo I	15
	Diversidad funcional de respuestas y redundancia funcional en especies arbóreas del dosel superior en bosques lluviosos maduros de Costa Rica y su relación con variables ambientales y el espacio	15
1.	Introducción.....	16
2.	Materiales y métodos	18
2.1.	Área de estudio	18
2.2.	Muestreo de la vegetación y factores ambientales.....	18
2.3.	Rasgos funcionales de respuesta.....	19
2.4.	Cálculo de índices de diversidad funcional	19
2.5.	Análisis estadístico.....	20
2.6.	Selección de modelos	21
2.7.	Validación de modelos mediante validación cruzada	21
3.	Resultados	22
3.1.	Rasgos funcionales de respuesta.....	22

3.2. Análisis de componentes principales	22
3.3. Índices de RFR y DRF y correlaciones entre ellos	23
3.4. Relación de la RFR, DFR y el número de especies con variables ambientales y el espacio	24
3.5. Variación de la RFR, DFR y número de especies a través del paisaje	24
4. Discusión	24
5. Referencias	28
6. Anexos.....	32

Lista de cuadros

Cuadro 1: Rasgos funcionales de respuesta.	20
---	----

Lista de figuras

Fig. 1: Porcentaje (y número de especies) dentro de cada categoría de rasgos funcionales respuesta asociados a la dispersión, fijación de nitrógeno, polinización, capacidad de rebrote y sistema sexual.	22
Fig. 2: Correlaciones de Pearson con el número de especies por parcela de 0,25 ha	23
Fig. 3: Correlaciones de Pearson con la	24
Fig. 4: Distribución de las variables dependientes a través del paisaje.....	25
Fig. 5: Desviación estándar de las variables dependientes	25

Lista de acrónimos, abreviaturas y unidades

msnm	Metros sobre el nivel del mar
RFR	Redundancia funcional de respuestas
DFR	Diversidad funcional de respuestas
LPML	Log Pseudo Marginal Likelihood
WAIC	Watanabe-Akaike Information Criterion
SPDE	Stochastic partial differential equations
ACP	Análisis de componentes principales

1. Introducción

El ser humano está modificando de forma negativa el entorno que lo rodea. Las altas tasas de deforestación (Aide *et al.* 2012), el aumento de la fragmentación (Brinck *et al.* 2017), la tala selectiva (Roopsind *et al.* 2018) y el aumento de las emisiones de CO₂, son los principales disturbios antropogénicos que ponen en riesgo el funcionamiento de los bosques tropicales (IPCC 2013), los cuales son importantes para la provisión de servicios ecosistémicos de los que el ser humano se beneficia (Malhi *et al.* 2009).

Estos disturbios antropogénicos podrían incrementar las tasas de extinción, cambiar los rangos de distribución de las especies y aumentar la mortalidad de árboles, teniendo consecuencias sobre la productividad, los sumideros de carbono, la composición funcional y la biodiversidad de los bosques tropicales (Lyra *et al.* 2017). Por otro lado, además del potencial cambio en la dinámica y estructura de los bosques tropicales (Van Der Sande *et al.* 2016), se ha postulado que los bosques tropicales podrían convertirse en fuentes de CO₂ (De Sy *et al.* 2015, Bongers *et al.* 2015, Chazdon *et al.* 2016), lo que podría poner en riesgo la sostenibilidad y el equilibrio climático del planeta. La respuesta de los bosques tropicales ante estos disturbios antropogénicos es aún incierta y no se conoce si estos ecosistemas tendrán la capacidad de ser resilientes a estos cambios (Sakschewski *et al.* 2016, Poorter *et al.* 2016).

Un tema de estudio central en la ecología es el rol que la biodiversidad juega en la resiliencia de los ecosistemas. Esta se puede definir como la capacidad de un sistema de absorber un disturbio y continuar funcionando a través de tiempo (Mori 2016, Standish *et al.* 2014). Teóricamente, aquellos ecosistemas con alta diversidad deberían tener una mayor resiliencia, ya que poseen una mayor cantidad de especies que pueden responder de diferentes maneras ante eventuales disturbios (Isbell *et al.* 2015).

En este sentido, se espera que los bosques maduros tropicales, generalmente caracterizados por una alta diversidad de especies (Van Der Sande *et al.* 2016), tengan cierta capacidad de respuesta ante disturbios o cambios en las condiciones ambientales, es decir, que tengan la capacidad de mantener o recuperar su funcionamiento después de que un disturbio los afecte (Sakschewski *et al.* 2016). Sin embargo, existen pocos estudios que evalúen cuáles componentes de la biodiversidad podrían influenciar la resiliencia de los bosques tropicales (Mori *et al.* 2013, Poorter *et al.* 2016).

Los cambios en las condiciones ambientales como el aumento de las temperaturas, sequías e incendios, junto al aumento de disturbios como la deforestación, la fragmentación y la tala selectiva de árboles, ponen en riesgo los procesos que ocurren dentro de los bosques tropicales, los cuales dependen de la capacidad de los organismos de poder sobreponerse a cada uno de estos disturbios (Engelbrecht *et al.* 2007). Por ejemplo, si la mayoría de las especies de árboles que habitan un bosque poseen características que les permitan sobrevivir a una sequía, el proceso ecológico que llevan a cabo podría ser resiliente ante las posibles sequías esperadas bajo las proyecciones de cambio climático (Anderegg *et al.* 2018). Sin embargo, si no existen especies con las características necesarias para tolerar este disturbio, el proceso ecológico se vería afectado de manera negativa por la pérdida de especies que no son capaces de resistir el disturbio (Elmqvist *et al.* 2003).

La resiliencia de los bosques tropicales podría depender del número de especies que cumplen una misma función dentro de un ecosistema (redundancia funcional), y/o de las especies que cumplen una misma función dentro de un ecosistema pero que responden de manera diferente ante un disturbio (diversidad funcional de respuestas, Laliberté *et al.* 2010). De esta manera, una propiedad ecosistémica como por ejemplo la acumulación de biomasa podría ser poco resiliente si todas las especies clave para el proceso son vulnerables a los disturbios o no existen otras especies que reemplazasen a las que se extinguen a nivel local (Oliver *et al.* 2015).

2. Objetivos

2.1. Objetivo general

- Contribuir al conocimiento de la resiliencia de bosques maduros tropicales a través del estudio de dos métricas de diversidad funcional y su relación a la variación ambiental.

2.2. Objetivos específicos

- Evaluar la relación del índice de redundancia y del índice de diversidad funcional de respuestas con el número de especies y la equidad funcional.
- Identificar los factores que podrían relacionarse con la distribución de la diversidad, redundancia funcional de respuestas y el número de especies en el paisaje.
- Crear un modelo espacial de la variación de la diversidad funcional, de la redundancia funcional de respuestas y del número de especies a través del paisaje.

3. Preguntas de investigación

- ¿Cómo se correlacionan la redundancia y la diversidad funcional con el número de especies?
- ¿Cómo se correlacionan la diversidad funcional de respuestas, la redundancia funcional y el número de especies con variables de suelo, clima y el espacio?
- ¿Cómo se distribuye la diversidad funcional de respuestas, la redundancia funcional y el número de especies en el paisaje?

4. Marco teórico

4.1. ¿Qué es resiliencia?

Los ecosistemas son fuentes de servicios valiosos para el ser humano. Sin embargo, el planeta enfrenta grandes cambios que ponen en riesgo la provisión de estos servicios. Ante esto, se debe de encontrar nuevas formas de garantizar que estos no se degraden, y proponer acciones que aseguren su provisión junto a la mejora de la resiliencia de los ecosistemas que los proveen (Biggs *et al.* 2012).

En general, la resiliencia es considerada como “la capacidad de un sistema de persistir o mantener su funcionamiento cuando un disturbio exógeno lo afecta” (Hodgson *et al.* 2015). Desde una perspectiva teórica, el concepto de resiliencia contiene varios componentes. El primero de ellos es la resistencia; este describe el comportamiento inmediato de un sistema cuando un disturbio lo afecta. El segundo es el de recuperación, el cual involucra los procesos que determinan la capacidad de un sistema de volver a un estado predisturbio. Finalmente están los componentes de elasticidad y el de tiempo de recuperación, los cuales, describen la tasa de

recuperación de un sistema afectado por un disturbio y el tiempo que tarda en recuperarse, respectivamente (Hodgson *et al.* 2015, Folke 2016).

Desde una perspectiva ecológica, existen dos conceptos que tradicionalmente se han utilizado para definir resiliencia. El primero, propuesto por Holling (1973), define a la resiliencia como la capacidad de un sistema de absorber un disturbio y continuar funcionando a través de tiempo (resiliencia ecológica). El segundo, propuesto por Pimm (1984), define a la resiliencia como el tiempo que le toma a un sistema volver a un estado predisturbio (*engineering resilience*). La elección de uno de estos dos conceptos tiene implicaciones sobre las conclusiones que se puedan hacer acerca de la resiliencia de los ecosistemas, teniendo a su vez consecuencias sobre las decisiones que se puedan tomar sobre su manejo y conservación (Mori 2016).

De los dos conceptos antes mencionados, el propuesto por Holling (1973) supone un marco conceptual adecuado para el estudio de cómo la diversidad funcional de respuestas y la redundancia funcional favorecen la resiliencia de los bosques tropicales, ya que ambos componentes de la biodiversidad podrían favorecer a un bosque para absorber un disturbio y continuar funcionando a través del tiempo (Allen *et al.* 2016).

4.2. Mecanismos que podrían promover la resiliencia de bosques tropicales

Un tema poco estudiado son los mecanismos que favorecen la resiliencia de los bosques tropicales (Oliver *et al.* 2015, Tuck *et al.* 2016). Estos ecosistemas son esenciales para la provisión de servicios ecosistémicos (Balvanera *et al.* 2006); sin embargo, debido a la pérdida de biodiversidad a consecuencia de la deforestación y el aumento de las emisiones de CO₂ (Lohbeck *et al.* 2016), la resiliencia de los bosques podría disminuir, poniendo en riesgo los procesos que allí ocurren y la provisión de servicios ecosistémicos (Mori 2016).

Existen diferentes mecanismos que operan a diferentes escalas y que favorecen la resiliencia de los bosques (Oliver *et al.* 2015). A nivel de especies, existen cuatro mecanismos que le confieren a las especies la capacidad de ser resilientes. El primero es la sensibilidad ante los cambios ambientales. Cada especie difiere en su respuesta ante disturbios, la cual está determinada principalmente por las adaptaciones fisiológicas que cada una ha desarrollado durante su historia evolutiva (Yguel *et al.* 2016). Se espera que especies con características que les permitan tolerar disturbios confieran mayor resiliencia a los ecosistemas. Otro mecanismo importante para la resiliencia a nivel de especies es la tasa de incremento poblacional; especies con altas tasas reproductivas podrían recuperar sus tamaños poblaciones de manera más rápida después de que un disturbio merme a sus poblaciones. Así mismo, la plasticidad fenotípica le confiere a las especies mayor capacidad de respuesta ante cambios ambientales repentinos. Finalmente, la variabilidad genética es otro mecanismo que confiere resiliencia, ya que si existe variación dentro de las especies, se aumenta la probabilidad de que existan individuos tolerantes a los disturbios.

A nivel de escala de comunidad, Naeem (1998) propone que la redundancia funcional es un mecanismo que confiere resiliencia. Esto debido a que si una especie desaparece del ecosistema, existirían otras capaces de reemplazarla. Más adelante se habla de cómo esta redundancia favorece la resiliencia. Otro mecanismo importante para la resiliencia, es si existe o no alguna correlación entre rasgos funcionales de efecto y de respuesta de cada individuo. Por ejemplo, si

tomamos el tamaño corporal de las abejas, individuos con tamaños corporales grandes (efecto), polinizan más flores; sin embargo, tienen la desventaja de que el tamaño corporal las hace más sensibles (respuesta), ante cambios ambientales (Larsen *et al.* 2005). En este caso, el proceso ecosistémico no es resiliente, ya que las mayores tasas de polinización dependen de individuos que son sensibles ante cambios ambientales debido a su tamaño.

Por último, a nivel de paisaje, la heterogeneidad local ambiental, la conectividad funcional y el área del hábitat natural se proponen como mecanismos que promueven la resiliencia de los ecosistemas, pues proveen hábitat, favorecen la dispersión de semillas y el flujo genético entre especies (Oliver *et al.* 2015).

4.3. Biodiversidad taxonómica y funcional y su relación con procesos ecosistémicos

Teóricamente, la biodiversidad debería favorecer los procesos ecosistémicos (Tilman *et al.* 2001, Cardinale *et al.* 2011, Isbell *et al.* 2011, Tilman *et al.* 2014). Sin embargo, en bosques tropicales aún no hay un consenso claro sobre si la relación biodiversidad-funcionamiento del ecosistema se cumple. Además de esto, existe poca información sobre cuáles componentes de la biodiversidad podrían influenciar el funcionamiento de los bosques tropicales (Tuck *et al.* 2016).

Por ejemplo, la acumulación de biomasa arriba del suelo es un proceso importante que ocurre en los ecosistemas tropicales, ya que este proceso ecológico está relacionado con ciclos biogeoquímicos y de regulación del clima del planeta (Ruiz-Jaen y Potvin 2011). Algunos estudios reportan que la diversidad taxonómica favorece la acumulación de biomasa arriba del suelo de bosques tropicales (Poorter *et al.* 2015, 2017, van der Sande *et al.* 2017), debido a que los mecanismos de complementariedad de nicho y efecto de selección podrían verse favorecidos por la diversidad taxonómica. Una alta diversidad taxonómica favorecería la complementariedad de nicho ya que existiría una mayor cantidad de especies capaces de adquirir mayor cantidad de recursos, incrementando así la acumulación de biomasa.

Por otra parte, una alta diversidad taxonómica también podría permitir que sean incluidas en una comunidad una mayor cantidad de especies con alta capacidad de acumular biomasa (efecto de selección, González y Loreau 2009, Poorter *et al.* 2015). Contrario a esto, otros estudios proponen que en bosques tropicales, más bien son las características funcionales de las especies, y no la diversidad taxonómica, las que favorecen la acumulación de biomasa arriba del suelo (Díaz y Cabido 2001, de Bello *et al.* 2010, Finegan *et al.* 2015, Prado-Junior *et al.* 2016, Poorter *et al.* 2017).

En este sentido, el uso de la riqueza o diversidad taxonómica podría muchas veces no ser útil para estudiar la resiliencia y el funcionamiento de los bosques tropicales (Mori *et al.* 2013, Sakschewski *et al.* 2016, Sullivan *et al.* 2017). Diversos estudios han evaluado la relación de la diversidad funcional con procesos ecológicos (ej. Carreño-Rocabado *et al.* 2012, Finegan *et al.* 2015, Prado-Junior *et al.* 2016). Estos apuntan hacia el uso de una perspectiva de ecología funcional para el estudio de bosques tropicales (Mori *et al.* 2013).

La diversidad funcional se define como el valor, rango, distribución y abundancia relativa de los rasgos funcionales de un organismo en un ecosistema (Díaz *et al.* 2011). Este paradigma informa sobre cómo los ecosistemas responden ante cambios ambientales (Cadotte *et al.* 2011, Carreño-Rocabado *et al.* 2012, Lohbeck *et al.* 2012), así como también acerca de los efectos que

tienen las especies sobre los procesos que ocurren en los ecosistemas. Por ejemplo, si se encontrara que la densidad de madera de la mayoría de las especies arbóreas en un bosque tropical es alta, se podría decir que este bosque tiene alta capacidadⁱ de almacenamiento de carbono. Esto haría que los procesos biogeoquímicos que ocurren dentro del ecosistema sean diferentes en comparación a bosques con árboles de densidad de madera baja (Chave *et al.* 2009).

Dentro del paradigma de diversidad funcional, los rasgos funcionales pueden ser divididos en dos categorías: rasgos funcionales de efecto, los cuales determinan cómo las especies afectan los procesos ecosistémicos, y rasgos funcionales de respuesta, los cuales determinan la capacidad de respuesta de las especies ante cambios en las condiciones ambientales (Lavorel y Garnier 2002). Es por esto que la diversidad funcional, y en específico dos componentes de esta (diversidad funcional de respuestas y redundancia funcional), podrían jugar un rol importante sobre la resiliencia de bosques maduros tropicales (Elmqvist *et al.* 2003, Laliberté *et al.* 2010, Mori *et al.* 2013, Correia *et al.* 2018).

4.4. Diversidad funcional de respuestas y redundancia funcional

La resiliencia de los bosques tropicales podría depender de la habilidad de los grupos funcionales de reorganizarse después de que algún disturbio los afecta. En sitios diversos esta habilidad de reorganización podría estar determinada por el grado de redundancia y la diversidad funcional de respuestas (Naeem 1998, Laliberté *et al.* 2010, Correia *et al.* 2018).

La diversidad funcional de respuestas (DFR) se define como la variabilidad de las respuestas de las especies ante los cambios ambientales (Bhaskar *et al.* 2017), mientras que la redundancia funcional (RFR) se refiere a las especies que llevan a cabo una misma función dentro de un ecosistema (Craven *et al.* 2016).

La diversidad funcional de respuestas y la redundancia funcional podrían crear un efecto de aseguramiento (Yachi y Loreau 1999, Gonzalez y Loreau 2009, Mori *et al.* 2017), debido a que al existir especies que responden de manera diferenciada ante disturbios y especies que llevan a cabo un mismo proceso ecológico, se evita que un proceso ecosistémico se degrade de manera irreversible, favoreciendo una recuperación de manera más rápida en comparación a bosques en donde la diversidad funcional de respuestas y la redundancia funcional son bajas (Folke *et al.* 2004).

Mediante estos componentes de la biodiversidad, el funcionamiento de un bosque se estabiliza ya que se reducen las fluctuaciones de los procesos ecosistémicos a través del tiempo y el espacio (Pillar *et al.* 2013). Por ejemplo, si una especie dominante desaparece dentro del bosque, su lugar podría ser tomado por otra especie que no es dominante pero que es funcionalmente redundante y que responde de manera diferente a los disturbios. Esto compensaría la pérdida de la especie dominante y crearía un efecto de aseguramiento que evita que el proceso ecosistémico sea afectado de manera negativa (Mori *et al.* 2013). Esto implicaría que bosques con alta diversidad funcional de respuestas y alta redundancia funcional tengan mayor probabilidad de que los procesos que ocurren dentro no sean afectados por disturbios antropogénicos en comparación con bosques con baja diversidad funcional de respuestas y pocas redundancias.

4.5. Ejemplos donde DFR y la RFR son importantes para los procesos ecosistémicos

La diversidad funcional de respuestas y la redundancia funcional son importantes para la resiliencia. Sin embargo, existen pocos casos en donde se hayan estudiado el efecto de estas dos variables sobre los ecosistemas (Mori *et al.* 2013, Mori 2016).

El objetivo de esta sección es presentar tres casos, a modo de ejemplo, en diferentes tipos de ecosistemas en donde se ha encontrado que existe una relación positiva entre la diversidad funcional de respuestas y la resiliencia de los procesos ecosistémicos. En el primer caso se ejemplifica cómo la reducción de la diversidad funcional de respuestas afecta a los arrecifes de coral. En el segundo caso, se muestra cómo la redundancia funcional compensa la pérdida de especies claves en el ecosistema. Por último, se muestra cómo una alta diversidad funcional de respuestas puede crear un efecto de aseguramiento en un proceso ecosistémico.

4.5.1. Herbivoría en arrecifes de coral

Los herbívoros son importantes para el control de algas en los arrecifes de coral (Elmqvist *et al.* 2003). Sin la acción de los herbívoros, las algas podrían dominar el ecosistema, matando a los corales e impidiendo que el coral se reproduzca.

Años de sobrepesca han causado que la densidad de peces herbívoros en las playas de Jamaica haya disminuido, lo cual ha causado que el número de especies dentro del grupo funcional (herbívoros) sea menor.

La disminución en la cantidad de especies dentro del grupo funcional debido a la sobrepesca ha provocado que después de que un huracán golpea los arrecifes, el ecosistema sea infestado por algas. Esto se debe a que los peces herbívoros que quedan después de la sobrepesca no son tan resistentes a los huracanes como lo son los peces que son aprovechados, dejando desprotegidos a los corales después de que este fenómeno climático afecta estos ecosistemas.

Si la sobrepesca no hubiera disminuido la cantidad de peces herbívoros, el grupo funcional hubiera tenido mayor cantidad de especies, lo que hubiera aumentado su diversidad funcional de respuesta. Esto hubiera favorecido la resiliencia de los arrecifes de coral. por lo que, aunque muchos herbívoros hubieran desaparecido a causa del huracán, todavía hubieran quedado los peces que se hubieran encargado de que las algas no dominaran el arrecife (Elmqvist *et al.* 2003).

4.5.2. Plantas en pastizales

En un paisaje de sabana ubicado en Australia se midieron cinco rasgos funcionales en 22 especies presentes; estas especies se agruparon en grupos funcionales. Cada grupo presentaba una especie dominante y varias especies subordinadas, las cuales eran redundantes entre sí dentro de cada grupo funcional.

Al comparar dos sitios con la misma composición de especies pero bajo distintos tratamientos (uno con pastoreo y otro sin pastoreo), Walker *et al.* (1999) encontraron que las especies dominantes en el sitio con pastoreo fueron completamente eliminadas. Sin embargo, las especies subordinadas que sobrevivieron, tomaron el hábitat que dejaron las especies dominantes, compensando así la pérdida de las especies.

En este estudio se aduce que aunque las especies subordinadas quedan relegadas por las especies dominantes, estas son de suma importancia para que los procesos ecosistémicos no sean afectados, ya que las especies subordinadas le confieren resiliencia a estos ecosistemas.

4.5.3. Dispersión de semillas en bosques tropicales

En los bosques de Samoa, muchos árboles producen frutos que son dispersados por dos especies de murciélagos y por tres especies de aves (Elmqvist *et al.* 2003). Estas presentan un solapamiento de aproximadamente 80% en el uso de los frutos de las especies arbóreas para su alimentación.

Todas las especies de frugívoros presentan repuestas diferentes ante disturbios como ciclones. Por ejemplo, mientras que las aves presentan alta vulnerabilidad ante este tipo de disturbios (altas tasas de mortalidad), los murciélagos no se ven afectados. Esta diferenciación en la respuesta hacia los ciclones les otorga gran resiliencia al proceso ecosistémico de dispersión de semillas debido a que aunque las especies de aves sean completamente eliminadas después del disturbio, siempre va a existir alguna especie (en este caso murciélagos), que lleve a cabo la función de dispersión de frutos.

Como se puede observar en los tres ejemplos anteriores, los procesos dentro de los bosques podrían ser beneficiados tanto por la redundancia funcional como por la diversidad funcional de respuestas de las especies. Esto dos mecanismos podrían promover la resiliencia de los procesos ecosistémicos ante los disturbios antropogénicos (Elmqvist *et al.* 2003).

4.6. Estadística bayesiana

El paradigma bayesiano es una rama de la estadística que ha avanzado en los últimos años gracias al aumento del poder computacional (Ghazoul y McAllister 2003). Mediante la estadística bayesiana se facilita la comunicación de resultados científicos, ya que este paradigma hace uso de las probabilidades para cuantificar el grado de incertidumbre de que una hipótesis sea cierta.

El teorema bayesiano se puede definir como:

$$P(\text{Hipótesis}|\text{Datos}) = \frac{P(\text{Datos}|\text{Hipótesis}) * P(\text{Hipótesis})}{P(\text{Data})}$$

en donde $P(\text{Hipótesis}|\text{Datos})$ es la probabilidad posterior y representa la probabilidad de que una hipótesis sea cierta dado un conjunto de datos; $P(\text{Datos}|\text{Hipótesis})$ es el *likelihood* o probabilidad de observar un conjunto de datos dado que una hipótesis sea cierta; $P(\text{Hipótesis})$ es la distribución *prior* o información que existe acerca de la hipótesis y por último, $P(\text{Data})$ representa una constante de normalización la cual tiene función de mantener en el rango de 0 a 1 a la distribución posterior (Ellison 2004).

La principal ventaja de la estadística bayesiana es que facilita la comunicación de los resultados, ya que estos, al darse en términos probabilísticos, son más intuitivos y accesibles, lo cual favorece tanto al sector académico como al de tomadores de decisiones (Clark 2005).

5. Resultados generales

- Se encontró que el espacio es el principal factor que determina la variación de la redundancia, el número de especies y la diversidad funcional de respuestas del dosel superior de los bosques maduros de la zona norte de Costa Rica.

- Existe una correlación negativa entre la redundancia funcional de respuestas y el número de especies de las parcelas ubicadas en los bosques maduros de la zona norte de Costa Rica.
- Existe una correlación negativa entre la diversidad y la redundancia funcional de respuestas de las especies del dosel superior de los bosques maduros.

6. Conclusión general

La medición de la redundancia y la diversidad funcional de respuesta en los bosques tropicales, y la determinación de su relación con métricas de resiliencia, son temas incipientes. En el presente trabajo para medir estas métricas, se combinan rasgos de biología reproductiva (sistema sexual y agente de polinización), rasgos ligados más directamente a la regeneración (dispersión de semillas y capacidad de rebrote) y un rasgo clave ligado a la productividad de bosques en proceso de regeneración, la fijación del N, todos para especies de árbol y palmas de dosel superior. Los resultados de la aplicación de este concepto de diversidad funcional de respuesta, sugieren que el concepto puede arrojar correlaciones ecológicamente coherentes entre métricas y detectar patrones espaciales interpretables de DFR a través de un paisaje.

7. Literatura citada

- Aide, T; Clark, M; Grau, H; López-Carr, D; Levy, M; Redo, D; Bonilla-Moheno, M; Riner, G; Andrade-Núñez, M; Muñiz, M. 2012. Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001 – 2010). *Biotropica* 45(2):262-271.
- Allen, CR; Angeler, DG; Cumming, GS; Folke, C; Twidwell, D; Uden, DR. 2016. Quantifying spatial resilience. *Journal of Applied Ecology* 53(3):625-635.
- Anderegg, WRL; Konings, AG; Trugman, AT; Yu, K; Bowling, DR; Karp, D; Pacala, S; Sperry, JS; Sulman, B. 2018. Hydraulic diversity of forests regulates ecosystem resilience during drought. *Science*:In review.
- Balvanera, P; Pfisterer, AB; Buchmann, N; He, JS; Nakashizuka, T; Raffaelli, D; Schmid, B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9(10):1146-1156.
- de Bello, F; Lavorel, S; Díaz, S; Harrington, R; Cornelissen, JHC; Bardgett, RD; Berg, MP; Cipriotti, P; Feld, CK; Hering, D; da Silva, PM; 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(10):2873-2893.
- Bhaskar, R; Arreola, F; Mora, F; Martínez-Yrizar, A; Martínez-Ramos, M; Balvanera, P. 2017. Response diversity and resilience to extreme events in tropical dry secondary forests. *Forest Ecology and Management* 426:61-71
- Biggs, R; Schlüter, M; Biggs, D; Bohensky, EL; BurnSilver, S; Cundill, G; Dakos, V; Daw, TM; Evans, LS; Kotschy, K; Leitch, AM; Meek, C; Quinlan, A; Raudsepp-Hearne, C; Robards, MD; Schoon, ML; Schultz, L; West, PC. 2012. Toward Principles for Enhancing the Resilience of Ecosystem Services. *Annual Review of Environment and Resources* 37:421-448.
- Bongers, F; Chazdon, R; Poorter, L; Peña-Claros, M. 2015. The potential of secondary forests. *Science* 348(6235):642–643.
- Brinck, K; Fischer, R; Groeneveld, J; Lehmann, S; Dantas De Paula, M; Pütz, S; Sexton, JO; Song, D; Huth, A. 2017. High resolution analysis of tropical forest fragmentation and its impact on the global carbon cycle. *Nature Communications* 8:14855.
- Cadotte, MW; Carscadden, K; Mirotchnick, N. 2011. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48(5):1079–1087.
- Cardinale, BJ; Matulich, KL; Hooper, DU; Byrnes, JE; Duffy, E; Gamfeldt, L; Balvanera, P; O'Connor, MI; González, A. 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany* 98(3):572–592.
- Carreño-Rocabado, G; Peña-Claros, M; Bongers, F; Alarcón, A; Licona, JC; Poorter, L. 2012. Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. *Journal of Ecology* 100(6):1453–1463.
- Chave, J; Coomes, D; Jansen, S; Lewis, S. L; Swenson, N. G; Zanne, A. E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters*, 12(4):351-366.

- Chazdon, RL; Broadbent, EN; Rozendaal, DMA; Bongers, F; Almeida Zambrano, AM; Mitchell Aide, T; Balvanera, P; Becknell, JM; Boukili, V; Brancalion, PHS; Craven, D; Almeida-Cortez, JS; Cabral, GAL; de Jong, B; Denslow, JS; Dent, DH; DeWalt, SJ; Dupuy, JM; Durán, SM; Espírito-Santo, MM; Fandino, MC; César, RG; Hall, JS; Hernández-Stefanoni, JL; Jakovac, CC; Junqueira, AB; Kennard, D; Letcher, SG; Lohbeck, M; Martínez-Ramos, M; Massoca, P; Meave, JA; Mesquita, R; Mora, F; Muñoz, R; Muscarella, R; Nunes, YRF; Ochoa-Gaona, S; Orihuela-Belmonte, E; Peña-Claros, M; Pérez-García, EA; Piotto, P; Powers, JS; Rodríguez-Velázquez, J; Romero-Pérez, IE; Ruíz, J; Saldarriaga, JG; Sanchez-Azofeifa, A; Schwartz, NB; Steininger, MK; Swenson, NG; Uriarte, M; van Breugel, M; van der Wal, H; Veloso, MDM; Vester, H; Vieira, ICG; Vizcarra Bentos, T; Bruce Williamson, B; Poorter, L. 2016. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Science Advances* 2(5):e1501639.
- Clark, JS. 2005. Why environmental scientists are becoming Bayesians. *Ecology Letters* 8(1):2–14.
- Correia, DLP; Raulier, F; Bouchard, M; Filotas, É. 2018. Response diversity, functional redundancy, and post-logging productivity in northern temperate and boreal forests. *Ecological Applications* 28(5):1282-1291.
- Craven, D; Filotas, E; Angers, VA; Messier, C. 2016. Evaluating resilience of tree communities in fragmented landscapes: Linking functional response diversity with landscape connectivity. *Diversity and Distributions* 22(5):505–518.
- Díaz, S; Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16(11):646–655.
- Ellison, AM. 2004. Bayesian inference in ecology. *Ecology Letters* 7(6):509–520.
- Elmqvist, T; Folke, C; Nyström, M; Peterson, G; Bengtsson, J; Walker, B; Norberg, J. 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1(9):488–494.
- Engelbrecht, BMJ; Comita, LS; Condit, R; Kursar, TA; Tyree, MT; Turner, BL; Hubbell, SP. 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447(7140):80–82.
- Finegan, B; Peña-Claros, M; de Oliveira, A; Ascarrunz, N; Bret-Harte, MS; Carreño-Rocabado, G; Casanoves, F; Díaz, S; Eguiguren Velepucha, P; Fernandez, F; Licona, JC; Lorenzo, L; Salgado Negret, B; Vaz, M; Poorter, L. 2015. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology* 103(1):191–201.
- Folke, C. 2016. Resilience (Republished). *Ecology & Society* 21(4):44.
- Folke, C; Carpenter, S; Walker, B; Scheffer, M; Elmqvist, T; Gunderson, L; Holling, CS. 2004. Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management. (online). *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35(1):557–581.
- Ghazoul, J; McAllister, M. 2003. Communicating complexity and uncertainty in decision making contexts: Bayesian approaches to forest research. *International Forestry Review* 5(1):9–19.

- González, A; Loreau, M. 2009. The Causes and Consequences of Compensatory Dynamics in Ecological Communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40(1):393–414.
- Hodgson, D; McDonald, JL; Hosken, DJ. 2015. What do you mean, “resilient”? *Trends in Ecology and Evolution* 30(9):503–506.
- Holling, CS. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:1-23.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2013: Annex I: Atlas of Global and Regional Climate Projections(van Oldenborgh, G; Collins, M; Arblaster, J; Christensen, J; Marotzke, J; Power, S; Rummukainen, M; Zhou, T. 2013. Atlas of Global and Regional Climate Projections. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* :1311–1394.
- Isbell, F; Calcagno, V; Hector, A; Connolly, J; Harpole, WS; Reich, PB; Scherer-Lorenzen, M; Schmid, B; Tilman, D; Van Ruijven, J; Weigelt, A; Wilsey, BJ; Zavaleta, ES; Loreau, M. 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477(7363):199–202.
- Isbell, F; Craven, D; Connolly, J; Loreau, M; Schmid, B; Beierkuhnlein, C; Bezemer, TM; Bonin, C; Bruelheide, H; De Luca, E; Ebeling, A; Griffin, JN; Guo, Q; Hautier, Y; Hector, A; Jentsch, A; Kreyling, J; Lanta, V; Manning, P; Meyer, ST; Mori, AS; Naeem, S; Niklaus, PA; Polley, HW; Reich, PB; Roscher, C; Seabloom, EW; Smith, MD; Thakur, MP; Tilman, D; Tracy, BF; Van Der Putten, WH; Van Ruijven, J; Weigelt, A; Weisser, WW; Wilsey, B; Eisenhauer, N. 2015. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature* 526(7574):574–577.
- 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; Veski, PA; Mayfield, MM. 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters* 13(1):76–86.
- Larsen, TH; Williams, NM; Kremen, C. 2005. Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters* 8(5):538-547.
- Lavorel, S; Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits : revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16(5):545–556.
- Lohbeck, M; Bongers, F; Martinez-Ramos, M; Poorter, L. 2016. The importance of biodiversity and dominance for multiple ecosystem functions in a human. *Ecology* 97(10):2772–2779.
- Lohbeck, M; Poorter, L; Paz, H; Pla, L; van Breugel, M; Martínez-Ramos, M; Bongers, F. 2012. Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14(2):89–96.
- Lyra, A; Imbach, P; Rodríguez, D; Chou, SC; Georgiou, S; Garofolo, L. 2017. Projections of climate change impacts on central America tropical rainforest. *Climatic Change* 141(1):93–105.
- Malhi, Y; Aragao, LEOC; Galbraith, D; Huntingford, C; Fisher, R; Zelazowski, P; Sitch, S; McSweeney, C; Meir, P. 2009. Exploring the likelihood and mechanism of a climate-

- change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(49):20610–20615.
- Mori, AS. 2016. Resilience in the Studies of Biodiversity-Ecosystem Functioning. *Trends in Ecology and Evolution* 31(2):87–89.
- Mori, AS; Furukawa, T; Sasaki, T. 2013. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biological Reviews* 88(2):349–364.
- Mori, AS; Lertzman, KP; Gustafsson, L. 2017. Biodiversity and ecosystem services in forest ecosystems: a research agenda for applied forest ecology. *Journal of Applied Ecology* 54(1):12–27.
- Naeem, S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology* 12(1):39–45.
- Oliver, TH; Heard, MS; Isaac, NJB; Roy, DB; Procter, D; Eigenbrod, F; Freckleton, R; Hector, A; Orme, CDL; Petchey, OL; Proença, V; Raffaelli, D; Suttle, KB; Mace, GM; Martín-López, B; Woodcock, BA; Bullock, JM. 2015. Biodiversity and Resilience of Ecosystem Functions. *Trends in Ecology & Evolution* 30(11):673–684.
- Pimm, SL. 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307(5949):321–326.
- Pillar, VD; Blanco, CC; Müller, SC; Sosinski, EE; Joner, F; Duarte, LDS. 2013. Functional redundancy and stability in plant communities. *Journal of Vegetation Science* 24(5):963–974.
- Poorter, L; Bongers, F; Aide, TM; Almeyda Zambrano, AM; Balvanera, P; Becknell, JM; Boukili, V; Brancalion, PHS; Broadbent, EN; Chazdon, RL; Craven, D; De Almeida-Cortez, JS; Cabral, GAL; De Jong, BHJ; Denslow, JS; Dent, DH; DeWalt, SJ; Dupuy, JM; Durán, SM; Espírito-Santo, MM; Fandino, MC; César, RG; Hall, JS; Hernández-Stefanoni, JL; Jakovac, CC; Junqueira, AB; Kennard, D; Letcher, SG; Licona, JC; Lohbeck, M; Marín-Spiotta, E; Martínez-Ramos, M; Massoca, P; Meave, JA; Mesquita, R; Mora, F; Muñoz, R; Muscarella, R; Nunes, YRF; Ochoa-Gaona, S; De Oliveira, AA; Orihuela-Belmonte, E; Peña-Claros, M; Pérez-García, EA; Piotto, D; Powers, JS; Rodríguez-Velázquez, J; Romero-Pérez, IE; Ruíz, J; Saldarriaga, JG; Sanchez-Azofeifa, A; Schwartz, NB; Steininger, MK; Swenson, NG; Toledo, M; Uriarte, M; Van Breugel, M; Van Der Wal, H; Veloso, MDM; Vester, HFM; Vicentini, A; Vieira, ICG; Bentos, TV; Williamson, GB; Rozendaal, DMA. 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* 530(7589):211–214.
- Poorter, L; van der Sande, MT; Arets, EJMM; Ascarrunz, N; Enquist, B; Finegan, B; Licona, JC; Martínez-Ramos, M; Mazzei, L; Meave, JA; Muñoz, R; Nytch, CJ; de Oliveira, AA; Pérez-García, EA; Prado-Junior, J; Rodríguez-Velázquez, J; Ruschel, AR; Salgado-Negret, B; Schiavini, I; Swenson, NG; Tenorio, EA; Thompson, J; Toledo, M; Uriarte, M; Hout, P van der; Zimmerman, JK; Peña-Claros, M. 2017. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. *Global Ecology and Biogeography* 26(12):1423–1434.
- Poorter, L; van der Sande, MT; Thompson, J; Arets, EJMM; Alarcón, A; Álvarez-Sánchez, J; Ascarrunz, N; Balvanera, P; Barajas-Guzmán, G; Boit, A; Bongers, F; Carvalho, FA; Casanoves, F; Cornejo-Tenorio, G; Costa, FRC; de Castilho, C V.; Duivenvoorden, JF; Dutrieux, LP; Enquist, BJ; Fernández-Méndez, F; Finegan, B; Gormley, LHL; Healey, JR; Hoosbeek, MR; Ibarra-Manríquez, G; Junqueira, AB; Levis, C; Licona, JC; Lisboa, LS;

- Magnusson, WE; Martínez-Ramos, M; Martínez-Yrizar, A; Martorano, LG; Maskell, LC; Mazzei, L; Meave, JA; Mora, F; Muñoz, R; Nytch, C; Pansonato, MP; Parr, TW; Paz, H; Pérez-García, EA; Rentería, LY; Rodríguez-Velazquez, J; Rozendaal, DMA; Ruschel, AR; Sakschewski, B; Salgado-Negret, B; Schiatti, J; Simões, M; Sinclair, FL; Souza, PF; Souza, FC; Stropp, J; ter Steege, H; Swenson, NG; Thonicke, K; Toledo, M; Uriarte, M; van der Hout, P; Walker, P; Zamora, N; Peña-Claros, M. 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography* 24(11):1314–1328.
- Prado-Junior, JA; Schiavini, I; Vale, VS; Arantes, CS; van der Sande, MT; Lohbeck, M; Poorter, L. 2016. Conservative species drive biomass productivity in tropical dry forests. *Journal of Ecology* 104(3):817–827.
- Roopsind, A; Caughlin, TT; van der Hout, P; Arets, E; Putz, FE. 2018. Trade-offs between carbon stocks and timber recovery in tropical forests are mediated by logging intensity. *Global Change Biology* 24(7):2862–2874.
- Ruiz-Jaen, MC; Potvin, C. 2011. Can we predict carbon stocks in tropical ecosystems from tree diversity? Comparing species and functional diversity in a plantation and a natural forest. *New Phytologist* 189(4):978–987.
- Sakschewski, B; Von Bloh, W; Boit, A; Poorter, L; Peña-Claros, M; Heinke, J; Joshi, J; Thonicke, K. 2016. Resilience of Amazon forests emerges from plant trait diversity. *Nature Climate Change* 6(11):1032–1036.
- Van der Sande, MT; Arets, EJMM; Peña-Claros, M; De Avila, AL; Roopsind, A; Mazzei, L; Ascarrunz, N; Finegan, B; Alarcón, A; Cáceres-Siani, Y; Licona, JC; Ruschel, A; Toledo, M; Poorter, L. 2016. Old-growth Neotropical forests are shifting in species and trait composition. *Ecological Monographs* 86(2):228–243.
- Van der Sande, MT; Poorter, L; Kooistra, L; Balvanera, P; Thonicke, K; Thompson, J; Arets, EJMM; Garcia Alaniz, N; Jones, L; Mora, F; Mwampamba, TH; Parr, T; Peña-Claros, M. 2017. Biodiversity in species, traits, and structure determines carbon stocks and uptake in tropical forests. *Biotropica* 49(5):593–603.
- Standish, RJ; Hobbs, RJ; Mayfield, MM; Bestelmeyer, BT; Suding, KN; Battaglia, LL; Eviner, V; Hawkes, C V.; Temperton, VM; Cramer, VA; Harris, JA; Funk, JL; Thomas, PA. 2014. Resilience in ecology: Abstraction, distraction, or where the action is? *Biological Conservation* 177:43–51.
- Sullivan, MJP; Talbot, J; Lewis, SL; Phillips, OL; Qie, L; Begne, SK; Chave, J; Cuni-Sanchez, A; Hubau, W; Lopez-Gonzalez, G; Miles, L; Monteagudo-Mendoza, A; Sonké, B; Sunderland, T; Ter Steege, H; White, LJT; Affum-Baffoe, K; Aiba, SI; De Almeida, EC; De Oliveira, EA; Alvarez-Loayza, P; Dávila, EÁ; Andrade, A; Aragão, LEOC; Ashton, P; Aymard, GA; Baker, TR; Balinga, M; Banin, LF; Baraloto, C; Bastin, JF; Berry, N; Bogaert, J; Bonal, D; Bongers, F; Brienen, R; Camargo, JLC; Cerón, C; Moscoso, VC; Chezeaux, E; Clark, CJ; Pacheco, AC; Comiskey, JA; Valverde, FC; Coronado, ENH; Dargie, G; Davies, SJ; De Canniere, C; Djuikouo, MN; Doucet, JL; Erwin, TL; Espejo, JS; Ewango, CEN; Fauset, S; Feldpausch, TR; Herrera, R; Gilpin, M; Gloor, E; Hall, JS; Harris, DJ; Hart, TB; Kartawinata, K; Kho, LK; Kitayama, K; Laurance, SGW; Laurance, WF; Leal, ME; Lovejoy, T; Lovett, JC; Lukasu, FM; Makana, JR; Malhi, Y; Maracahipes, L; Marimon, BS;

- Junior, BHM; Marshall, AR; Morandi, PS; Mukendi, JT; Mukinzi, J; Nilus, R; Vargas, PN; Camacho, NCP; Pardo, G; Peña-Claros, M; Pétronelli, P; Pickavance, GC; Poulsen, AD; Poulsen, JR; Primack, RB; Priyadi, H; Quesada, CA; Reitsma, J; Réjou-Méchain, M; Restrepo, Z; Rutishauser, E; Salim, KA; Salomão, RP; Samsodin, I; Sheil, D; Sierra, R; Silveira, M; Slik, JWF; Steel, L; Taedoumg, H; Tan, S; Terborgh, JW; Thomas, SC; Toledo, M; Umunay, PM; Gamarra, LV; Vieira, ICG; Vos, VA; Wang, O; Willcock, S; Zemagho, L. 2017. Diversity and carbon storage across the tropical forest biome. *Scientific Reports* 7(2017):39102.
- De Sy, V; Herold, M; Achard, F; Beuchle, R; Clevers, J; Lindquist, E; Verchot, L. 2015. Land use patterns and related carbon losses following deforestation in South America. *Environmental Research Letters* 10:1–15.
- Tilman, D; Isbell, F; Cowles, JM. 2014. Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45(1):471–493.
- Tilman, D; Reich, PB; Knops, J; Wedin, D; Mielke, T; Lehman, C; Tilman, D; Reich, PB; Knops, J; Wedin, D; Mielke, T; Lehman, C. 2001. Diversity and Productivity in a Long-Term Grassland Experiment *Science* 294(5543):843–845.
- Tuck, SL; Brien, MJO; Philipson, CD; Saner, P; Tanadini, M; Dzulkifli, D; Godfray, HCJ; Godoong, E; Nilus, R; Ong, RC; Schmid, B; Sinun, W; Snaddon, JL; Snoep, M; Tangki, H; Tay, J; Ulok, P; Wai, YS; Weilenmann, M; Reynolds, G; Hector, A. 2016. The value of biodiversity for the functioning of tropical forests: insurance effects during the first decade of the Sabah biodiversity experiment. *Proc Biol Sci* 283(1844):20161451.
- 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(2):95–113.
- Yachi, S; Loreau, M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96(4):1463–1468.
- Yguel, B; Jactel, H; Pearse, IS; Moen, D; Winter, M; Hortal, J; Helmus, MR; Kühn, I; Pavoine, S; Purschke, O; Weiher, E; Violle, C; Ozinga, W; Brändle, M; Bartish, I; Prinzing, A. 2016. The Evolutionary Legacy of Diversification Predicts Ecosystem Function. *The American Naturalist* 188(4):398–410.

Artículo I
Diversidad funcional de respuestas y redundancia funcional en especies arbóreas del dosel superior en bosques lluviosos maduros de Costa Rica y su relación con variables ambientales y el espacio

Calderón-Morales Erick, Finegan Bryan, Chain-Guadarrama Adina, Casanoves Fernando

Resumen

La resiliencia de los bosques tropicales depende de la redundancia y la diversidad funcional de respuestas de la comunidad de especies que los conforman. En el presente trabajo evaluamos cómo las variables ambientales, el espacio y la densidad de especies se relacionan a nivel de paisaje con estos dos componentes de la diversidad funcional. Se utilizaron los rasgos de respuesta capacidad de rebrote, sistema sexual, agente dispersor, síndrome de polinización y potencial de fijación de nitrógeno. Estos rasgos fueron medidos en 257 especies de árboles y palmas del dosel superior ubicadas en 127 parcelas de bosques maduros del norte de Costa Rica. Mediante modelos espaciales bayesianos se obtuvo que el espacio, representado por las coordenadas geográficas, es el factor más importante en determinar la redundancia funcional de respuestas. Mientras que para la diversidad funcional de respuestas se encontró que el espacio, junto a las características de suelo, son los factores más importantes. A su vez se obtuvo que la densidad de especies se relaciona de manera positiva con la redundancia funcional pero no con la diversidad funcional de respuestas. Por último se encontró que existe un *trade-off* entre redundancia funcional de respuestas y diversidad funcional de respuestas. Estos resultados podrían indicar que la resiliencia de los bosques tropicales lluviosos del norte de Costa Rica varía a través del paisaje y que depende más de su redundancia que de su diversidad funcional de respuestas. Este resultado podría tener consecuencias sobre las estrategias de manejo y conservación a tomar ante futuros disturbios antropogénicos que afecten los bosques tropicales.

Abstract

Functional response diversity (FRD) and Functional redundancy (FR) are key components of tropical forest resilience. Here we evaluated how environmental variables, space and species density relate to FRD and FR at the landscape level. For this we used the response traits: resprout capacity, sexual system, dispersal agent, pollination syndrome and potential nitrogen fixation measured in 257 canopy tree and palm species from 127 plots located in mature forests in the north of Costa Rica. With spatial Bayesian models we found that space (measured as the geographic coordinates of every plot) is the main factor determining FR. For FRD, we found that space and soil characteristics are the most important factors. Also we found a significant positive relationship between species density and FR. Finally, we found a tradeoff between FR and FRD. These results could indicate that the resilience of the mature tropical forest of northern Costa Rica varies across the landscape and this resilience depends more on FR than FRD. These results could have consequences regarding management and conservation strategies in the face of future anthropogenic disturbances that may affect tropical forest.

1. Introducción

Las tasas de pérdida de especies se han elevado debido al cambio climático y los disturbios antropogénicos (Johnson *et al.* 2017). Se calcula que son 1000 veces mayores a las tasas de extinción naturales (De vos *et al.* 2015). La extinción local de especies podría causar una simplificación en la composición tanto taxonómica como funcional de los ecosistemas, lo que podría provocar que los procesos ecosistémicos se vuelvan vulnerables ante cambios ambientales inesperados (Cardinale *et al.* 2012, Reich *et al.* 2012).

La resiliencia se puede definir como la capacidad de un sistema de absorber un disturbio y continuar funcionando (Holling 1973). En bosques tropicales, la resiliencia podría depender de la rapidez con la que las especies reemplazan a las que desaparecen después de que algún disturbio las extingue a nivel local (Mori *et al.* 2017). En los bosques tropicales, esta recuperación dentro de los grupos funcionales podría depender de la cantidad de redundancia funcional de respuestas (RFR) y de la diversidad funcional de respuestas (DFR).

La redundancia funcional de respuestas se define como el número de especies que llevan a cabo una misma función dentro de un ecosistema (Naeem 1998). Esta se puede cuantificar tomando en cuenta las disimilitudes funcionales entre las especies presentes dentro de una comunidad (Ricotta *et al.* 2016). Mientras que la diversidad funcional de respuestas se define como la variabilidad de las respuestas de las especies ante los cambios ambientales (Bhaskar *et al.* 2017). Esta se puede cuantificar tomando en cuenta la distancia promedio entre las especies y su centroide (Pavoine y Bonsall 2011). De ser posible, una alta redundancia y una alta diversidad funcional de respuestas crearían un efecto de aseguramiento (Naeem 1998, Yachi y Loreau 1999), lo que a su vez podría favorecer la resiliencia de los bosques tropicales (Elmqvist *et al.* 2003).

Diversos estudios han evaluado el rol de la diversidad funcional de respuestas y la redundancia funcional en bosques templados (Craven *et al.* 2016, Correia *et al.* 2018) y pasturas (Pillar *et al.* 2013). En bosques templados Craven *et al.* (2016) utilizando los rasgos de respuesta altura máxima de los árboles, densidad de madera, tolerancia a la sequía y a la sombra, el peso de la semilla, el modo de reproducción y el tipo de agente dispersor evaluaron cómo la diversidad funcional de respuestas se relaciona con la resiliencia ecológica ante futuros disturbios en comunidades arbóreas de Canadá. Estos rasgos se asocian a cómo las especies responden a los cambios ambientales. Se encontró que a mayor diversidad funcional de respuestas, la composición funcional de los bosques bajo estudio muestra mayor resiliencia ante futuros disturbios antropogénicos. Por otra parte, Correia *et al.* (2018) utilizando los rasgos respuesta altura máxima de los árboles, tasa de crecimiento, densidad de madera, capacidad reproductiva vegetativa, peso de la semilla, tolerancia a la sombra y la capacidad de establecer banco de semillas, y los rasgos efecto fenología de las hojas, estrategia de adquisición de nutrientes, concentración foliar de nitrógeno y masa foliar por área, evaluaron cómo la diversidad de funcional de respuestas y la redundancia funcional predice la productividad de bosques después de que estos fueron aprovechados. Estos rasgos funcionales están asociados a la capacidad de regeneración, los cuales podrían indicar la habilidad de las especies a colonizar algún sitio después de algún disturbio. Se encontró que existe una relación negativa entre diversidad funcional de respuestas y la productividad del ecosistema. Por último, en el caso de sistemas de

pasturas Pillar *et al.* (2013), utilizado los rasgos efecto altura de las plantas, fuerza de rompimiento de la hoja, ancho y densidad de la hoja, máxima altura y cantidad de biomasa arriba del suelo evaluaron como el grado de redundancia funcional afecta la resiliencia de una comunidad después de un disturbio. Se encontró que un alto grado de redundancia funcional favorece la resiliencia de la pastura.

En bosques tropicales solo se han realizado dos investigaciones en donde se ha estudiado la importancia de la diversidad funcional de respuestas y la redundancia funcional. Por un lado, Laliberté *et al.* (2010) encontraron que la intensificación del uso de la tierra reduce la diversidad funcional de respuestas y la redundancia funcional y, por otro, Bhaskar *et al.* (2017) encontraron que existe una relación negativa entre la diversidad funcional de respuestas y las tasas de recuperación de biomasa después de que un huracán afectó los bosques secos secundarios ubicados en México.

Las tasas de mortalidad de árboles de mayor tamaño del dosel superior vienen incrementando (McDowell *et al.* 2018), debido a lo cual existe una alta incertidumbre sobre cómo estos podrían responder ante los cambios antropogénicos (Lindenmayer *et al.* 2012). Los rasgos funcionales de respuesta están correlacionados con la capacidad de las especies de responder y poder recuperarse, por lo que estos rasgos podrían influir en cómo las especies responden ante un disturbio (Díaz y Cabido 2001, Lavorel y Garnier 2002). En este estudio nos enfocamos en rasgos de respuesta reproductivos y rasgos de respuesta relacionados a la capacidad de recuperación de las especies de palmas y árboles del dosel superior de bosques maduros. Los rasgos de respuesta reproductivos son indicativos del flujo genético entre individuos (García *et al.* 2015), de la producción de semilla viable (Ne'Eman *et al.* 2010) y de la efectividad de la dispersión (Schupp *et al.* 2014); mientras que los rasgos de respuesta potencial de fijación de nitrógeno y capacidad de rebrote son indicativos de la rapidez con la que las especies dentro de un bosque podrían responder después de algún disturbio (Clarke *et al.* 2013, Batterman *et al.* 2013).

Teóricamente, el número de especies se relaciona de manera positiva con los procesos que ocurren dentro de los ecosistemas (Isbell *et al.* 2015). Sin embargo, en bosques tropicales maduros esto podría no cumplirse debido a que la acumulación de especies podría causar un efecto de saturación. Esto podría provocar que conforme se acumulen especies funcionalmente redundantes, la relación entre biodiversidad-procesos ecosistémicos desaparezca (Lasky *et al.* 2014).

Mediante correlaciones evaluaremos como la RFR y la DFR se relacionan con otros componentes de la biodiversidad. A su vez, mediante modelos espaciales bayesianos que toman en cuenta la autocorrelación de la RFR, DFR y el número de especies, pretendemos identificar los factores (clima, suelo y/o espacio), que determinan la variación espacial de estas variables dependientes. Por último, pretendemos modelar cómo se distribuyen estas variables a nivel de paisaje.

2. Materiales y métodos

2.1. Área de estudio

El área de estudio se ubica en la zona norte de Costa Rica, específicamente en el corredor biológico San Juan-La Selva. Esta se extiende desde las montañas de la Cordillera Volcánica Central, las cuales tienen una elevación máxima de 2881 msnm hasta las planicies del río San Juan. Las temperaturas medias van desde los 10,8°C hasta los 26,2°C y las precipitaciones medias anuales desde los 2134 mm hasta los 4932mm, existiendo una gradiente tanto de precipitación como de temperatura desde la costa hasta las montañas. El tipo de suelos predominante en el paisaje son los Ultisoles e Inceptisoles (Chain-Guadarrama *et al.* 2017).

El paisaje está compuesto por áreas de uso agropecuario, bosques secundarios y bosques maduros. Estos últimos se diferencian por su composición de especies y sus características edáficas en tres tipos de bosques maduros: dos tipos de bosques tropicales de bajura y un tipo de bosque de pie de monte de elevaciones mayores (Sesnie *et al.* 2009). Los dos tipos de bosque de bajura se caracterizan por una alta dominancia de *Pentaclethra macroloba*, diferenciándose entre sí por el incremento en abundancia de especies de la familia Vochysiaceae conforme se pasa a ambientes con precipitación más estacional (Sesnie *et al.* 2009). Los bosques maduros de la zona norte de Costa Rica se caracterizan en general por tener altas tasas de recambio (Finegan *et al.* 1999), altas tasas de crecimiento y altas concentraciones de nutrientes foliares, lo cual hace que sean particulares en comparación a otros bosques maduros neotropicales (Finegan *et al.* 2015).

Se trabajó en una red de parcelas (n=127) de 0,25 ha establecidas entre los 30-1200 msnm en bosques maduros ubicados en el corredor biológico San Juan-La Selva por Sesnie *et al.* (2009). Las distancias entre cada parcela van desde los 0,3 hasta los 61 km. En cada parcela se identificaron todos los árboles y palmas con un diámetro a la altura del pecho mayor a 30 cm y 10 cm respectivamente.

2.2. Muestreo de la vegetación y factores ambientales

En las 127 parcelas se registraron un total de 4801 individuos, de los cuales 1940 fueron especies de palmas y 2861 especies arbóreas. Se encontraron un total de 55 familias, 136 géneros y 257 especies.

Del total de especies, cuatro correspondieron a especies de palmas y 253 a especies de árboles; de estas últimas, 65 especies se identificaron a nivel de género (25%) y todas las demás a nivel de especie. Cabe destacar que del total de las 257 especies (Sesnie *et al.* 2009) sólo cinco (*Pentaclethra macroloba*, *Euterpe precatória*, *Iriartea deltoidea*, *Socratea exorrhiza* y *Welfia regia*), representaron el 57,4% del total de individuos encontrados, mientras que 132 especies (51%) tuvieron tres individuos o menos.

Además, en cada parcela Sesnie *et al.* (2009) midieron las propiedades químicas del suelo: pH, Ca, Mg, la acidez. Además, se determinaron la materia orgánica, el porcentaje de arena y de arcilla del suelo de cada parcela.

En cuanto a las variables climáticas, se utilizaron cinco predictores bioclimáticos: temperatura promedio anual (temp), temperatura mínima del mes más frío (tempmin), la precipitación promedio anual (prec), precipitación del mes más seco (precdriest), el coeficiente de variación de la precipitación (preccv) y la desviación estándar de la temperatura (tempstd). Todas estas variables son derivadas de datos interpolados de estaciones meteorológicas y

representan las condiciones climáticas promedio para el período 1950-2000, en una resolución de 1 km² (Hijmans *et al.* 2005). Todas las variables climáticas fueron descargadas del sitio web de WorldClim (www.worldclim.org).

2.3. Rasgos funcionales de respuesta

Se cuantificaron los rasgos funcionales de respuesta para todas las especies de árboles y palmas presentes en las 127 parcelas. Se caracterizaron los rasgos de respuesta síndrome de polinización, agente dispersor y sistema sexual floral (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013), utilizando las categorías de Chazdon *et al.* (2003) (Cuadro 1). Cuando no se encontró información sobre los rasgos de polinización, agente dispersor y sistema sexual en la literatura se recurrió al criterio de un experto para completar la información faltante. Para la capacidad potencial de fijación de nitrógeno se utilizaron los valores de las especies de la familia Fabaceae reportadas por Gei *et al.* (2018) y Menge y Chazdon (2016). Para dos especies (*Lecointea amazonica* y *Cynometra retusa*) no se pudo determinar si eran o no fijadoras; sin embargo, si se contemplaron en el análisis debido a que solo para este rasgo no se encontró información. Ya que no se encontró información reportada en la literatura sobre la capacidad de rebrote de especies tropicales (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013), se recurrió al criterio de un experto para determinar este rasgo en las especies seleccionadas para este estudio. Este rasgo se midió utilizando una escala de seis categorías definidas por Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013). La primera categoría es 0% y representa nula capacidad de rebrotar. La segunda es 20% y representa baja capacidad, 40% representa capacidad moderada, 60% una capacidad substancial, 80% capacidad alta y 100% capacidad muy alta de rebrote (Cuadro 1).

2.4. Cálculo de índices de diversidad funcional

Para la cuantificación de la RFR en cada una de las 127 parcelas se utilizó el índice propuesto por Ricotta *et al.* (2016). Este define a la redundancia funcional como:

$$R = \frac{D - Q}{D},$$

donde D es el índice de Simpson y Q representa el índice cuadrático de Rao. Para este índice se escalaron las distancias para que los valores estuvieran en un rango de entre 0 a 1. Esto se hizo dividiendo los valores de la matriz de distancia entre el valor máximo presente en la matriz. Este índice se calculó con el *software* libre R (R Core Team 2019) utilizando la rutina propuesta por Ricotta *et al.* (2016).

Para la cuantificación de la DFR, se midió la dispersión de las especies en el espacio funcional de los rasgos de respuesta con el índice FDis (Laliberté y Legendre 2010). Mientras que para la cuantificación de la homogeneidad de la distribución de las especies y sus abundancias en el espacio funcional se utilizó el índice FEve. Estos índices se calcularon utilizando el paquete FD del *software* R (Laliberté *et al.* 2014).

Para el cálculo de la matriz de distancia de cada índice se utilizó la distancia obtenida a partir de la similaridad de Gower, debido a que la distancia de Gower permite trabajar con mezcla de variables cuantitativas y cualitativas (Cuadro 1). Todos los índices antes mencionados fueron ponderados por la abundancia de cada especie.

2.5. Análisis estadístico

Con el fin de reducir la dimensionalidad en los datos climáticos y de suelo, y además evitar problemas de multicolinealidad entre las variables independientes, de forma previa al ajuste de los modelos se realizaron análisis de componentes principales (ACP). Se realizó un ACP con las variables climáticas: temp, tempmin, prec, precdriest, preccv y precstd (ACP clima), uno con las variables químicas y físicas de suelo: pH, Ca, Mg, la acidez del suelo, materia orgánica, el porcentaje de arena, y arcilla (ACP suelo) y un ACP con todas estas variables climáticas y de suelo junto a la elevación de cada parcela (ACP ambiental). De cada uno de los tres ACPs se extrajeron los ejes ortogonales para representar la variabilidad climática, del suelo y ambiental presente en el paisaje. Los valores de las parcelas sobre estos ejes se utilizaron como variables predictoras en los modelos espaciales bayesianos, descritos más adelante.

Cuadro 1: Rasgos funcionales de respuesta. PW = Polinización por viento, PI = Polinización por insectos, PVAR = Polinización por varios agentes, PMA = Polinización por mamíferos (principalmente murciélagos), DW = Dispersión por viento, DH = Dispersión por agua, DNV = Dispersión por animales no voladores, DV = Dispersión por animales voladores (aves y murciélagos), DVAR = Dispersión por varios agentes, DA = Dispersión por autocoria, D = Dioico, M = Monoico, H = Hermafrodita, P = Polígama.

Rasgo funcional	Unidades de medida o categorías	Indicador de:	Variable	Referencia
Capacidad de rebrote	%	Renovación del individuo	Discreta	(Pérez-Harguindeguy <i>et al.</i> 2013)
Síndrome de polinización	PW, PI, PVAR, PMA	Producción de semilla viable, flujo genético	Categórica	(García <i>et al.</i> 2015), (Ne'Eman <i>et al.</i> 2010)
Agente dispersor	DW, DH, DNV, DV, DVAR, DA	Efectividad de la dispersión	Categórica	(Schupp <i>et al.</i> 2014)
Potencial de fijación de nitrógeno	Si, No	Recuperación de biomasa	Categórica	(Batterman <i>et al.</i> 2013)
Sistema sexual	D, M, H, P	Producción de semillas viable, flujo genético	Categórica	(García <i>et al.</i> 2015), (Ne'Eman <i>et al.</i> 2010)

Para evaluar la correlación de la DFR y la RFR con el número de especies y con el índice FEve se realizaron pruebas de correlación de Pearson. A su vez, mediante modelos espaciales bayesianos se evaluó la relación de la DFR, la RFR y el número de especies con el espacio, el clima y el suelo. Se consideraron: modelos con los componentes principales provenientes de ACP de clima y el ACP de suelo junto a la variable de elevación, modelos con variables relacionadas al arreglo espacial de las parcelas (elevación, longitud, latitud), un modelo con los

componentes principales provenientes del ACP ambiental y un modelo escogiendo las mejores variables seleccionadas mediante una selección *backwards*.

Para determinar si el componente espacial es importante o no para las variables dependientes, se consideraron todos los modelos con y sin estructura de dependencia espacial. Previo al ajuste de los modelos todas las variables fueron estandarizadas.

Se modeló la correlación espacial utilizando *stochastic partial differential equations* (SPDE) asumiendo una correlación espacial de Matérn (Martins *et al.* 2013). Estos modelos SPDE son importantes para el ajuste de modelos gaussianos latentes (*Latent Gaussian models*) con componentes espaciales ya que permiten que los procedimientos sean eficientes cuando existen problemas con gran dimensionalidad en los datos (Opitz 2017). Además, mediante los SPDE se puede determinar los campos latentes (*Random latent field*). La obtención de estos campos permite conocer la estructura de dependencia espacial en los datos mediante la incorporación de autocorrelación espacial. A su vez, se asumió que el *random Gaussian field* es un *Gauss-Markov random field* (GMRF), esto permite que se simplifiquen los cálculos numéricos de la matriz de covarianza (Ledo *et al.* 2016). Para todos los modelos se utilizaron distribuciones a priori (*priors*) no informativas. Estos fueron implementados con el paquete R-INLA del *software* R (Lindgren y Rue 2015).

Para modelar cómo se distribuye espacialmente la DFR, RFR y el número de especies a través del paisaje se utilizará el modelo más verosímil y con mejor ajuste entre los modelos evaluados anteriormente. El modelo general de campos latentes de cómo se distribuye la DFR, RFR y el número de especies es descrito por:

$$n_i = \alpha + \sum \beta_i X_i + f(w) + \varepsilon_i$$

$$f(w) \sim \text{GMRF}(0, \Sigma)$$

donde n_i es el campo latente de la variable dependiente (RFR, DFR o número de especies) (*Random Gaussian Field*), α es la constante, β_i son las pendientes de las variables X_i , $f(w)$ es el efecto aleatorio espacialmente estructurado con una media 0 y una matriz de covarianza Σ y ε_i es el término de error aleatorio.

2.6. Selección de modelos

Debido a que el fin principal de los modelos es la predicción de la distribución espacial en el paisaje de la RFR y de la DFR, para la selección de modelos se utilizó el *Log Pseudo Marginal Likelihood* (LPML) que es una medida de validación cruzada que nos indica cuál es el modelo con mejor capacidad de predicción (Hooten y Hobbs 2015). A su vez, el LPML se complementó con el *Watanabe-Akaike Information Criterion* (WAIC) para la selección del mejor modelo. Del total de modelos, se eligieron aquellos que presentaron mayor verosimilitud y mejor ajuste para el WAIC y el LPML.

2.7. Validación de modelos mediante validación cruzada

Para los modelos seleccionados se obtuvieron los *Conditional Predictive Ordinate* (CPO) y los *Probability Integral Transform* (PIT), los cuales se utilizaron como indicadores de ajuste del

modelo. Primero se cuantificó la cantidad de fallas de cada uno de los valores de CPO y PIT. Un valor de 1 indica que el valor estimado del CPO o PIT es incorrecto por lo que no es confiable para la validación de modelos. Los modelos con fallas fueron descartados. Luego, de manera visual se buscó algún patrón en los valores de CPO y PIT. Por último, para evaluar el desempeño del modelo se obtuvieron 1000 muestras posteriores de los valores predichos, los que se compararon de manera visual con los valores observados de cada índice. Todos los análisis fueron realizados en el *software* libre R (R Core Team 2019).

3. Resultados

3.1. Rasgos funcionales de respuesta

El 57% de las 257 especies encontradas en las 127 parcelas presentaron como principal agente dispersor a animales voladores; el 84% tuvo síndrome de polinización por insectos, y el 72% de las especies presentó un sistema sexual hermafrodita. Por otra parte, el 72% de las especies tuvo baja capacidad de rebrotar, y solo el 16% de las especies tienen capacidad de fijar nitrógeno (Fig.1).

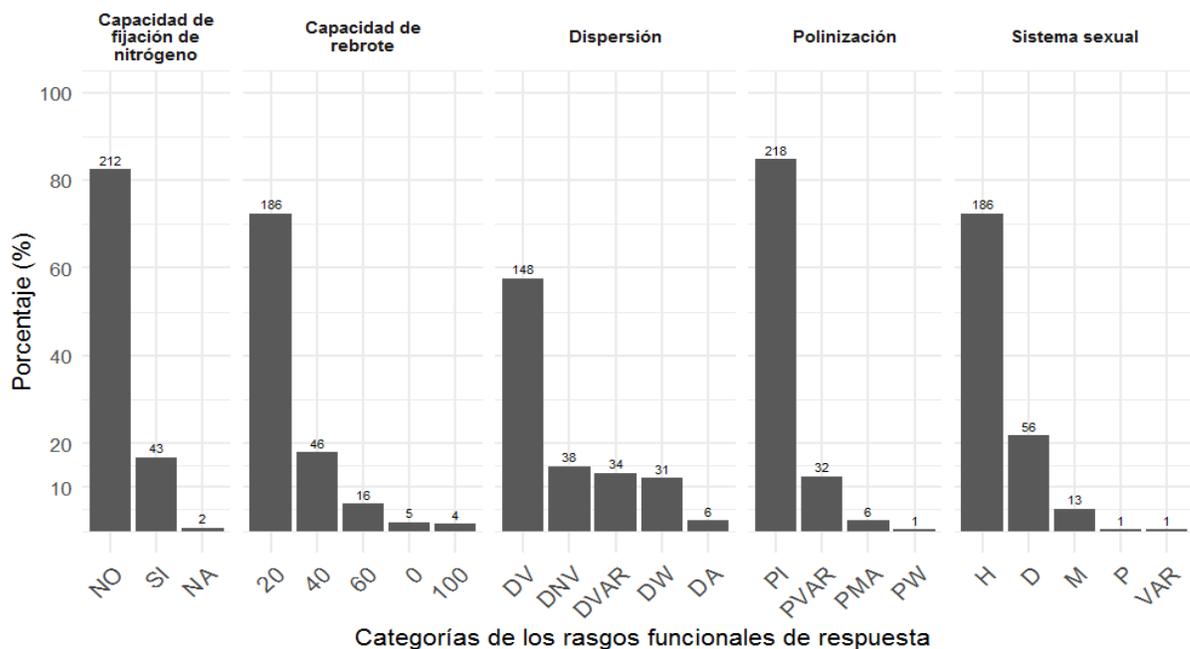


Fig. 1: Porcentaje (y número de especies) dentro de cada categoría de rasgos funcionales de respuesta asociados a la dispersión, fijación de nitrógeno, polinización, capacidad de rebrote y sistema sexual. PW = Polinización por viento, PI = Polinización por insectos, PVAR = Polinización por varias especies, PMA = Polinización por mamíferos, DW = Dispersión por viento, DH = Dispersión por agua, DNV = Dispersión por animales no voladores, DV = Dispersión por animales voladores, DVAR = Dispersión por varias especies, DA = Dispersión por autocoria, D = Dioico, M = Monoico, H = Hermafrodita, P = Polígama

3.2. Análisis de componentes principales

Para representar la variabilidad ambiental, del clima y del suelo se eligieron los tres primeros componentes principales (CPs) para cada uno de los tres análisis realizados, los cuales fueron utilizados posteriormente como variables predictoras en los modelos espaciales bayesianos. Los 3 primeros CPs representaron el 75% de la variabilidad explicada en los datos.

Para el ACP de clima (Anexo 1), los tres primeros CPs explicaron un total de 98,9% de la variabilidad. El CP 1 estuvo correlacionado de forma positiva con las variables temperatura mínima (tempmin) y la desviación estándar de la temperatura (tempstd), y de forma negativa con las variables prec y preccv. El CP 2 representó una gradiente de estacionalidad; estuvo correlacionado de manera positiva con el coeficiente de variación de la precipitación (preccv) y de forma negativa con la precipitación del mes más seco (precdriest). Por último, el CP 3 estuvo correlacionado de forma positiva con la precipitación (prec).

Para el ACP de suelo (Anexo 2), los tres primeros CPs explicaron un total 83,7% de la variabilidad de los datos. El CP 1 estuvo correlacionado de forma positiva con la variable Mg y de forma negativa con la acidez. El CP 2 estuvo correlacionado de forma positiva con el porcentaje de arena y de forma negativa con el porcentaje de arcilla. Mientras que el CP 3 estuvo correlacionado de forma positiva con la cantidad de fósforo en el suelo y de forma negativa con el pH.

Por último, para ACP ambiental (Anexo 3), los tres primeros CPs explican un total de 78,6% de la variabilidad. El CP 1 estuvo correlacionado de forma positiva con la variable tempstd y de forma negativa con la elevación. El CP 2 estuvo correlacionado de forma positiva con la variable Mg y de forma negativa con la acidez. Mientras que el CP 3 estuvo correlacionado de forma positiva con la variable precdriest y de forma negativa con la variable preccv.

3.3. Índices de RFR y DRF y correlaciones entre ellos

El índice de RFR tuvo un valor promedio de 0,54 (E.E = 0,0062), mientras que el de DRF tuvo una media de 0,26 (E.E = 0,003). Se encontró una correlación positiva entre RFR y número de especies ($R = 0,45$, $p < 0,0001$). Mientras que la DRF y el número de especies no estuvieron correlacionados ($R = -0,16$, $p = 0,079$, Fig. 2). Por otra parte, se encontró una correlación positiva entre DRF y FEve ($R = 0,29$, $p = 0,001$), mientras que para la RFR y FEve se encontró una correlación negativa ($R = -0,46$, $p < 0,0001$). Por último, se encontró una correlación negativa entre los índices de DRF y de RFR ($R = -0,85$, $p < 0,0001$, Fig.3).

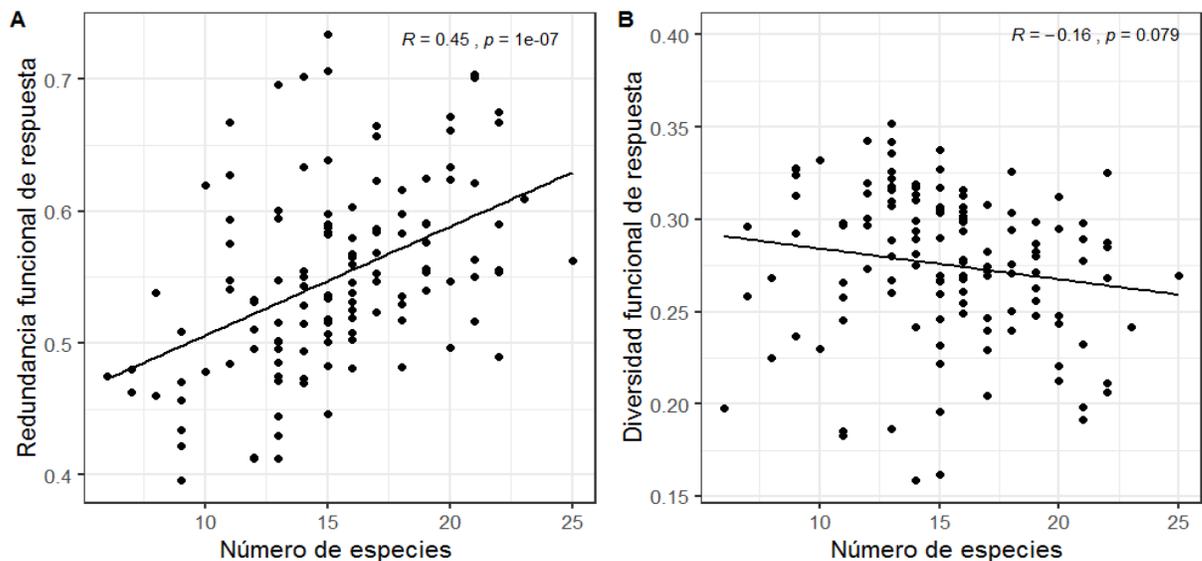


Fig. 2: Correlaciones de Pearson con el número de especies por parcela de 0,25 ha. A) Redundancia funcional de respuestas. B) Diversidad funcional de respuestas.

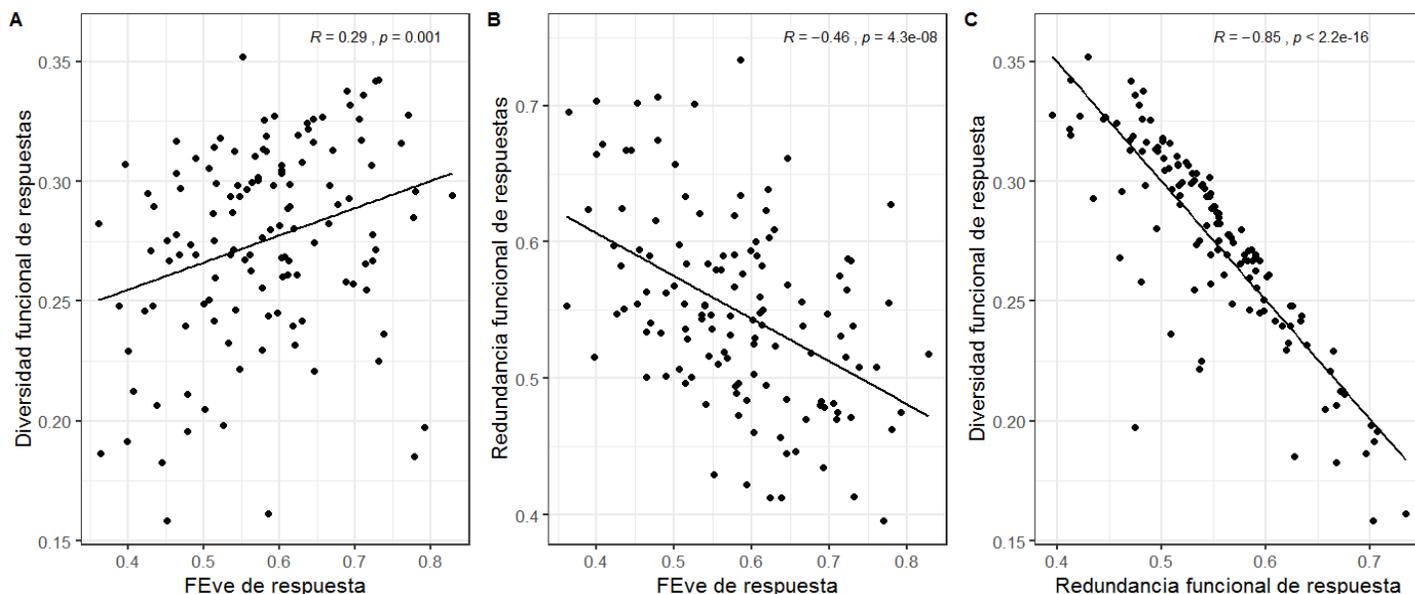


Fig. 3: Correlaciones de Pearson con laeuidad funcional. A) Diversidad funcional de respuestas. B) Redundancia funcional de respuestas. C) Relación entre redundancia y diversidad funcional de respuestas.

3.4. Relación de la RFR, DFR y el número de especies con variables ambientales y el espacio

Del total de modelos evaluados se eligieron aquellos que presentaron mayor verosimilitud y mejor ajuste para el WAIC y el LPML (Anexos). Para las variables dependientes de RFR y número de especies por parcela, los mejores modelos fueron los que tuvieron sólo la constante y el componente espacial. Por otra parte, el mejor modelo para la variable dependiente de DFR fue el que tuvo CP 1 y CP 2 de suelo y el componente espacial. Cabe destacar que a pesar de que existieron modelos con valores de ajuste mayores (Anexo 4, Anexo 5, Anexo 6), estos no fueron seleccionados ya que los valores de ajuste no cambian de manera considerable en comparación a los modelos seleccionados, los cuales fueron los más verosímiles.

3.5. Variación de la RFR, DFR y número de especies a través del paisaje

La variación de la RFR y número de especies muestran un patrón en el paisaje (Fig. 4). En las partes norte y sur del corredor se observan los mayores valores de RFR y del número de especies (Fig. 4A, 4B). Mientras que para la DFR se observa que los valores se distribuyen de manera más uniforme a través del paisaje, llevando a su valor mínimo en la parte norte (Fig. 4C). Basados en la desviación estándar se observó que todas las medias posteriores estimadas por los modelos tienen baja incertidumbre (Fig. 5).

4. Discusión

Ante la pérdida de especies causada por las actividades humanas actuales (Johnson *et al.* 2017), la RFR y la DFR podrían ser propiedades funcionales importantes para contrarrestar la simplificación de los ecosistemas (Reich *et al.* 2012), favoreciendo la resiliencia de los bosques tropicales ante la extinción local de especies (Yachi y Loreau 1999, Folke *et al.* 2004). Nuestros resultados indican que el espacio es el predictor más importante de la DFR y de la RFR. Por otra parte, se encontró una relación positiva entre densidad de especies y la RDF y no a la DFR y además se encontró que existe un *trade-off* entre la RFR y la DFR.

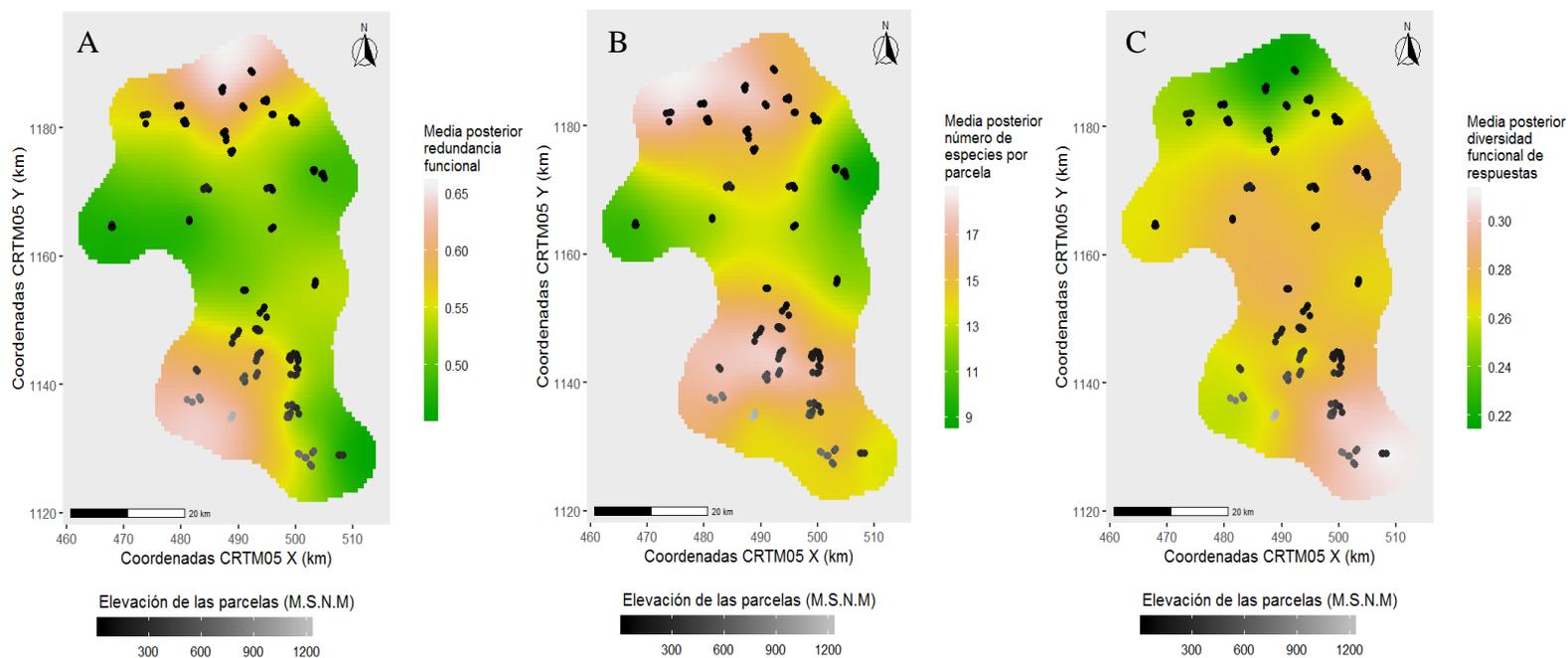


Fig. 4: Distribución de las variables dependientes a través del paisaje, los puntos muestran las posiciones de las parcelas. A. Media posterior para la redundancia funcional de respuesta, B. Media posterior para el número de especies por parcela, C. Media posterior para la diversidad funcional de respuestas. La escala representa el aumento en elevación de las parcelas.

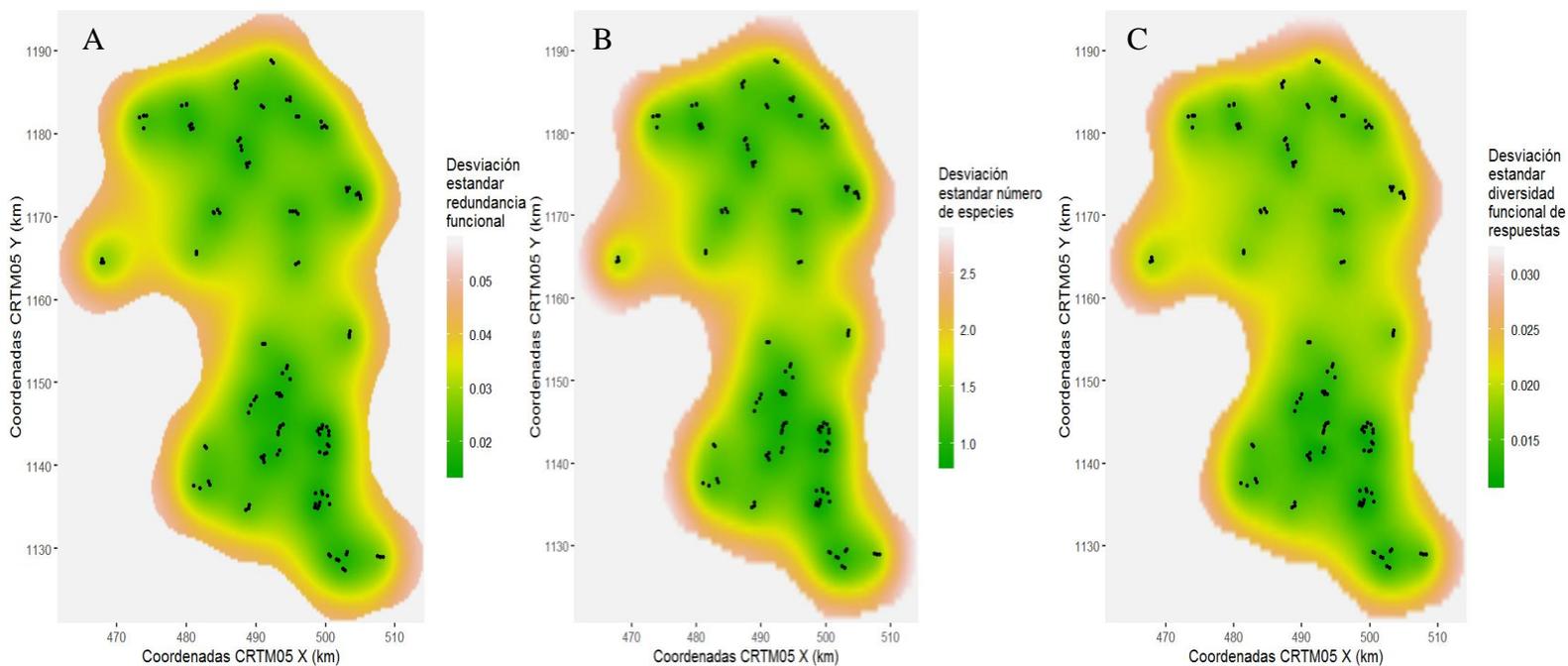


Fig. 5: Desviación estándar de las variables dependientes, los puntos muestran las posiciones de las parcelas A. Desviación estándar para la redundancia funcional de respuesta, B. Desviación estándar para el número de especies por parcela, C. Desviación estándar para la diversidad funcional de respuestas.

crecimiento y reclutamiento, causando que sean muy dinámicos en comparación a otros bosques maduros de la zona Neotropical (Finegan *et al.* 1999). Estas características hacen que estos bosques sean muy importantes debido a su alto potencia de fijación de carbono.

A nivel de dosel de bosques tropicales maduros, este es uno de los pocos estudios que evalúa cuales factores podrían influenciar la RFR y la DFR (García *et al.* 2015) y su relación con otros componentes de la biodiversidad. Nuestros resultados muestran que conforme aumenta la densidad de especies del estrato superior, la RFR aumenta, mientras que, la DFR no se correlaciona con la densidad de especies (Fig. 2). Este resultado contrasta con el reportado por Pillar *et al.* (2013), en el cual se encontró que en un ecosistema de pastura, conforme aumenta la diversidad de especies, la redundancia y la diversidad funcional también aumentan. Nuestros resultados podrían indicar que el grupo funcional conformado solo por especies de dosel superior tiende a ser redundante y no diverso en sus rasgos funcionales de respuesta. Esto podría deberse a que existe un efecto de saturación dentro de este grupo funcional (Lasky *et al.* 2014), en donde la probabilidad de agregar una especie con características diferentes a las demás decrece en función al aumento en el número de especies (Petchey y Gaston 2002). Lohbeck *et al.* (2012), usando rasgos de efecto afirman que la redundancia funcional podría tener un rol importante en bosques maduros, por lo que creemos que esto también ocurre a nivel de redundancia funcional de rasgos de respuesta.

Una alta diversidad funcional podría indicar que existe una mayor cantidad de especies con diferentes tipos de rasgos que les permitan responder de manera diferente ante los disturbios (Anderegg *et al.* 2018). Mientras que una alta redundancia funcional implicaría que exista una mayor cantidad de especies que cumplen una misma función creando un efecto de aseguramiento ante la extinción local de alguna especie (Naeem 1998). Ante esto, teóricamente se esperaría que los bosques con una alta diversidad y una alta redundancia funcional tuvieran una alta resiliencia (Mori *et al.* 2013, Isbell *et al.* 2015, Mori 2016). Los resultados de este estudio muestran que esto no se cumple. Nuestros datos indican que existe un *trade-off* entre ambos mecanismos de resiliencia (Fig. 3C), por lo que sitios con alta RFR tienen una baja DFR. Esto nos hace pensar que estos bosques maduros podrían tener una alta resiliencia, ya que la redundancia funcional es la que mantiene y recupera el funcionamiento de los ecosistemas ante condiciones ambientales cambiantes o ante eventos de disturbios (Walker 1992, Lohbeck *et al.* 2012). Sin embargo, una posible explicación de este resultado es que ambos índices de diversidad están correlacionados de antemano por lo que es necesaria más investigación que demuestre el posible mecanismo que determina esta correlación negativa entre RFR y DFR.

Los mejores modelos que describen la variación de la RFR y el número de especies en el paisaje son aquellos que incluyen solo el espacio (Anexo 4 y 5). En el caso de la DFR, se encontró que el mejor modelo que describe la variación en la DFR es aquel que incluye el espacio y las características físicas y químicas del suelo.

Estos resultados se podrían deber a que en sitios diversos, los efectos del hábitat sobre la comunidad podrían ser nulos o pequeños (Hubbell 2005, McFadden *et al.* 2019). Sin embargo, una limitante de nuestro estudio es que la cuantificación del espacio incluye los efectos del clima y del suelo, por lo que a futuro son necesarios análisis en donde se pueda cuantificar el efecto puro del espacio dejando por fuera las características ambientales (Legendre *et al.* 2005).

La variación en la RFR y el número de especies concuerdan con los tipos de bosque descritos por Sesnie *et al.* (2009). Existen dos zonas de alta RFR y número de especies en la parte norte y sur del paisaje (Figs. 4A y 4B). Estas zonas concuerdan con los bosques de *Qualea* ubicados en la parte norte (los cuales son dominados por esta y otras especies de la familia Vochysiaceae), y con los bosques de pie de monte en la parte sur. Cabe destacar que Sesnie *et al.* (2009) encontraron que las características espaciales no tenía un efecto significativo sobre la composición florística de estos bosques.

Los resultados anteriores nos sugieren que la limitación en la dispersión podría ser el principal proceso que determina la variación espacial de la RFR, el número de especies y la DFR. Sin embargo, podrían existir variaciones a nivel de escala local que no estamos tomando en cuenta y que podrían estar influenciando la estructura en nuestro paisaje (Hubbell 2005).

Ante las actuales presiones antropogénicas sobre los bosques tropicales se necesitan medidas urgentes que mitiguen la degradación y la pérdida de la biodiversidad de estos ecosistemas. Es por esto que son necesarios indicadores que muestren que tan resilientes pueden ser los bosques tropicales, con el fin de proponer estrategias que fomenten el buen manejo de los mismos bajo condiciones ambientales cambiantes (Allen *et al.* 2016).

La diversidad y la redundancia funcional podrían brindar un acercamiento al entendimiento del funcionamiento de los bosques tropicales. Estos dos componentes de la biodiversidad nos podrían permitir identificar si los bosques tienen el potencial de responder ante los futuros cambios ambientales, lo cual favorecería una mejor planificación de las estrategias de conservación que se deberían tomar para favorecer la adaptación de los bosques ante disturbios antrópicos y evitar así su posible degradación.

5. Referencias

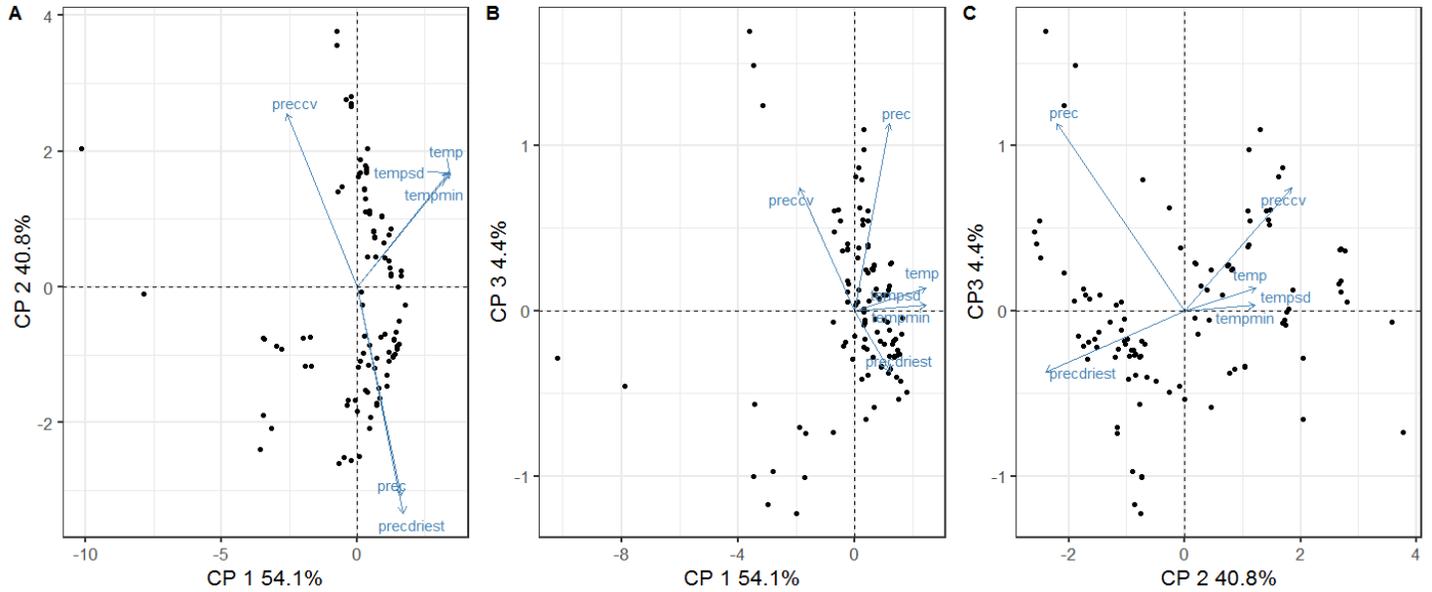
- Allen, CR; Angeler, DG; Cumming, GS; Folke, C; Twidwell, D; Uden, DR. 2016. Quantifying spatial resilience. *Journal of Applied Ecology* 53(3):625–635.
- Anderegg, WRL; Konings, AG; Trugman, AT; Yu, K; Bowling, DR; Karp, D; Pacala, S; Sperry, JS; Sulman, B. 2018. Hydraulic diversity of forests regulates ecosystem resilience during drought. *Nature* 561(2018): 538–541.
- Batterman, SA; Hedin, LO; Van Breugel, M; Ransijn, J; Craven, DJ; Hall, JS. 2013. Key role of symbiotic dinitrogen fixation in tropical forest secondary succession. *Nature* 502(7470):224–227.
- Bhaskar, R; Arreola, F; Mora, F; Martínez-Yrizar, A; Martínez-Ramos, M; Balvanera, P. 2017. Response diversity and resilience to extreme events in tropical dry secondary forests. *Forest Ecology and Management* 426(2018):61-71.
- Cardinale, BJ; Duffy, JE; González, A; Hooper, DU; Perrings, C; Venail, P; Narwani, A; MacE, GM; Tilman, D; Wardle, DA; Kinzig, AP; Daily, GC; Loreau, M; Grace, JB; Larigauderie, A; Srivastava, DS; Naeem, S. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486(7401):59–67.
- Chain-Guadarrama, A; Imbach, P; Vélchez-Mendoza, S; Vierling, LA; Finegan, B. 2017. Potential trajectories of old-growth Neotropical forest functional composition under climate change. *Ecography* 41(1):75–89.
- Chazdon, RL; Careaga, S; Webb, C; Vargas, O. 2003. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecological Monographs* 73(3):331-348.
- Clarke, PJ; Lawes, MJ; Midgley, JJ; Lamont, BB; Ojeda, F; Burrows, GE; Enright, NJ; Knox, KJE. 2013. Resprouting as a key functional trait: How buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist* 197(1):19–35.
- Correia, DLP; Raulier, F; Bouchard, M; Filotas, É. 2018. Response diversity, functional redundancy, and post-logging productivity in northern temperate and boreal forests. *Ecological Applications* 28(5):1282-1291
- Craven, D; Filotas, E; Angers, VA; Messier, C. 2016. Evaluating resilience of tree communities in fragmented landscapes: Linking functional response diversity with landscape connectivity. *Diversity and Distributions* 22(5):505–518.
- De Vos, J. M; Joppa, L. N; Gittleman, J. L; Stephens, P. R; Pimm, S. L. 2015. Estimating the normal background rate of species extinction. *Conservation biology*, 29(2):452-462.
- Díaz, S; Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16(11):646–655.
- Elmqvist, T; Folke, C; Nyström, M; Peterson, G; Bengtsson, J; Walker, B; Norberg, J. 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1(9):488–494.
- Finegan, B; Camacho, M; Zamora, N. 1999. Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *Forest Ecology and Management* 121(3):159–176.

- Finegan, B; Peña-Claros, M; de Oliveira, A; Ascarrunz, N; Bret-Harte, MS; Carreño-Rocabado, G; Casanoves, F; Díaz, S; Eguiguren Velepucha, P; Fernandez, F; Licona, JC; Lorenzo, L; Salgado Negret, B; Vaz, M; Poorter, L. 2015. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology* 103(1):191–201.
- Folke, C; Carpenter, S; Walker, B; Scheffer, M; Elmqvist, T; Gunderson, L; Holling, CS. 2004. Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35(1):557–581.
- García, LC; Cianciaruso, MV; Ribeiro, DB; dos Santos, FAM; Rodrigues, RR. 2015. Flower functional trait responses to restoration time. *Applied Vegetation Science* 18(3):402–412.
- Gei, M; Rozendaal, DMA; Poorter, L; Bongers, F; Sprent, JI; Garner, MD; Aide, TM; Andrade, JL; Balvanera, P; Becknell, JM; Cole, RJ; Colletta, GD; Jong, B De; Denslow, JS; Dent, DH; Fernandes, GW; Roberta, Y; Nunes, F; Finegan, B; Moser, VG; Lebrija-trejos, E; Letcher, SG; Lohbeck, M; Marín-spiotta, E. 2018. Legume abundance along successional and rainfall gradients in Neotropical forests. *Nature Ecology & Evolution* 2(7):1104–1111.
- Hijmans, RJ; Cameron, SE; Parra, JL; Jones, G; Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965–1978.
- Holling, CS. 1973. Resilience and Stability of Ecological Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:1–23.
- Hooten, MB; Hobbs, NT. 2015. A guide to Bayesian model selection for ecologists. *Ecological Monographs* 85(1): 3–28.
- Hubbell, SP. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19(1):166–172.
- Isbell, F; Craven, D; Connolly, J; Loreau, M; Schmid, B; Beierkuhnlein, C; Bezemer, TM; Bonin, C; Bruelheide, H; De Luca, E; Ebeling, A; Griffin, JN; Guo, Q; Hautier, Y; Hector, A; Jentsch, A; Kreyling, J; Lanta, V; Manning, P; Meyer, ST; Mori, AS; Naeem, S; Niklaus, PA; Polley, HW; Reich, PB; Roscher, C; Seabloom, EW; Smith, MD; Thakur, MP; Tilman, D; Tracy, BF; Van Der Putten, WH; Van Ruijven, J; Weigelt, A; Weisser, WW; Wilsey, B; Eisenhauer, N. 2015. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature* 526:574–577.
- Johnson, CN; Balmford, A; Brook, BW; Buettel, JC; Galetti, M; Guangchun, L; Wilmshurst, JM. 2017. Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. *Science* 21(6335)270–275.
- Laliberté, E; Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91(1):299–305.
- Laliberté, E; Legendre, P; Shipley, B; Laliberté, M. E. 2014. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package: 0–12.
- 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(1):76–86.

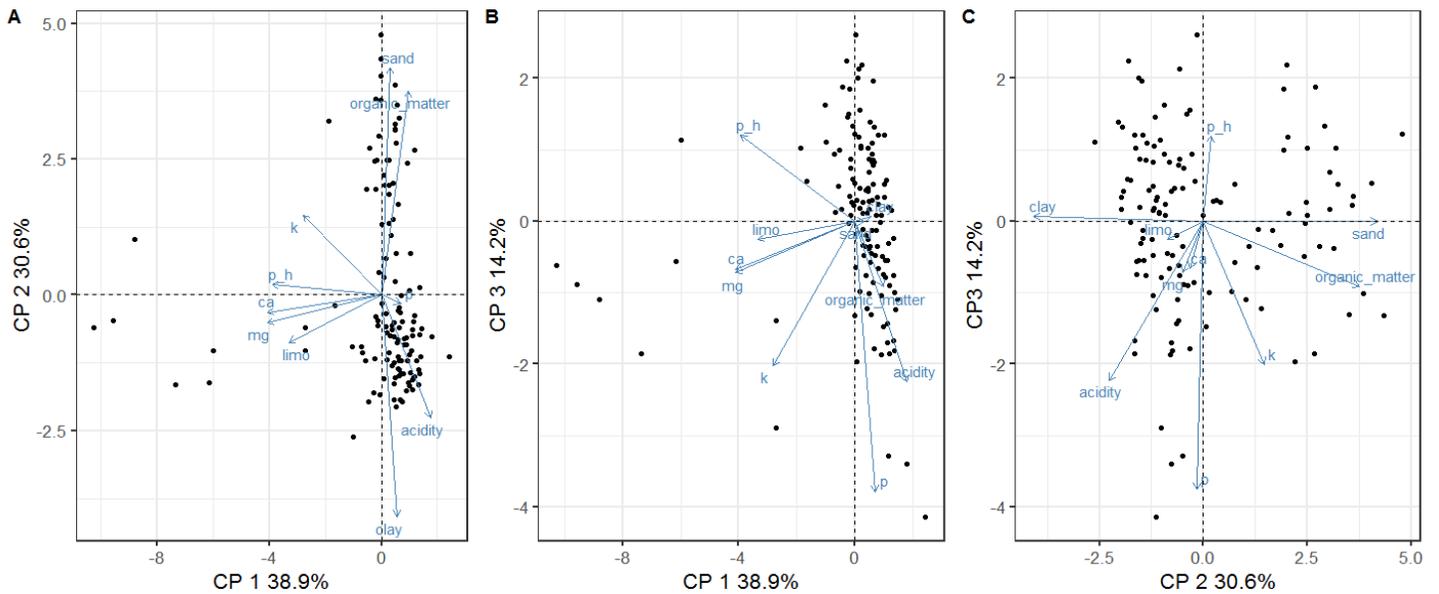
- Lasky, JR; Uriarte, M; Boukili, VK; Erickson, DL; John Kress, W; Chazdon, RL. 2014. The relationship between tree biodiversity and biomass dynamics changes with tropical forest succession. *Ecology Letters* 17(9):1158–1167.
- Lavorel, S; Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits : revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16(5):545–556.
- Ledo, A; Illian, JB; Schnitzer, SA; Wright, SJ; Dalling, JW; Burslem, DFRP. 2016. Lianas and soil nutrients predict fine-scale distribution of above-ground biomass in a tropical moist forest. *Journal of Ecology* 104(6):1819-1828
- Legendre, P; Borcard, D; Peres-Neto, PR. 2005. Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75(4):435-450.
- Lindenmayer, D; Laurance, W; Franklin, J. 2012. Global Decline in Large Old Trees. *Science* 338(6112):1305-1306.
- Lindgren, F; Rue, H. 2015. Bayesian spatial modelling with R-INLA. *Journal of Statistical Software* 63(19):1-25.
- Lohbeck, M; Poorter, L; Paz, H; Pla, L; van Breugel, M; Martínez-Ramos, M; Bongers, F. 2012. Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14(2):89–96.
- Martins, TG; Simpson, D; Lindgren, F; Rue, H. 2013. Bayesian computing with INLA: new features. *Computational Statistics & Data Analysis* 67:68-83.
- McDowell, N; Allen, CD; Anderson-Teixeira, K; Brando, P; Brienen, R; Chambers, J; Christoffersen, B; Davies, S; Doughty, C; Duque, A; Espirito-Santo, F; Fisher, R; Fontes, CG; Galbraith, D; Goodsman, D; Grossiord, C; Hartmann, H; Holm, J; Johnson, DJ; Kassim, AR; Keller, M; Koven, C; Kueppers, L; Kumagai, T; Malhi, Y; McMahon, SM; Mencuccini, M; Meir, P; Moorcroft, P; Muller-Landau, HC; Phillips, OL; Powell, T; Sierra, CA; Sperry, J; Warren, J; Xu, C; Xu, X. 2018. Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. *New Phytologist* 219(3):851-869.
- McFadden, IR; Bartlett, MK; Wiegand, T; Turner, BL; Sack, L; Valencia, R; Kraft, NJ. 2019. Disentangling the functional trait correlates of spatial aggregation in tropical forest trees. *Ecology* 100(3):e02591.
- Menge, DNL; Chazdon, RL. 2016. Higher survival drives the success of nitrogen-fixing trees through succession in Costa Rican rainforests. *New Phytologist* 209(3):965-977.
- Mori, AS. 2016. Resilience in the Studies of Biodiversity-Ecosystem Functioning. *Trends in Ecology and Evolution* 31(2):87–89.
- Mori, AS; Furukawa, T; Sasaki, T. 2013. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biological Reviews* 88(2):349–364.
- Mori, AS; Lertzman, KP; Gustafsson, L. 2017. Biodiversity and ecosystem services in forest ecosystems: a research agenda for applied forest ecology. *Journal of Applied Ecology* 54(1):12–27.
- Naeem, S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology* 12(1):39–45.
- Ne'Eman, G; Jürgens, A; Newstrom-Lloyd, L; Potts, SG; Dafni, A. 2010. A framework for comparing pollinator performance: Effectiveness and efficiency. *Biological Reviews*

- 85(3):435–451.
- Opitz, T. 2017. Latent Gaussian modeling and INLA: A review with focus on space-time applications. arXiv preprint. arXiv:1708.02723.
- Pavoine, S; Bonsall, MB. 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: A unified approach. *Biological Reviews* 86(4):792-812.
- Pérez-Harguindeguy, N; Díaz, S; Garnier, E; Lavorel, S; Poorter, H; Jaureguiberry, P; Bret-Harte, MS; Cornwell, WK; Craine, JM; Gurvich, DE; Urcelay, C; Veneklaas, EJ; Reich, PB; Poorter, L; Wright, IJ; Ray, P; Enrico, L; Pausas, JG; De Vos, AC; Buchmann, N; Funes, G; Quétier, F; Hodgson, JG; Thompson, K; Morgan, HD; Ter Steege, H; Van Der Heijden, MGA; Sack, L; Blonder, B; Poschlod, P; Vaieretti, M V.; Conti, G; Staver, AC; Aquino, S; Cornelissen, JHC. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61(3):167–234.
- Petchey, O; Gaston, K. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5:402–411.
- Pillar, VD; Blanco, CC; Müller, SC; Sosinski, EE; Joner, F; Duarte, LDS. 2013. Functional redundancy and stability in plant communities. *Journal of Vegetation Science* 24(5):963–974.
- R Core Team .2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Reich, PB; Tilman, D; Isbell, F; Mueller, K; Hobbie, SE; Flynn, DFB; Eisenhauer, N. 2012. Impacts of biodiversity loss escalate through time as redundancy fades. *Science* 336(6081):589–592.
- Ricotta, C; de Bello, F; Moretti, M; Caccianiga, M; Cerabolini, BEL; Pavoine, S. 2016. Measuring the functional redundancy of biological communities: a quantitative guide. *Methods in Ecology and Evolution* 7(11):1386–1395.
- Schupp, EW; Jordano, P; Gómez, JM; Schupp, W. 2014. Seed dispersal effectiveness a conceptual review. *New Phytologist* 188(2):333–353.
- Sesnie, SE; Finegan, B; Gessler, PE; Zayra, RB. 2009. Landscape-Scale Environmental and Floristic Variation in Costa Rican Old-Growth Rain Forest Remnants. *Biotropica* 41(1):16–26.
- Walker, BH. 1992. Biodiversity and Ecological Redundancy. *Conservation Biology* 6(1):18–23.
- Yachi, S; Loreau, M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96(4):1463–1468.

6. Anexos



Anexo 1: Análisis de componentes principales con las variables de clima temperatura promedio anual (temp), temperatura mínima del mes más frío (tempmin), precipitación promedio anual (prec), precipitación del mes más seco (precdriest), coeficiente de variación de la precipitación (preccv) y la desviación estándar de la temperatura (tempsd). CP: Componente principal.



Anexo 2: Análisis de componentes principales con las variables de suelo pH, Ca, Mg, acidez (acidity), materia orgánica (organic matter), porcentaje de arena (sand), arcilla (clay) y limo. CP: Componente principal.

Anexo 4: Modelos para la redundancia funcional de respuestas

Modelo	Variable dependiente	Variables predictoras	Dependencia espacial	WAIC	LPML
Modelo sin variables predictoras	Redundancia respuesta	Ninguna	Si	-364.73	181.64
			No	-311.02	155.51
Modelo ambiental	Redundancia respuesta	PC1,PC2,PC3	Si	-371.97	185.13
			No	-320.36	160.15
Modelo clima, suelo, elevación	Redundancia respuesta	PC1_clima,PC2_clima,PC3_clima PC1_suelo,PC2_suelo,PC3_suelo Elevación	Si	-365.33	180.58
			No	-322.47	160.19
Modelo clima, suelo	Redundancia respuesta	PC1_clima,PC2_clima,PC3_clima PC1_suelo,PC2_suelo,PC3_suelo	Si	-366.24	181.13
			No	-316.01	156.92
Modelo clima	Redundancia respuesta	PC1_clima,PC2_clima,PC3_clima	Si	-366.12	181.51
			No	-319.11	158.54
Modelo clima, elevación	Redundancia respuesta	PC1_clima,PC2_clima,PC3_clima Elevación	Si	-366.45	181.64
			No	-321.86	159.94
Modelo suelo	Redundancia respuesta	PC1_suelo,PC2_suelo,PC3_suelo	Si	-369.48	183.76
			No	-318.22	159.08
Modelo suelo, elevación	Redundancia respuesta	PC1_suelo,PC2_suelo,PC3_suelo Elevación	Si	-369.82	184.02
			No	-316.39	158.15
Modelo con variables predictoras espaciales	Redundancia respuesta	Elevación, latitud, longitud	Si	-	-
			No	-334.64	167.29
Modelo elevación	Redundancia respuesta	Elevación	Si	-369.48	184.26
			No	-318.76	159.37
Modelo con coordenadas geográficas	Redundancia respuesta	Latitud, longitud	Si	-	-
			No	-311.14	155.55
Modelo seleccionando variables mediante backwards selection	Redundancia respuesta	Arena, arcilla, pH, acidez, ca, mg, k, p, materia orgánica, elevación, prec, precdriest, preccv, temp, tempmin	Si	-345.41	171.07
			No	-299.87	149.62

Anexo 5: Modelos para la diversidad funcional de respuestas

Modelo	Variable dependiente	Variabes predictoras	Dependencia espacial	WAIC	LPML
Modelo sin variables predictoras	Fdis rasgos respuesta	Ninguna	Si	-471.07	234.05
			No	-448.16	224.07
Modelo ambiental	Fdis rasgos respuesta	PC1,PC2,PC3	Si	-487.44	242.77
			No	-466.50	233.13
Modelo clima, suelo, elevación	Fdis rasgos respuesta	PC1_clima,PC2_clima,PC3_clima	Si	-480.99	238.30
		PC1_suelo,PC2_suelo,PC3_suelo	No	-462.38	230.01
		Elevación			
Modelo clima, suelo	Fdis rasgos respuesta	PC1_clima,PC2_clima,PC3_clima	Si	-481.69	238.68
		PC1_suelo,PC2_suelo,PC3_suelo	No	-460.19	228.92
Modelo clima	Fdis rasgos respuesta	PC1_clima,PC2_clima,PC3_clima	Si	-472.37	234.82
			No	-456.21	227.03
Modelo clima, elevación	Fdis rasgos respuesta	PC1_clima,PC2_clima,PC3_clima	Si	-467.45	231.44
		Elevación	No	-459.25	228.55
Modelo suelo	Fdis rasgos respuesta	PC1_suelo,PC2_suelo,PC3_suelo	Si	-486.34	242.14
			No	-456.80	228.33
Modelo suelo, elevación	Fdis rasgos respuesta	PC1_suelo,PC2_suelo,PC3_suelo	Si	-486.48	242.44
		Elevación	No	-454.85	227.34
Modelo con variables predictoras espaciales	Fdis rasgos respuesta	Elevación, latitud, longitud	Si	-	-
			No	-475.17	237.54
Modelo elevación	Fdis rasgos respuesta	Elevación	Si	-476.08	237.76
			No	-451.42	225.69
Modelo con coordenadas geográficas	Fdis rasgos respuesta	Latitud, longitud	Si	-	-
			No	-452.07	226.02
Modelo seleccionando variables mediante backwards selection	Fdis rasgos respuesta	Arena, arcilla, pH, acidez, ca, mg, k, p, elevación, prec, precdriest, preccv, temp, tempmin, tempsd	Si	-461.21	225.86
			No	-432.31	215.78

Anexo 6: Modelos para el número de especies por parcela

Modelo	Variable dependiente	Variabes predictoras	Dependencia espacial	WAIC	LPML
Modelo sin variables predictoras	Número de especies por parcela	Ninguna	Si	664.26	-332.81
			No	705.22	-352.61
Modelo ambiental	Número de especies por parcela	PC1,PC2,PC3	Si	660.95	-330.86
			No	693.63	-346.85
Modelo clima, suelo, elevación	Número de especies por parcela	PC1_clima,PC2_clima,PC3_clima PC1_suelo,PC2_suelo,PC3_suelo Elevación	Si	659.41	-331.18
			No	699.27	-350.64
Modelo clima, suelo	Número de especies por parcela	PC1_clima,PC2_clima,PC3_clima PC1_suelo,PC2_suelo,PC3_suelo	Si	659.38	-331.06
			No	697.79	-349.90
Modelo clima	Número de especies por parcela	PC1_clima,PC2_clima,PC3_clima	Si	659.46	-331.16
			No	704.35	-353.10
Modelo clima, elevación	Número de especies por parcela	PC1_clima,PC2_clima,PC3_clima Elevación	Si	659.91	-331.47
			No	706.51	-354.19
Modelo suelo	Número de especies por parcela	PC1_suelo,PC2_suelo,PC3_suelo	Si	669.24	-335.43
			No	698.26	-349.16
Modelo suelo, elevación	Número de especies por parcela	PC1_suelo,PC2_suelo,PC3_suelo Elevación	Si	669.58	-335.82
			No	700.12	-350.11
Modelo con variables predictoras espaciales	Número de especies por parcela	Elevación, latitud, longitud	Si	-	-
			No	706.75	-353.42
Modelo elevación	Número de especies por parcela	Elevación	Si	664.44	-333.03
			No	705.75	-352.88
Modelo con coordenadas geográficas	Número de especies por parcela	Latitud, longitud	Si	-	-
			No	704.58	-353.42
Modelo seleccionando variables mediante backwards selection	Número de especies por parcela	Arena, arcilla, pH, acidez, ca, mg, k, p, elevación, prec, precdriest, preccv, temp, tempsd	Si	660.96	-341.44
			No	725.06	-362.82
