



United Nations
Educational, Scientific and
Cultural Organization

Organización
de las Naciones Unidas
para la Educación,
la Ciencia y la Cultura

Mexico
Office

Oficina
en México

Exploring Frameworks for

Tropical Forest Conservation

Integrating Natural and Cultural
Diversity for Sustainability,
a Global Perspective

Exploring Frameworks for

Tropical Forest Conservation

Integrating Natural and Cultural
Diversity for Sustainability. A Global Perspective

Published in 2018 by the UNESCO Office in Mexico, Presidente Masaryk 526, Polanco, 11560, Mexico City, Mexico in collaboration with the Ecology Institute, Camino Antiguo a Coatepec, El Haya, 91070 Xalapa Enríquez, Veracruz.

© UNESCO 2018

© INECOL 2018

ISBN: 978-607-7579-79-3



This publication is available in Open Access under the Attribution-ShareAlike 3.0 IGO (CC-BY-SA 3.0 IGO) license (<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/igo/>). By using the content of this publication, the users accept to be bound by the terms of use of the UNESCO Open Access Repository (<http://unesco.org/open-access/terms-use-ccbysa-en>).

This license applies exclusively to the text and graphics content in this publication. For use of any photo or material not clearly identified as belonging to UNESCO, prior permission must be requested from publication.copyright@unesco.org or UNESCO Publishing, 7, place de Fontenoy, 75352 Paris 07 SP, France.

The designations employed and the presentation of material throughout this publication do not imply the expression of any opinion whatsoever on the part of UNESCO concerning the legal status of any country, territory, city or area or of its authorities, or concerning the delimitation of its frontiers or boundaries.

The ideas and opinions expressed in this publication are of the authors; they are not necessarily those of UNESCO and do not commit the Organization.

Original idea, concept, coordination and supervision of the editing and publication: The UNESCO Office in Mexico.

Conception, Edition and General Coordination of the project:
Nuria Sanz, Head and Representative, UNESCO Office in Mexico

Editorial work:
Dorian Rommens, UNESCO Office in Mexico
José Pulido Mata, UNESCO Office in Mexico

Graphic and cover design:
Ananda Ramírez, UNESCO Office in Mexico

The UNESCO Office in Mexico would like to thank to Professor Robin Dennell, member of the Scientific Committee of the World Heritage Thematic Programme HEADS.

Printed in Mexico.

Miguel A. Munguía-Rosas

Laboratorio de Ecología Terrestre, Centro de Investigación y Estudios avanzados del Instituto Politécnico Nacional (CINVESTAV)

Resumen

Una de las consecuencias de la fragmentación del bosque es la formación de parches de remanentes con tamaño, forma y grado de aislamiento variable. La conformación espacial de los remanentes de bosque podría afectar la biodiversidad que estos albergan y esto podría ser útil como un criterio de priorización de áreas para la conservación. La mayoría de los estudios sobre fragmentación y diversidad se han enfocado en la diversidad taxonómica, la cual tiene

Diversidad de plantas
en un bosque tropical
naturalmente fragmentado:
integrando múltiples
componentes de la
biodiversidad para entender
de forma integral efectos
a largo plazo

como limitante que considera las especies como entidades homogéneas e ignora sus particularidades y relaciones de parentesco. En el presente manuscrito mostramos cómo la fragmentación, en particular la conformación espacial de los parches, afectan no sólo la diversidad taxonómica de plantas, sino también la diversidad funcional y filogenética, estos dos últimos componentes de la diversidad están relacionadas con servicios ambientales y su valor de opción. El sitio de estudio es un bosque tropical naturalmente fragmentado, por lo que representa un modelo ideal para evaluar los efectos a largo plazo de la fragmentación. Los resultados sugieren que la diversidad taxonómica es afectada por el tamaño del parche y su aislamiento. Aunque el tamaño del parche también afecta la diversidad filogenética, este efecto tiene un sentido opuesto al observado en la diversidad taxonómica. Variables asociadas a la cantidad de borde (forma del parche y perímetro) tienen un impacto negativo sobre la diversidad funcional y filogenética, pero no sobre la diversidad taxonómica. En conclusión, los diferentes componentes de la biodiversidad son sensibles a variables espaciales del hábitat. Esto representa un desafío importante para los conservacionistas, ya que los tres componentes están asociados a aspectos importantes y complementarios de la biodiversidad.

Introducción

La fragmentación del bosque es un conjunto de procesos que ocurren de forma simultánea en la que el hábitat se fragmenta, pierde área y los remanentes adquieren una conformación espacial variable (Hadley y Betts, 2016). Debido a la fragmentación, el paisaje dominante en los ecosistemas terrestres del mundo es un mosaico de parches de remanentes de bosque original, tierras de cultivo y asentamientos humanos (Forman, 1995). La fragmentación de los bosques tropicales es particularmente preocupante debido a que la tasa de deforestación es más alta y porque albergan una mayor biodiversidad (Achard *et al.*, 2002), lo cual afecta severamente los servicios ambientales que la humanidad obtiene de estos bosques (Costanza *et al.*, 1997).

Los aspectos de la fragmentación del hábitat que más han sido estudiados son la pérdida de hábitat a nivel de parche (típicamente medido como tamaño del parche) y el grado de aislamiento (p. ej., distancia al parche más cercano), lo que posiblemente refleja la fuerte influencia que tuvo la teoría de biogeografía de islas de MacArthur y Wilson (1967) en estudios sobre el impacto de la fragmentación en la biodiversidad (Harris, 1984). Sin embargo, más recientemente, los ecólogos han identificado que otras variables espaciales, originalmente no consideradas en la teoría de biogeografía islas (tipo de matriz, forma de los parches y la cantidad de borde), debían ser tomadas en cuenta para predecir la biodiversidad en remanentes de bosque con mayor precisión (Laurance, 2008). Aunque el impacto que tiene la conformación espacial del parche sobre la biodiversidad ha sido evaluado en diversos estudios (Bender *et al.*, 1998; Fahrig, 2003), la mayoría se han enfocado en la diversidad taxonómica (número de especies, considerando o no su abundancia) (Fahrig, 2003),

la cual es quizá el componente más simple y menos informativo de la biodiversidad (Harper y Hawksworth, 1994). La diversidad taxonómica asume implícitamente que las especies son entidades homogéneas y no considera otra peculiaridad de las mismas más allá de su abundancia (Swenson, 2011). Sin embargo, las especies tienen un papel funcional en el ecosistema que sostienen importantes procesos ecosistémicos y proveen importantes servicios ambientales (Cadotte *et al.*, 2011). La diversidad de funciones de los organismos en una comunidad biótica se puede representar con métricas multivariadas que representan la diversidad funcional (Petchev y Gaston, 2006). Otro aspecto relevante de las especies que conforman una comunidad son sus relaciones de parentesco. La historia evolutiva contenida en una comunidad puede variar grandemente aún cuando el número de especies sea el mismo, la historia evolutiva es capturada por otro componente de la biodiversidad conocido como diversidad filogenética (Faith, 1992). Algunos autores han enfatizado que los componentes taxonómico, funcional y filogenético de la diversidad son complementarios y en conjunto, podrían representar de mejor forma la complejidad que encierra el concepto de biodiversidad (Swenson, 2011). Aunque esta propuesta ha ganado aceptación entre los especialistas, actualmente son pocos los estudios que han evaluado simultáneamente como la fragmentación afecta al largo plazo estos tres componentes de la biodiversidad, especialmente en los bosques tropicales (p. ej. Munguía-Rosas *et al.*, 2014).

La fragmentación antropogénica de los bosques neotropicales es un proceso relativamente reciente. Los estudios que han evaluado el impacto de la fragmentación sobre al menos un componente de la biodiversidad en plantas neotropicales han usado fragmentos o subunidades del paisajes con edades que van desde apenas algunas décadas (p. ej., Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2009) hasta pocos cientos de años (p. ej., Santos *et al.*, 2010). Considerando que la longevidad media de los árboles neotropicales es de casi 200 años (Lieberman *et al.*, 1985), es muy probable que algunos de los efectos de la fragmentación no sean detectables aún. Por lo tanto, los efectos de la fragmentación en la biodiversidad de plantas posiblemente están siendo subestimados en los estudios actuales (Kuussaari *et al.*, 2009). En este sentido, los bosques que han estado fragmentados por largos periodos (miles o millones de años) son excelente modelo para probar los efectos de algunos de los procesos asociados a la fragmentación del bosque al largo plazo, tal es el caso de los bosques naturalmente fragmentados (Munguía-Rosas y Montiel, 2014).

En el presente manuscrito, sintetizo y presento un re-análisis de los datos de nuestras investigaciones más recientes sobre fragmentación y diversidad de plantas en un bosque naturalmente fragmentado de Yucatán. El objetivo es evaluar el efecto de la conformación espacial de parches de bosque tropical y su contexto en el paisaje sobre la diversidad taxonómica, funcional y filogenética de plantas. Debido a que el sitio de estudio ha estado fragmentado por varios miles de años (Munguía-Rosas *et al.*, 2014), representa un modelo ideal para probar los efectos a largo plazo.

Materiales y métodos

El sistema de estudio

Dado que los componentes bióticos (Durán, 1987; 1995; Rico-Gray, 1982), abióticos (CONANP-SEMARNAT, 1996; Durán, 1987), la configuración del paisaje (Mas y Correa, 2000) y la ecología (Rico-Gray y Palacios-Ríos, 1996) del sitio han sido atendidos en extenso en trabajos previos, sólo se describe de forma breve el sitio de estudio.

El sitio de estudio es un bosque naturalmente fragmentado de la costa occidental de la península de Yucatán. Esta zona es conocida como el corredor biológico Petenes-Celestún-Palmar, y cuenta con una superficie aproximada de 240,000 ha. El clima de la región es tropical subhúmedo, con lluvias de junio a septiembre, y la temperatura promedio oscila entre 26.1 y 27.8 °C. En esta región, el bosque tropical subperenifolio se presenta en parches discretos localmente conocidos como *petenes* (singular: petén), los cuales tienen tamaño, forma y grado de aislamiento altamente variable. Las especies de árboles dominantes en estos parches son *Annona glabra*, *Ficus sp.*, *Manilkara zapota*, *Metopium brownei*, *Laguncularia racemosa* y *Tabebuia rosea*. Las plantas dominantes en el estrato arbustivo son *Sabal yapa* y *Bravaisia berlandieriana*. La vegetación de la matriz en la que están embebidos los parches es tolerante a la inundación y la salinidad, las especies dominantes son *Cladium jamaicense*, *Achrosticum danaeifolium*, *Rizophora mangle* y *Avicennia germinans*. La vegetación en el estrato herbáceo es escasa o ausente. Se ha sugerido que la presencia de estos parches se debe a que tienen mayor elevación que la matriz y que una fuente de agua dulce (cenote) en la región central de los parches contrarresta la influencia de la salinidad. La mayoría de las especies que habita los parches son intolerantes a la inundación y la salinidad. La vegetación de los parches descansa sobre formaciones geológicas que datan del cuaternario, con una edad aproximada de 1.6 millones de años (Fig. 1).

Muestreo

El muestreo se realizó durante los años 2013 y 2014. En este trabajo sólo se describen los métodos de muestreo a grandes rasgos, los detalles pueden ser consultados en Arellano-Rivas *et al.* (2017) y Munguía-Rosas y Montiel (2014). Se seleccionaron 19 parches, usando como criterio de inclusión su accesibilidad. El muestreo consistió en colocar 4 transectos paralelos de 50 x 4 m, el primero se colocó al azar y el resto a 20 m de distancia uno del otro. Se registraron todos los árboles y arbustos con circunferencia de tallo principal mayor a 5 cm. La mayoría de los individuos fueron identificados *in situ* hasta especie y otros se identificaron posteriormente con claves especializadas (Brokaw *et al.*, 2011). Adicionalmente, de las 23 especies más abundantes, se colectaron 5 hojas de 5 individuos al azar (excepto palmas en las que solo una hoja por individuo fue colectada) para determinar algunos caracteres funcionales foliares.

Determinación de atributos funcionales

Por cada hoja colectada se determinaron 5 caracteres funcionales: contenido de materia seca (CMS), fuerza de punción (FP), tamaño de la hoja (TH), área foliar específica (AFE) y el grosor (G). Estos atributos están relacionados con importantes procesos ecosistémicos, como productividad primaria (CMS, AFE) y descomposición de hojarasca (FP), y son indicadores de estrés biótico (FP) y abiótico (TH, CMS, TH). Los métodos para la determinación de los caracteres funcionales se describen en Arellano-Rivas *et al.* (2017), por lo que sólo se describen de forma resumida. El CMS es el peso seco dividido entre el peso fresco de cada hoja. Para determinar la fuerza de punción se estimó la fuerza necesaria para que un cilindro con 1 mm de circunferencia penetrara la lámina central de la hoja. El tamaño de las hojas fue representado por el área foliar de las mismas. El área foliar específica se calculó dividiendo el área de la hoja entre su peso seco. El grosor fue medido con un vernier digital en la región ecuatorial de las hojas.

Filogenia

Se construyó una filogenia regional de las 47 especies de plantas encontradas en la zona de estudio usando como base el mega árbol de Davies *et al.* (2004) y Magallón *et al.* (2015). Un primer árbol fue ensamblado con ayuda de la función PHYLOMATIC de PHYLOCOM 4.2. (Webb *et al.*, 2008). Posteriormente, las politomías presentes fueron resueltas incorporando el largo de ramas (y posición en el árbol) de otras filogenias con resolución a nivel de especie para las Leguminosas (LPWG, 2013), Myrtales (Berger *et al.*, 2016), Sapindales (Muellner-Riehl *et al.*, 2016) y el género *Ficus* (Ibarra-Manríquez *et al.*, 2012).

Métricas y análisis estadístico

La suficiencia de muestreo fue evaluada con curvas de acumulación de especies y comparando la riqueza observada contra la estimada con tres estimadores no paramétricos (Chao, ACE, Bootstrap). Como medida de diversidad taxonómica se usó la riqueza de especies (véanse detalles en Munguía-Rosas y Montiel, 2014). Se calcularon dos métricas multivariadas de diversidad funcional ponderadas por abundancia, la distancia funcional entre especies (DFE) y la distancia funcional entre especies funcionalmente más cercanas (DFEMC). Estas métricas son distancias euclidianas calculadas a partir de la matriz de caracteres funcionales estandarizados (ver detalles en Arellano-Rivas *et al.*, 2017). Se calculó la distancia filogenética promedio pareada entre especies y la distancia filogenética a la especie filogenéticamente más cercana, ambas ponderadas por abundancia. Se construyó un modelo nulo donde las especies se permutaban de forma aleatoria en las puntas de la filogenia 999 veces y se calculó la desviación de las distancias calculadas con respecto a lo esperado por azar, esta desviación se expresó en desviaciones estándar como unidades. El inverso de la desviación de la distancia filogenética pareada entre especies se conoce como

índice neto de relación entre especies (INR) y el inverso de desviación de las distancias pareadas entre especies filogenéticamente más cercanas es el índice de relación entre especies filogenéticamente más cercanas (IRMC). Los valores negativos indican dispersión filogenética y valores positivos agrupamiento filogenético al nivel general (INR) o entre especies relacionadas (IRMC). El cálculo de las métricas de diversidad filogenética forma parte de un manuscrito actualmente en revisión (Arellano-Rivas *et al.*, en revisión).

Usando cartografía digital se calculó, por parche el tamaño, la distancia al parche más cercano, la distancia al bosque continuo, la elevación en la parte central del parche, el perímetro y un índice de forma (índice de forma= perímetro / 2 ; ver detalles en Arellano-Rivas *et al.*, 2017). Estas variables se usaron como predictoras de las métricas de diversidad taxonómica, funcional y filogenética en modelos de regresión múltiple. Para optimizar los grados de libertad se realizaron las regresiones en modelos mínimos adecuados (MMA) obtenidos por el criterio de AIC (el mejor modelo es aquel con menor AIC). La correlación entre las diferentes métricas de los tres componentes de biodiversidad fue evaluada mediante correlaciones de Pearson.

Resultados

Composición de especies

En total se registraron 47 especies de plantas vasculares en los 19 parches muestreados, en todos los parches se alcanzó una representatividad superior al 80% de la riqueza predicha por los estimadores. El número promedio de especies por parche fue 14 (rango: 5-20). Las especies pertenecen a 25 familias, las más especiosas fueron Moraceae y Fabaceae.

Efectos de variables espaciales sobre los componentes de la diversidad

Para la variable riqueza, el MMA contiene el tamaño del parche y la distancia al parche más cercano. El MMA para DFE tiene como predictor el índice de forma y en el caso de la DFEMC, solo el intercepto. El MMA para INR tiene el tamaño del parche, la altitud y el perímetro, mientras que el de IRMC solo tiene altitud y perímetro (Cuadro 1).

Ambas variables consideradas en el MMA para la diversidad taxonómica (riqueza) tuvieron un coeficiente significativamente diferente de cero. El tamaño del parche tuvo un efecto positivo y la distancia tuvo un efecto negativo sobre la riqueza, la primera variable explicó el 20% y la segunda 18% de la variación. Para el caso de la diversidad funcional, el índice de forma tuvo un efecto negativo y estadísticamente significativo sobre la DFE. Este índice explicó 23%

de la varianza. Para las métricas de diversidad filogenética, el tamaño del parche y el perímetro tuvieron un efecto positivo y significativo sobre el INR, variables que explican el 43 y 17% de la variación, respectivamente. El IRMC solo fue afectado significativamente por el perímetro, la relación entre estas variables fue positiva y explicó el 23% de la variación. Ambas métricas de diversidad filogenética (INR y IRMC) no fueron afectadas significativamente por la altitud del parche, aunque esta variable estaba presente en el MMA (Cuadro 2).

La correlación entre las diferentes métricas fue, en general, baja (r promedio = 0.13) y no significativas ($p < 0.05$). Sin embargo, la relación entre las métricas de diversidad filogenética (INR y IRMC) fue marginalmente no significativa ($p = 0.05$) (Cuadro 3).

Discusión

La biodiversidad, aunque es un término popular, en la práctica ha sido difícil de cuantificar dada la multiplicidad de aspectos que encierra (Maclaurin y Sterelny, 2008). Sin embargo, actualmente la mayoría de los especialistas consideran que la diversidad tiene tres componentes fundamentales: la diversidad taxonómica, funcional y filogenética (Swenson 2011). Por lo tanto, en el presente trabajo se evaluó cómo la conformación espacial de parches de hábitat afecta estos tres componentes. Dado que el sistema de estudio está naturalmente fragmentado, fue posible abordar efectos a largo plazo. Aunque ya se había abordado estos componentes por separado en nuestros estudios previos (Arellano-Rivas *et al.*, 2017; Arellano-Rivas *et al.*, en revisión; Munguía-Rosas y Montiel, 2014) el mérito del presente este trabajo fue, además de integrar la información, realizar un re-análisis parcial de los datos que permitieron comparar la influencia de un mismo conjunto de variables espaciales del hábitat sobre los tres componentes.

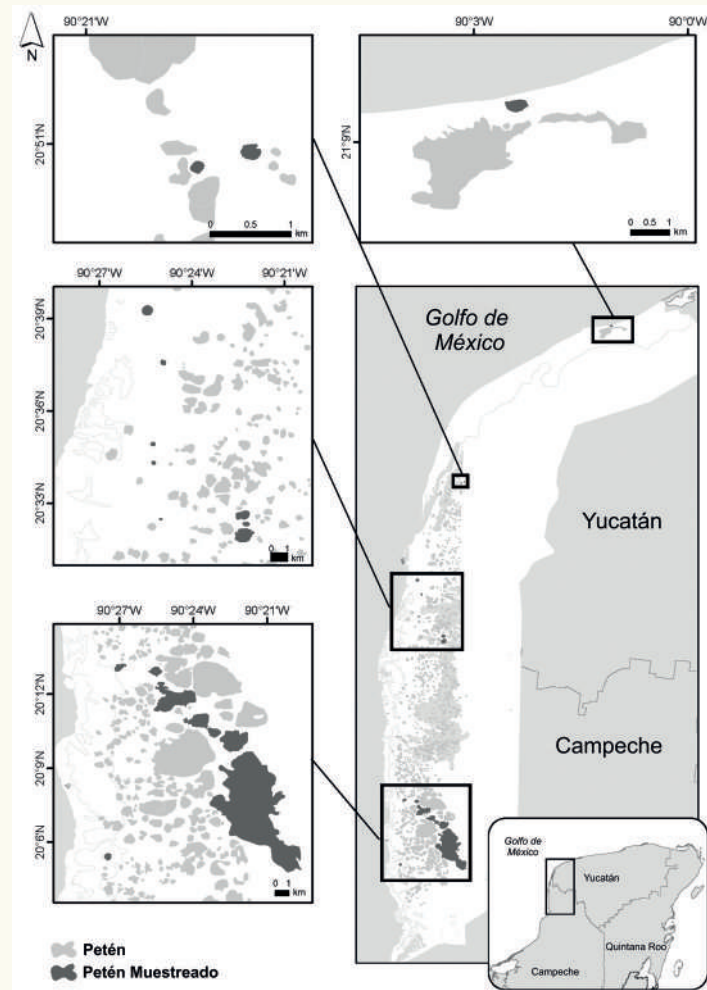
De acuerdo con los resultados presentados, la diversidad taxonómica (riqueza de especies) es influenciada positivamente por el tamaño del parche y negativamente por el aislamiento a nivel de parche (distancia al parche más cercano). Este hecho es compatible con lo que postula la teoría de biogeografía de islas (TBI) de MacArthur y Wilson (1967). Aunque algunos autores han señalado que la TBI no predice la riqueza de especies en muchos ecosistemas terrestres (p. ej., Laurance, 2008), es posible que estas excepciones se deban a que no ha transcurrido el suficiente tiempo, desde que ocurrió la fragmentación, para que los parches alcancen el equilibrio, aspecto fundamental de la TBI. Los fragmentos de bosque de origen antrópico estudiados en la región neotropical tienen una edad que va de algunas décadas (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2009) hasta pocos siglos (Santos *et al.*, 2010). Considerando que longevidad promedio de los árboles neotropicales es de casi dos siglos (Lieberman *et al.*, 1985), es altamente factible que muchos de los fragmentos de origen antrópico previamente estudiados no hayan alcanzado el equilibrio. Posiblemente la TBI predice con cierta exactitud la riqueza de especies en nuestro estudio debido a que es un sistema que ha alcanzado su equilibrio a lo largo de varios miles de

años (Munguía-Rosas y Montiel, 2014). Llama la atención que el tamaño del parche tiene un efecto opuesto sobre la diversidad filogenética. De hecho, en trabajos previos hemos determinado que los parches más pequeños son los que tienen una sobredispersión filogenética mayor a la esperada por azar, mientras que los parches grandes no tienen una diversidad filogenética diferente a la esperada por azar (Arellano-Rivas *et al.*, en revisión). Es decir, aunque los parches pequeños tienen menos especies, estas especies están menos emparentadas relativo a las especies de plantas en parches más grandes. Posiblemente, en los parches pequeños las plantas que compiten más fuertemente son las que están más cercanamente emparentadas, lo cual puede conducir a un fenómeno conocido como limitación de la similitud filogenética (Violle *et al.*, 2011).

Las dos variables espaciales asociadas con el borde del parche (forma y perímetro) tuvieron una influencia negativa sobre la diversidad funcional y filogenética. Los parches con formas irregulares y con mayor perímetro tienen mayor superficie en contacto con la matriz, la cual es inhóspita para la mayoría de las plantas de los parches (Rico-Gray y Palacios-Ríos, 1996). En los bordes de los parches predominan especies de plantas pioneras y demandantes de luz, las cuales se ha reportado son funcionalmente más homogéneas (Lohbeck *et al.*, 2012) y filogenéticamente más cercanas (Santos *et al.*, 2010) que las plantas del interior del bosque.

La falta de correlación entre las métricas de los distintos componentes de la biodiversidad sugiere que estas son independientes y, por lo tanto, nos dan información complementaria. Los resultados en general muestran que no existe una variable espacial de los parches que afecte todos los componentes. Las variables asociadas al borde afectan más de un componente (diversidad funcional y filogenética) y en el mismo sentido (la diversidad disminuye con el aumento del borde), por lo que las estrategias de manejo que minimicen el borde tendrán un impacto positivo en estos componentes. Mejorar la conectividad entre parches puede tener un impacto positivo no solo sobre la diversidad taxonómica, ya que se conoce que la conectividad de un paisaje fragmentado está positivamente correlacionado con la diversidad genética de plantas (Gómez-Fernández *et al.*, 2016). Si bien parches más grandes tienen mayor diversidad taxonómica, no se recomienda usar esta variable espacial como criterio de priorización en una estrategia de conservación, ya que los parches pequeños también son importantes reservorios de diversidad filogenética y podrían jugar un papel relevante como peldaño (*stepping stones*) y contribuir positivamente en incrementar la conectividad entre parches.

Figura 1. Mapa de la zona de estudio en la península de Yucatán. El polígono blanco muestra el corredor biológico petenes-celestún-palmar. Los parches en gris son petenes, aquellos en gris oscuro fueron muestreados. Los recuadros muestran una ampliación de las áreas muestreadas, en todos los casos las barras representan 1 km. El mapa es una versión modificada de estudios previos realizados por el mismo autor (Arellano-Rivas et al., 2017; en revisión; Munguía-Rosas y Montiel, 2014).



Componente	Métrica	Modelo mínimo adecuado	AIC
Taxonómico	Riqueza	Tamaño + D parche más cercano	44.87
Funcional	DFE	Índice de forma	555
	DFEMC ¹	-	558
Filogenético	INR	Tamaño + Altitud + Perímetro	20
	IRMC	Altitud + Perímetro	2.41

Cuadro 1. Modelos mínimos adecuados con variables espaciales seleccionadas para explicar la variación en los componentes taxonómico (Riqueza), funcional (DFE, DFEMC) y filogenético (INR, IRMC) de la diversidad de plantas en un paisaje naturalmente fragmentado de Yucatán. La selección de modelos se realizó mediante el criterio del AIC. El modelo saturado incluyó como predictores: el tamaño del parche (Tamaño), la distancia al parche más cercano (D parches más cercano), la distancia al bosque continuo, un índice de forma, el perímetro del parche (Perímetro) y la altitud de la región central del parche (Altitud).

¹El modelo mínimo adecuado para DFEMC solo incluye el intercepto.

DFE= Distancia funcional promedio entre especies; DFEMC= Distancia funcional promedio entre especies funcionalmente más cercanas; INR= Índice neto de relación; IRMC= Índice de relación entre especies filogenéticamente más cercanas.

Componente	Métrica	Fuente de variación	Coefficiente ± 1 EE	Estadística	Varianza explicada (%)
Taxonómico	Riqueza	Tamaño	0.05±0.03	$F_{1,16}=5.41^*$	20.63
		D. parche más cercano	- 0.61±0.27	$F_{1,16}=4.90^*$	18.34
Funcional	DFE	Índice de forma	-1.82 ± 0.81	$F_{1,17}=5.04^*$	22.87
Filogenético	INR	Tamaño	2.22 ± 0.92	$F_{1,15}=17.9^{**}$	42.66
		Altitud	0.12 ± 0.04	$F_{1,15}=1.94$	4.54
		Perímetro	4.12 ±1.59	$F_{1,15}=6.95^*$	16.63
	IRMC	Altitud	0.10 ± 0.06	$F_{1,16}=6.30$	5.44
		Perímetro	0.46 ±0.21	$F_{1,16}=2.26^*$	22.94

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$.

D. parche más cercano= distancia al parche más cercano; DFE= Distancia funcional promedio entre especies; INR= índice neto de relación; IRMC= índice de relación entre las especies filogenéticamente más cercanas.

Cuadro 2. Resultado del análisis de regresión múltiple para evaluar el efecto de variables espaciales sobre algunas métricas de diversidad taxonómica (Riqueza), funcional (DFE) y filogenética (INR, IRMC) de plantas en un bosque naturalmente fragmentado de Yucatán. Por cada fuente de variación se presenta el coeficiente (± 1 error estándar [EE]), la estadística asociada y el porcentaje de varianza explicada. Los datos fueron parcial tomados de Arellano-Rivas et al. (2017), Arellano-Rivas et al. (En revisión), Munguía-Rosas y Montiel (2014) y fueron re-analizados en este trabajo para hacerlos comparables.

	Riqueza	DFE	DFEMC	INR	IRMC
Riqueza					
DFE	0.19				
DFEMC	-0.08	0.17			
INR	0.07	0.06	-0.09		
IRMC	0.31	0.05	0.19	0.46 ⁺	

⁺ $p=0.05$

Cuadro 3. Matriz de correlación entre métricas de diversidad taxonómica (Riqueza), funcional (distancia funcional promedio de las especies [DFE], distancias funcional entre especies funcionalmente más cercanas [DFEMC]) y filogenética (índice neto de relación [INR], índice de relación entre especies filogenéticamente más cercanas [IRMC]). Los valores mostrados son coeficientes de correlación de Pearson, ninguno fue estadísticamente significativo; sin embargo, la relación entre INR y IRMC fue marginalmente no significativa.

Referencias

- Achard, F., Eva, H. D., Stibing, H-J., Mayaux, P., Gallego, J., Richards, T. y Malin-greau, J-P. 2002. Determination of deforestation rate of the world's humid tropical forest. *Science*, Vol. 297, No. 5583, pp. 999-1002.
- Arellano-Rivas, A., De-Nova, A. y Munguía-Rosas, M.A. 2017. Patch isolation and shape predict plant functional diversity in a naturally fragmented forest. *Journal of Plant Ecology*, Vol. 10, No. 3, pp. 119-129.
- Arellano-Rivas, A., Munguía-Rosas, M.A., De-Nova, A., Montiel, S. En revisión. Effects of spatial patch characteristics and landscape context on plant phylogenetic diversity in a naturally fragmented forest. *Tropical Conservation Science*.
- Arroyo-Rodríguez, V., Pineda, E., Escobar, F. y Benítez-Malvido, J. 2009. Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rain forest. *Conservation Biology*, Vol. 23, No. 3, pp. 729-739.
- Bender, D.J., Contreras, T.A., y Fahrig, L. 1998. Habitat loss and population decline: A meta-analysis of the patch size effect. *Ecology*, Vol. 79, No. 2, pp. 517-533.
- Berger, A.B., Kriebel, R., Spalink, D. y Sytsma, K.J. 2016. Divergence times, historical biogeography, and shifts in speciation rates of Myrtales. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, Vol. 95, pp. 116-136.
- Brokaw, N., Bonilla, N., Knapp, S., MacVean, A., Ortíz, J.J., Peña-Chocarro, M., Pöhl, E. y Tun-Garrido, J. 2011. *Arboles del mundo maya*. Mérida, Natural History Museum, Pronatura, UADY, UVG.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K. y Mirotchnick, N. 2011. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, Vol. 48, No. 5, pp. 1079-1087.
- CONANP-SEMARNAT. 2006. *Programa de conservación y manejo de la Reserva de la Biosfera Los Petenes*. Ciudad de México, CONANP.
- Constanza, R., d'Arge, R., de-Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P. y van den Belt, M. 1997. The value of world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, Vol. 387, pp. 253-260.
- Davies, T. J., Barraclough, T.G., Chase, M.W., Soltis, P.S., Soltis, D.E. y Savolainen, V. 2004. Darwin's abominable mystery: insights from a supertree of the angiosperms. *Proceedings of National Academy of Sciences USA*, Vol. 101, No. 7, pp. 1904-1909.

Durán, R. 1987. Descripción y análisis de la estructura y composición de la vegetación de los petenes del noroeste de Campeche, México. *Biótica*, Vol. 12, No. 3, pp. 191-198.

—. 1995. Diversidad florística de los petenes de Campeche. *Acta Botánica Mexicana*, Vol. 31, pp. 73-84.

Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, Vol. 34, pp. 487-515.

Faith, D. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, Vol. 61, No.1, pp. 1-10.

Forman, R. T. T. 1995. *Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions*. Cambridge, Cambridge University Press.

Gómez-Fernández, A., Alcocer, I., y Matesanz, S. 2016. Does higher connectivity lead to higher genetic diversity? Effects of habitat fragmentation on genetic variation and population structure in a gypsophile. *Conservation genetics*, Vol. 17, No. 3, pp. 631-641.

Hadley, A. S. y Betts, M. G. 2016. Refocusing habitat fragmentation research using lessons from the last decade. *Current Landscape Ecology Reports*, Vol. 1, No.2, pp. 1-12.

Harper, J. L. y Hawksworth, D.L. 1994. Biodiversity: measuring and estimation. *Philosophical Transaction of the Royal Society B*, Vol. 29, No. 345, pp. 5-12.

Harris, L. D. 1984. *The Fragmented Forest: Island Biogeography and Preservation of Biotic Diversity*. Chicago, The University of Chicago Press Books.

Ibarra-Manríquez, G., Cornejo-Tenorio, G., González-Castañeda, N., Piedra-Malagón, E. M. y Luna, A. 2012. El género *Ficus* L. (Moraceae) en México. *Botanical Sciences*, Vol. 90, No.4, pp. 389-452.

Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Ökinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Rodá, F., Stefanescu, C., Teder, T. Zobel, M. y Steffan-Dewenter, I. 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, Vol. 24, No. 10, pp. 564-571.

Laurance, W. F. 2008. Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biological Conservation*, Vol. 141, No. 7, pp. 1731-1744.

Lieberman, D., Lieberman, M., Hartshorn, G., y Peralta, R. 1985. Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, Vol. 1, No. 2, pp. 97-109.

Lohbeck, M., Poorter, L., Paz, H., Pla, L., van Breugel, M., Martínez-Romos, M. y Bongers, F. 2012. Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, Vol. 14, No. 2, pp. 89-96.

LPWG. 2013. Legume phylogeny and classification in the 21st century: Progress, prospects and lessons for other species-rich clades. *Taxon*, Vol. 62, No.2, pp. 217-248.

MacArthur, R. H. y Wilson, E. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, Princeton University Press.

Maclaurin, J. y Sterelny N. 2008. *What is biodiversity*. Chicago, The University of Chicago Press Books.

Magallón, S., Gómez-Acevedo, S., Sánchez-Reyes, L. L. y Hernández-Hernández, T. 2015. A meta-calibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. *New Phytologist*, Vol. 207, No. 2, pp. 437-453.

Mas, J.F. y Correa, J. 2000. Analysis of landscape fragmentation in the “Los Petenes” protected area, Campeche, Mexico. *Investigaciones Geográficas*, Vol. 43, No. 43, pp. 42-59.

Muellner-Riehl, A. N., Weeks, A., Clayton, J.W., Buerki, S., Nauheimer, L., Chiang, Y. C., Cody, S. y Pell, S.K. 2016. Molecular phylogenetics and molecular clock dating of Sapindales based on plastid *rbcl*, *atpB* and *trnL-trnF* DNA sequences. *Taxon*, Vol. 65, No. 5, pp. 1019-1036.

Munguía-Rosas, M. A. y Montiel, S. 2014. Patch size and isolation predict plant species density in a naturally fragmented forest. *PLoS ONE*, Vol. 9, No. 10, pp. e111742.

Munguía-Rosas, M. A., Jurado-Dzib, S. G., Mezeta-Cob, C., Montiel, S., Rojas, A., y Pech-Canché, J.M. 2014. Continuous forest has greater taxonomic, functional and phylogenetic plant diversity than an adjacent naturally fragmented forest. *Journal of Tropical Ecology*, Vol. 30, No. 4, pp. 323-333.

Petchey, O .L. y Gaston, K. J. 2006. Functional diversity: back to the basics and looking forward. *Ecology Letters*, Vol. 9, No. 6, pp. 741-758.

Rico-Gray, V. 1982. Estudio de la vegetación de la zona costera inundable del norreste del estado de Campeche, México: Los Petenes. *Biótica*, Vol. 7, pp. 171-188.

Rico-Gray, V. y Palacios-Ríos, M. 1996. Salinidad y el nivel del agua como factores en la distribución de la vegetación en la ciénaga del NW de Campeche, México. *Acta Botánica Mexicana*, Vol. 34, pp. 53-61.

Santos, B., Arroyo-Rodríguez, V., Moreno, C.E., y Tabarelli, M. 2010. Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented Brazilian Atlantic forest. *PLoS ONE*, Vol. 5, No. 9, pp. e12625.

Swenson, N. 2011. The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationship between taxonomic, functional and phylogenetic diversity. *American Journal of Botany*, Vol. 98, No. 3, pp. 472-480.

Violle, C., Nemergut, D.R., Zhichao, P. y Jiang, L. 2011. Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion. *Ecology Letters*, Vol. 14, No.8, pp.782-787.

Webb, C.O., Ackerly, D.D. y Kembel, S.W. 2008. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24, No. 18, pp. 2098-2100.