

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE SAN LUIS POTOSÍ

FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS, INGENIERÍA Y MEDICINA

**PROGRAMAS MULTIDISCIPLINARIOS DE POSGRADO EN CIENCIAS
AMBIENTALES**

TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

DOCTORADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

**COMPONENTE EVOLUTIVO DE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE
COMUNIDADES VEGETALES TROPICALES**

PRESENTA:

AMARANTA ARELLANO RIVAS

CO-DIRECTORES DE TESIS:

Dr. José Arturo De Nova Vázquez

Dr. Miguel Ángel Munguía Rosas

ASESORES:

Dra. Victoria Sosa Ortega

Dr. Humberto Reyes Hernández

Noviembre, 2016.



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE SAN LUIS POTOSÍ

FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS, INGENIERÍA Y MEDICINA
PROGRAMAS MULTIDISCIPLINARIOS DE POSGRADO EN CIENCIAS
AMBIENTALES

TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTORADO EN CIENCIAS AMBIENTALES
COMPONENTE EVOLUTIVO DE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE
COMUNIDADES VEGETALES TROPICALES

PRESENTA:

AMARANTA ARELLANO RIVAS

COMITÉ TUTELAR:

DIRECTOR: Dr. José Arturo De Nova Vázquez

CO- DIRECTOR: Dr. Miguel Ángel Munguía Rosas

ASESOR: Dra. Victoria Sosa Ortega

ASESOR: Dr. Humberto Reyes Hernández

SINODALES:

PRESIDENTE: Dr. José Arturo de Nova Vázquez

SECRETARIO: Dr. Humberto Reyes Hernández

VOCAL: Dr. Miguel Ángel Munguía Rosas

VOCAL: Dr. Javier Fortanelli Martínez

VOCAL: Dra. Victoria Sosa Ortega

CRÉDITOS INSTITUCIONALES

PROYECTO REALIZADO EN:

CINVESTAV (Unidad Mérida)

INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN DE ZONAS DESÉRTICAS

CON FINANCIAMIENTO DE:

CONACYT

A TRAVÉS DE LOS PROYECTOS DENOMINADOS:

CB-2012-177680

CB-243454

INFR-2013-204735

AGRADEZCO A CONACyT EL OTORGAMIENTO DE LA BECA-TESIS

Becario No. 247889

**EL DOCTORADO EN CIENCIAS AMBIENTALES RECIBE APOYO ATRAVÉS
DEL PROGRAMA NACIONAL DE POSGRADOS DE CALIDAD (PNPC)**



COMPONENTE EVOLUTIVO DE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE COMUNIDADES VEGETALES TROPICALES

Amaranta Arellano Rivas

Doctorado en Ciencias Ambientales

Comité Tutelar:

Dr. José Arturo De Nova Vázquez

Dr. Miguel Ángel Munguía Rosas

Dra. Victoria Sosa Ortega

Dr. Humberto Reyes Hernandez

Diciembre, 2016

COMPONENTE EVOLUTIVO DE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE COMUNIDADES VEGETALES TROPICALES

FINANCIAMIENTOS

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología

Beca:

247889

Proyectos:

CB-2012-177680

CB-243454

INFR-2013-204735

Apoyo al Programa de Doctorado 2015

Programas Multidisciplinarios de Posgrado en Ciencias Ambientales



DEDICATORIA

A mis hijos perrunos Tesorito, Vainilla, Niebla y Rayito por acompañarme en las distintas etapas de este trabajo, por cada desvelo, por cada caminata y siesta que compartimos, por cada alegría y por recordarme que la vida siempre nos da una nueva oportunidad.

A los 43 de Ayotzinapa y los miles de desaparecidos en México.

A cada persona que padece depresión o ansiedad y que ha encontrado en el trabajo la mejor terapia para seguir adelante.

AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS

A Miguel Munguía Rosas por la oportunidad de participar en un proyecto tan novedoso e interesante, por encontrar siempre las palabras que me motivaron a seguir este camino, por llevarme a los maravillosos petenes y a la hermosa Mérida, por los buenos momentos compartidos con su hermosa familia, por recordarme la importancia de cuidar mi salud y por ser, además de un excelente guía, un hermano mayor que me procuró aún en la distancia.

A Arturo de Nova Vázquez por compartir su particular visión de la vida y darme libertad académica, por sus consejos, por su paciencia, por darme la oportunidad en docencia, por insistir cuando fue necesario, por darme impulso en los momentos clave, por ser un hermano mayor y maestro al mismo tiempo, por su valioso apoyo y cariño.

A Victoria Sosa por su tiempo, por contribuir a mi formación y por su sencillez.

A Humberto Reyes por ser parte de mi proceso de formación desde la Maestría, por sus acertadas sugerencias para enriquecer el trabajo y por cada aportación.

A Javier Fortanelli y Joel Flores por participar en mi examen pre-doctoral y las palabras de aquel día.

A Víctor Parra por facilitarnos su equipo de laboratorio en la UADY para poder concretar las mediciones de diversidad funcional.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A los mexicanos por financiar mis estudios de doctorado y permitirme vivir una de las aventuras más grandes en mi vida académica y personal.

A mi familia por ser las raíces que me han dado soporte toda la vida:

A mis padres Flor y Fernando por su cariño, motivación y apoyo... por todos esos libros que hay en su casa y que desde muy temprana edad despertaron mi curiosidad. Gracias por fomentar en mí el hábito de la lectura, ha sido uno de los más grandes regalos que me han hecho. A mi hermana Fernanda por sus consejos, cariño y empatía en los momentos más complejos.

A mis abuelitos Luz y Beto † por su cercanía, su cariño y cuidados... por enseñarme a amar a los perros y a las plantas.

A Aída Téllez Velasco, Mabel Hernández y Vicente Sánchez por siempre motivarme a continuar con mi formación académica, por su amistad, cariño y consejos.

A Erika por ser mi amiga todos estos años y hacerme sentir como en casa estando en San Luis Potosí.

A Carmen Ortiz Segura por tu confianza y cariño y por enamorarte de mi querida Ciudad de México mientras ambas hacíamos el doctorado.

A Guadalupe Centeno porque aún en la distancia tuvimos conversaciones muy enriquecedoras y por cada cosa que he aprendido acerca de la comunicación.

A Pedro Pablo Ramírez porque a pesar de la caótica multidimensionalidad siempre estuviste ahí.

A Ramcés García porque a pesar del tiempo y todos los años de por medio, siempre encontramos una forma de mantener contacto, por leerme tantas veces.

A Alba Flores por tu amistad y por abrirme las puertas de tu casa.

A Beatriz Arreola por todas esas conversaciones a lo largo del doctorado, por ser una mujer ejemplar y a su esposo Hugo Medina y el pequeño Joaquín por formar parte de ese intercambio de ideas.

A mis amigos del PMPCA-UASLP Carmelo Peralta, Joab Quintero, Claudia Bara, Areli Zuki por el gusto de coincidir desde la Maestría.

A mi colega Laura Elena Ortega Elorza por cada marcha, por cada mitin, por tu alma combativa.

A Laura Begbeder por todas sus atenciones y dedicación, por hacernos más llevaderos los trámites y por tu cariño.

A María Eugenia Almendarez por cada videoconferencia que me ayudaste a preparar y por esas conversaciones en la Agenda Ambiental de la UASLP.

A Lorena Leija por hacer de los trámites algo más agradable, por tu amabilidad.

A Farah Ahmed por cada atención, por tu empatía y amabilidad.

A Doña Mago por hacer que las horas se fueran más rápido y por hacernos sonreír con sus ocurrencias.

A Lucy Torres, Ángeles Zermeño, Edgar Esparragoza, Yosahandy, Gabo Mendez, Octavio Negrete por todos los buenos momentos que pasamos en el IIZD y fuera de él.

A Hugo Castillo por enlazar mundos, llenar la atmósfera de música y por compartir tus conocimientos siempre con sencillez.

A Don José García por compartir su impresionante memoria, por ser un alma combativa y cada conversación.

Al Doc Pedro Castillo por contagiarnos de su amor a la Sierra de Álvarez, por ser un ejemplo de sabiduría y sencillez.

A Don Enrique † por su amistad y cuidados durante mi estancia en el Instituto de Investigación de Zonas Desérticas.

A Daniela Gómez por los meses que coincidimos en el Herbario del IIZD, tiempo suficiente para saber que eres una persona llena de luz y ternura.

A Doña Nancy por tener siempre una sonrisa y palabras de aliento.

A Movie † y a Cana por cuidarnos en el IIZD.

A Doña Amanda por la deliciosa comida y reconfortantes conversaciones.

A Armando Rojas por hacer de las salidas a los petenes momentos inolvidables, por tu valioso apoyo y amistad, por tu cariño y por poner buena música en el camino.

A Guillermo Sánchez Fuente por todas esas horas en el laboratorio midiendo hojas, por tu compromiso y dedicación, por los paseos en Mérida, por ser mi amigo.

A Candy y Selmy, mis niñas de Campeche por todas las lecciones en campo y laboratorio, por su amistad y cariño.

Al Doc Luis Arias por ser como un padre durante mis estancias en Mérida, por compartir su bagaje y dulzura.

A Daniela por recibirme en Mérida, acompañarme en la búsqueda de un lugar en esa hermosa ciudad, por mostrarme la ciudad y por los momentos que compartimos.

A Brenda Torales por cada salida dentro y fuera de la bella Mérida, por permitirme compartir Progreso y Uxmal con tu hermosa familia, por tus detalles y por tu gran sensibilidad.

A Adolfo León por cada salida a campo y los días de laboratorio, por tu amistad y por seguir en contacto.

A Don Liberato y Don Juan Mis por acompañarnos en las colectas de los petenes.

A Don Manuel en los petenes de El Remate por recibirnos y conversar con nosotros.

A Lía, Rommel, Marce, Gil, Paty y Lynn por brindarme su compañía en el comedor del CINVESTAV (Unidad Mérida), por contagiarme su entusiasmo y dinamismo porque sin importar la brevedad de nuestra convivencia, me quedo con muy gratos recuerdos de ustedes.

A las cocineras del CINVESTAV (Unidad Mérida) por hacerme sentir que comía en casa y por su trato amable.

A mi amigo y maestro Israel Trejo Strecker por enseñarme inglés y apoyarme en la preparación del material que presenté en Escocia.

A Vania por ser un ejemplo de fortaleza, por tu amistad y tus efectivas terapias que me ayudaron a retomar el rumbo.

A Iván Baruch por ayudarme a descifrar tantos misterios de mi mente.

A Eduardo Youshimatz Mejía por tu amor y tus cuidados, por sostener mi mano.

A mis alumnos de las materias de Evolución y Sistemática en la Facultad de Ciencias de la UASLP por darme la oportunidad de enseñar y aprender con ustedes... por su entusiasmo.

A la bella Mérida por recibirme con los brazos abiertos desde la primera vez que pisé su suelo, a los yucatecos por sus comida, su acento, sus tradiciones, su amabilidad y alegría... por su magia.

A Edinburgh, Escocia y Montpellier, Francia por ser mi conexión con “El viejo mundo”.

“Hay placer en los bosques sin senderos, hay éxtasis en una costa solitaria. Está la soledad donde nadie se inmiscuye, por el océano profundo y la música con su rugido: No amo menos al hombre pero sí más a la naturaleza.”

Lord Byron

Resumen

Una gran cantidad de investigaciones han evaluado el impacto de la fragmentación del bosque sobre la diversidad taxonómica de plantas y la mayoría de los estudios mostraron un efecto negativo. Sin embargo, la diversidad taxonómica es un pobre descriptor de la biodiversidad, ya que considera a las especies como entidades homogéneas y no reconoce su historia evolutiva. Mientras que la configuración espacial del hábitat es fuertemente ligada a la funcionalidad y la estabilidad de los ecosistemas, se sabe poco acerca de cómo los cambios en la configuración espacial afectan la diversidad funcional. Por otra parte, la diversidad filogenética es un predictor fiable de funcionamiento de los ecosistemas y puede ser útil en la biología de la conservación para priorizar taxa y asignar los recursos disponibles de manera más eficiente. Sin embargo, no se conoce bien cómo la fragmentación del bosque afecta a la diversidad filogenética.

En el primer capítulo del estudio, se evaluó si la configuración espacial de los parches de bosque predice la diversidad funcional de plantas en un bosque fragmentado. Cinco atributos funcionales foliares (contenido de materia seca, dureza, área foliar específica, tamaño) se midieron para 23 especies de plantas dominantes en 20 fragmentos de un bosque naturalmente fragmentado en la Península de Yucatán. Se calcularon métricas funcionales multivariadas y por atributo, las cuales se correlacionaron con los descriptores de configuración espacial (tamaño de parche, medidas de aislamiento y forma). La forma de los parches se correlacionó negativamente con las métricas de diversidad funcional multivariadas y por atributo (contenido de materia seca y área foliar). Las medidas de aislamiento de los parches también se correlacionaron negativamente con las métricas de diversidad funcional por atributo (contenido de materia seca, dureza y área foliar). En otras palabras, un parche con mayor complejidad de forma y grado de aislamiento, empobrece la variabilidad funcional.

En el segundo capítulo se analizó el efecto de la configuración espacial de parches (el tamaño del parche, el grado de aislamiento y forma) sobre la diversidad filogenética en un bosque natural fragmentado. El proceso de fragmentación por lo general reduce el tamaño de los fragmentos forestales, aumenta el aislamiento de parches y promueve la forma circular de restos forestales, éste proceso puede reducir la diversidad filogenética de las plantas. Tres métricas de diversidad filogenética y dos métricas de estructura filogenética se calcularon para 19 parches de bosque. La relación entre las métricas de diversidad filogenética y algunos descriptores de configuración espacial de parche (tamaño, algunas medidas de aislamiento, la forma y elevación) se evaluaron con modelos de regresión lineal. Contrariamente a nuestras

expectativas, cambios espaciales asociados a los procesos de fragmentación (reducción del tamaño del parche, el incremento del aislamiento y la complejidad de la forma del parche) no tuvieron efecto consistentemente negativo en la diversidad filogenética. De hecho, se encontró lo contrario para algunas métricas; por ejemplo, los parches más grandes son más filogenéticamente agrupado y parches más complicadas tenido emparejado media mayor distancia filogenética. Llegamos a la conclusión de que la fragmentación del bosque no tiene efecto negativo en la diversidad filogenética.

Abstract

A large amount of research has evaluated the impact of forest fragmentation on plant taxonomic diversity and most studies have shown a negative effect. However, taxonomic diversity is a poor descriptor of biodiversity, since it regards species as homogeneous entities and does not recognize its evolutionary history. While the spatial configuration of habitat is strongly linked to the functionality and stability of ecosystems, little is known about how changes in spatial configuration affect functional diversity. On the other hand, phylogenetic diversity is a reliable predictor of ecosystem functioning and may be useful in conservation biology to prioritize taxa and allocate available resources more efficiently. However, it is not well known how forest fragmentation affects phylogenetic diversity.

In the first chapter of the study, we evaluated whether the spatial configuration of forest patches predicts the functional diversity of plants in a fragmented forest. Five functional foliar attributes (dry matter content, hardness, specific leaf area, size) were measured for 23 dominant plant species in 20 fragments of a naturally fragmented forest in the Yucatan Peninsula. Multivariate and attribute functional metrics were calculated, which were correlated with the spatial configuration descriptors (patch size, insulation measures and shape). The shape of the patches was negatively correlated with multivariate and attribute functional diversity metrics (dry matter content and leaf area). Patch isolation measures were also negatively correlated with attribute functional diversity metrics (dry matter content, hardness and leaf area). In other words, a patch with greater complexity of form and degree of isolation impoverishes functional variability.

In the second chapter the effect of the spatial configuration of patches (patch size, degree of isolation and shape) on phylogenetic diversity in a fragmented natural forest was analyzed. The fragmentation process usually reduces the size of forest fragments, increases patch isolation, and promotes the circular shape of forest debris. This process can reduce the phylogenetic diversity of plants. Three metrics of phylogenetic diversity and two metrics of phylogenetic structure were calculated for 19 patches of forest. The relationship between phylogenetic diversity metrics and some spatial patch configuration descriptors (size, some insulation measures, shape and elevation) were evaluated using linear regression models. Contrary to our expectations, spatial changes associated with fragmentation processes (reduction of patch size, increased isolation and complexity of patch shape) did not have a consistently negative effect on phylogenetic diversity. In fact, the opposite was found for some metrics; For example, larger patches are more phylogenetically clustered and more complicated patches had matched average longer phylogenetic distance. We conclude that forest fragmentation has no negative effect on phylogenetic diversity.

CONTENIDO

1. Introducción 2

- 1.1 La biodiversidad, su estudio y conservación 2
- 1.2 Reserva de la Biosfera de Los Petenes y el Corredor Biológico Petenes-Celestún-El Palmar 7
- 1.3 Justificación 14
- 1.4 Hipótesis 14
- 1.5 Objetivos 14
- 1.6 Referencias 16

2. Capítulo I

- 2.1 Diversidad funcional: Patch isolation and shape predict plant functional diversity in a naturally fragmented forest 21
- 2.2 Abstract 22
- 2.3 Introduction 23
- 2.4 Material and Methods 26
- 2.5 Results 33
- 2.6 Discussion 37
- 2.7 References 43
- 2.8 Supplementary material 50

3. Capítulo II 56

- 3.1 Diversidad filogenética: Patch spatial configuration effects on plant phylogenetic diversity in a naturally fragmented forest of Yucatan 56
- 3.2 Abstract 57
- 3.3 Introduction 58
- 3.4 Methods 60
- 3.5 Results 67
- 3.6 Discussion 72
- 3.7 References 77

4. Discusión General 85

- 4.1 El efecto de la fragmentación natural en la diversidad funcional 86

- 4.1.1 Filtros ambientales y la diversidad funcional de plantas en los petenes 86
- 4.1.2 Atributos funcionales más afectados por los filtros ambientales 87
- 4.1.3 Variación de la diversidad funcional en los petenes 89
- 4.2 El efecto de la fragmentación natural en la diversidad filogenética 89
 - 4.2.1 El componente evolutivo de la integración ecológica 90
 - 4.2.2 El efecto amortiguador de los linajes cercanamente emparentados 90
 - 4.2.3 Índices de diversidad filogenética como criterios de conservación 91
- 4.3 Un nuevo enfoque para el estudio de la biodiversidad y su conservación ante los escenarios actuales de vulnerabilidad ecosistémica 91
 - 4.3.1 Priorización de los fragmentos de la Reserva de la Biosfera de Los Petenes (RBLP) a través de nuevas métricas de diversidad y propuestas para fortalecer los criterios de conservación del Corredor Biológico Petenes-Celestún-Palmar 94
 - 4.3.2 Aportes o propuestas para fortalecer los criterios y actividades de los subprogramas del Plan de Manejo y Conservación de la Reserva de la Biosfera de Los Petenes y el Corredor Biológico Petenes-Celestún-Palmar 98
- 4.4 Perspectivas 100
- 4.5 Conclusiones Generales 100
- 4.6 Referencias 102

Índice de cuadros

Table 2.1 Results of linear multiple regression run to assess the relationship between multivariate mean pairwise functional distance (MPFD) and some descriptors of spatial configuration of forest patches (patch size [Size], a connectivity index [Connectivity], patch elevation [Elevation] and a shape index [Shape]). The statistics, partial regression coefficients (and standard error) and explained variance per source of variation are shown. Only the explanatory variables included in the minimal adequate models are presented.

Table 2.2. Results of a linear multiple regression model run to assess the relationship between community weighted means (CWM) for some functional leaf traits (leaf dry matter content [LDMC], leaf punch force [LPF], specific leaf area [SLA], leaf size [LS] and leaf thickness [LT]) with some descriptors of spatial configuration of forest patches (patch size [Size], a connectivity index [Connectivity], patch elevation [Elevation] and a shape index [Shape]). A separate model was fitted per functional trait. The statistics, partial regression coefficients (and standard error) and explained variance per source of variation are shown. Only the explanatory variables included in the minimal adequate models are presented.

Table 2.3. Results of a linear multiple regression model run to assess the relationship between by-trait mean pairwise functional distance (MPFD) for some functional leaf traits (leaf dry mater content [LDMC], leaf punch force [LPF], specific leaf area [SLA], leaf size [LS] and leaf thickness [LT]) with some descriptors of spatial configuration of forest patches (patch size [Size], a connectivity index [Connectivity], patch elevation [Elevation] and a shape index [Shape]). A separate model was fitted for each functional trait. The statistics, partial regression coefficients (and standard error) and explained variance per source of variation are shown. Only the explanatory variables included in the minimal adequate models are presented.

Table 2.4. List of plant species from which functional traits were sampled. Abundance (frequency) of each species per forest patch is also shown. Together, the species selected represented 90-94% of the individuals in a given patch.

Table 2.5. Linear models proposed to assess the influence of patch spatial configuration on multivariate functional diversity metrics. The dependent variables (Response) were: the mean pairwise functional distance between species (MPFD) and mean nearest functional distance between species (MNFD); thus, two separate models were fitted. For each model, the initial complete model included the following independent variables: patch size (size), distance to the continuous forest (D Continuous), distance to the nearest patch (D Nearest P), a connectivity index (Connectivity), patch elevation (Elevation) and a shape index (Shape). Minimal adequate models are in bold. Intermediate models during model simplification as well as the Akaike Information Criterion (AIC) are shown. μ = Model intercept.

Table 2.6. Linear models proposed to assess the influence of patch spatial configuration on a by-trait functional diversity metric (mean pairwise functional diversity: MPFD) and a metric of dominant trait value in a community (Community weighted mean: CWM). The dependent variables in each model were functional leaf traits (Trait): leaf dry matter content (LDMC), leaf punch force (LPF), specific leaf area (SLA), leaf size (LS) and leaf thickness (LT). MPFD and CWM were calculated per functional trait. In each model, an initial complete model included the following independent variables: patch size (size), distance to the continuous forest (D Continuous), distance to the nearest patch (D Nearest P), a connectivity index (Connectivity), and patch elevation (Elevation) and a shape index (Shape). Minimal adequate models are in bold. Intermediate models during model simplification as well as the corresponding Akaike Information Criterion (AIC) are shown. μ = Model intercept.

Table 3.1. Per-patch plant species richness (SR), number of species in major plant clades (Magnolids, Monocots, Eudicots) and number of plant families represented in each patch (Families).

Table 3.2. Model simplification procedure for five phylogenetic diversity metrics (phylogenetic diversity sensu stricto [PD_{ss}], mean paired distance (MPD), mean nearest taxon distance [MNTD], net relatedness index (NRI), and nearest taxon index [NTI]). For each metric, initial complete model included patch size (Size), distance to the continuous forest (D continuous F), distance to the nearest patch (D nearest), patch central elevation (Elevation), patch shape (Shape) and perimeter (Perimeter). For each model, the Akaike Information Criterion is shown (AIC). Minimal adequate models are in bolds.

Table 3.3. Results of linear regression models to assess the effects of patch spatial configuration (patch size [Size], distance to the continuous forest [D continuous F], patch elevation [Elevation], patch shape [Shape] and patch perimeter [perimeter]) on phylogenetic diversity metrics (phylogenetic diversity sensu stricto [PD_{ss}], mean paired distance (MPD), mean nearest taxon distance [MNTD], net relatedness index (NRI), and nearest taxon index [NTI]). Only the statistics for the variables included in the minimal adequate model (see Table 2) are shown. Patch size and patch shape were log transformed to improve linearity.

Cuadro 4.1 Priorización de los fragmentos analizados de acuerdo a las variables de configuración espacial (Tamaño de parche, índice de forma y distancia al continente) y las métricas de diversidad filogenética que se vieron afectadas (PD_{ss}: diversidad filogenética, MPD: distancia media entre pares, MNTD: distancia media al taxón más cercano y NRI: índice de relación neta.

Cuadro 4.2 Actividades y acciones de los diferentes componentes relacionados a los Subprogramas de Manejo y Restauración incluidos en el Plan de Manejo de La Reserva de la Biosfera Los Petenes (CONANP-SEMARNAT, 2006).

Cuadro 4.3 Actividades y acciones de los diferentes propuestas para incluir en los componentes de los Subprogramas de Manejo y Restauración incluidos en el Plan de Manejo de La Reserva de la Biosfera Los Petenes.

Índice de figuras

Figura 1.1. Componentes de la biodiversidad (Modificado de Thompson et al., 2015).

Figura 1.2. Experimentos de fragmentación en el mundo: todos los experimentos han estado funcionando continuamente desde el tiempo indicado por el inicio de la flecha asociada (con la excepción del experimento fragmentación de musgo, lo que representa una serie de estudios a lo largo de casi dos décadas). Las variables estudiadas en cada experimento se comprueban. El área corresponde a los fragmentos más grandes de los experimentos. Los iconos en " Fragmento " y "Matriz " indican la comunidad dominante y su altura relativa, con varios árboles que representan la sucesión. (Haddad et al., 2015).

Figura 1.3. Mapa de la Reserva de la Biósfera Los Petenes (SEMARNATCAMP, 2015) y vista desde el mirador de la Reserva.

Figura 1.4. Vegetación de los petenes de la Península de Yucatán: a) Matriz de *Cladium jamaicense* en el Petén Brujo, b) Ojo de agua rodeado por el helecho *Acrostichum aureum* y *Laguncularia racemosa* en el Petén Hobo y c) Elementos de selva en el Petén Brujo chico.

Figura 1.5. El interior de un petén: a) árboles de *Rhizophora mangle* y b) ojo de agua.

Figura 1.6. Mapa de los petenes colectados en el estudio.

Figura 1.7. Especies encontradas en los petenes durante el estudio florístico de enero del 2013 a agosto de 2014: a) *Malvaviscus arboreus*, b) *Cladium jamaicense*, c) *Rhizophora mangle*, d) *Lysiloma latisiliquum*, e) *Piscidia piscipula*, f) *Manilkara zapota*, g) *Sabal yapa* y h) *Bravaisia tubiflora*.

Figure 2.1. Map of study area (Petenes-Celestún-El Palmar Biological Corridor). Forest patches sampled (Sampled peten) are shown in black. Patches not sampled are shown in gray (Peten). The white continuous area is the terrestrial portion of the biological corridor

dominated by a continuous semi-evergreen forest. The small rectangle in the insert at the bottom right indicates the position of the study area on the Yucatan Peninsula. All bars represent 1 km (Munguía & Montiel, 2014).

Figure 3.1. Map of study area (Petenes-Celestún-El Palmar Biological Corridor; white polygon; From Munguía y Montiel, 20014). Forest patches sampled (Sampled peten) are shown in black. Patches not sampled are shown in gray (Peten). The small rectangle in the insert at the bottom right indicates the position of the study area on the Yucatan Peninsula. All bars represent 1 km.

Figure 3.2. Phylogenetic relationships of 47 plant species found during a vegetation surveyed in 19 forest patches of the Yucatan. The scale bar represents 50 millions of years.



“Si realmente amas la naturaleza, encontrarás la belleza en todas partes.”

Vincent Van Gogh

1. Introducción

1.1 La biodiversidad, su estudio y conservación

El año 2010 fue un punto de referencia para la ciencia y la política de biodiversidad ya que se designó por las Naciones Unidas como el "Año Internacional de la Biodiversidad", con el objetivo fundamental de aumentar la conciencia sobre la importancia de la misma para el bienestar humano. Además, es en este año que se cumplió el plazo para la meta de diversidad biológica adoptada en 2002 por los signatarios de la Convención sobre Diversidad Biológica (CBD) por "una reducción significativa del ritmo actual de pérdida de biodiversidad" (Faith et al., 2010).

“La diversidad biológica - o biodiversidad - es el término dado a la variedad de la vida en la Tierra. Es la variación dentro y entre todas las especies de plantas, animales y microorganismos y los ecosistemas en los que viven e interactúan.”

World Wild Foundation, 2016.

El concepto de biodiversidad es fundamental si se considera la preocupación actual sobre el manejo y la sostenibilidad de los recursos para hacer frente al cambio global y en sentido amplio se ha utilizado para incluir la variación en los componentes biológicos a diferentes escalas, desde la variación de los genes hasta la de los ecosistemas (Millenium Ecosystem Assessment, 2005) incluyendo las interacciones entre sus diferentes componentes (Figura 1.1) (Schiener, 2012). Es así que los estudios actuales sobre biodiversidad se habían concentrado en describir algunos de sus atributos – abundancia, filogenia y función- para la generación de propuestas y alternativas de preservación (Mace y Baillie et al., 2008; Burchart, 2010; Cianciaruso, 2011; Schiener, 2012). Sin embargo, una postura más integral e incluyente ha sido adoptada en trabajos recientes para poder comprender cómo se relacionan los componentes que conforman la biodiversidad (Cadotte et al., 2009; Srivastava et al., 2012; Thompson et al., 2015).

Para entender de qué manera la biodiversidad se ha integrado a lo largo del tiempo en las unidades que llamamos comunidades ecológicas, es necesario definir dos conceptos básicos que describen la variación de los atributos de la biodiversidad como resultado de las fuerzas evolutivas y la interacción ecológica y desempeño de cada especie dentro de su nicho ecológico. El primer concepto es el de diversidad funcional que se refiere al valor, rango, distribución y abundancia relativa de los atributos funcionales de los organismos que constituyen un ecosistema (Díaz et al., 2007). Estos son generalmente características morfológicas, fisiológicas y/o fenológicas medibles a nivel individual, desde el nivel celular hasta la del organismo entero, y que influyen en su crecimiento, reproducción y supervivencia y/o en los efectos de dicho organismo en el ecosistema (Lavorel y Garnier, 2002; Cornelissen et al., 2003; Petchey y Gastón, 2006; Violle et al., 2007). Por otra parte, los atributos de un carácter funcional, son los valores particulares del mismo en un lugar y tiempo determinado (Lavorel et al., 1997; Violle et al., 2007). El segundo concepto es el de diversidad filogenética, referido a la carga evolutiva resguardada en los linajes que componen una comunidad biológica y que es el resultado de las múltiples fuerzas evolutivas del pasado y permiten la preservación y la evolución futura de dicha diversidad (Donoghue et al., 2009; Faith, 1992; Faith et al., 2010).

La caracterización de la complejidad funcional de una comunidad contribuye a entender las relaciones entre biodiversidad, factores abióticos y procesos ecosistémicos de una manera que las clasificaciones taxonómicas y filogenéticas por sí solas no lo hacen (Díaz et al., 2002), sobre todo si tomamos en cuenta la sucesión ecológica como la principal causa de la integración de comunidades biológicas en un espacio y tiempo determinado. La clasificación en tipos funcionales de plantas (TFP) generalmente no cercanamente emparentadas, constituidos por especies que desempeñan de manera convergente, un papel semejante en el funcionamiento del ecosistema, o que presentan respuestas similares a factores ambientales de igual magnitud, ha demostrado ser útil para la comprensión del funcionamiento del ecosistema en su totalidad (Díaz y Cabido, 1997; Díaz et al., 2002; Duffy, 2002; Hooper et al., 2005; Pokorny et al., 2005; Formara y Tilman, 2009). Sin embargo es importante entender que es el mismo proceso evolutivo, representado como una carga de

diversidad filogenética, el que permite que las comunidades se integren con diferentes opciones de diversidad funcional, sin embargo aún son pocos los estudios y metodologías desarrolladas para interpretar el efecto conjunto de la historia evolutiva y la integración ecológica de las comunidades.

La diversidad filogenética puede entenderse de manera práctica como la suma de linajes evolutivos distintos que componen a una comunidad biológica, el efecto directo y cuantificable del proceso de macroevolución sobre la integración de los ecosistemas. Es considerada la parte fundamental a conservar junto con la diversidad genética, pues de ellas depende la evolución futura de las especies. Dicha diversidad es el resultado de procesos del pasado y es el punto de partida para la evolución de dichas comunidades mediante procesos de diversificación y adaptación (Donoghue et al., 2009; Faith et al., 2010). Con el desarrollo generado hasta el momento, el conocimiento de la diversidad filogenética es una herramienta fundamental en biología de la conservación, pues permite priorizar taxa y regiones con la finalidad de maximizar la cantidad de información genética y evolutiva protegida y viable (Brooks et al., 1992; Eguiarte et al., 1999; Faith et al., 2010). En términos prácticos, se ha cuantificado la posición y suma del largo de ramas de la filogenia de una comunidad de organismos como una medida de la historia evolutiva contenida en dicha comunidad asumiendo que valores altos de diversidad filogenética asegurarían valores altos de biodiversidad futura (Faith, 1992; Faith et al., 2010).

La interpretación de la diversidad evolutiva desde este enfoque puede generar información importante sobre la manera en la que operan en conjunto la historia evolutiva y la integración ecológica de las comunidades. Por ejemplo, ha sido posible cuantificar si la diversidad evolutiva permite un mejor funcionamiento ecológico, traducido a la productividad de biomasa, diversidad funcional, mantenimiento de la riqueza de especies y términos generales a la calidad de los servicios del ecosistema (Cadotte et al., 2008; Faith et al., 2010).

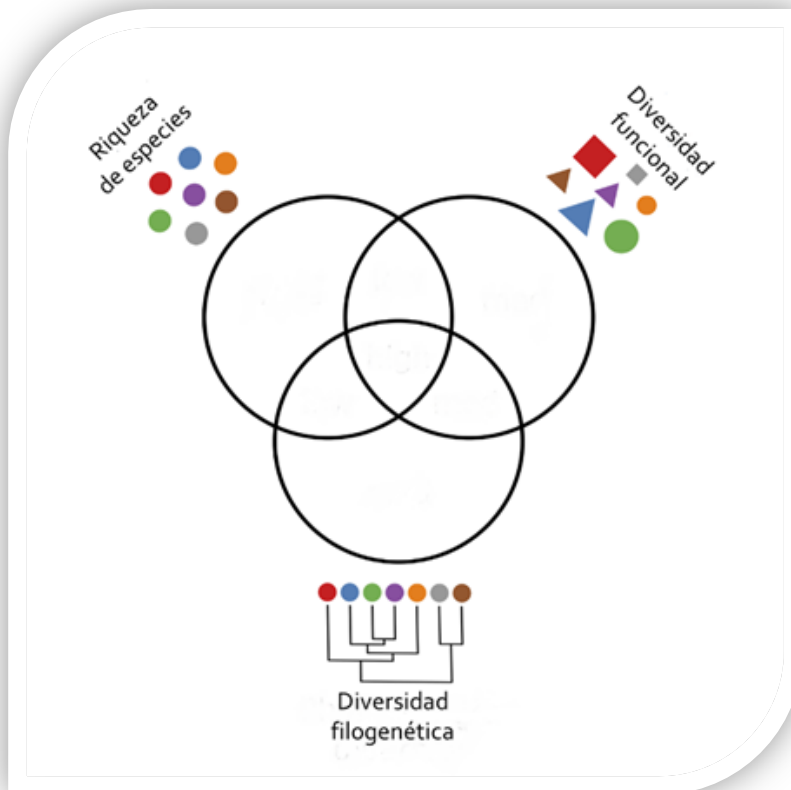


Figura 1.1| Componentes de la biodiversidad (Modificado de Thompson et al., 2015).

La biodiversidad –y sus componentes- se ve afectada por la degradación y destrucción del hábitat (Haddad et al., 2015). La destrucción lleva a la fragmentación, es decir, la división de los hábitats en partes (o fragmentos) más pequeños y aislados los cuales estarán separados por una matriz (Lindenmayer & Fischer, 2006). Aunque los ecólogos coinciden en que la destrucción del hábitat es perjudicial para el mantenimiento de la biodiversidad, no están de acuerdo en que la fragmentación sea responsable de ello. Por lo anterior, el impacto de la fragmentación natural y artificial (generalmente medido como tamaño del parche y su grado de aislamiento) sobre la riqueza de especies ha sido el foco de numerosas investigaciones (Figura 1.2) (ver Fharig, 2003; Haddad et al., 2015).

Debido a que una gran proporción de la biodiversidad mundial se encuentra en paisajes fragmentados, la protección de ésta depende, en gran medida, de su mantenimiento en los paisajes espacialmente heterogéneos (Fahrig et al., 2013). En estudios relacionados con la

fragmentación, las evaluaciones de la biodiversidad se habían enfocado en el número de especies y/o sus abundancias relativas, mismas que proporcionan poca información sobre los cambios en las relaciones filogenéticas de las especies e individuos dentro de los ensamblajes en ecosistemas fragmentados ya que se asume que todas las especies contribuyen de la misma forma a la diversidad del hábitat (Santos et al., 2010; Arroyo-Rodríguez et al., 2012). Por el contrario, la descomposición de la diversidad biológica en diferentes dimensiones y componentes ha permitido identificar los factores que afectan a los conjuntos de especies en paisajes fragmentados. En investigaciones recientes, se ha encontrado que pequeñas áreas, ubicadas estratégicamente impactan de manera desproporcional la preservación de linajes evolutivos además de que grandes fragmentos de un paisaje promueven las dimensiones de diversidad. Es por esto que se puede asegurar que, una dimensión de la biodiversidad, no es sustituto de la otra (Pollock et al., 2015).

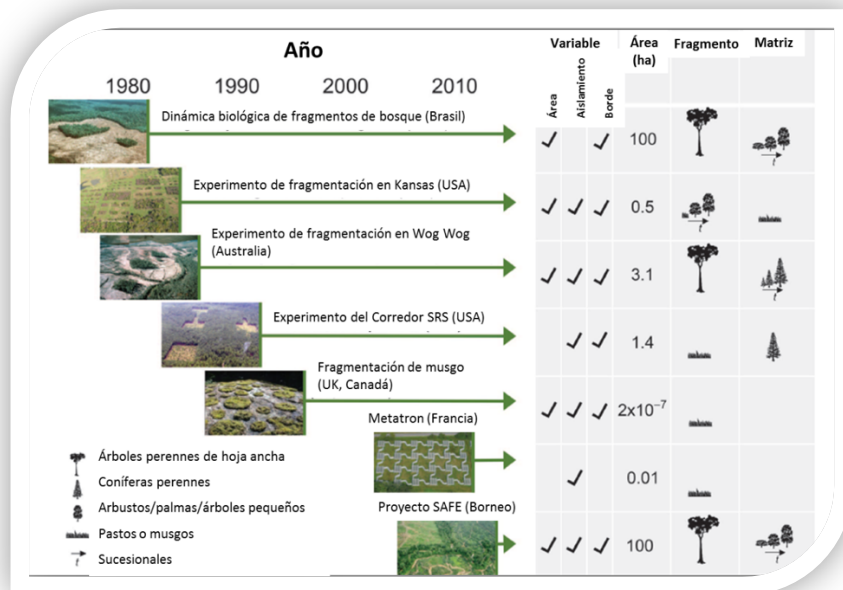


Figura 1.2. Experimentos de fragmentación en el mundo: todos los experimentos han estado funcionando continuamente desde el tiempo indicado por el inicio de la flecha asociada (con la excepción del experimento fragmentación de musgo, lo que representa una serie de estudios a lo largo de casi dos décadas). Las variables estudiadas en cada experimento se comprueban. El área corresponde a los fragmentos más grandes de los

experimentos. Los iconos en " Fragmento " y "Matriz " indican la comunidad dominante y su altura relativa, con varios árboles que representan la sucesión. (Haddad et al., 2015).

La incorporación de la historia evolutiva de las especies en los estudios ecológicos, mejora la comprensión de la composición de las comunidades, el funcionamiento del ecosistema y de las respuestas al cambio ambiental actual (Peralta et al., 2015). Es por esto que, la identificación de los determinantes bióticos y abióticos que dan forma a los patrones de biodiversidad y composición de los ensamblajes de especies, representa uno de los problemas ecológicos más desafiantes de nuestros tiempos (Zou et al., 2016). En sistemas experimentales, se ha demostrado que los índices de biodiversidad basados en atributos o filogenia pueden superar a la riqueza de especies como predictores de la función en los ecosistemas (Thompson et al., 2015).

La mayoría de los paisajes altamente fragmentados son producto del desarrollo de las actividades humanas. Sin embargo, existen paisajes fragmentados de origen natural y éstos ofrecen un excelente modelo para estudiar los efectos de largo plazo (de hasta miles de años o más) del tamaño y el aislamiento de hábitat isla sobre diferentes componentes de la biodiversidad (Montiel et al., 2006; Hou y Lou, 2011) y, en algunos casos, permiten controlar importantes factores de confusión (tipo de matriz, forma del parche y origen de la fragmentación (Montiel et al., 2006 y Montiel et al., 2008).

1.2 Reserva de la Biosfera de Los Petenes y el Corredor Biológico Petenes-Celestún-El Palmar

La Reserva de la Biosfera Los Petenes conforma una eco-región junto con las áreas naturales protegidas costeras de la Reserva de la Biosfera Ría Celestún y El Palmar (Figura 1.3), que contribuyen con su alta diversidad de flora y fauna así como con la unicidad de algunos de sus ecosistemas, particularmente los petenes y pastos marinos de mayor extensión, tamaño y buen estado de conservación en todo el país.

En ésta reserva, se localizan los petenes que son pequeñas "islas" de vegetación arbórea con elementos de selva mediana perennifolia, subperennifolia y manglar (Figuras 1.4, 1.5), al parecer emergidas durante el mioceno y que se encuentran inmersas en medio de

amplias zonas inundables de tipo pantanoso conocidas como “marismas” (Barrera, 1982; Rico-Gray, 1982; Olmsted et al., 1983). Estas marismas están constituidas en esencia de pastizales y manglares enanos fuertemente influenciados por los movimientos de las aguas del mar.

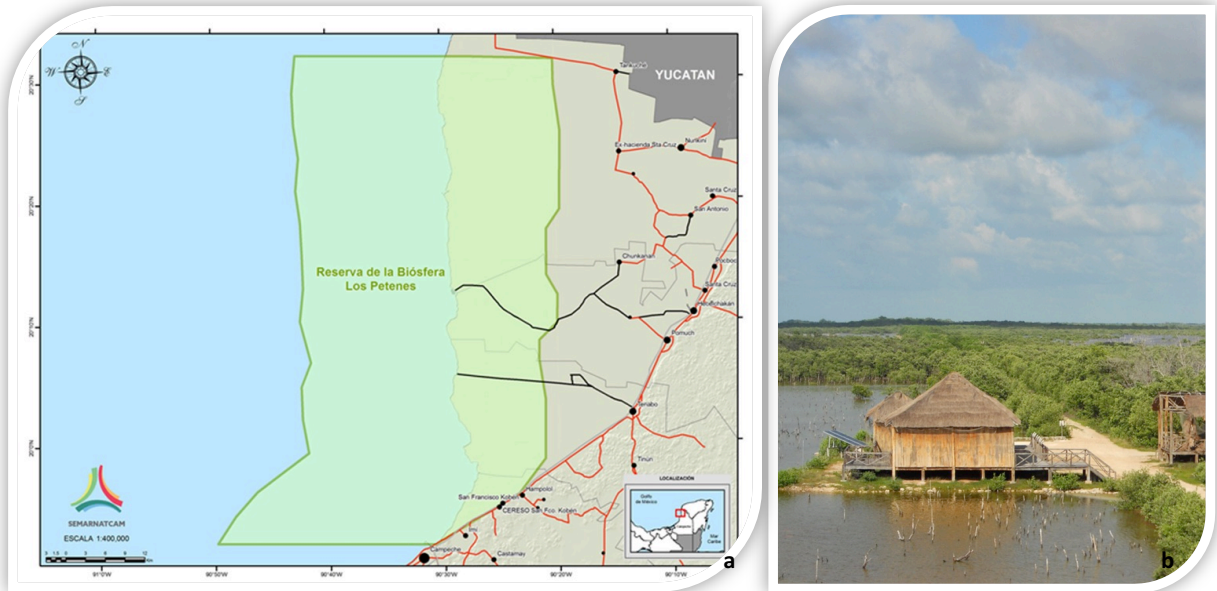


Figura 1.3. Mapa de la Reserva de la Biósfera Los Petenes (SEMARNATCAMP, 2015) y vista desde el mirador de la Reserva.



Figura 1.4. Vegetación de los petenes de la Península de Yucatán: a) Matriz de *Cladium jamaicense* en el Petén Brujo, b) Ojo de agua rodeado por el helecho *Acrostichum aureum* y *Laguncularia racemosa* en el Petén Hobo y c) Elementos de selva en el Petén Brujo chico.

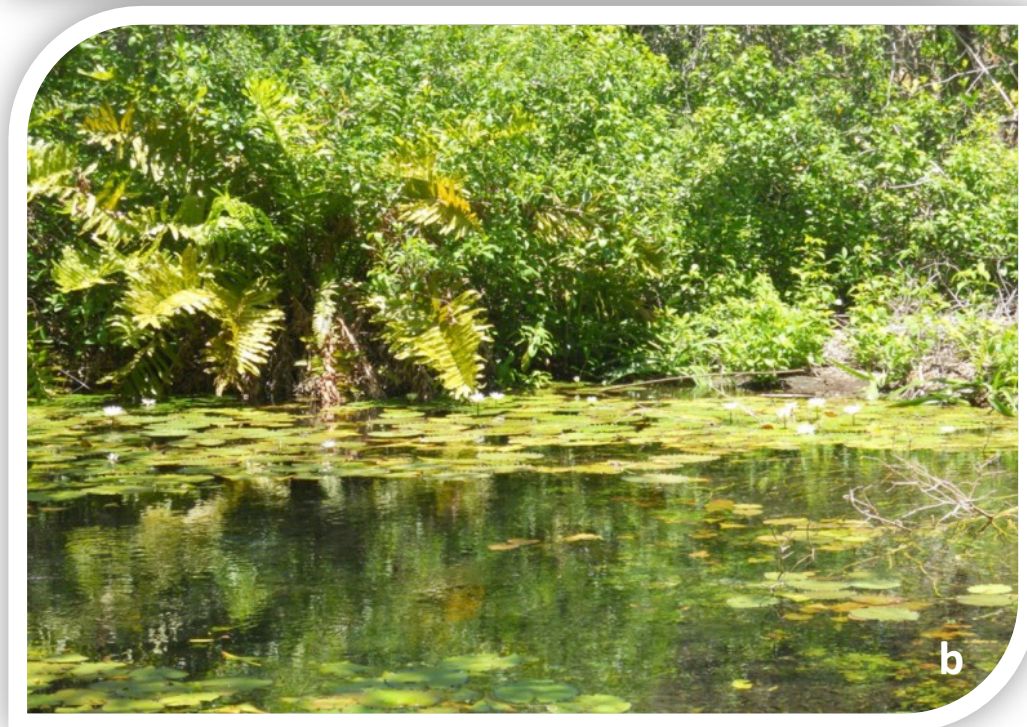


Figura 1.5. El interior de un petén: a) árboles de *Rhizophora mangle* y b) ojo de agua.

Los petenes están distribuidos en todo el borde de la Península de Yucatán, pero son particularmente abundantes en la porción centro oriental de Quintana Roo y en el noroeste del estado de Campeche (Durán, 1995). Las zonas donde se presentan, están constituidas por materiales sedimentarios de origen reciente y de naturaleza calcárea. Los suelos son orgánicos y profundos. Se caracterizan por ser jóvenes –poco diferenciados en su morfología– y estar frecuentemente saturados de agua; presentan una capa superficial muy rica en materia orgánica que descansa sobre una capa de marga formada a partir de caliza (Gleason, 1972). Estos ecosistemas conocidos como petenes sólo se localizan en la Península de Yucatán, en Cuba y en la Península de La Florida, por lo que esta región es considerada como un área biogeográfica única a nivel nacional que, desde febrero de 2004, se declaró como sitio RAMSAR, reconociéndose su valor como un humedal de importancia internacional. La RBLP queda comprendida dentro de las regiones prioritarias de México en todas las categorías existentes: Regiones Prioritarias Terrestres (RPT Petenes Ría Celestún, No. 145), Regiones Marinas Prioritarias (RMP No. 60, Champotón-El Palmar), Regiones Hidrológicas Prioritarias (RHP No. 102. Anillo de Cenotes), y Áreas de Importancia para la Conservación de las Aves (AICAS, Los Petenes, Clave de la AICA SE-28) (CONANP-SEMARNAT, 1996).

Los petenes han sido objeto de diversos estudios donde se ha analizado la estructura de la vegetación y su composición florística (Durán, 1987a y 1987b; Tun-Dzul, 1996) así como su relación con los niveles de inundación (Rico-Gray, 1982). Por otra parte, se ha caracterizado la fragmentación del sitio (Mas & Correa, 2000; Munguía y Montiel, 2014) y en estudios más recientes, se han abordado sus efectos en la estructura de la biodiversidad y sus componentes como la diversidad genética, taxonómica, funcional y filogenética (Montiel et al., 2006; Munguía et al., 2014; Munguía y Montiel, 2014; Martínez et al., 2016). Debido a que los petenes de la Península de Yucatán se derivan de procesos geomorfológicos y no de actividades humanas, estos ofrecen un excelente sistema para de estudiar los ensambles de plantas -y animales- presentes en ellos y documentar cómo estas comunidades persisten en un hábitat naturalmente fragmentado (Montiel et al., 2006) (Figuras 1.6, 1.7).

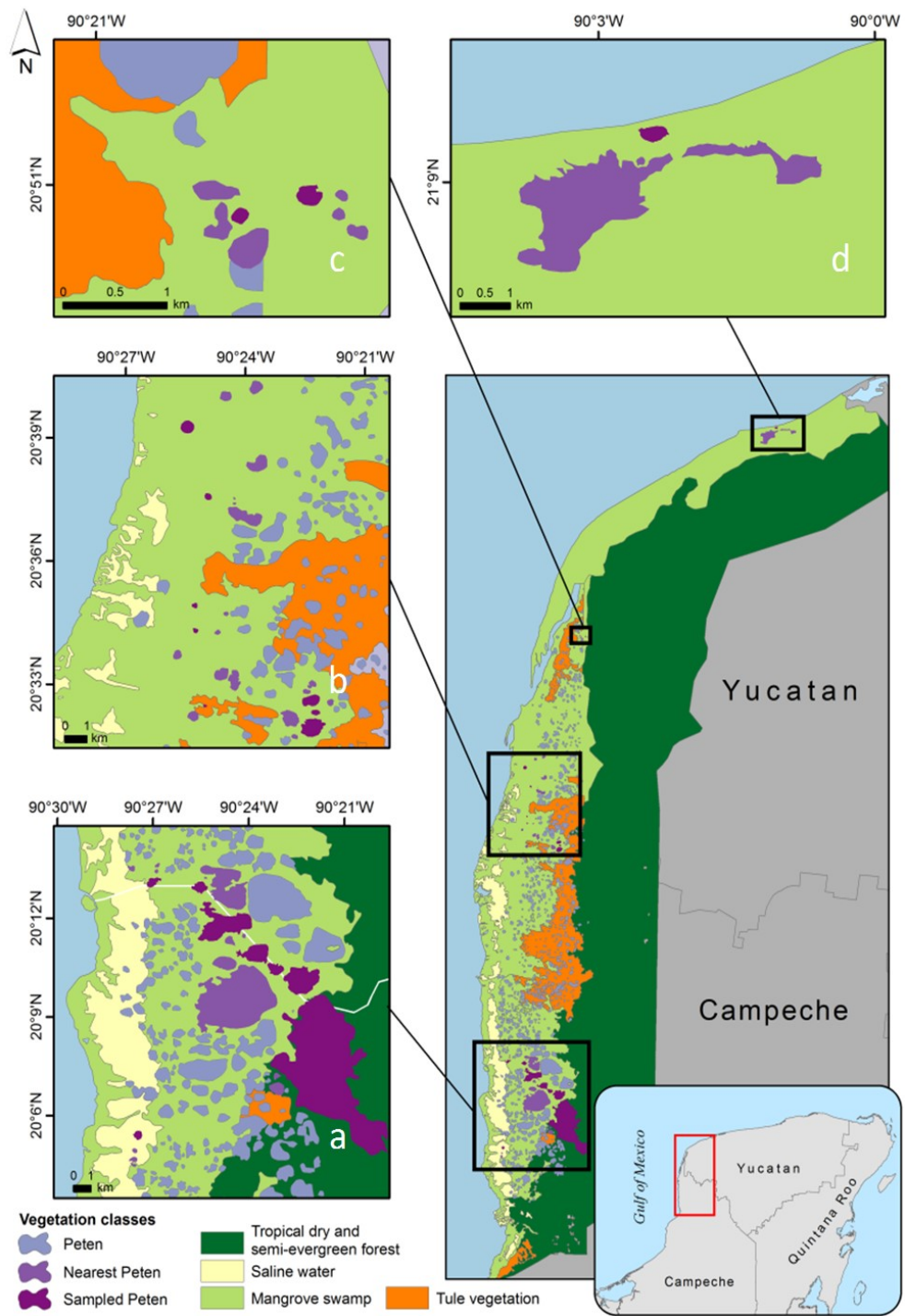


Figura 1.6. Mapa de los petenes colectados en el estudio.



Figura 1.7. Especies encontradas en los petenes durante el estudio florístico de enero del 2013 a agosto de 2014: a) *Malvaviscus arboreus*, b) *Cladium jamaicense*, c) *Rhizophora mangle*, d) *Lysiloma latisiliquum*, e) *Piscidia piscipula*, f) *Manilkara zapota*, g) *Sabal yapa* y h) *Bravaisia tubiflora*.

1.3 Justificación

El mantenimiento de la funcionalidad y la historia evolutiva de la biodiversidad en los ecosistemas es de gran importancia pues de ellos depende su preservación tal como la conocemos y utilizamos. Sin embargo, los estudios del impacto de la fragmentación sobre estos dos componentes de la biodiversidad (diversidad funcional y filogenética) son recientes y muy escasos. Además de que se desconoce la relación entre ellos y hasta qué grado la diversidad funcional está influenciada por la historia filogenética de las especies. Resulta importante por lo tanto incorporar el análisis de diversidad a diferentes escalas (funcional y evolutiva), para entender mejor cómo la fragmentación natural afecta a las comunidades vegetales y esta podría ser utilizada a su vez para predecir el impacto de la fragmentación inducida por las actividades humanas tendría sobre la biodiversidad en comunidades vegetales.

1.4 Hipótesis

La biodiversidad de ecosistemas naturalmente fragmentados puede ser estudiada desde su componentes funcional y filogenético. Se espera que estos componentes estén determinados por las variables de configuración espacial, y a su vez que estas métricas, en ambos casos, puedan ser utilizadas para la generación de estrategias de conservación para el sitio.

1.5 Objetivos

El objetivo general fue evaluar cuál es el efecto de la configuración espacial en dos dimensiones de la diversidad en un ecosistema naturalmente fragmentado millones de años atrás para poder así priorizar qué parches podrían ser conservados y diseñar así las estrategias de conservación pertinentes.

1. Evaluar si la configuración espacial de los parches de bosque predice la diversidad funcional de las plantas en una selva tropical naturalmente fragmentada en la Península de Yucatán.
2. Evaluar si la configuración espacial de los parches de bosque predice la diversidad filogenética de las plantas en una selva tropical naturalmente fragmentada en la Península de Yucatán.

1.6 Referencias

1. Faith DP, Magallón S, Hendry AP, Conti E, Yahara T, Donoghue MJ (2010) Ecosystem services: an evolutionary perspective on the links between biodiversity and human well-being. *Current Opinion in Environmental Sustainability* **2**: 1-9.
2. World Wild Foundation, 2016. What is Biodiversity?: http://wwf.panda.org/about_our_earth/biodiversity/what_is_biodiversity/
3. Millennium Ecosystem Assessment. Washington, DC: Island Press; 2005.
4. Scheiner SM (2012) A metric of diversity that integrates abundance, phylogeny and function. *Oikos* **121**: 1191-1202.
5. Mace, GM., Baillie, JEM (2007) The 2010 biodiversity indicators: challenges for science and policy. *Conservation Biology* **21**: 1406–1413.
6. Butchart SHM, Walpol M, Collen B, Strien A, Scharlemann JPW, Almond REA, Baillie, JEM, Bomhard B, Brown C, Bruno J, Carpenter KE, Carr GM, Chanson J, Chener AM, Csirke J, Davidson NC, Dentener F, Foster M, Galli A, Galloway JN, Genovesi P, Gregory RD, Hockings M, Kapos V, Lamarque JF, Leverington F, Loh J, McGeoch MA, McRae L, Minasyan A, Hernández Morcillo M, Oldfield TEE, Pauly D, Quader S, Revenga C, Sauer JR, Skolnik B, Spear D, Stanwell-Smith D, Stuart SN, Symes A, Tierney M, Tyrrell TD, Vié JC, Watson R (2010) Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science* **328**: 1164-1168.
7. Cianciaruso MV (2011) Beyond taxonomical space: large-scale ecology meets functional and phylogenetic diversity. – *Front. Biogeography* **3**: 87–90.
8. Cadotte MW, Cavender-Bares J, Tilman D, Oakley TH (2009) Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PLoS ONE* **4**: e5695.
9. Srivastava DS, Cadotte MW, MacDonald AAM, Marushia RG, Mirotnick N (2012) Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters* **15**, 637–648.
10. Thompson, P.L., Davies, T.J. y González, A. (2015). Ecosystem functions across trophic levels are linked to functional and phylogenetic diversity. *PLoS ONE* **10(2)**: e0117595. doi:10.1371/journal.pone.0117595
11. Diaz S, Lavorel S, de Bello F, Quetier F, Grigulis K, Robson TM (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings in Natural Academy of Sciences USA* **104**: 20684-20689.
12. Lavorel S, Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**: 545-556.

13. Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heiden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**: 335-380.
14. Petchey OL, Gaston KJ (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* **9**: 741-758.
15. Violle, C, Navas M, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional. *Oikos* **116**: 882-892.
16. Donoghue MJ, Yahara T, Conti E, Cracraft J, Crandall KA, Faith DP, Häuser C, Hendry AP, Joly C, Kogure K, Lohmann LG, Magallón SA, Moritz C, Tillier S, Zardoya R, Prieur-Richard AH, Larigauderie A, Walther BA (2009) bioGENESIS: Providing an Evolutionary Framework for Biodiversity Science. *DIVERSITAS* **6**. 52 p.
17. Faith DP (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* **61**: 1-10.
18. Díaz S, Gurvich D, Pérez H, Cabido M (2002) ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* **37**: 135-140.
19. Díaz S, Cabido M (1997) Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* **8**: 463-474.
20. Duffy JE (2002) Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos* **99**: 201-219.
21. Hooper DUF, Chapin S, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**: 3-35.
22. Pokorny ML, Sheley RL, Zabinski CA, Richard E, Engel RE, Svejcar TJ, Borkowski JJ (2005) Plant Functional Group Diversity as a Mechanism for Invasion Resistance. *Restoration Ecology* **13**: 448-459.
23. Fornara, DA, Tilman D (2009) Ecological mechanisms associated with the positive diversity-productivity relationship in an N-limited grassland. *Ecology* **90**: 408-418.
24. Brooks DR, Mayden RL, McLennan DA (1992) Phylogeny and biodiversity: conserving our evolutionary legacy. *Trends in Ecology and Evolution* **7**: 55-59.
25. Eguiarte, LE, Larson-Guerra J, Núñez-Farfán J, Martínez-Palacio A, Santos del Prado K, Arita HT (1999) Diversidad filogenética y conservación: ejemplos a diferentes escalas y una propuesta a nivel poblacional para *Agave victoria-reginae* en el desierto de Chihuahua, México. *Revista Chilena de Historia Natural* **72**: 475-492.
26. Cadotte MW, Cardinale BJ, Oakley TH (2008) Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings in Natural Academy of Sciences USA* **105**(44): 17012-17017.

27. Haddad et al., 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science* **1(2)**: e1500052
28. Lindenmayer DB, Franklin JF, Fischer J (2006) General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biological Conservation* **131**: 433–445.
29. Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review Ecology Evolution Systematics* **34**: 487-515.
30. Fahrig L (2013) Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* **40**: 1649-1663.
31. Santos B, Arroyo-Rodríguez V, Moreno CE, Tabarelli M (2010) Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented Brazilian Atlantic forest. *PLoS ONE* **5**: 12625.
32. Arroyo-Rodríguez V, Pineda E, Escobar F, Benítez-Malvido J (2008) Values of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rain forest. *Conservation Biology* **23**: 729-739.
33. Pollock LJ, Rosauer DF, Thornhill AH, Kujala H, Crisp MD, Miller JT, McCarthy MA (2015) Phylogenetic diversity meets conservation policy: small areas are key to preserving eucalypt lineages. *Philosophical Transactions B* **370**: 20140007. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2014.0007>
34. Peralta G, Frost CM, Didham RK, Varsani A y Tylíanakis JM (2015) Phylogenetic diversity and co-evolutionary signals among trophic levels change across a habitat edge. *Journal of Animal Ecology* **84**: 364–372.
35. Zou Y, Sang W, Hausmann A, Axmacher JC (2016) High phylogenetic diversity is preserved in species-poor high-elevation temperate moth assemblages. *Scientific Reports* **6**: 23045.
36. Montiel S, Estrada A, León P (2006) Bat assemblages in a naturally fragmented ecosystem in the Yucatan Peninsula, Mexico: species richness, diversity and spatio-temporal dynamics. *Journal of Tropical Ecology* **22**: 267-276.
37. Hou Y, Lou A (2011) Population genetic diversity and structure of a naturally isolated plant species, *Rhodiola dumulosa* (Crassulaceae). *PLoS ONE* **6**: e24497.
38. Montiel S, León P, Estrada A (2008) Riqueza y diversidad de quirópteros en hábitat-isla en una región naturalmente fragmentada de Mesoamérica En Harvey C y Sáenz J (Eds.) *Evaluación y Conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica*, INBio, Santo Domingo de Heredia.
39. Barrera A (1982) Los petenes del noroeste de Yucatán: su exploración ecológica en perspectiva. *Biótica* **2**: 163-169.
40. Rico-Gray V (1982) Estudio de la vegetación de la zona costera inundable del noreste del estado de Campeche, México: Los Petenes. *Biótica* **7**: 171-188.

41. Olmsted I, López-Ornat A, Durán R (1983) Vegetación de Sian Ka'an: Estudios preliminares de una zona en Quintana Roo, propuesta como Reserva de la Biósfera. Centro de Investigaciones de Quintana Roo, Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología. Cancún, Quintana Roo, pp. 63-84.
42. Durán, R (1995) Diversidad florística de los petenes de Campeche. *Acta Botánica Mexicana* **31**: 73-84.
43. Gleason JP (1972) The origin, sedimentation and stratigraphy of a calcitic mud location in the southern fresh water Everglades. Ph. D. Thesis. Pennsylvania State University. University Park. Pennsylvania. 355p.
44. CONANP-SEMARNAT (2006) Programa de conservación y manejo de la Reserva de la Biosfera Los Petenes. Mexico City: CONANP.
45. Durán R (1987a) Descripción y análisis de la estructura y composición de la vegetación de los petenes del noroeste de Campeche, México. *Biótica* **12**: 191-198.
46. Durán R (1987b) Diversidad florística de los petenes de Campeche. *Acta Botanica Mexicana* **31**: 73-84.
47. Tun-Dzul FJ (1996) Producción de hojarasca, su aporte mineral y la estructura de la vegetación de los petenes del estado de Campeche. B Sc Thesis, Universidad Autónoma de Yucatán, México.
48. Mas JF, Correa J (2000) Analysis of landscape fragmentation in the "Los Petenes" protected area, Campeche, Mexico. *Investigaciones Geográficas* **43**: 42-59.
49. Munguía-Rosas MA, Montiel S (2014) Patch size and isolation predict plant species density in a naturally fragmented forest. *PLoS ONE* **9**: e111742.
50. Munguía-Rosas MA, Jurado-Dzib SG, Mezeta-Cob C, Montiel S, Rojas A, Pech-Canché JM (2014) Continuous forest has greater taxonomic, functional and phylogenetic plant diversity than an adjacent naturally fragmented forest. *Journal of Tropical Ecology* **30**:323-333.



*“Life is a rhythm
We are the beat
Everyone is playing it*

*Life is a dance
Get on your feet
Everyone is moving it*

*Open your heart
Open your ears
Open your eyes...”*

Walla Music, ANNA RF

2. Capítulo 1

2.1 DIVERSIDAD FUNCIONAL:

PATCH ISOLATION AND SHAPE PREDICT PLANT FUNCTIONAL DIVERSITY IN A NATURALLY FRAGMENTED FOREST

Aceptado en: *Journal of Plant Ecology*

Se sabe que la diversidad taxonómica se puede predecir por la configuración espacial del hábitat, en particular, por su área y el grado de aislamiento. Sin embargo, la diversidad taxonómica es un pobre predictor del funcionamiento de los ecosistemas. Mientras que la configuración espacial del hábitat es fuertemente ligada a la funcionalidad y la estabilidad de los ecosistemas, se sabe poco acerca de cómo los cambios en la configuración espacial afectan la diversidad funcional. En este estudio se evaluó si la configuración espacial de los parches de bosque predice la diversidad funcional de plantas en un bosque fragmentado.

Cinco atributos funcionales foliares (contenido de materia seca, dureza, área foliar específica, tamaño) se midieron para 23 especies de plantas dominantes en 20 fragmentos de un bosque naturalmente fragmentado en la Península de Yucatán. Se calcularon métricas funcionales multivariadas y por atributo, las cuales se correlacionaron con los descriptores de configuración espacial (tamaño de parche, medidas de aislamiento y forma).

La forma de los parches se correlacionó negativamente con las métricas de diversidad funcional multivariadas y por atributo (contenido de materia seca y área foliar). Las medidas de aislamiento de los parches también se correlacionaron negativamente con las métricas de diversidad funcional por atributo (contenido de materia seca, dureza y área foliar).

En otras palabras, un parche con mayor complejidad de forma y grado de aislamiento, empobrece la variabilidad funcional.

2.2 Abstract

Aims

It is known that taxonomic diversity can be predicted by the spatial configuration of the habitat, in particular by its area and degree of isolation. However, taxonomic diversity is a poor predictor of ecosystem functioning. While the spatial configuration of the habitat is strongly linked to the functionality and stability of ecosystems, little is known about how changes in the spatial configuration of the habitat affect functional diversity. In this study we evaluated whether the spatial configuration of forest patches predicts the functional diversity of plants in a fragmented forest.

Methods

Five functional leaf traits (leaf dry matter content, leaf punch force, specific leaf area, leaf size and leaf thickness) were measured for 23 dominant plant species in 20 forest patches in a naturally fragmented forest on the Yucatan Peninsula. Abundance-weighted multivariate and by-trait metrics of functional diversity were calculated and correlated with some spatial descriptors of forest patches (size, different isolation measures and shape).

Important findings

Patch shape was negatively correlated with multivariate and by-trait (leaf dry matter content and leaf size) metrics of functional diversity. Patch isolation measures were also negatively correlated with by-trait (leaf dry matter content, leaf punch force and leaf size metrics of functional diversity). In other words, greater patch shape complexity and isolation degree impoverish plant functional variability. This is the first report of the negative effects of patch shape complexity and isolation on the functional diversity of plant communities in a forest that has been fragmented for a long time.

Keywords: Forest fragmentation, functional diversity, habitat spatial configuration, petenes, Yucatan

2.3 Introduction

Functional diversity refers to the value, range distribution and relative abundance of the functional traits of the organisms that make up a biotic community (Díaz et al. 2007). These traits can be physical, biochemical, and phenological, among others, and are the measurable characteristics of an organism that affect or are correlated with its fitness or the functions it carries out in an ecosystem (Cadotte 2011). Functional traits reflect the action of ecological refinement or natural selection under certain environmental filters and significantly affect the fundamental properties of ecosystems within the framework imposed by the prevailing abiotic conditions (Díaz et al. 2004; Lavorel & Garnier 2002). Functional diversity can help to explain how organisms respond to different environmental conditions as well as natural and anthropogenic disturbances, and predicts the impact of these on ecosystem function (Díaz et al. 2004; Sonnier et al. 2014). The study of the functional diversity of a biotic community highlights the relationship between biodiversity, abiotic factors and ecosystem processes in a way that taxonomic diversity studies cannot (Díaz et al. 2002). Functional diversity may also offer better guidance than taxonomic diversity to conservationists and restoration ecologists because, in contrast to species loss, ecosystem functions can be effectively restored owing to the functional redundancy exhibited by different species in plant communities (Piqueray et al. 2015; Rosenfeld 2002).

Ecologists have long been interested in how species occurrence can be predicted by the spatial configuration of the habitat, and the Theory of Island Biogeography was one of the first to suggest that taxonomic biodiversity (species richness) can be predicted by some of the spatial properties of habitat, particularly size and degree of isolation (MacArthur and Wilson 1963, MacArthur and Wilson 1967). Although formerly proposed for oceanic islands, the authors also suggested that similar principles may apply to terrestrial ecosystems where there are analogues of island size and isolation: patch size and isolation between patches or with respect to continuous forest or any source of propagules (MacArthur & Wilson 1963; MacArthur and Wilson 1967). Nowadays, a great deal of research has not only successfully confirmed that patch size and isolation degree are reliable predictors of plant species richness (and other measures of taxonomic diversity) in terrestrial ecosystems (Bender et al. 1998;

Fahrig 2003; 2013; Liira et al. 2014; Munguía-Rosas et al. 2014) but has also identified that other spatial variables of habitat, such as shape, are important predictors of taxonomic diversity (Cousins & Aggemyr 2008; Sanctis et al. 2010; Galanes and Thomlinson 2008; Yamura et al. 2008).

Though frequently correlated with patch spatial configuration, taxonomic diversity provides limited information about species because it considers species to be homogeneous entities and does not reflect the functional role of species in the ecosystem (Swenson 2011; Swenson 2014). Our knowledge about how the spatial configuration of a fragmented habitat can affect components of biodiversity other than taxonomic diversity is still in its early infancy (Sonnier et al. 2014; Swenson 2014). A couple of studies have found that functional diversity tends to be lower in forest fragments than in adjacent continuous forest (Girão et al. 2007; Munguía-Rosas et al. 2014), but to our knowledge, only two studies (Sonnier et al. 2014; Ziter et al. 2013) have recently looked at how the spatial configuration of forest fragments affects plant functional diversity. Sonnier et al. (2014) found that patch isolation and age negatively affect the functional diversity, while Ziter et al. (2013) found a positive effect of patch size on functional dispersion. Although these results may suggest that in fragmented forests the spatial configuration of patches predicts plant functional diversity and that the effects can increase in the long term, the lack of additional studies makes it impossible to generalize. This is a serious gap in our knowledge because we still do not know whether the previously documented detrimental effects of habitat loss and isolation on species richness (Bender et al. 1998, Duque et al. 2013; Fahrig 2003; Honnay et al. 1999; Liu and Slik 2014; Zhongling et al. 2007) translates into the loss of functional diversity, the loss of ecosystem productivity and the stability associated with it (Díaz & Cabido, 2001; Loreau and De Mazancourt 2013).

In this study, we evaluated whether the spatial configuration of forest patches predicts dominant functional diversity in a naturally fragmented tropical forest on the Yucatan Peninsula. This forest is made up of naturally formed forest patches (locally known as petenes, singular: peten) that are highly variable in their spatial configuration (Durán 1987a; Mas and Correa 2000; Rico-Gray & Palacios-Rios 1996). Forest patches in the study area are surrounded

by a matrix of contrasting vegetation in terms of composition and structure (Durán 1987b; Rico-Gray 1982). The environmental stressors that prevail in the matrix, such as higher solar radiation, stronger winds, chronic flooding and salinity, may filter those species tolerant to these stressors, not only in the habitat matrix but also, near the edges of forest patches (Rico-Gray & Palacios-Rios 1996). Specifically, we tested whether the multivariate metrics of functional diversity are predicted by patch size, isolation and shape. We predicted that patch area is positively related to plant functional diversity, and the degree of patch isolation is negatively related to plant functional diversity. As patch area increases, patches may have greater habitat heterogeneity and may therefore offer more niche opportunities and a greater diversity of ways to exploit the available resources (Boecklen 1986; Tews et al. 2004); likely translating into greater functional diversity in larger patches. Isolation is more related to patch colonization: well connected patches usually have a similar species composition and, potentially, are similar in functional diversity owing to the high degree of propagule exchange (Dupré & Ehrlén 2002; MacArthur and Wilson 1967). Isolated patches may have lower functional diversity because fewer species have the traits that allow them to arrive and survive in highly isolated patches (Sonnier et al. 2014). Patch shape determines the proportion of edge habitat (i.e. edge perimeter increases with shape complexity), and plants near the edge typically are subjected to greater environmental stress (Murcia 1995); therefore, we predicted that patches with a more convoluted shape would have a relatively lower functional diversity. Additionally, by-trait functional diversity metrics as well as the dominant trait values in each patch were estimated using leaf metrics related to environmental and biotic stress, biomass allocation and productivity. We expected shade-tolerant plant species that allocate more biomass to tough, durable tissue and the protection of photosynthetic tissue (i.e. forest interior-like species) to dominate large, well connected, nearly circular forest patches while fast growing, shade-intolerant species, with high productivity (i.e. pioneer-like species) would dominate small, isolated, convoluted forest patches.

2.4 Materials and methods

Study area

The study area is the Petenes-Celestún-El Palmar Biological Corridor (19° 53' - 21° 11' N, 90° 28' - 90° 17' W), located along the northwestern coast of the Yucatan Peninsula (Fig. 1). Its area is approximately 240,000 ha (Costa-Lugo et al. 2010), its climate is tropical subhumid with summer rains, precipitation is 1,000 to 1,200 mm y-1 and mean temperature is 26.1 to 27.8 °C (Durán 1987a). The study was done on semi-evergreen tropical forest patches, sometimes mixed with tall mangrove species (Barrera 1982; Rico-Gray 1982). These patches are more abundant on the western part of the peninsula (Durán 1987a; Durán 1987b; Rico-Gray 1982) where the size of patches is highly variable ($\approx 0.4 - 1,077.0$ ha) and the distance from one patch to the next closest one ranges from 20 to 2,670 m (Mas and Correa 2000). The shape of forest patches ranges from approximately circular (shape index ≈ 1) to amorphous (shape index ≈ 2.5) (Mas & Correa 2000). Two important characteristics of many patches that may at least partially explain the greater plant diversity observed relative to the matrix are: (i) Fresh water is available year-round via sinkholes and (ii), Patches have a higher elevation relative to the matrix (Barrera 1982; Rico-Gray 1982). The forest patches grow on quaternary geological formations that are about 1.7 my old (CONANP-SEMARNAT 1996; Munguía-Rosas et al. 2014). Plant species richness in the patches tends to be relatively low (6-23 woody species per patch) owing to moderate salinity levels and seasonal flooding, as well as the small size of the patches (Durán 1987b; Munguía-Rosas & Montiel 2014). Patch vegetation is stratified and in each stratum three to five species are strongly dominant (Tun-Dzul 1996). In the canopy, the most abundant species are *Annona glabra* L., different species of *Ficus*, *Manilkara zapota* (L.), *Metopium brownei* (Jacq.), *Swietenia macrophylla* (King.), and *Tabebuia rosea* (Bertol.) Bertero ex A.DC. The shrub layer is characterized by *Acrostichum aureum* (Fée) C. Presl, *Bravaisia berlandieriana* (Nees) T.F. Daniel and *Sabal yapa* C. Wright ex Becc. Because of frequent flooding, the understory is scarce or absent. There are patches are discrete units with clearly identifiable edges because the vegetation of the forest patches and that of the surrounding matrix are diametrically different in their species

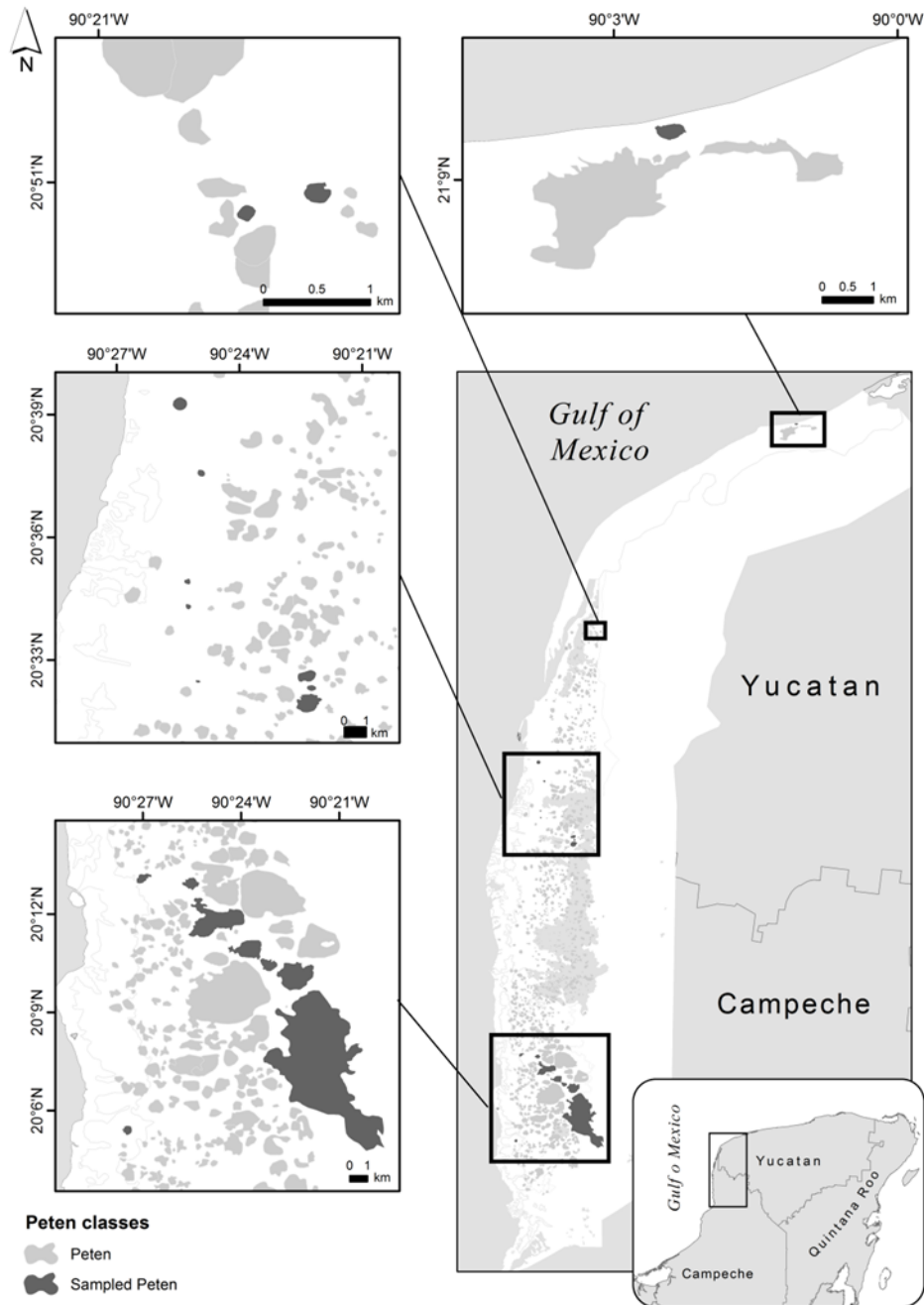


Figure 2.1. Map of study area (Petenes-Celestún-El Palmar Biological Corridor). Forest patches sampled (Sampled peten) are shown in black. Patches not sampled are shown in gray (Peten). The white continuous area is the terrestrial portion of the biological corridor dominated by a continuous semi-evergreen forest. The small rectangle in the insert at the bottom right indicates the position of the study area on the Yucatan Peninsula. All bars represent 1 km (Munguía & Montiel, 2014).

composition and structure (Rico-Gray 1982). The matrix between patches is dominated by shorter salt- and flood-tolerant species such as *Acrostichum danaeifolium* (Fée) C. Presl, *Cladium mariscus jamaicense* (Crantz) Kük, and the mangroves *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa* and *Rhizophora mangle* (Rico-Gray 1982). A large majority of the plant species that inhabit forest patches cannot tolerate the predominant abiotic conditions of the matrix (Durán 1987a; Durán 1987b; Rico-Gray 1982). Patches that have a mixture of mangrove species (mainly *L. racemosa*) and forest species (Durán 1987b; Tun-Dzul et al. 2011), especially on moderately saline patches. Forest patches are discrete units with clearly identifiable edges because the vegetation of the forest patches and that of the surrounding matrix are diametrically different in their species composition and structure (Rico-Gray 1982). The matrix between patches is dominated by shorter salt- and flood-tolerant species such as *Acrostichum danaeifolium* (Fée) C. Presl, *Cladium mariscus jamaicense* (Crantz) Kük, and the mangroves *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa* and *Rhizophora mangle* (Rico-Gray 1982). A large majority of the plant species that inhabit forest patches cannot tolerate the predominant abiotic conditions of the matrix (Durán 1987a; Durán 1987b; Rico-Gray 1982).

Data collection

A group of 20 patches of varying sizes, degrees of isolation and shape was selected (Fig. 1). Selection was not random because of insurmountable limitations imposed by patch accessibility, which was one of the main selection criteria. Only patches with an area greater than one hectare were selected because smaller patches are not permanent as they get totally flooded during the rainy season. From January 2013 to August 2014, vascular plant species were recorded in all 20 forest patches using belt transects. Epiphytes and lianas were not recorded during the vegetation survey owing to the difficulties associated with assessing their presence and abundance (e.g. the forest canopy reaches 26 m). Woody plants with a girth greater than 5 cm (dbh = 1.6 cm) and nonwoody plants taller than 20 cm were recorded in five parallel transects (50 x 4 m each) per patch (total area sampled per patch = 0.1 ha). Following the advice of previous studies (Arroyo-Rodríguez et al. 2008; Arroyo-Rodríguez et al. 2012; Munguía-Rosas & Montiel 2014; Rosati et al. 2010), the area sampled was kept constant in all

20 patches to reduce sample area effects. In each patch, the first transect was placed using a random point and the remaining transects (4) were systematically placed 20 m apart. Plants were identified with the help of field guides (Brokaw et al. 2011; Pennington & Sarukhán 2005) and expert advice. An a posteriori evaluation of sampling provided evidence that it was representative in all patches (i.e. the species accumulation curve reached an asymptote and species representativeness was greater than 80% in all of the patches).

The species that by abundance represent 90-94 % of the vascular plants for each of the 20 patches were selected for leaf functional trait sampling, since it is assumed that they are responsible for the majority of ecosystem function (Grime 1998). In total, functional traits were collected for 23 plant species. A list of the species sampled with their respective abundance per forest patch is available as on-line supplementary material (Table 2.4). For each species, five adult plants were selected that were well developed, had no significant signs of herbivory, were visually free of pathogens and were located in well illuminated sites (except shade-tolerant species). From each plant, five true leaves were collected at each site (Cornelissen et al. 2003). The leaves were taken to the laboratory in well hydrated plastic bags and processed within three days of being collected. For the leaves collected, five functional traits were measured: leaf dry matter content (LDMC), leaf punch forcé (LPF), leaf size (LS), specific leaf area (SLA) and leaf thickness (LT). All these variables were measured using a standardized protocol for the collection of functional traits in plants (Cornelissen et al. 2003). These functional leaf traits are related to environmental filters that can play an important role as selective forces in a fragmented ecosystem where flooding and salinity may also be important stressors. These functional traits are also indicative of the ecological strategy used by plants to cope with prevailing environmental conditions (Poorter 2009; Wilson et al. 1999).

LDMC was obtained by dividing the weight of the leaves dried in an oven for 48 h at 60 °C by the fresh weight of the same leaf. LPF was obtained by measuring the force necessary for a 1 mm cylinder to penetrate the leaf surface in the equatorial region, avoiding the main rib. LS was determined as leaf area using a leaf area meter (LI-3000A, Li-COR-Inc., NE, USA). SLA was calculated by dividing leaf area by the dry weight of the same leaf. LT was measured

using a digital caliper (Mitutoyo, Absolute Digimatic, Tokyo, Japan) in the equatorial zone of fresh leaves, avoiding the main rib and for compound leaves a leaflet from a true leaf was measured the same way. Leaves with a high LDMC are more resistant to biotic damage (Cornelissen et al. 2003; Pakeman 2014), flooding and salinity (Batriu et al. 2015). Additionally, LDMC is inversely related to plant productivity (Cornelissen et al. 2003; Pakeman 2014). LPF is a good indicator of the relative investment of carbon in the structural protection of photosynthetic tissues. Leaves with high LPF are physically stronger and have more protection against biotic and abiotic damage; LPF is also negatively correlated with litter decomposition rate (Coley 1983; Cornelissen et al. 2003; Ricotta & Moretti 2011). LS has important consequences for the energy of the leaf and water balance. It has been suggested that leaf size decreases in response to heat, drought and other environmental stressors (Cornelissen et al. 2003). SLA is positively correlated with growth rate and the rate of photosynthesis; plants growing in highly illuminated places generally have a larger SLA (Cornelissen et al. 2003). In coastal marshes, environmental stressors such as flooding and salinity are positively correlated with SLA (Minden et al. 2012; Batriu et al. 2015). LT is positively correlated with heat regulation and photosynthate content (Niinemets 2001). With this set of functional traits at least two main ecological strategies of plants can be identified: (i) Plant species that allocate more biomass to tough, durable tissue and the protection of photosynthetic tissue (high LDMC, LPF, LS, low SLA and LT); typically, these are interior shade-tolerant species inhabiting relatively undisturbed forest. And (ii), fast growing, shade-intolerant species, with high productivity that inhabit highly illuminated habitats with recurring disturbance (high SLA and LT, low LDMC, LPF, LS) (Poorter 2009).

Patch Spatial configuration

For the patches studied, the description of spatial configuration included area (ha), some measures of isolation (distance to the nearest patch, distance to the continuous forest and a connectivity index), patch shape (shape index) and elevation (of the patch center in m.a.s.l.). These data were obtained from recent digital cartography (2011) available in Google Earth Pro 7.2. The basic information (areas and distances) needed to calculate patch spatial descriptors

was obtained using ArcInfo 9.2 software. Since habitat isolation is a complex variable in terrestrial ecosystems, it was assessed using different complementary isolation metrics (Tischendorf et al. 2003): distance to the closest patch (from edge to edge in km), distance to the continuous forest (edge to edge in km), along with a connectivity index based on area weighted by the distance between a focal patch and the three patches closest to it. The connectivity index increases as patch isolation decreases (all values > 0) (see Munguía-Rosas and Montiel (2014) for the details of the calculation). Patch shape was measured with an index of shape complexity (Shape Index = Perimeter/(2 \sqrt{x} area)) that is independent of area and describes the deviation of each patch from circularity. The shape index of a circular patch is 1, as patch shape complexity increases, the index becomes progressively > 1 (Laurance and Yensen 1991; Mas & Correa 2000; Yamura et al. 2008). Some of the spatial data obtained from the digital cartography (elevation, position and patch limits) were corroborated in the field for 4 randomly selected patches, confirming that the spatial configuration data obtained from the digital cartography for the patches were reliable. Mean patch size (\pm 1 SE and range in brackets) was 180.15 \pm 191.18 ha (1.65-2,472.88 ha), distance to nearest patch was 0.36 \pm 0.09 km (0.1-1.62 km), distance to the continuous forest was 14.88 \pm 4.12 km (0.1-89.98 km), patch connectivity was 1,749 \pm 1,308.57 (10.85-24,000.01), elevation was 8.58 \pm 1.29 m a.s.l. (3-28 m a.s.l.) and shape index was 1.26 \pm 0.06 (1.01-2.00).

Statistical analyses

Prior to calculating the metrics of functional diversity, a correlation matrix between all pairs of functional traits was constructed. Only functional traits with weak ($r < 0.2$) or non-significant correlations were used to calculate two multivariate metrics (details below). The weak correlation suggests that each character contributes complementary information for understanding the functionality of the community. Multivariate metrics were calculated weighted by abundance (mean paired functional distance between species [MPFD] and mean nearest functional distance between species [MNFD]). MPFD was also calculated as a by-trait metric of functional diversity. Community means weighted by abundance (CWM) were also calculated to assess the dominant trait value in each patch, which indicates the main

functional strategy selected by environmental filters and is directly linked to the mass ratio hypothesis that states that the characteristics of dominant species broadly determine ecosystem processes (Grime 1998). Prior to calculating the multivariate and by-trait functional diversity metrics, all functional traits were standardized (mean = 0 and SD= 1) while CWMs were calculated using the original scale (Pla et al. 2012; Swenson 2014). The multivariate metrics reflect functional diversity taking into account all functional traits together, while the by-trait metric per functional trait gives a more precise idea of how spatial configuration affects each functional trait and the identity of environmental filter or function associated with it (Ricotta & Moretti 2011; Swenson 2014).

Using either all the traits (multivariate metrics: MPFD and MNFD) or a single trait (by-trait metric: MPFD) a matrix of Euclidean functional distances among species was built. The abundance weighted version of these metrics was used. In contrast to other variables used to weight functional diversity metrics (such as biomass), plant abundance can be recorded in the field quickly and with a high degree of accuracy. Abundance is also the most common weighting variable, so, by using it, comparability with other studies is maximized. Following the advice of Bello et al. (2016) the matrix diagonal was disregarded and distances between pair of species were calculated without replacement. MPFD and MNFD give complementary information, while MNFD indicates functional redundancy (i.e. the distance between species that are functionally more similar in the community), MPFD indicates the average degree of difference between species in the community (i.e. mean functional distance between the species of a community) (Swenson 2014). CWM was calculated using the mean of the values of a functional trait weighted by the abundance of each species in each patch (Pla et al. 2012). To assess the relationship between multivariate and by-trait functional diversity metrics with patch spatial configuration, multiple regression models were generated using multivariate (MPFD and MNFD) or by-trait metrics (CWM and MPFD for each functional trait: LDMC, LFP, LS, SLA, LT) as the response variables (a different model per metric) and the spatial configuration descriptors of forest patches (patch size, distance to the nearest patch, distance to the continuous forest, connectivity index, patch elevation and shape index) as the explanatory variables. To improve linearity, patch size, distance to the nearest patch and

distance to the continuous forest were log transformed. For each functional metric, a minimal adequate model was obtained following the AIC criterion (Crawley 2013). Examination of the residuals suggested a good fit to normality in all cases (Crawley 2013). All of the analyses were run in R 2.14 (R Development Core Team, 2011). Multivariate and by-trait MPFD were calculated using the Melodic package (Bello et al. 2016) and CWM and MNFD were calculated using a modification of the script written by Swenson (2014).

2.5 Results

Multivariate metrics

After model simplification, the minimal adequate model for MPFD retained distance to the nearest patch, patch connectivity, patch elevation and shape as predictors, while for MNFD none of the variables considered in the complete model was retained in the minimal adequate model (see supplementary material, Table 2.5).

Of the variables used in the minimal adequate models, patch shape significantly predicted MPFD and the relationship between these variables was negative. Patch shape explained more than 21% of the among-patch variance in MPFD (Table 1). Also, MPFD tended to decrease as distance to the nearest patch increased; however, this relationship was only marginally significant ($P=0.07$; Table 2.1).

Table 2.1. Results of linear multiple regression run to assess the relationship between multivariate mean pairwise functional distance (MPFD) and some descriptors of spatial configuration of forest patches (patch size [Size], a connectivity index [Connectivity], patch elevation [Elevation] and a shape index [Shape]). The statistics, partial regression coefficients (and standard error) and explained variance per source of variation are shown. Only the explanatory variables included in the minimal adequate models are presented (see supplementary material, Table 2.5).

Response	Source of variation	Statistics	Coefficient (SE)	Explained variance (%)
MPFD	D Nearest P	$F_{1,15} = 3.41+$	-0.18 (0.12)	11.74
	Connectivity	$F_{1,15} = 2.71$	0.00005 (0.00003)	9.21
	Elevation	$F_{1,15} = 1.83$	0.006(0.002)	6.25
	Shape	$F_{1,15} = 6.38^*$	-1.21(0.47)	21.74

* $P < 0.05$; + $P=0.07$

Metrics by trait

Community weighted means

After model simplification, the explanatory variables retained in the LDMC minimal adequate model were: patch size, distance to the continuous forest and patch shape. The SLA minimal adequate model included: patch size, distance to the continuous forest, distance to the nearest patch, patch elevation and patch shape. For LPF, the minimal adequate model included: patch size and shape. For LS, the explanatory variables in the minimal adequate model were: distance to the continuous forest, patch connectivity, patch elevation and shape. Finally, for LT, the variables included in minimal adequate model were: patch elevation and connectivity (see supplementary material, Table 2.6).

Of the set of explanatory variables included in the minimal adequate models, shape was negatively correlated to SLA and LS (Table 2.2). Shape also explained among-patch variation in LDMC, but in this case, the coefficient was positive (Table 2.2). Variance explained by shape was 23% for LDMC, 45% for SLA and 28% for LS (Table 2.2). Finally, distance to the

continuous forest also explained a significant amount of among-patch variance in LS (25%), and the relationship between these variables was negative (Table 2.2).

Table 2.2. Results of a linear multiple regression model run to assess the relationship between community weighted means (CWM) for some functional leaf traits (leaf dry matter content [LDMC], leaf punch force [LPF], specific leaf area [SLA], leaf size [LS] and leaf thickness [LT]) with some descriptors of spatial configuration of forest patches (patch size [Size], a connectivity index [Connectivity], patch elevation [Elevation] and a shape index [Shape]). A separate model was fitted per functional trait. The statistics, partial regression coefficients (and standard error) and explained variance per source of variation are shown. Only the explanatory variables included in the minimal adequate models are presented (see supplementary material, Table 2.6).

Trait	Source of variation	Statistics	Coefficient (SE)	Explained Variance (%)
LDMC	Size	F _{1,16} = 0.86	-0.19 (0.006)	3.18
	D Continuous	F _{1,16} = 3.86	-0.02 (0.01)	14.31
	Shape	F _{1,16} = 6.25*	0.12 (0.05)	23.18
LPF	Size	F _{1,17} = 0.55	-0.6 (0.03)	2.72
	Shape	F _{1,17} =2.83	0.4 (0.26)	13.89
SLA	Size	F _{1,14} =0.21	8.04(2.59)	0.74
	D Continuous	F _{1,14} =0.76	4.56(3.36)	2.65
	Elevation	F _{1,14} =0.001	-0.91(0.56)	0.03
	D Nearest P	F _{1,14} =0.85	-4.75(2.44)	2.95
	Shape	F _{1,14} =13.09**	-66.52(18.38)	45.26
LS	D Continuous	F _{1,15} =9.79**	-4.1(1.67)	25.18
	Connectivity	F _{1,15} =0.27	5.04(2.93)	0.70
	Elevation	F _{1,15} =3.04	-7.93 (2.52)	7.80
	Shape	F _{1,15} =10.79**	-1.46 (4.47)	27.75
LT	Connectivity	F _{1,17} =3.86	0.0004 (0.00002)	17.40
	Elevation	F _{1,17} =1.33	0.004 (0.002)	6.00

*P < 0.05; **P < 0.001

Mean paired functional distance

After model simplification, the explanatory variables retained in the minimal adequate model for LDMC were: patch size, distance to the continuous forest, distance to the nearest patch, patch elevation and shape. For LPF, the minimal adequate model included: patch connectivity and elevation. The minimal adequate model for LS retained distance to the continuous forest, distance to the nearest patch, patch connectivity, patch elevation and shape. For SLA and LT none of the original set of explanatory variables was retained in the minimal adequate models (see supplementary material, Table 2.6).

Of the variables retained in the minimal adequate models, shape was a significant predictor of LDMC and LS (Table 2.3). Patch shape accounted for more than 30% of the variance in these two functional traits (Table 2.3). Distance to the nearest patch (explained variance: 15.6%), connectivity (explained variance: 24.7%) and distance to the continuous forest (explained variance: 20%) were significant predictors of LDMC, LPF and LS, respectively (Table 3). All of the statistically significant relationships described above had a negative coefficient except the patch connectivity of LPF (Table 2.3).

Table 2.3. Results of a linear multiple regression model run to assess the relationship between by-trait mean pairwise functional distance (MPFD) for some functional leaf traits (leaf dry mater content [LDMC], leaf punch force [LPF], specific leaf area [SLA], leaf size [LS] and leaf thickness [LT]) with some descriptors of spatial configuration of forest patches (patch size [Size], a connectivity index [Connectivity], patch elevation [Elevation] and a shape index [Shape]). A separate model was fitted for each functional trait. The statistics, partial regression coefficients (and standard error) and explained variance per source of variation are shown. Only the explanatory variables included in the minimal adequate models are presented (see supplementary material, Table 2.6).

Trait	Source of variation	Statistics	Coefficient (SE)	Explained variance (%)
LDMC	Size	F _{1,14} = 0.07	0.11(0.04)	0.22
	D Continuous	F _{1,14} = 1.18	0.13(0.06)	3.88
	D Nearest P	F _{1,14} = 4.77*	-0.13(0.04)	15.64
	Elevation	F _{1,14} = 0.57	-0.01(0.01)	1.89
	Shape	F _{1,14} = 9.95**	-1.04(0.32)	32.62
LPF	Connectivity	F _{1,17} = 6.02*	0.0004(0.00002)	24.71
	Elevation	F _{1,17} =1.31	-0.04(0.002)	5.41
LS	D Continuous	F _{1,14} =10.64**	-0.22(0.17)	19.97
	D Nearest P	F _{1,14} =0.11	-0.186(0.13)	0.21
	Connectivity	F _{1,14} =3.74	0.00008 (0.00003)	7.12
	Shape	F _{1,14} =21.01**	-2.18 (0.47)	39.44

*P < 0.05; **P < 0.001

2.6 Discussion

In this study we tested the prediction that functional diversity decreases with patch isolation and patch shape complexity because isolated and/or convoluted patches are more heavily influenced by the stressful environmental conditions that prevail in the habitat matrix. We also predicted a positive relationship between functional diversity and patch size because larger patches usually have greater habitat heterogeneity and a smaller portion of their habitat is in contact with the matrix. However, our results only partially supported these

predictions. We found that as patch shape increases in complexity, multivariate (MPFD) and by-trait (MPFD for LDMC and LS) functional diversity decrease. In fact, of all the independent variables evaluated in this study, patch shape had the greatest explanatory value (22-34%). Also, all spatial variables associated with patch isolation (distance to the nearest patch, the inverse of connectivity and distance to the continuous forest) were negatively correlated with some by-trait functional diversity metrics. That is, while nearly circular patches may sustain plants with a wide variety of leaf sizes and leaf dry matter content, variability in these traits was dramatically lower in convoluted patches. The shape with lowest edge:area ratio is the circle and the amount of edge increases as patch shape becomes more complex; therefore, environmental stressors associated with edge effect (increased irradiance, temperature, flooding, salinity, herbivory) may be stronger in more convoluted patches (e.g. Murcia 1995). We suggest that these environmental stressors filter plant species with small leaves and high dry matter content and that are typically stress-tolerant (Cornelissen et al. 2003). To our knowledge no previous study has addressed the effect of patch shape on functional diversity. Contrary to the predictions, patch size did not explain among-patch variation in functional diversity. Similarly, a previous study (Sonnier et al. 2014) reported a negative correlation between functional diversity and isolation and no significant relationship between patch size and functional diversity. Although Ziter et al. (2013) reported a correlation between patch size and functional diversity, this trend was only significant for patches under intensive management. It was hypothesized that patch area was correlated with environmental heterogeneity and this, in turn, would allow for the occurrence of a wider variety of plant functional strategies (i.e. greater functional diversity). Sonnier et al. (2014) tested this hypothesis using structural equation models and found a direct, positive association between patch area and heterogeneity. However, while heterogeneity has a direct and positive correlation with species richness, there was no a direct link between heterogeneity and functional diversity (Sonnier et al. 2014). The results of their study suggest that the effect of the spatial configuration of habitat on functional diversity may be independent of its effect on species richness. This notion is supported by a recent study in plant communities carried out in a different ecological context (Li et al. 2015). Also, a previous study in the same area

(Munguía-Rosas & Montiel 2014) showed that other descriptors of patch spatial configuration predict plant species richness. In the study area patch size is a good predictor of species richness (Munguía-Rosas & Montiel 2014) but, as evidenced in this study, patch size does not predict plant functional diversity.

Up to now, there has been a lack of agreement regarding the relationship between patch size and functional diversity (Ziter et al. 2013; Sonnier et al. 2014; this study). While the simplest explanation for this may be that the studies used different metrics of functional diversity (functional dispersion (Ziter et al. 2013), functional richness (Sonnier et al. 2014) and MPFD [this study]), we cannot rule out the possibility that different drivers of fragmentation are also involved. Ziter et al. (2013) and Sonnier et al. (2014) studied forests fragmented by different human activities. In contrast, we studied a naturally fragmented forest where anthropogenic disturbance is limited but flooding and salinity are likely to be important environmental filters. Different fragmentation drivers in different studies may, at least partially, explain the observed variability in results among studies.

We also predicted that shade-tolerant plant species that allocate more biomass to tough, durable tissue and the protection of photosynthetic tissue (i.e. plants with high LDMC, LPF, LS, low SLA and LT) would dominate the larger, well connected, nearly circular forest patches while fast growing, shade-intolerant species, with high productivity (high SLA and LT, low LDMC, LPF, LS) would dominate smaller, isolated, convoluted forest patches. The results only partially support our predictions. As predicted, the results for CWM show that dominant plant species in more isolated patches and those with a more complex shape tend to have smaller leaves, which is indicative of the more stressful environmental conditions in these patches (Cornelissen et al. 2003). Contrary to our predictions it seems that dominant plants in more irregularly shaped patches allocate more biomass to durable tissue and protection against physical damage (high DMC and low LSA). Although previous studies have shown that a bigger proportion of the species inhabiting convoluted patches are likely to have a pioneer-like ecological strategy (i.e. high SLA and low LDMC) and allocate more resources to growth than to protection (e.g. Laurance et al. 2006; Tabarelli et al. 2008), these studies were

conducted in forests with human-driven fragmentation and an agricultural habitat matrix. Therefore, it is possible that the peculiarities of the habitat matrix in our study system account for our different results. High salt content and flooding in the matrix have been identified as major environmental filters for plants in the study area (Rico-Gray and Palacios-Rios 1996), and to cope with this, plants may use a strategy that differs from that used by plants in forest remnants in an anthropogenic matrix where salinity is not an important environmental filter (e.g. Laurance et al. 2006; Tabarelli et al. 2008). Flooding and salt-tolerant plants such as mangroves and sedges, which frequently inhabit the patch edge in the study area, have a low SLA (50-70 cm² g⁻¹) and a moderately high LDCM (0.3-0.4 g g⁻¹). The fact that the frequency of salt-tolerant plants increases with patch shape complexity (Spearman Rho= 0.52, S= 2023, P=0.02) also supports the idea that flooding and salinity are important environmental filters in the study area. Other study in coastal marshes has reported similar results (Minden & Kleyer et al. 2011). Additionally, low SLA and high LDMC are correlated with biomass allocation to durable tissues which may also help the plants to cope with the physical hazards typical of forest edges (Poorter 2009).

Regarding the effect of patch isolation, our results suggest that distance to the nearest patch and distance to the continuous forest reduced variability in LDMC and LS respectively, while better connectivity increases variability in LPF. These functional traits are associated with biotic and abiotic stressors (e.g. mechanical damage [LDMC, LPF], herbivory [LPF], heat, solar radiation and water stress [LS]) (Cornelissen et al. 2003; Niinemets et al. 2007). Thus, we infer that environmental stress is harsher in the more isolated patches. Sonnier et al. (2014) suggested that patch isolation affects functional diversity because it filters out plant species with a limited colonization capacity (i.e. plants with heavy seeds or those dispersed by abiotic vectors); however, in the study area, nearly 70% of plant species are dispersed long distances by vertebrates or water regardless of the degree of isolation. Therefore, mechanisms other than dispersal capacity may also explain the observed effect of patch isolation on functional diversity. It is known that isolation degree may affect patch microclimate and, indirectly, leaf functional traits (Kapos 1989). It is not difficult to think that a forest patch closer to a continuous forest or next to one or more forest patches would have

less stressful environmental conditions than a completely isolated patch (Pinto et al. 2010). Contiguous patches may offer some shade to each other and reduce wind velocity and the impact of flooding and salinity. The latter is also supported by an observed increase in the frequency of salt- and flood-tolerant plants with patch isolation in the study area (i.e., the frequency of salt- and flood-tolerant species is positively correlated with distance to the nearest patch; Spearman $Rho = 0.51$, $S = 651$, $P = 0.02$). Therefore, the harsher environmental conditions prevailing in isolated patches may explain the reduced by-trait functional diversity (Table 3) and the smaller leaf size observed in the plants of these patches (Table 2).

An important characteristic of the study system is the fact that this forest has been fragmented for millions of years (Munguía-Rosas & Montiel 2014; Munguía-Rosas et al. 2014) and this may help us understand the long term effects of changes in the spatial configuration of forest remnants on functional diversity. Thus, our results suggest that negative effects resulting from patch isolation and changes in patch shape on functional diversity will be maintained in the long term as long as forest patches remain disconnected. On the other hand, restoration strategies that promote patch connectivity and approximately circular forest shapes may lead to the increased resilience of plants community functioning in fragmented forests.

In conclusion, patch isolation and patch shape complexity have the potential to individually reduce the functional variability of plant communities. As for the ecological strategy of plants, it seems that the dominant plant species in more convoluted patches allocate more biomass to durable tissue and protection against physical damage. Because functional traits used in this study are correlated with important ecosystem functions (growth rate, primary productivity and litter decomposition rate), patch spatial configuration may affect not only functional diversity but also ecosystem functioning. The detrimental effects of shape and degree of isolation on functional variability may be amplified in patches exhibiting both conditions simultaneously, i.e. a convoluted shape and heavy isolation, because both variables increase environmental stress (as suggested by the negative correlation of these variables with leaf size). A non-additive effect of isolation and shape variables cannot be

completely ruled out, but was not tested explicitly in this study because the degrees of freedom were insufficient. It should therefore be tested explicitly in a future study.

FUNDING

This work was supported by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) [grant numbers: CB-2012-177680, INFR-2013-204735]

ACKNOWLEDGMENTS

We thank A Rojas, G Sánchez-Fuente, CR Mezeta-Cob, SG Jurado-Dzib, D Marrufo, Quej, and J Mis for their help with the field and laboratory work. S Montiel provided some advice on the design of the study and logistics of the field work. Luis Salinas-Peba and Luis Arias helped with plant identification. V Parra-Tabla kindly allowed us to use his laboratory equipment. B Delfosse revised the English.

2.7 References

1. Arroyo-Rodríguez V, Pineda E, Escobar F, Benítez-Malvido J (2008) Values of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rain forest. *Conservation Biology* **23**: 729-739.
2. Arroyo-Rodríguez V, Cabender-Bares J, Escobar F, Melo FPL, Tabarelli M, Santos BA (2012) Maintenance of tree phylogenetic diversity in highly fragmented rain forest. *Journal of Ecology* **100**: 702-711.
3. Barrera A (1982) Los petenes del noroeste de Yucatán: su exploración ecológica en perspectiva. *Biótica* **2**: 163-169.
4. Batriu E, Ninot JM, Pino J (2015) Filtering of plant functional traits is determined by environmental gradients and by past land use in a Mediterranean coastal marsh. *J Veg Sci* **26**: 492-500.
5. Bello F, Carmona CP, Leps J, Szava-Kovats R, Pärtel M (2016) Functional diversity through the mean trait dissimilarity: resolving shortcomings with existing paradigms and algorithms. *Oecologia* **180**: 933-940.
5. Bender DJ, Contreras TA, Fahrig L (1998) Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology* **79**: 517-533.
6. Boecklen WJ (1986) Effects of habitat heterogeneity on species-area relationships of forest birds. *Journal of Biogeography* **13**: 59-68.
7. Brokaw N, Bonilla N, Knapp S, MacVean A, Ortíz JJ, Peña-Chocarro M, Pöll E, Tun-Garrido J (2011) *Arboles del mundo maya*. Mérida: Natural History Museum, 523. Pronatura, UADY, UVG.
8. Cadotte MW (2011) The new diversity: management gains through insights into the functional diversity of communities. *Journal of Applied Ecology* **48**: 1067-1069.
9. Coley PD (1983) Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical environment. *Ecological Monographs* **53**: 209-233.
10. CONANP-SEMARNAT (2006) Programa de conservación y manejo de la Reserva de la Biosfera Los Petenes. Mexico City: CONANP.
11. Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heiden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook

- of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**: 335-380.
12. Costa-Lugo E, Parra DA, Andrade-Hernández M, Castillo-Tzab D, Chablé-Santos J, Durán R, Espadas C, Fernández I, Fraga J, González JA, Herrera-Silveira J, Sosa-Escalante J, Villalobos GJ, Tun-Dzul F (2010) Plan de conservación de la ecoregión Petenes-Celestún-Palmar. Mérida: Pronatura.
 13. Cousins SAO, Aggemyr E (2008) The influence of field shape, area and surrounding landscape on plant species richness in grazed ex-fields. *Biology Conservation* **141**: 126-135.
 14. Crawley MJ (2013) *The R Book*. 2nd Ed. Chichester: John Wiley and Sons Ltd.
 15. De Sanctis M, Alfò M, Attorre F, Francesconi F, Bruno F (2010) Effects of hábitat configuration and quality on species richness and distribution in fragmented forest patches near Rome. *International Journal of Vegetal Science* **21**: 55-65.
 16. Díaz S, Cabido M (2001) Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 646-655.
 17. Díaz S, Gurvich D, Pérez H, Cabido M (2002) ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* **37**:135-140.
 18. Díaz S, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili A, Montserrat-Marti G, Grime JP, Zarrikamar F, Asri Y, Band SR, Basconcelo S, Castro-Díez P, Funes G, Hamzehee B, Khshnevi M, Pérez-Harguindeguy N, Pérez-Rontomí MC, Shirvany FA, Vendramini F, Yazdani S, Abbas-Azami R, Bogaard A, Boustains S, Charles M, Behghan M, de Torres-Espuny L, Falczuk V, Guerrero-Campo J, Hynd A, Jones G, Kowsary E, Kazemi-Saeed F, Maestro-Martínez M, Romo-Díez A, Shaw S, Siavash B, Villar-Salvador P, Zak MR (2004) The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *International Journal of Vegetal Science* **15**: 295-304.
 19. Diaz S, Lavorel S, de Bello F, Quetier F, Grigulis K, Robson TM (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **104**: 20684-20689.

20. Dupré C, Ehrlén J (2002) Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology* **90**: 796-805.
21. Duque A, Álvarez E, Rodríguez W, Lema A (2013) Impact of fragmentation on vascular plant diversity in an Andean forest in northeastern Colombia. *Colombia Forestal* **16**: 115-137.
22. Durán R (1987a) Descripción y análisis de la estructura y composición de la vegetación de los petenes del noroeste de Campeche, México. *Biótica* **12**: 191-198.
23. Durán R (1987b) Diversidad florística de los petenes de Campeche. *Acta Botanica Mexicana* **31**: 73-84.
24. Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **34**: 487-515.
25. Fahrig L (2013) Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* **40**: 1649-1663.
26. Galanes IT, Thomlinson JR (2008) Relationships between spatial configuration of tropical forest patches and woody plant diversity in northeastern Puerto Rico. *Plant Ecology* **201**: 101-113.
27. Girão LC, Lopes AV, Tabarelli M, Bruna EM (2007) Changes in tree reproductive traits reduces functional diversity in a fragmented Atlantic Forest landscape. *PLoS ONE* **2**: e908.
28. Grime JP (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* **86**: 902-910.
29. Honnay O, Hermy M, Copin P (1999) Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness and implications for conservation and reforestation. *Biology Conservation* **87**: 73-84.
30. Kapos V (1989) Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* **5**: 173-185.
31. Laurance WF, Nascimento HE, Laurance SG, Andrade AC, Fearnside PM, Ribeiro JE, Capretz RL (2006) Rainforest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology* **87**: 469-482.

32. Laurance WF, Yensen E (1991) Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biology Conservation* **55**: 77-92.
33. Lavorel S, Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**: 545-556.
34. Li W, Cheng J-M, Yu K-L, Epstein HE, Guo L, Jing G-H, Zhao J, Du G-Z (2015) Plant functional diversity can be independent of species diversity: Observations based on the impact of 4-yrs of nitrogen and phosphorus additions in an alpine meadow. *PLoS ONE* **10**: e0136040.
35. Liira J, Jurjendal I, Paal J (2014) Do forest plants conform to the theory of island biogeography: the case study of bog islands. *Biodiversity and Conservation* **23**: 1019-1039.
36. Liu J-J, Slik F (2014) Forest fragment spatial distribution matters for tropical tree conservation. *Biology Conservation* **171**: 99-106.
37. Loreau M, De Mazancourt C (2013) Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecology Letters* **16**: 106-15.
38. MacArthur RH, Wilson EO (1963) An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* **17**: 373-387.
39. MacArthur RH, Wilson EO (1967) The theory of island biogeography. New Jersey: Princeton University Press.
40. Mas JF, Correa J (2000) Analysis of landscape fragmentation in the “Los Petenes” protected area, Campeche, Mexico. *Investigaciones Geográficas* **43**: 42-59.
41. Minden V, Kleyer M (2011) Testing the effect–response framework: key response and effect traits determining above-ground biomass of salt marshes. *Journal of Vegetal Science* **22**: 387-401.
42. Minden V, Andratschke S, Spalke J, Timmermann H, Kleyer M (2012) Plant trait–environment relationships in salt marshes: deviations from predictions by ecological concepts. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* **14**:183–192.

43. Montiel S, Estrada A, León P (2006) Bat assemblages in a naturally fragmented ecosystem in the Yucatan Peninsula, Mexico: species richness, diversity and spatio-temporal dynamics. *Journal of Tropical Ecology* **22**: 267-276.
44. Munguía-Rosas MA, Montiel S (2014) Patch size and isolation predict plant species density in a naturally fragmented forest. *PLoS ONE* **9**: e111742.
45. Munguía-Rosas MA, Jurado-Dzib SG, Mezeta-Cob C, Montiel S, Rojas A, Pech-Canché JM (2014) Continuous forest has greater taxonomic, functional and phylogenetic plant diversity than an adjacent naturally fragmented forest. *Journal of Tropical Ecology* **30**:323-333.
46. Murcia C (1995) Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* **10**: 58-62.
47. Niinemets U (2001) Global-scale climatic control of leaf dry mass per area, density and thickness in trees and shrub. *Ecology* **82**: 453-466.
48. Niinemets U, Portsmouth A, Tena D, Tobias M, Matesanz T, Valladares F (2007) Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy. *Annals of Botany London* **100**: 283-303.
49. Pakeman RJ (2014) Leaf dry matter content predicts herbivore productivity, but its functional diversity is positively related to resilience in grasslands. *PLoS ONE* **9**: e101876.
50. Pennington TD, Sarukhán J (2005) Árboles tropicales de México: manual para la identificación de las principales especies. Mexico City: UNAM-Fondo de Cultura Económica.
51. Piqueray J, Ferroni L, Delescaille LM, Speranza M, Mahy G, Poschlod P (2015) Response of plant functional traits during the restoration of calcareous grasslands from forest stands. *Ecol Indicators* **48**: 408-416.
52. Pla L, Casanoves F, Di Rienzo J (2012) Quantifying functional biodiversity. Dordrecht: Springer.

53. Pinto SRR, Mendes G, Santos AMM, Dantas M, Tabarelli M, Melo FPL (2010) Landscape attributes drive complex spatial microclimate configuration of Brazilian Atlantic forest fragments. *Tropical Conservation Science* **3**: 389-402.
54. Poorter L (2009) Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. *New Phytologist* **181**: 890-900.
55. R Development Core Team (2011) R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
56. Rico-Gray V (1982) Estudio de la vegetación de la zona costera inundable del noreste del estado de Campeche, México: Los Petenes. *Biótica* **7**: 171-188.
57. Rico-Gray V, 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. *Acta Botanica Mexicana* **34**: 53-61.
58. Ricotta C, Moretti M (2011) CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia* **167**: 181-188.
59. Rosati L, Fipaldini M, Marignani M, Blasi C (2010) Effect of forest fragmentation on vascular plant diversity in a Mediterranean forest archipelago. *Plant Biosyst* **144**: 38-46.
60. Rosenfeld JS (2002) Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* **98**: 156-162.
61. Sonnier G, Jamoneau A, Decocq G (2014) Evidence for a direct negative effect of habitat fragmentation on forest herb functional diversity. *Landscape Ecology* **29**: 857-866.
62. 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* **98**: 472- 480.
63. Swenson N (2014) Functional and phylogenetic ecology in R. New York: Springer-Verlag.
64. Tabarelli M, Lopez AV, Peres CA (2008) Edge-effects drive tropical forest fragments towards an early successional system. *Biotropica* **40**: 657-661.

65. Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann MC, Schwager M (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* **31**: 79-92.
66. Tischendorf L, Bender DJ, Fahrig L (2003) Evaluation of patch isolation metrics in mosaic landscape for specialist vs. generalist dispersers. *Landscape Ecology* **10**: 41-50.
67. Tun-Dzul FJ (1996) Producción de hojarasca, su aporte mineral y la estructura de la vegetación de los petenes del estado de Campeche. B Sc Thesis, Universidad Autónoma de Yucatán, México.
68. Tun-Dzul F, Trejo-Torres JC, Durán-García R (2011) Petenes. In: Durán R, Méndez ME (eds). Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán. Mérida: CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA, 140-141.
69. Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG (1999) Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* **143**: 155-162.
70. Yamura Y, Kawahara T, Iida S, Ozaki K (2008) Relative importance of area and shape of patches to the diversity of multiple taxa. *Conservation Biology* **22**: 1513-1522.
71. Zhongling S, Fu X, Xianguo L, Kun X, Lili Y, Hongwei N (2007) Relationship between plant species diversity and patch characteristics in a marsh in the Sangjiang Plain, China—Using Yaluhe farm as an example. *Progress in Natural Science* **17**: 664-669.
72. Ziter C, Bennett E, Gonzalez A (2013) Functional diversity and management mediate above ground carbon stocks in small forest fragments. *Ecosphere* **47**: 1-21.

2.8 Supplementary material

Table 2.4. List of plant species from which functional traits were sampled. Abundance (frequency) of each species per forest patch is also shown. Together, the species selected represented 90-94% of the individuals in a given patch.

Species	Patches																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Acrostichum aureum</i>	0	0	0	0	0	0	0	15	68	120	106	64	119	18	199	12	78	21	54	51
<i>Avicennia germinans</i>	0	0	0	0	73	4	29	0	0	46	0	5	0	0	0	0	0	4	26	0
<i>Annona glabra</i>	0	0	0	0	0	0	0	13	10	3	0	0	0	0	0	38	16	0	0	0
<i>Bursera simaruba</i>	10	4	9	10	10	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bravaisia tubiflora</i>	367	350	142	179	154	166	158	129	185	4	216	224	387	30	398	127	117	33	138	538
<i>Cladium mariscus</i>	0	0	0	0	76	0	0	0	0	0	0	0	0	41	0	0	0	0	0	0
<i>Cameraria latifolia</i>	6	7	0	127	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	55
<i>Erythroxylum bequaertii</i>	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	88
<i>Ficus maxima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	14	7	9	11	0	0	0	6	1	0	7	0
<i>Hymenocallis littoralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	7	6	0	0	0	0	0	0	0	90	0	0
<i>Hampea trilobata</i>	25	7	0	0	0	5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	12
<i>Bonellia macrocarpa</i>	0	0	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0	3	0	1	0	0	1	0
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	4	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9
<i>Laguncularia racemosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	8	0	50	58	8	39	0	82	8	10	17	16	0
<i>Malvaviscus arboreus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	9	0	0

Patches

Species	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Metopium brownei</i>	27	19	34	58	39	42	38	20	22	0	0	0	0	0	0	3	0	11	1	78
<i>Manilkara zapota</i>	49	13	14	17	63	53	32	54	48	0	6	16	0	29	0	12	8	24	8	78
<i>Pachira aquatica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	88
<i>Piscidia piscipula</i>	3	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	62
<i>Rhizophora mangle</i>	0	0	0	0	0	0	39	18	0	58	0	0	0	49	72	0	0	85	49	0
<i>Swietenia macrophylla</i>	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0	0	0	7
<i>Sabal yapa</i>	143	31	37	43	16	28	20	101	54	0	36	69	84	46	0	161	47	3	0	275
<i>Melicoccus oliviformis</i>	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0

Table 2.5. Linear models proposed to assess the influence of patch spatial configuration on multivariate functional diversity metrics. The dependent variables (Response) were: the mean pairwise functional distance between species (MPFD) and mean nearest functional distance between species (MNFD); thus, two separate models were fitted. For each model, the initial complete model included the following independent variables: patch size (size), distance to the continuous forest (D Continuous), distance to the nearest patch (D Nearest P), a connectivity index (Connectivity), patch elevation (Elevation) and a shape index (Shape). Minimal adequate models are in bold. Intermediate models during model simplification as well as the Akaike Information Criterion (AIC) are shown. μ = Model intercept.

Response	Explanatory variables	AIC
MPFD	Size+D Continuous+D Nearest P+Connectivity+Elevation+Shape	-22.09
	Size+D Nearest P+Connectivity+Elevation+Shape	-24.03
	D Nearest P+Connectivity+Elevation+Shape	-25.78
MNFD	Size+D Continuous+D Nearest P+Connectivity+Elevation+Shape	-33.33
	D Continuous+D Nearest P+Connectivity+Elevation+Shape	-35.29
	D Nearest P+Connectivity+Elevation+Shape	-37.21
	Connectivity+Elevation+Shape	-38.71
	Elevation+Shape	-39.28
	Elevation	-40.45
μ		-40.77

Table 2.6. Linear models proposed to assess the influence of patch spatial configuration on a by-trait functional diversity metric (mean pairwise functional diversity: MPFD) and a metric of dominant trait value in a community (Community weighted mean: CWM). The dependent variables in each model were functional leaf traits (Trait): leaf dry matter content (LDMC), leaf punch force (LPF), specific leaf area (SLA), leaf size (LS) and leaf thickness (LT). MPFD and CWM were calculated per functional trait. In each model, an initial complete model included the following independent variables: patch size (size), distance to the continuous forest (D Continuous), distance to the nearest patch (D Nearest P), a connectivity index (Connectivity), and patch elevation (Elevation) and a shape index (Shape). Minimal adequate models are in bold. Intermediate models during model simplification as well as the corresponding Akaike Information Criterion (AIC) are shown. μ = Model intercept.

Metric	Trait	Explanatory variables	AIC
CWM	LDMC	Size+D Continuous+D Nearest P+Connectivity+Elevation+Shape	-130.1
		Size+D Continuous+D Nearest P+Connectivity+Shape	-131.9
		Size+D Continuous+Connectivity+Shape	-133.1
		Size+D Continuous+Shape	-134.2
SLA		Size+D Continuous+D Nearest P+Connectivity +Elevation+Shape	95.5
		Size+D Continuous+D Nearest P+Elevation+Shape	93.5
LPF		Size+D Continuous+D Nearest P+Connectivity+Elevation+Shape	-62.6
		Size+D Continuous+D Nearest P+Connectivity+Shape	-64.6
		Size+D Continuous+Connectivity+Shape	-66.2
		Size+Connectivity+Shape	-67.8
		Size+Shape	-68.5
LS		Size+D Continuous+D Nearest P+Connectivity+Elevation+Shape	254.7
		Size+D Continuous+Connectivity+Elevation+Shape	252.7
		D Continuous+Connectivity+Elevation+Shape	251.3
LT		Size+D Continuous+D Nearest P+Connectivity+Elevation+Shap	-117.2
		D Continuous+D Nearest P+Connectivity+Elevation+Shape	-119.2
		D Continuous+Connectivity+Elevation+Shape	-120.8
		D Continuous+Elevation+Connectivity	-121.6

		Elevation+Connectivity	-122.2
MPFD	LDMC	Size+D Continuous+D Nearest P+Connectivity+Elevation+Shape	-66.06
		Size+D Continuous+D Nearest P+Elevation+Shape	-67.46
	SLA	Size+D Continuous+D Nearest P+Connectivity+Elevation+Shape	-59.40
		D Continuous+D Nearest P+Connectivity+Elevation+Shape	-61.36
		D Continuous+D Nearest P+Elevation+Shape	-63.23
		D Nearest P+Elevation+Shape	-65.15
		D Nearest P + Shape	-66.62
		Shape	-68.21
		μ	-69.79
	LPF	Size+D Continuous+D Nearest P+Connectivity+Elevation+Shape	-33.61
		Size+ D Continuous+D Nearest P+Connectivity+Elevation	-35.61
		Size+D Nearest P+Connectivity+Elevation	-37.54
		D Nearest P+Connectivity+Elevation	-39.47
		Connectivity+Elevation	-39.98
	LS	Size+D Continuous+D Nearest P+Connectivity+Elevation+Shape	-25.41
		D Continuous+D Nearest P+Connectivity+Elevation+Shape	-26.02
	LT	Size+D Continuous+D Nearest P+Connectivity+Elevation+Shape	-37.13
		Size+D Continuous+D Nearest P+Connectivity+Elevation	-39.12
		Size+ D Continuous+Connectivity+Elevation	-41.12
		Size+D Continuous+Elevation	-42.96
		Size+Elevation	-44.96
		Size	-45.86
		μ	-47.51



“There is a real poetry in the real world.

Science is the poetry of reality.”

Richard Dawkins

3. Capítulo 2

3.1 DIVERSIDAD FILOGENÉTICA:

PATCH SPATIAL CONFIGURATION EFFECTS ON PLANT PHYLOGENETIC DIVERSITY IN A NATURALLY FRAGMENTED FOREST OF YUCATAN

Sometido en: *Tropical Conservation and Ecology*

Una gran cantidad de investigaciones han evaluado el impacto de la fragmentación del bosque sobre la diversidad taxonómica de plantas y la mayoría de los estudios mostraron un efecto negativo. Sin embargo, la diversidad taxonómica es un pobre descriptor de la biodiversidad, ya que considera a las especies como entidades homogéneas y no reconoce su historia evolutiva. Por el contrario, la diversidad filogenética es un predictor fiable de funcionamiento de los ecosistemas y puede ser útil en la biología de la conservación para priorizar taxa y asignar los recursos disponibles de manera más eficiente. Sin embargo, no se conoce bien cómo la fragmentación del bosque afecta a la diversidad filogenética.

En el presente trabajo se analizó el efecto de la configuración espacial de parches (el tamaño del parche, el grado de aislamiento y forma) sobre la diversidad filogenética en un bosque natural fragmentado. El proceso de fragmentación por lo general reduce el tamaño de los fragmentos forestales, aumenta el aislamiento de parches y promueve la forma circular de restos forestales, éste proceso puede reducir la diversidad filogenética de las plantas.

Tres métricas de diversidad filogenética y dos métricas de estructura filogenética se calcularon para 19 parches de bosque. La relación entre las métricas de diversidad filogenética y algunos descriptores de configuración espacial de parche (tamaño, algunas medidas de aislamiento, la forma y elevación) se evaluaron con modelos de regresión lineal.

Contrariamente a nuestras expectativas, cambios espaciales asociados a los procesos de fragmentación (reducción del tamaño del parche, el incremento del aislamiento y la complejidad de la forma del parche) no tuvieron efecto consistentemente negativo en la diversidad filogenética. De hecho, se encontró lo contrario para algunas métricas; por ejemplo, los parches más grandes son más filogenéticamente agrupado y parches más complicadas tenido emparejado media mayor distancia filogenética. Llegamos a la conclusión de que la fragmentación del bosque no tiene efecto negativo en la diversidad filogenética.

3.2 Abstract

A great deal of research has assessed the impact of forest fragmentation on plant taxonomic diversity with most studies showing a negative effect. However, taxonomic diversity is a poor descriptor of biodiversity because it considers species as homogeneous entities and does not recognize its evolutionary history. In contrast, phylogenetic diversity is a reliable predictor of ecosystem functioning and may be helpful in conservation biology to prioritize taxa and allocate more efficiently available resources. However, it is poorly understood how forest fragmentation affects phylogenetic diversity. In this paper we looked at the effect of patch spatial configuration (patch size, isolation degree and shape) on phylogenetic diversity in a naturally fragmented forest. The fragmentation processes usually reduce the size of forest patches, increase patch isolation and promote convoluted shapes of forest remnants, we predicted that this process may reduce plant phylogenetic diversity. Three metrics of phylogenetic diversity and two metrics of phylogenetic structure were calculated for 19 forest patches. The relationship between these metrics and some descriptors of patch spatial configuration (size, some measures of isolation, shape and elevation) were assessed with linear regression models. Contrary to our expectations, spatial changes associated with the fragmentation process (patch size reduction, increased isolation and patch shape complexity) did not have a consistently negative effect on phylogenetic diversity. In fact, the opposite was found for some metrics; for example, larger patches are more phylogenetically clustered and more convoluted patches had larger mean paired phylogenetic distances. We conclude that forest fragmentation has no negative effect on phylogenetic diversity.

Keywords: Forest fragmentation, habitat loss, habitat isolation, patch shape, phylogenetic diversity.

3.3 Introduction

Biodiversity conservation is particularly important in vulnerable ecosystems, especially in the tropics where highly diverse biota coexists with massive rates of habitat loss (Achard et al. 2002; Martínez-Ramos, 2016). While biodiversity has become a popular term and most people are in favor of biodiversity conservation worldwide, there is no complete consensus among academics and conservationists on how biodiversity should be measured and how prioritize conservation efforts when available resources are limited (Maclaurin & Sterelny, 2016). Biodiversity assessment and how major biodiversity threats such as forest fragmentation affect biodiversity has mostly focused on species richness as a measure of biodiversity (e.g. Farigh, 2003). However, one assumption behind biodiversity metrics based on species richness is that species are homogeneous entities and fail to account for the evolutionary history of species which we already know is a good predictor of ecosystem processes and stability [Cadotte et al. 2012; Flynn et al. 2011).

Phylogenetic diversity (PD), understood as the evolutionary history contained in a biotic community (Faith, 1992), may be a more informative metric of biodiversity because it is highly suggestive of major ecological process structuring biotic communities (Cadotte et al. 2008; Faith et al., 2010; Webb et al. 2010), it is a reliable proxy of biodiversity option value (Faith, 1992) and may provide a useful tool for conservationists to prioritize taxa (i.e. identify most prolific lineages or those with highest extinction proneness) (Faith, 1992; Faith et al. 2010; Brooks et al., 1992; Eguiarte et al. 1999; Honorio-Coronado et al. 2015; Vane-Wright et al. 1991; Winter et al. 2013). Despite of the relevance of PD may have in fundamental and applied fields of Ecology, it was only until recently that ecologists have started looking at the effects of human - driven disturbance on PD (e.g. Ribeiro et al. 2016). Some studies have tested the prediction that anthropogenic disturbance (agriculture (Dinnage, 2009), grazing (Dianese, 2015), human chronic disturbance (Ribeiro et al. 2016), land use intensification (Egorov, 2015) logging (Tamoya et al. 2015) impoverishes plant phylogenetic diversity (i.e. increases phylogenetic clustering), being the underlying mechanism that functional traits associated to plant vulnerability to disturbance (e.g. large - seeded, emergent, shade -

tolerant, hardwood, vertebrate - pollinated species (Laurance et al. 2006; Lopes et al., 2009; Silva & Tabarelli, 2009)) are phylogenetically conserved and disturbance may act as an environmental filter (Webb et al. 2002; Cavender et al. 2004; Letcher, 2010). As a result, plant communities in more disturbed habitat exhibit greater phylogenetic clustering. Although this prediction is frequently supported by data, most studies have fail to explicitly test the suggested mechanism [e.g. Ribeiro et al. 2010; Tamoya et al., 2015; but see Egorov et al. 2015). Just a few studies have recently addressed the impact of forest fragmentation on PD of plant communities in the tropics (Andrade et al. 2015; Arroyo et al., 2012; Santos et al. 2010). In contrast to other human - driven disturbances, forest fragmentation seems to have a mixed effect on PD. While a study has supported the prediction that forest fragmentation (measured as forest cover) produces a phylogenetic impoverishment of the plant community (Andrade et al. 2015), other studies have found no evidence of fragmentation - induced (patch size, forest cover) phylogenetic clustering in tropical plant communities (Arroyo et al., 2012; Santos et al. 2010). Actually some authors have challenged the idea that environmental filters associated with forest fragmentation operate on phylogenetically conserve functional traits (Arroyo et al., 2012). Some other authors have also suggested that the period of time (from decades to just a few decades) elapsed since fragmentation process began has not been long enough to see a negative effect on plant communities, in part due to the large longevity of some tropical tree species (Santos et al. 2010; Santos et al. 2012).

In this study, we evaluated whether patch spatial configuration (size, shape and isolation degree) predict plant phylogenetic diversity in a naturally fragmented forest of the Yucatan. This forest is composed of natural vegetation patches which naturally differ in terms of size, degree of isolation and shape [Mas & Correa, 2010; Montiel et al. 2006; Munguía-Rosas & Montiel, 2014). Forest patches – locally known as petenes (singular peten)– are discrete and well - established units with clearly identifiable edges (Durán, 1987; Rico - Gray, 1982). Vegetation of petenes is taller, species richer and structurally more complex than surrounding habitat matrix that is dominated by salinity/flood - tolerant species (Munguía-Rosas & Montiel, 2014; Durán, 1987; Rico-Gray, 1982). This forest represents an excellent

opportunity to study long - term effects of spatial changes of the habitat associated to a fragmentation process on PD owing that it has been fragmented for a geological time (Montiel et al. 2006; Munguía-Rosas & Montiel, 2014; Munguía-Rosas et al. 2014).

Our prediction was that patches exhibiting spatial variables associated with a harsher environment (reduced area, isolation and convolute shape) will have lower PD if plant traits that confer tolerance to inhabit harsh environments are phylogenetically conserved. Patch area is positively related with environmental heterogeneity; therefore, smaller patches may represent a more restrictive niche for a reduced number of potentially closer species (Sonnier et al. 2014). Patch isolation may filter plant species with long - distance dispersal capacity (i.e. zoochorous seed dispersal, a phylogenetically conserved trait (Rezende et al. 2007)). Finally, because patch edge: area ratio increases with shape complexity and it is known that the amount of edge is positively related with environmental stress (Murcia, 1995). Therefore, possibly stress - tolerant plant (like early succession plant species which are typically closely related) may be filtered in more convoluted patches (Letcher, 2010, Tabarelli et al. 2009).

3.4 Methods

Study area

The study was conducted in the Petenes-Celestún-El Palmar biological corridor (19° 53' - 21° 11' N, 90° 28' - 90° 17' W), located along the northwestern coast of the Yucatan Peninsula (Fig 1). Its area is approximately 240,000 ha (Costa-Lugo et al. 2010) and climate is tropical subhumid with summer rains. Precipitation ranges from 1,000 to 1,200 mm y⁻¹ and temperature from 26.1 to 27.8 ° C (Durán, 1987).

The study was conducted on patches of semi-evergreen tropical forest. These forest patches are surrounded by a flooded matrix of shorter and less diverse vegetation, tolerant to high salinity and dominated by sedges and short mangroves (Rico-Gray & Palacios-Ríos, 1996). The patches are more abundant on the western part of the peninsula (Durán, 1995) where the study was conducted, but the forest turns continuous toward continent interior.

The distance from one patch to the nearest patch ranges from 20 to 2,670 m (Mas & Correa, 2000). Patch shape varies from nearly circular to amorphous (shape index goes from ≈ 1.00 to 2.49 Mas & Correa, 2000) (Figure 2.1). Most forest patches have a source of fresh water year round via sinkholes that continually supply fresh water and have relative higher elevation, these two characteristics may at least partially explain the presence of these forest patches in the study area [Durán, 1987 - Rico-Gray, 1982, Barrera, 1982). The forest patches grow on quaternary geological formations that are about 1.7 My old (CONANP - SEMARNAT. 2006).

The vegetation of forest patches has identifiable strata or layers where from three to five plant species are strongly dominant (Tun - Dzul, 1996). In the canopy layer, the most frequent species are *Annona glabra* L., three different species of *Ficus*, *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn., *Manilkara zapota* (L.)P. Royen, *Metopium brownei* (Jacq.)Urb., *Rhizophora mangle* L., *Swietenia macrophylla* King and *Tabebuia rosea* (Bertol.) Bertero ex A.DC. The shrub layer is characterized by *Acrostichum aureum* L., *Bravaisia berlandieriana* (Nees) T.F. Daniel and *Sabal yapa* C. Wright ex Becc. Because of continuous flooding the herbaceous layer is scarce or absent. There are some patches that have a mixture of mangrove species (mainly *L. racemosa*) with forest species potentially due to moderate saline soil (Tun-Dzul et al. 2011). The matrix between patches is dominated by flood/salt - tolerant species such as *Acrostichum danaeifolium* Langsd. & Fisch., *Cladium mariscus* (L.) Pohl, and the mangroves *Avicennia germinans* (L.) L., *L. racemosa* and *R. mangle* L. (Rico-Gray, 1982).

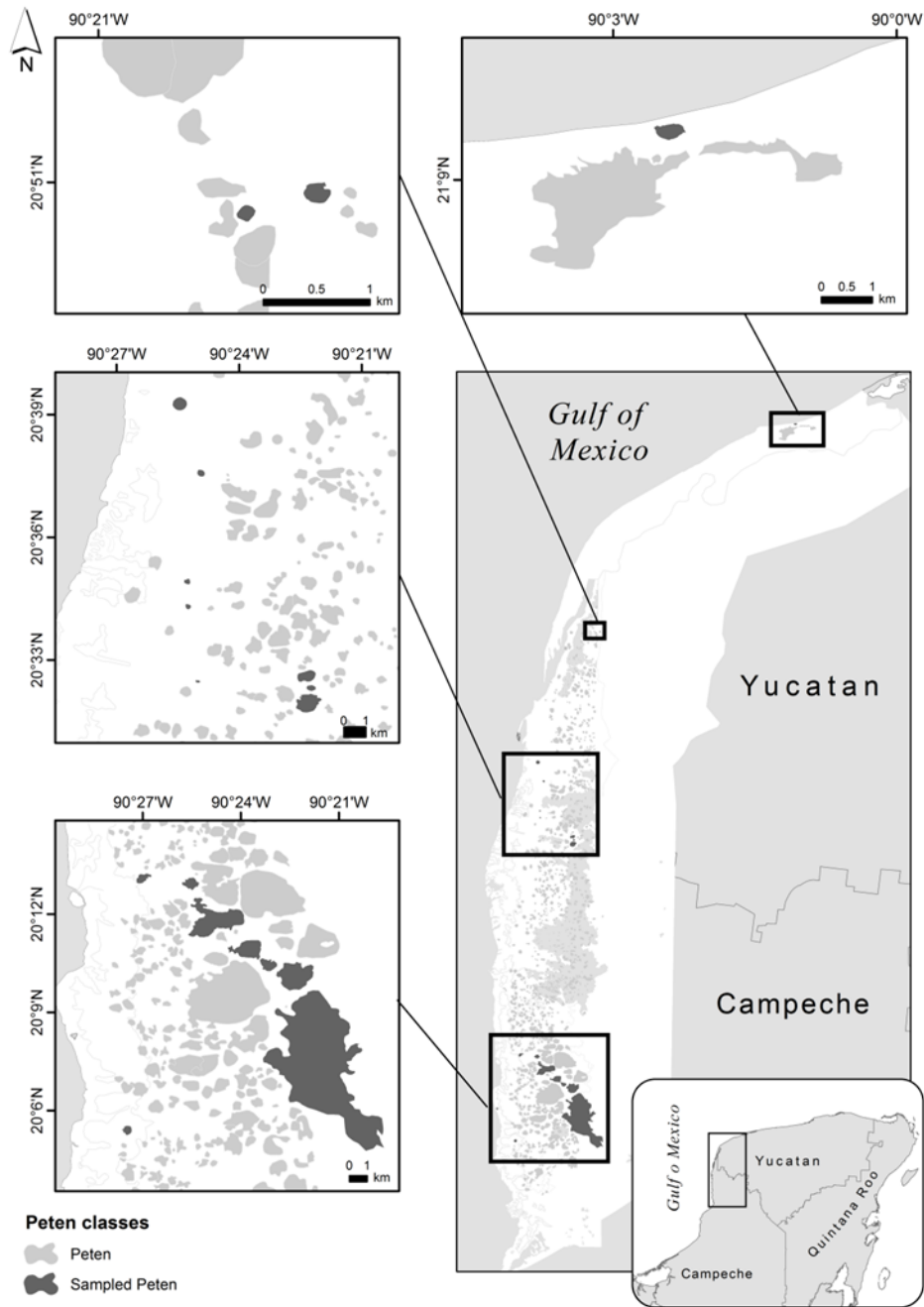


Figure 3.1. Map of study area (Petenes-Celestún-El Palmar Biological Corridor; white polygon; From Munguía y Montiel, 20014). Forest patches sampled (Sampled peten) are shown in black. Patches not sampled are shown in gray (Peten). The small rectangle in the insert at the bottom right indicates the position of the study area on the Yucatan Peninsula. All bars represent 1 km.

Plant sampling

A group of 19 patches of variable size (1.6 - 320 ha), isolation degree (distance to the nearest patch: 0.03 - 1.6 km, distance to the continuous forest: 4 - 9 km) and shape (shape index: 0.26 - 1.62) was chosen (Fig. 1). Patch selection was not random because of insurmountable limitations related to accessibility. Only accessible patches and with an area greater than one hectare were selected because smaller patches are not permanent as they get totally flooded during the rainy season. From January 2013 to August 2014 we recorded vascular plant species in all 19 forest patches using a sampling protocol modified from Gentry (Gentry, 1982). In short, plant sampling was conducted using 54 x 4 m belt transects. In each patch five transect were placed, the first transect was placed using a random GPS point previously located in digital cartography and the remaining transects were placed systematically (parallel and 20 m apart), total sampled area per patch was 0.1 ha. Following the experience of previous studies (Arroyo-Rodríguez et al. 2010, Munguía & Montiel, 2014, Arroyo-Rodríguez et al. 2010 - Rosati et al. 2010), the area sampled was kept constant in all 19 patches to reduce sample area effects. Only plants with a girth greater than 5 cm (dbh =1.6 cm) and non - woody plants taller than 20 cm were sampled. Epiphytes and lianas were not recorded during the vegetation survey owing to the difficulties associated with assessing their presence and abundance (i.e. the forest canopy reaches about 26 m). Plants were identified with the help of field guides (Brokaw, 2011; Pennington & Sarukhán, 2015) as well as expert advice (see Acknowledgements). An a posteriori evaluation of sampling provided evidence that it was representative in all patches (i.e. the species accumulation curve reached an asymptote and species representativeness was greater than 80% in all of the patches).

Spatial configuration of patches

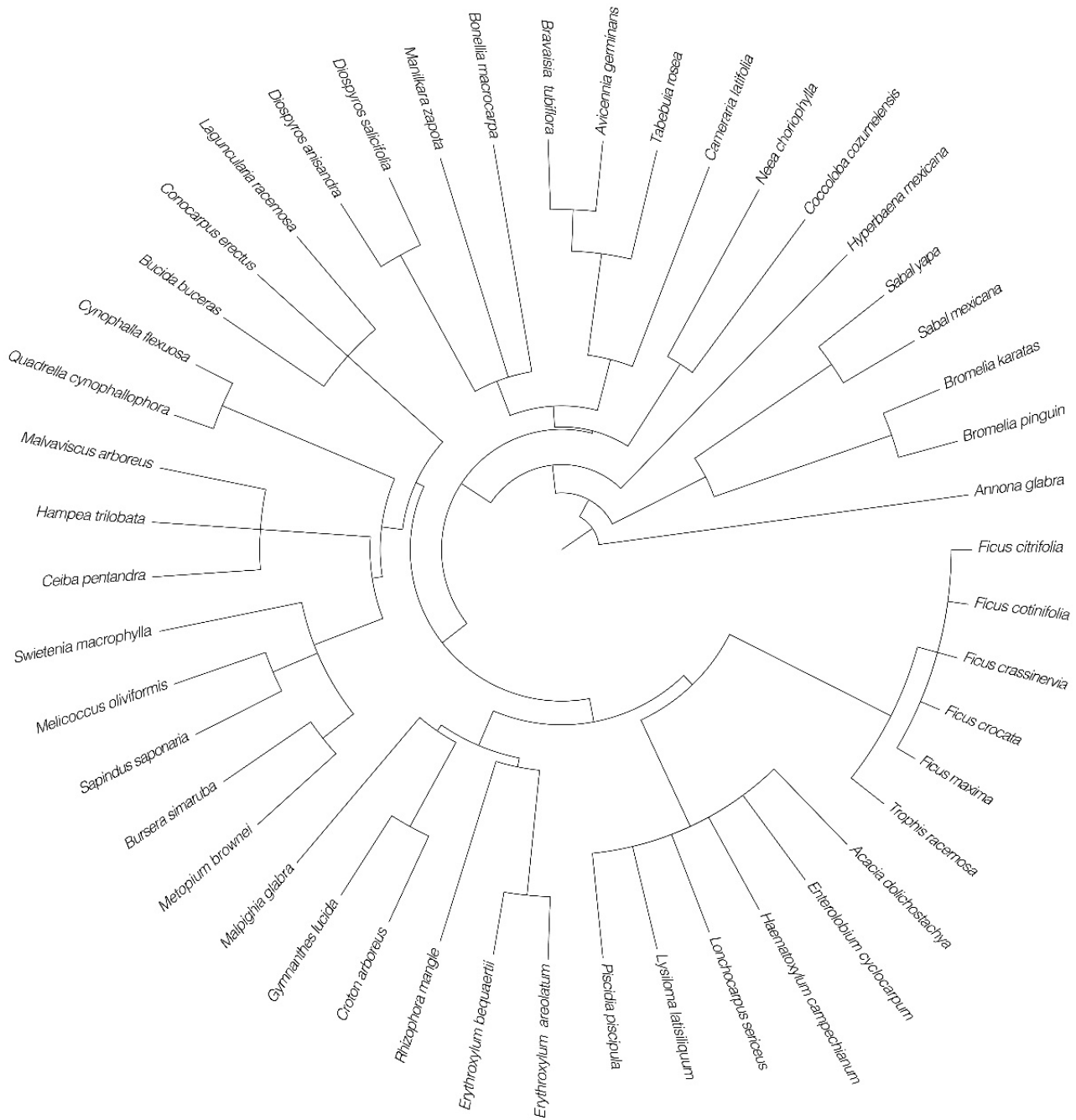
Most recent digital cartography (years 2009 and 2011) available for the study area in Google Earth pro 7.2 was used to calculate patch size (measured in hectares), distance to the continuous forest (edge to edge in kilometers), distance (edge to edge) to the nearest patch (Km), patch perimeter (Km), patch central elevation (m a.s.l.) with the help of ArcInfo 9.2. This task was facilitated by the fact that edges of forest parches are easily discriminated from

surrounding matrix in the cartography. With part of this information a shape index (SI) was calculated with the following expression where, p is the perimeter of the focal patch and S is the size of focal patch. This index describes the complexity of the patch shape relative to perfect circular shape. SI is equal to 1 if the patch is nearly circular and increases with patch complexity (convolute shape).

Some spatial data (patch elevation and distance to the nearest patch) were validate in the field with the help of a GPS for some patches (4) which suggesting that data obtained from digital cartography are accurate.

Phylogeny and phylogenetic diversity metrics

A phylogeny of 47 plant species was built by matching a list of species obtained from our vegetation survey (see the Plant sampling subsection) with up - to - date family and genus names, and tip labels of a provided megatree (Honorio-Coronado et al., 2015; Webb & Donoghue, 2005), using the PHYLOMATIC function of PHYLOCOM 4.2 (Webb et al. 2008) and the dated tree from Davies et al. (2004) for seed plants. Two fern species found in sampled communities were excluded because these would contribute disproportionately to phylogenetic diversity metrics owing to the low relatedness to the majority of species, as recommended by other authors (Honorio-Coronado et al. 2015; Arroyo-Rodríguez et al. 2012). The ultrametric phylogeny with branch lengths in millions of years was obtained using the *bladj* option in PHYLOCOM. That function fixes the ages of root node and other nodes based on Wikström et al. (Wikström et al. 2001). Visualization and exporting trees were performed in FigTree v.1.4.2. Final phylogenetic tree used to PD metrics calculation is shown in Figure 3.2.



50.0 Ma

Figure 3.2. Phylogenetic relationships of 47 plant species found during a vegetation surveyed in 19 forest patches of the Yucatan. The scale bar represents 50 millions of years.

Time calibrated phylogenetic tree and the abundance of each species (frequency) were used to calculate some metrics of phylogenetic diversity per forest patch. We calculated the phylogenetic diversity *sensu stricto* (PD_{ss}) as total branch length of the phylogeny of all species occurring in a given patch (Faith, 1992), the mean pairwise phylogenetic distance (MPD) between species and the mean nearest taxon distance (MNTD) (Webb et al. 2002, Webb, 2000). MPD summarizes the average distance among pairs of species drawn at random from a sample (considering conspecifics) while MNTD summarized the average distance to the closest non - conspecific relative and quantifies terminal clustering (Webb, 2000). Also, the inverse of standardized effect sizes of MPD and MNTD, better known as net relatedness index (NRI) and nearest taxon index (NTI) respectively, were calculated (Webb et al. 2002, Webb, 2000). NTI and NRI are calculated in analogous manner, using the following expression: $NTI/NRI = -(N_s - N_r)/\sigma$ where N_s is the average (NRI) or average nearest taxon (NTI) distance in a given patch, N_r is the average nearest taxon distance obtained from a set of randomized samples (999 permutations), and σ is the standard deviation from the randomized set (Webb et al. 2002; Webb, 2000). Positive values of NRI and NTI indicate terminal and familial phylogenetic clustering respectively, while negative values suggest phylogenetic overdispersion (Webb et al. 2000). While PD_{ss} match perfectly with the concept of phylogenetic diversity, it is influenced by species richness, that is not the case for pairwise phylogenetic distances (MPD and MNTD) (Bello et al. 2016). NRI and NTI are not proper metrics of phylogenetic diversity but metrics of phylogenetic structure (i.e. phylogenetic evenness vs. clustering) (Andrade et al. 2015) and represent to what extent the phylogeny deviate from a random assembly of species in a community (Kembel et al. 2010). The metrics were calculated with the PICANTE library (Kembel et al. 2010) for R 3.2 software (R Development Core Team, 2015).

Statistical analyses

To assess the relationship between phylogenetic diversity metrics and patch spatial configuration we used multiple regression models. In these models, phylogenetic diversity metrics (PD_{ss}, MPD, MNTD, NRI, and NTI) were the response variables (a different model per

PD metric), and the spatial configuration descriptors of forest patches (patch size, distance to continuous forest, distance to the nearest patch, patch perimeter, patch central elevation, and patch shape index) were the explanatory variables. To improve linearity, patch size, distance to the nearest patch and patch shape index were log transformed. For each PD, a minimal adequate model was obtained following the AIC criterion to optimize degrees of freedom (Crawley, 2013). Examination of residual suggested good fit to normality in all cases (Crawley, 2013). All analyses performed were run in R 3.2 (R Development Core Team, 2015).

3.5 Results

Species richness and major clades

Forty seven plant species were recorded in the 19 forest patches sampled, these species belong to 25 plant families: Acanthaceae (2 species), Anacardiaceae (1), Annonaceae (1), Apocynaceae (1), Arecaceae (2), Bignoniaceae (1), Bromeliaceae (2), Burseraceae (1), Brassicaceae (2), Combretaceae (3), Ebenaceae (2), Erythroxylaceae (2), Euphorbiaceae (2), Fabaceae (5), Malpighiaceae (1), Malvaceae (3), Meliaceae (1), Menispermaceae (1), Moraceae (7), Nyctaginaceae (1), Polygonaceae (1), Rhizophoraceae (1), Sapindaceae (2), Sapotaceae (1), Theophrastaceae (1). The patches included mainly eudicots and a just a few species of magnolids (only one species in some patches) and monocots (only 1 - 2 species in some patches). Species richness per patch ranged from 5 to 20 species. Regarding the number of families, it ranged from 5 to 17 plant families (Table 3.1).

Table 3.1. Per-patch plant species richness (SR), number of species in major plant clades (Magnolids, Monocots, Eudicots) and number of plant families represented in each patch (Families).

Patch	SR	Magnolids	Monocots	Eudictos	Families
1	5	1	0	4	5
2	16	1	2	13	13
3	8	1	1	6	8
4	13	1	2	10	12
5	13	0	1	12	12
6	16	0	1	15	15
7	17	1	1	15	17
8	13	0	1	12	10
9	9	0	0	9	9
10	16	0	1	15	14
11	20	1	1	18	17
12	14	0	1	13	12
13	9	1	1	7	9
14	17	1	2	14	13
15	8	1	0	7	7
16	7	0	1	6	7
17	8	0	1	7	7
18	17	0	1	16	15
19	11	1	1	9	11

Relationship between patch spatial configuration and phylogenetic diversity

Patch size averaged: 85.89 ± 19.7 ha (hereafter mean values \pm 1SE), patch perimeter: 4.41 ± 1.82 km, patch central elevation: 8.57 ± 0.89 m a.s.l., distance to the continuous forest: 14.88 ± 4.27 km, distance to the nearest patch: 0.35 ± 0.09 km, and patch shape index: 1.25 ± 0.06 .

Minimal adequate models for PDss and MNTD retained patch size and patch elevation as predictors, while the minimal adequate model for MPD retained patch size and the shape index. NRI minimal adequate model include patch size, distances to the continuous forest

and patch perimeter. Finally, minimal adequate model for NTI only have the intercept (Table 3.2).

Table 3.2. Model simplification procedure for five phylogenetic diversity metrics (phylogenetic diversity sensu stricto [PDss], mean paired distance (MPD), mean nearest taxon distance [MNTD], net relatedness index (NRI), and nearest taxon index [NTI]). For each metric, initial complete model included patch size (Size), distance to the continuous forest (D continuous F), distance to the nearest patch (D nearest), patch central elevation (Elevation), patch shape (Shape) and perimeter (Perimeter). For each model, the Akaike Information Criterion is shown (AIC). Minimal adequate models are in bolds.

Response	Explanatory variables	AIC
PDss	Size + D continuous F + D Nearest + Elevation + Shape + Perimeter	218.32
	Size + D continuous F + D Nearest + Elevation + Shape	216.32
	Size + D continuous F + D Nearest + Elevation	214.78
	Size + D Nearest + Elevation	214.51
	Size + Elevation	214.21
MPD	Size + D continuous F + D Nearest + Elevation + Shape + Perimeter	127.27
	Size + D continuous F + D Nearest + Shape + Perimeter	125.3
	Size + D continuous F + D Nearest + Shape	123.34
	Size + D Nearest + Shape	121.38
	Size + Shape	120.08
MNTD	Size + D continuous F + D Nearest + Elevation + Shape + Perimeter	151.66
	Size + D continuous F + D Nearest + Elevation + Perimeter	149.67
	Size + D continuous F + Elevation + Perimeter	147.7
	Size + Elevation + Perimeter	145.81
	Size + Elevation	143.98
NRI	Size + D continuous F + D Nearest + Elevation + Shape + Perimeter	13.8
	Size + D continuous F + D Nearest + Elevation + Perimeter	15.79
	Size + D continuous F + D Nearest + Perimeter	17.76
	Size + D continuous F + Perimeter	17.06
NTI	Size + D continuous F + D Nearest + Elevation + Shape + Perimeter	7.82
	Size + D continuous F + D Nearest + Elevation + Shape	5.84
	Size + D Nearest + Elevation + Shape	4.06
	D Nearest + Elevation + Shape	2.41
	D Nearest + Elevation	0.49
	D Nearest	-1.26

Intercept	-2.69
------------------	--------------

$\mu = \text{Intercept.}$

PDss was only positively related to size which explained 29.38 % of variance of this metric (Table 3.3, Fig. 3A). MPD was positively related to patch shape, this variable explained 28.87 % of among - patch variance in MPD (Table 3.3; Fig. 3B). MNTD was positively related to patch elevation which explained 18.29 % of variance in this metric (Table 3.3; Fig. 3C). NRI was positively related to size and distance to the continuous forest, these variables explained 21.13 and 21.10 % of among - patch variance in NRI (Table 3.3; Fig. 4AB). However, when a highly evident outlayer was eliminated, the coefficient of the relationship between NRI and distance to the continuous forest turned non significant ($p > 0.05$). Remaining explanatory variables in minimal adequate models were not statistically significant predictors of PD metrics (Table 3.3).

Table 3.3. Results of linear regression models to assess the effects of patch spatial configuration (patch size [Size], distance to the continuous forest [D continuous F], patch elevation [Elevation], patch shape (Shape) and patch perimeter [perimeter]) on phylogenetic diversity metrics (phylogenetic diversity sensu stricto [PDss], mean paired distance (MPD), mean nearest taxon distance [MNTD], net relatedness index (NRI), and nearest taxon index [NTI]). Only the statistics for the variables included in the minimal adequate model (see Table 2) are shown. Patch size and patch shape were logtransformed to improve linearity.

Response	Source of variation	Statistics	Coefficient (SE)	Explained variance (%)
PDss	Size	$F_{2,16}=7.92^*$	106.86 (164.25)	29.38
	Elevation	$F_{2,16}=3.04$	-28.55 (16.36)	11.28
MPD	Size	$F_{2,16}=2.35$	-15.15 (4.85)	0.09
	Shape	$F_{2,16}=7.44^*$	136.38 (49.98)	28.87
MNTD	Size	$F_{2,16}=4.39^*$	-13.68 (5.31)	17.62
	Elevation	$F_{2,16}=4.56^*$	5.50 (2.57)	18.29
NRI	Size	$F_{3,15}=6.31^*$	0.31 (0.12)	21.13
	D Continuous F	$F_{3,15}=6.30^*$	0.01 (0.007)	21.10
	Perimeter	$F_{3,15}=2.26$	- 0.04 (0.02)	7.56

* $P < 0.05$

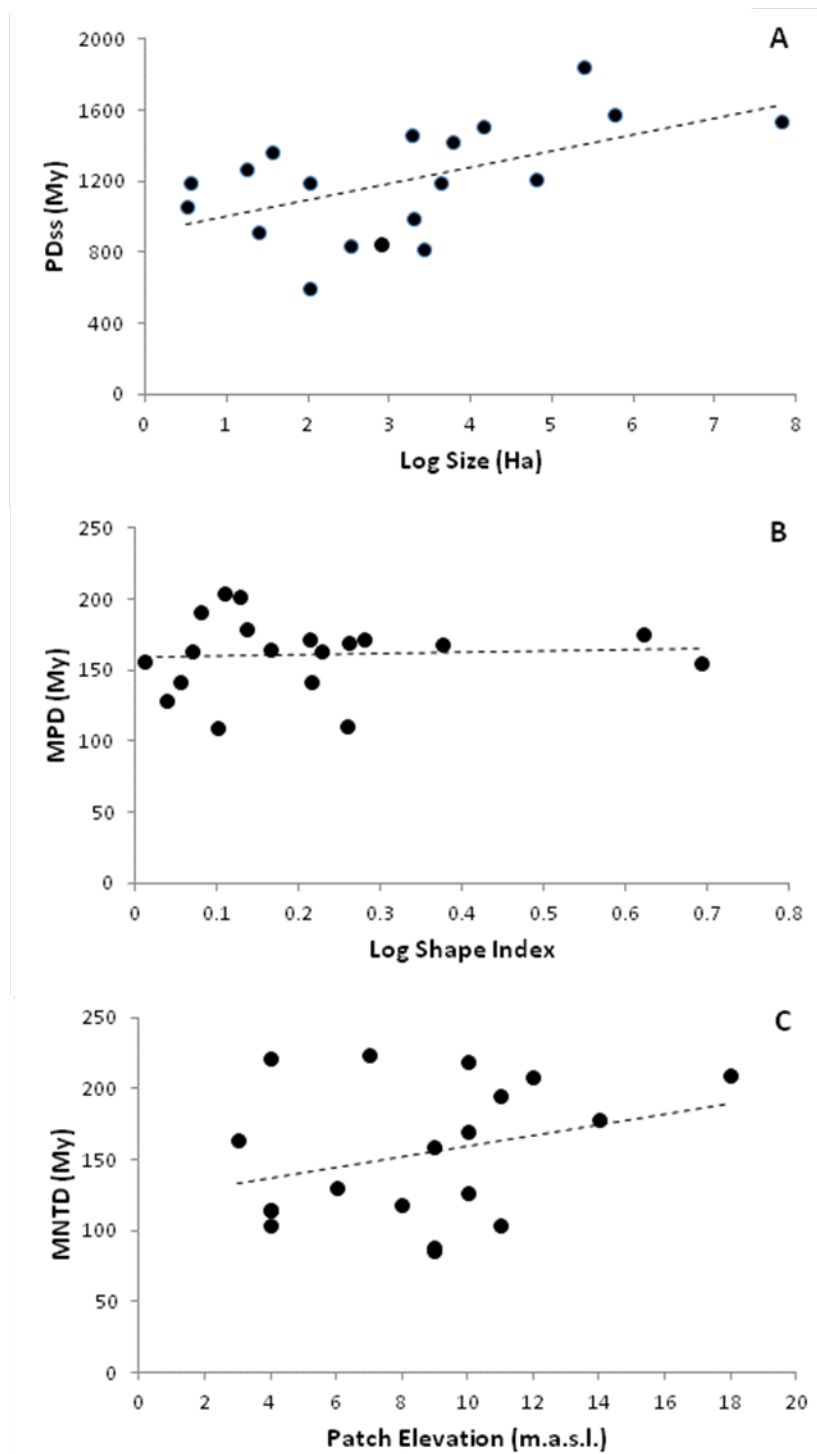
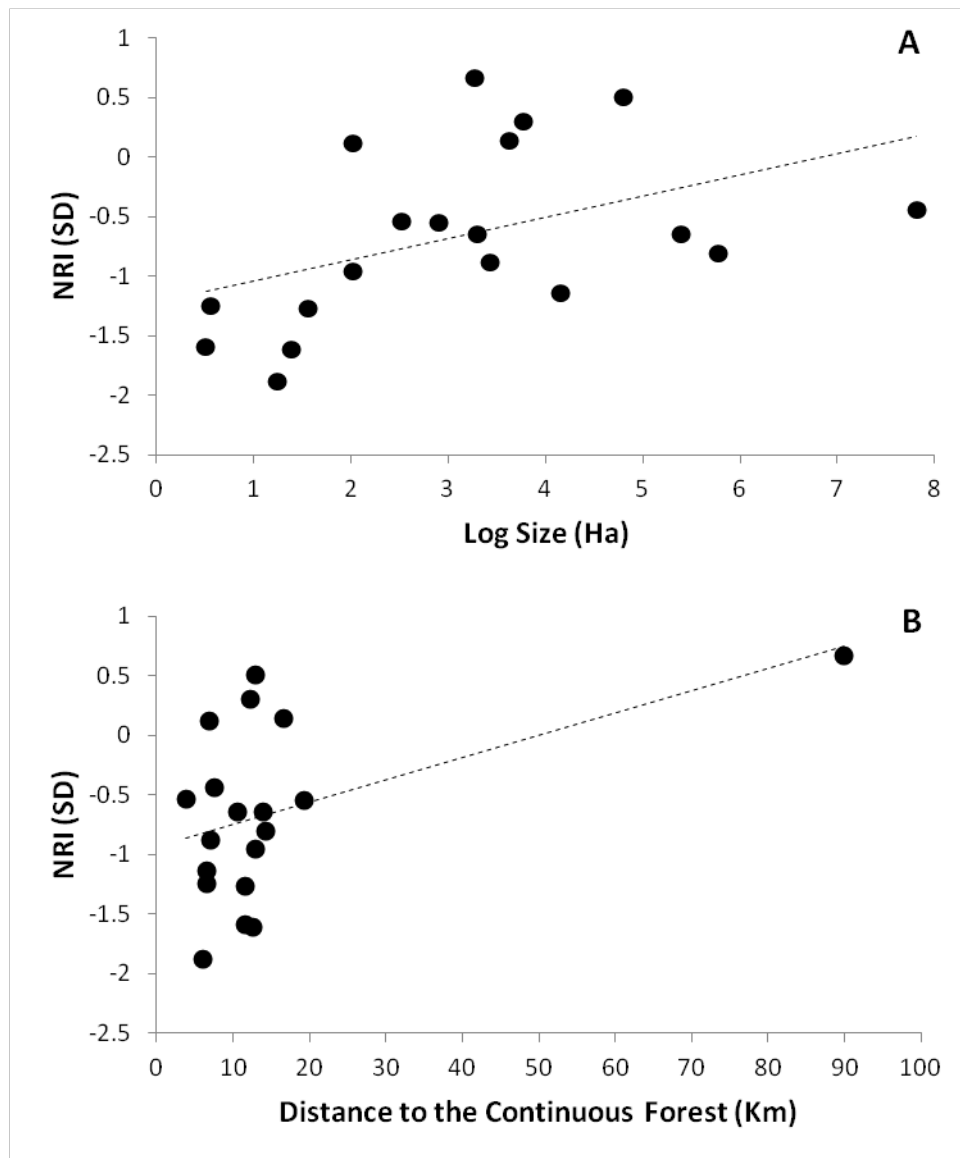


Figure 3. Relationships between (A) phylogenetic diversity sensu stricto (PD_{ss}) and patch size, (B) mean pairwise distance (MPD) and forest shape, (C) mean nearest distance (MNTD) and patch elevation. Data are from 19 forest patches of the Yucatan Peninsula.



treat for global biodiversity is forest fragmentation; however, its effect on PD is poorly documented and few available studies have shown contrasting results. Additionally, some authors have highlighted that long - term studies may improve our understanding about how forest fragmentation affect PD. Therefore, we conducted a study in a naturally fragmented forest where the forest has been fragmented for a geological time. Even so, we did not see a consistent negative effect of forest fragmentation (habitat loss measured as patch size and habitat isolation) on different PD metrics as expected. According to our results, patch size is positively correlated with PDss and NRI. That means that, as expected, the phylogeny of plant communities inhabiting larger patches tend to have larger total branch length. However, this trend is contradictory with NRI (a metric of phylogenetic community structure) which suggest that phylogenetic clustering increases with patch size. An important consequence of fragmentation is patch isolation; however, isolation degree does not seem to have any significant effect on PD. Significant effects of patch shape and elevation on PD were observed but only for one metric each and the direction of such effects were opposite to our predictions. We suggest that, in contrast to the general belief, changes in spatial configuration of patches typically associated with a fragmentation process have no negative effects on phylogenetic diversity in the long - term.

Patch size has long been identified as a reliable predictor of taxonomic diversity in fragmented forests (e.g. Munguía-Rosas & Montiel, 2014; Bender et al. 1998). However, its relevance in predicting other major components of biodiversity such as phylogenetic diversity (Swenson, 2014) has been poorly documented and the few available studies have shown mixing results (Andrade et al. 2015; Arroyo et al. 2012, Santos et al. 2010). Although we found that patch size predicts PDss and NRI, it seems to be contradictory. This results implies that larger forest patches contain a larger evolutionary history (i.e. the phylogeny of plant communities in larger patches have larger total branch length) but, at the same time, plant lineages inhabiting larger forest patches are phylogenetically clustered. We think that the positive association between patch size and PDss may be artificial. It is known that PDss may be heavily correlated with species richness (Honorio-Coronado et al. 2015) and that was the case for our data set ($r=0.97$, $p<0.05$). It is no difficult to think that as species richness

increases, the phylogeny of the community will have more branches and this would increase PDs. In fact, in a previous study, our research group found the patch size is positively correlated with species richness in the study area (Munguía-Rosas & Montiel, 2014). Thus, it is likely that observed positive association between patch size and PDs is due to among-patch variation in species richness. On the other hand, NRI is a more reliable metric of PD because it is not influenced by species richness given that this is a standardized effect size of the mean phylogenetic dissimilarities (MPD) (Honorio-Coronado et al. 2015; Swenson, 2014). However, depicted pattern (NRI and patch size are positively correlated) is contrary to our original expectation: phylogenetic overdispersion (i.e. negative values of NRI) increases with patch size. Although contrary to the general idea that disturbances increase phylogenetic clustering, the opposite (i.e. increment of PD with disturbance) is also plausible. In the study area habitat matrix is dominated by flood- and salt-tolerant plant species, these environmental variables (flooding and salinity) are recognized as two major stressors for plants inhabiting the forest patches (Rico-Gray & Palacios-Ríos, 1996). We predicted that small patches would be more affected by these stressors because a large proportion of its area is in contact with the matrix. However, plant species tolerant to these stressors are not closely related because functional traits that allow its permanence in flooded and saline habitats are ecologically convergent, with no or very low phylogenetic signal. A well known example of this are mangrove species, small patches can be dominated by *A. germinans* (Acanthaceae) and *L. racemosa* (Combretaceae), both tolerant to high salinity and flood but phylogenetically distant. Other studies also support the notion that functional traits associated with plant vulnerability to forest disturbances has low phylogenetic signal (Arroyo-Rodríguez, et al. 2012).

As suggested by the statistical analysis, patch isolation (measured as distance to the continuous forest) was initially proposed as a significant predictor of NRI (Table 3); however, a graphic analysis of this relationship (Fig. 4B) suggested that this relationship was artificial given that the regression line suggested by the model was drawn between a cluster of patches and an outlier (see Fig 4B), this suspicion was confirmed after reanalyzing the data set without the mentioned outlier. Interestingly, we have found in previous studies that patch

isolation degree has a negative effect on taxonomic diversity (Munguía & Montiel, 2014) of plants in the study area, which suggest that at least some PD metrics may provide independent information regarding the effect of forest fragmentation on biodiversity owing that PD metrics (different from PDss) may not correlated with species richness.

Also, contrary to the expectation, the results suggest that patch complexity is positively correlated with phylogenetic diversity measured as MPD -a PD metric poorly influenced by species richness (Bello et al. 2016). Although contrary to the expectation, this result is also plausible if species with tolerance to environmental stressors associated with more convoluted shape are phylogenetically distant. Patches with convoluted shape could have a greater edge: area ratio and therefore these patches have a greater proportion of habitat in contact with environmental stressors such as flood and high salinity. We have already mentioned some examples of largely unrelated species with convergent adaptation to cope with these stressors (e.g. mangroves). We also acknowledge that the slope in this relationship is low (see Figure 3B) and patch shape did not affect any other PD metric, which suggest that observed effect of patch shape on PD is not strong.

A positive association between patch elevation and MNTD was found. Although elevation is not associated with a forest fragmentation process, in the study area it is highly relevant because patches with higher elevation are less influenced by environmental stressors associated with the matrix and this result supports this notion. A similar pattern has been seen in previous studies with a different taxonomic group (Zou et al. 2016).

In conclusion, in a naturally fragmented ecosystem habitat loss (measured as patch size), isolation degree and convolute shape did not have the expected negative effect on phylogenetic diversity. On the contrary, small, convoluted shaped patches are suitable habitat for phylogenetic distant species but with ecologically convergent strategies to cope with environment stress prevailing in these patches. As a result patches with this spatial configuration (isolated and convoluted shape) may exhibit moderately larger phylogenetic diversity. Our study is added to previous studies suggesting that forest fragmentation has a weak effect on phylogenetic diversity in tropical plant communities (Egorov et al. 2015; Arroyo-Rodríguez et al. 2012).

Implications for conservation

In recent years ecologists and conservationists have turned to phylogenetic diversity because it is correlated with some ecosystem processes and biodiversity option value, the latter is particularly relevant because none of the other major components of biodiversity (i.e. taxonomic or functional diversity) are suggestive of future uses of biodiversity (Faith et al. 2010). The findings of our study and previous ones conducted in tropical plant communities are, in some sense, optimistic because it seems that PD is relatively resilient to long-term forest fragmentation. However, we also warn to take this result with caution because of the limited number of studies and because although changes in spatial configuration associated to a fragmentation process may have not a strong negative effect on PD, forest remnants are simultaneously facing other chronic disturbances that previous studies have documented affect negatively PD. Therefore, if practitioners are interested in conserving plant PD, chronic disturbances should have a larger priority in management strategies.

Acknowledgments

We thank A Rojas, G Sánchez - Fuente, CR Mezeta - Cob, SG Jurado - Dzib, D Marrufo, LQuej, and J Mis for their help with the field and laboratory work. L Salinas - Peba and LM Arias helped with plant identification. This work was supported by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) of Mexico, grants: CB - 2012 - 177680 and INFR - 2013204735.

3.7 References

1. Achard F, Eva HD, Stibing HJ, Mayaux P, Gallego J, Richards T, Malingreau JP (2002) Determination of deforestation rate of the world's humid tropical forest. *Science* **297**: 999-1002.
2. Martínez - Ramos M, Ortíz - Rodríguez IA, Piñero D, Dirzo R, Sarukhán J (2016) Anthropogenic disturbances jeopardize biodiversity conservation within tropical rain forest reserves. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America* **113**: 5323 - 5328.
3. Maclaurin J, Sterelny K (2008) What is biodiversity. Chicago: The University of Chicago Press.
4. Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **34**: 487 - 515.
5. Cadotte MW, Dinnage R, Tilman D (2012) Phylogenetic diversity promoted ecosystem stability. *Ecology* **93**: S223 - S233.
6. Flynn DFB, Mirotchnick N, Jain M, Palmer M, Naeem S (2011) Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity ecosystem function relationships. *Ecology* **92**: 1573 - 1581.
7. Faith DP (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* **61**: 1 - 10.
8. Cadotte MW, Cardinale BJ, Oakley TH (2008) Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of National Academy of Sciences of United States of America* **105**: 17012 - 17017.
9. Faith DP, Magallón S, Hendry AP, Conti E, Yahara T, Donoghue MJ (2010) Ecosystem services: an evolutionary perspective on the links between biodiversity and human well-being. *Current Opinion in Environmental Sustainability* **2**: 1-9.
10. Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**: 475 - 505.

11. Brooks DR, Mayden RL, McLennan DA (1992) Phylogeny and biodiversity: conserving our evolutionary legacy. *Trends in Ecology and Evolution* **7**: 55 - 59.
12. Eguiarte LE, Larson - Guerra J, Nuñez - Farfán J, Martínez - Palacios A, Santos del Prado K, Arita HT (1999) Diversidad filogenética y conservación: ejemplos a diferentes escalas y una propuesta a nivel poblacional para *Agave victoria - reginae* en el desierto de Chihuahua, México. *Revista Chilena de Historia Natural* **72**: 475 - 492.
13. Honorio - Coronado EN, Dexter KG, Pennington RT, Chave J, Lewis SL, Alexiades MN, Alvarez E, Alves de Oliveira A, Amaral IL, Araujo - Murakami A, Arets EJMM, Aymard GA, Baraloto C, Bonal D, Brienen R, Cerón C, Cornejo - Valverde F, Di Fiore A, Farfan - Rios W, Feldpausch TR, Higuchi N, Huamantupa - Chuquimaco I, Laurance SG, Laurance WF, López - Gonzalez G, Marimon BS, Marimon - Junior BH, Monteagudo - Mendoza A, Neill D, Palacios - Cuenca W, Peñuela Mora MC, Pitman NCA, Prieto A, Quesada CA, Ramirez - Angulo H, Rudas A, Ruschel AR, Salinas Revilla N, Salomão RP, Segalin de Andrade A, Silman MR, Spironello W, ter Steege H, Terborgh T, Toledo M, Valenzuela Gamarra L, Vieira ICG, Vilanova - Torre E, Vos V, Phillips OL (2015) Phylogenetic diversity of Amazonian tree communities. *Diversity and Distributions* **21**: 1295 - 1307.
14. Vane - Wright RI, Humphries CJ, Williams PH (1991) What to protect?—Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* **55**: 235 - 254.
15. Winter M, Devictor V, Schweiger O (2013) Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we? *Trends in Ecology and Evolution* **28**: 199 - 204.
16. Ribeiro EMS, Santos B, Arroyo - Rodríguez V, Tabarelli M, Souza G, Leal IR (2016) Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. *Ecology* **97**: 1583 - 1592.
17. Dinnage R (2009) Disturbance alters the phylogenetic composition and structure of plant communities in an old field system. *PLoS ONE* **4**: e 7071.
18. Dianese M, Lepš J, Bello F (2015) Different effects of elevation, habitat fragmentation and grazing management on the functional, phylogenetic and taxonomic structure of

- mountain grasslands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **17**: 44 - 53.
19. Egorov E, Prati D, Durka W, Michalski S, Fischer M, Schmitt B, Blaser S, Brändle M (2015) Does land - use intensification decrease plant phylogenetic diversity in local grasslands? *PLoS ONE* **9**: e 103 - 252.
 20. Tamoya H, Kajisa T, Tagane S, Mase K, Chhang P, Samreth V, Ma V, Sokh H, Ichihashi R, Onoda Y, Mozoue N, Yahara T (2015) Effects of logging and recruitment on community phylogenetic structure in 32 permanent forest plots of Kampong Thom, Cambodia. *Philosophical Transactions of The Royal Society B* **370**: 20140008
 21. Laurance WF, Nascimento HEM, Laurance SG, Andrade A, Ribeiro JELS, Giraldo JP, Lovejoy TE, Condit R, Chave J, Harms KE, D'Angelo S (2006) Rapid decay of tree community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of National Academy of Sciences of United States of America* **103**: 19010 - 19014.
 22. Lopes AV, Girao LC, Santos BA, Peres CA, Tabarelli M (2009) Long - term erosion of tree reproductive trait diversity in edge - dominated Atlantic forest fragments. *Biological Conservation* **142**: 1154–1165.
 23. Silva JMC, Tabarelli M (2000) Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* **404**: 72 - 73.
 24. Cavender - Bares J, Ackerly DD, Baum DA, Bazzaz FA (2004) Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist* **163**: 823 - 843.
 25. Andrade ER, Jardim JG, Santos BA, Melo FPL, Talora DC, Faria D, Cazetta E (2015) Effects of habitat loss on taxonomic and phylogenetic diversity of understory Rubiaceae in Atlantic forest landscapes. *Forest Ecology and Management* **349**: 73 - 84.
 26. Letcher SG (2010) Phylogenetic structure of angiosperms during tropical forest succession. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **277**: 97 - 104.
 27. Arroyo - Rodríguez V, Cabender - Bares J, Escobar F, Melo FPL, Tabarelli M, Santos, BA (2012) Maintenance of tree phylogenetic diversity in highly fragmented rain forest. *Journal of Ecology* **100**: 702 - 711.

28. Santos B, Arroyo - Rodríguez V, Moreno CE, Tabarelli M (2010) Edge - related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented Brazilian Atlantic forest. *Plos One* **5**: e12625.
29. Santos BA, Tabarelli M, Melo FPL, Camargo JLC, Andrade A, Laurance SG, Laurance W (2014) Phylogenetic impoverishment of amazonian tree communities in a experimental fragmented forest landscape. *PLoS ONE* **9**: e113109.
30. Mas JF, Correa J (2000) Analysis of landscape fragmentation in the “Los Petenes” protected area, Campeche, Mexico. *Investigaciones Geográficas* **43**: 42 - 59.
31. Montiel S, Estrada A, León P (2006) Bat assemblages in a naturally fragmented ecosystem in the Yucatan Peninsula, Mexico: species richness, diversity and spatio - temporal dynamics. *Journal of Tropical Ecology* **22**: 267 - 276.
32. Munguía - Rosas MA and Montiel S (2014) Patch size and isolation predict plant species density in a naturally fragmented forest. *PLoS ONE* **9**: e111742.
33. Durán R (1987) Descripción y análisis de la estructura y composición de la vegetación de los petenes del noroeste de Campeche, México. *Biótica* **12**: 191 - 198.
34. Rico - Gray V (1982) Estudio de la vegetación de la zona costera inundable del noreste del estado de Campeche, México: Los Petenes. *Biótica* **7**: 171 - 188.
35. Munguía - Rosas MA, Jurado - Dzib SG, Mezeta - Cob C, Montiel S, Rojas A, Pech Canché JM (2014) Continuous forest has greater taxonomic, functional and phylogenetic plant diversity than an adjacent naturally fragmented forest. *Journal of Tropical Ecology* **30**: 323 - 333.
36. Sonnier G, Jamoneau A, Decocq G (2014) Evidence for a direct negative effect of habitat fragmentation on forest herb functional diversity. *Landscape Ecology* **29**: 857 - 866.
37. Rezende EL, Lavabre JE, Guimares PR, Jordano P, Bascompte J (2007) Non - random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature* **448**: 925 - 928.

38. Murcia C (1995) Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* **10**: 58 - 62.
39. Tabarelli M, Lopez AV, Peres CA (2008) Edge - effects drive tropical forest fragments towards an early successional system. *Biotropica* **40**: 657 - 661.
40. Costa - Lugo E, Parra DA, Andrade - Hernández M, Castillo - Tzab D, Chablé - Santos J, Durán R, Espadas C, Fernández I, Fraga J, González JA, Herrera - Silveira J, Sosa - Escalante J, Villalobos GJ, Tun - Dzul F (2010) Plan de conservación de la ecoregión Petenes - Celestún - Palmar. Pronatura, Merida.
41. Rico - Gray V, 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. *Acta Botánica Mexicana* **34**: 5361.
42. Durán R (1995) Diversidad florística de los petenes de Campeche. *Acta Botánica Mexicana* **31**: 73 - 84.
43. Barrera A (1982) Los petenes del noroeste de Yucatán: su exploración ecológica en perspectiva. *Biótica* **2**: 163 - 169.
44. CONANP - SEMARNAT (2006) Programa de conservación y manejo de la Reserva de la Biosfera Los Petenes. CONANP, Mexico City.
45. Tun - Dzul FJ (1996) Producción de hojarasca, su aporte mineral y la estructura de la vegetación de los petenes del Estado de Campeche. B Sc Thesis, Universidad Autónoma de Yucatán, México.
46. Tun - Dzul F, Trejo - Torres JC, Durán - García R (2011) Petenes. In: Durán R, Méndez ME (eds). Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán. Mérida: CICY, PPD - FMAM, CONABIO, SEDUMA, pp 140 - 141. Yucatán, México.
47. Gentry AH (1982) Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* **15**: 1 - 85.
48. Arroyo - Rodríguez V, Pineda E, Escobar F, Benítez - Malvido J (2008) Values of small patches in the conservation of plant - species diversity in highly fragmented rain forest. *Conservation Biology* **23**: 729 - 739.

49. Rosati L, Fipaldini M, Marignani M, Blasi C (2010) Effect of forest fragmentation on vascular plant diversity in a Mediterranean forest archipelago. *Plant Biosystems* 144: 38 - 46.
50. Brokaw, N., Bonilla, N., Knapp, S., MacVean, A., Ortíz, J.J., Peña - Chocarro, M., Pöll, E. and TunGarrido, J. 2011. *Arboles del mundo maya*. Mérida: Natural History Museum, Pronatura, UADY, UVG, Mérida.
51. Pennington TD, Sarukhán J (2005) *Árboles tropicales de México: manual para la identificación de las principales especies*. UNAM - Fondo de Cultura Económica, Mexico.
52. Webb CO, Donoghue MJ (2005) Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes* 5: 181 - 183.
53. Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW (2008) Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* 24: 2098 - 2100.
54. Davies TJ, Barraclough TG, Chase MW, Soltis PS, Soltis DE, Savolainen V (2004) Darwin's abominable mystery: insights from a supertree of the angiosperms. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 1904 - 1909.
55. Wikström N, Savolainen V, Chase MW (2001) Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 268: 2211 - 2220.
56. Webb CO (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist* 156: 145 - 155.
57. Bello F, Carmona CP, Lepš J, Szava - Kovats R, Pärtel M (2016) Functional diversity through the mean trait dissimilarity: resolving shortcomings with existing paradigms and algorithms. *Oecologia* 180: 933 - 940.
58. Kembel SW, Cowan PD, Helmus M, Cornwell WK, Morlon H, Ackerly DD, Blomberg SP, Webb CO (2010) Picante: R tools for integration phylogenies and Ecology. *Bioinformatics* 26: 1463 - 1464.
59. R Development Core Team (2015) *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.

60. Crawley MJ (2013) *The R Book*. 2nd Ed. Chichester: John Wiley and Sons Ltd.
61. Faith DP (2016) The PD phylogenetic diversity framework: Linking evolutionary history to feature diversity of biodiversity conservation. In: *Biodiversity Conservation and phylogenetic systematics: Preserving our evolutionary heritage in an extinction crisis*. Pellens, R. and Granscolas, P. (Eds.), pp 39 - 56. Springer, New York.
62. Lean C, Maclaurin J (2016) The value of phylogenetic diversity. In: *Biodiversity Conservation and phylogenetic systematics: Preserving our evolutionary heritage in an extinction crisis*. Pellens, R. and Granscolas, P. (Eds.), pp 19 - 37. Springer, New York.
63. Bender DJ, Contreras TA, Fahrig L (1998) Habitat loss and population decline: a metaanalysis of the patch size effect. *Ecology* **79**: 517 - 533.
64. Swenson N (2014) *Functional and phylogenetic ecology* in R. Springer - Verlag: New York.
65. Zou Y, Sang W, Hausmann A, Axmacher JC (2016) High phylogenetic diversity is preserved in species - poor high - elevation temperate moth assemblages. *Scientific Reports* **6**: 23045.



“El bosque está en llamas y mientras todos los animales huyen para salvar su pellejo, un colibrí recoge una y otra vez agua del río para verterla sobre el fuego.

-¿Es que acaso crees que con ese pico tan pequeño vas a apagar el incendio? –le pregunta el león.

- Ya sé que no puedo solo –responde el pajarito- pero estoy haciendo mi parte.”

Parábola del colibrí.

4. Discusión general y conclusiones

Una de las tareas centrales en Biología es cuantificar la biodiversidad y cómo esta varía geográficamente (Myers et al., 2000). Dilucidar y comprender los patrones de la diversidad es particularmente importante en los trópicos debido a su elevada riqueza de especies y la creciente necesidad de desarrollar y aplicar estrategias efectivas de conservación para hacer frente a la alteración de los hábitats alrededor de todo el mundo (Honorio-Coronado et al., 2015). A pesar de la apremiante necesidad de comprender lo anterior, el estudio de la configuración espacial y su relación con los componentes de la biodiversidad se había abordado de forma individual en diversos estudios (e.j., Díaz & Cabido, 1997; Díaz et al., 2002; Duffy, 2002; Lavorel & Garnier, 2002; Cornelissen et al., 2003; Hooper et al., 2005; Pokorny et al., 2005; Petchey & Gastón, 2006; Violle et al., 2007; Formara & Tilman, 2009), pero en la actualidad se sabe que es preciso conocer cuál es el efecto de las diferentes variables espaciales en los factores abióticos que propician la conformación de las comunidades biológicas en los ecosistemas y cómo éste influye en cada una de las dimensiones de la diversidad (Santos et al., 2010; Arroyo-Rodríguez et al., 2012; Cadotte et al., 2012; Munguía-Rosas et al., 2014; Sonnier & Jamoneau, 2014; Haddad et al., 2015; Kraft et al., 2015; Peralta et al., 2015; Thompson et al., 2015).

La destrucción y degradación de los ecosistemas naturales es la primera causa de la reducción de la diversidad global (Pereira et al., 2010; Rands et al., 2010). La destrucción del hábitat, normalmente termina en fragmentación, la división del hábitat en pequeños fragmentos más pequeños y aislados, separados por una matriz producto de la transformación por actividades humanas. La pérdida de área, el incremento en el aislamiento y la exposición al uso de suelo en los bordes de fragmentos, a largo plazo cambia la estructura y función de los fragmentos remanentes de un ecosistema (Lindenmayer et al., 2006).

Además de la pérdida de hábitat, el proceso de fragmentación de hábitat deriva en otros tres efectos: aumento del número de parches, disminución de tamaño de los parches, y aumento el aislamiento de los parches. Las medidas de fragmentación van más allá la cantidad de hábitat y se derivan generalmente de estas u otras medidas fuertemente relacionadas (por

ejemplo, la cantidad de borde). Hay por lo menos 40 de estas medidas de fragmentación (McGarigal et al., 2002; Farigh, 2003). En esta investigación, se consideraron los siguientes descriptores de la configuración espacial de los parches producidos por el proceso de fragmentación natural: tamaño, perímetro, índice de forma y elevación, además de las variables de aislamiento: distancia al parche más cercano, distancia al bosque continuo e índice de conectividad.

4.1 El efecto de la fragmentación natural en la diversidad funcional

Los resultados de esta investigación sugieren concretamente que un parche a pesar de contar con tamaño adecuado, pero que se encuentre aislado o con una forma compleja puede llegar a empobrecer su diversidad funcional vegetal. Eso representa un riesgo para el ecosistema, pues las funciones que las plantas leñosas realizan, representan uno de los factores principales de productividad primaria. En los petenes, que son ecosistemas dinámicos donde los miembros de las comunidades vegetales se encargan de cumplir con funciones específicas, la pérdida de este componente de la biodiversidad puede tener un efecto irreversible, afectando el desempeño de los linajes presentes en ellos y por tanto el equilibrio ecosistémico cuando las actividades antrópicas aceleran dicha pérdida.

4.1.1 Filtros ambientales y la diversidad funcional de plantas en los petenes

Se sabe que los factores abióticos en los ecosistemas son los responsables de dar forma a la distribución de las especies presentes en ellos. Entonces, la regulación intrínseca de los ecosistemas depende de las piezas biológicas que lo componen, y estas a su vez están determinadas por filtros históricos (largo plazo) y fisicoquímicos (dinámica rápida). Estas piezas cumplen una función determinada en los procesos del flujo de la materia y energía, y la diversidad de esas funciones (diversidad funcional-DF son el reflejo de esta complejidad y, en general, de la dinámica espacio temporal de un ecosistema (Ovalle & Riss, 2014).

A pesar de los muchos estudios que abordan el tema de fragmentación y su efecto en la riqueza de especies poco se sabe sobre los efectos que éste proceso tiene en otros

componentes de la biodiversidad. La fragmentación puede afectar la diversidad funcional directamente (por ejemplo, mediante la promoción de atributos asociados a la dispersión a largas distancias cuando aislamiento fragmento aumenta) o indirectamente (por ejemplo, por la disminución de la riqueza de especies, y por lo tanto la diversidad de atributos, cuando el área del fragmento disminuye) (Sonnier et al., 2014).

Las interacciones entre las medidas de la fragmentación no son ampliamente reconocidas en la literatura actual. La mayoría de los investigadores no separan los efectos de la pérdida de hábitat de los efectos configuracionales de la fragmentación. Esto conduce a conclusiones ambiguas con respecto a los efectos de la configuración del hábitat en la biodiversidad (e.j., Summerville y Crist 2001, Swenson & Franklin 2000). También es común en los estudios de fragmentación informar de los efectos individuales de las medidas de fragmentación sin informar de las relaciones entre ellos, y esto a su vez dificulta la interpretación de los resultados (Farigh, 2003).

Los resultados de este trabajo evidencian que los atributos de configuración espacial son buenos predictores de la diversidad funcional e indican que la estructura y diversidad funcional de las comunidades de plantas que habitan los petenes varían en función de los filtros ambientales relacionados con las condiciones de luz y agua. Los filtros abióticos, son indicadores de respuestas a corto plazo y tienen una alta relevancia ecológica. El aumento observado en la complejidad de los parches estudiados conlleva a un decremento en las métricas de diversidad funcional multivariadas (MPFD) y por atributo (MPFD para contenido de materia seca y área foliar) de las comunidades de plantas presentes en ellos. La pérdida de diversidad funcional genera profundas alteraciones de funciones ecofisiológicas que disminuyen la capacidad de regulación y recuperación propia de los ecosistemas (Ovalle & Riss, 2014).

4.1.2 Atributos funcionales más afectados por los filtros ambientales

Se observó que los atributos más afectados por los filtros ambientales, particularmente la complejidad de la forma de los parches, fueron el contenido de materia seca y el tamaño de

hoja. Se sabe que las hojas son el principal órgano fotosintético en los árboles. Por ser altamente sensitivas, están continuamente sujetas a las diferentes condiciones ambientales, así como a ciclos fenológicos y ritmos de crecimiento (González-Rodríguez & Oyama, 2005; Nikolic et al., 2006). Generalmente hay relaciones consistentes entre varios atributos foliares y los factores ambientales (especialmente el agua, la temperatura y la disponibilidad de nutrimentos), una de las relaciones más comúnmente observadas es la reducción en el tamaño de la lámina conforme decrece la precipitación pluvial, se considera que las hojas estrechas son una adaptación al calor, a la insolación y a un ambiente seco (Halloy & Mark, 1996).

En el caso de las variables de aislamiento, también se observó un efecto negativo en las métricas de diversidad funcional por atributo, particularmente en el contenido de materia seca, dureza de hoja y tamaño de hoja. Lo anterior se explica debido a que las condiciones de limitación de agua inducen en las plantas respuestas que afectan aspectos morfológicos, fisiológicos y metabólicos. Entonces, la variabilidad funcional en las plantas dominantes se ve reducida sobre todo cuando se analizan las métricas por carácter. Todos estos cambios se inducen como parte de una respuesta adaptativa, de tal forma que aquellas especies que se han seleccionado en ambientes limitantes en agua inducen estas respuestas rápidamente y, por tanto, disminuyen su velocidad de crecimiento, su transpiración, su eficiencia fotosintética; reorganizan la distribución de sus nutrientes, dándole prioridad a la formación de las semillas para garantizar su reproducción y consecuente descendencia, todo ello para disminuir su gasto energético ante estas situaciones desfavorables y reservarse para mejores condiciones y, en el peor de los casos, al menos garantizar la permanencia de la especie (Covarrubias, 2007). Nuestros resultados muestran que las comunidades de plantas presentes en el paisaje fragmentado destinan más biomasa para la formación de tejido más resistente y la protección a los posibles daños físicos que pudieran afrontar en su entorno.

Las plantas a lo largo de su desarrollo experimentan algún grado de estrés por déficit hídrico. En los sistemas naturales, un déficit de agua puede ser el resultado de bajas precipitaciones, baja capacidad de retención de agua del suelo, excesiva salinidad,

temperaturas extremas frías o calientes, baja presión de vapor atmosférica o una combinación de estos factores (Nilsen & Orcutt, 1996). Aunque el área foliar es importante, pues de ella depende la fotosíntesis, una rápida expansión foliar puede afectar negativamente la adaptación a la poca disponibilidad de agua (Moreno, 2009).

4.1.3 Variación de la diversidad funcional en los petenes

La variación observada en la diversidad funcional es el resultado del efecto que la forma de los parches tiene en este componente de la diversidad. Es decir, aquellos parches con formas más complejas (irregulares) donde el efecto de borde aumenta a la par de los factores estresantes como la radiación, temperatura y la incidencia de patógenos presentaron una menor diversidad funcional que aquellos parches con formas más circulares.

Es posible que los parches estudiados estén funcionando como unidades independientes ya que cada uno enfrenta condiciones estresantes particulares debido a la diversidad de formas y por consiguiente, al efecto de borde el cual sabemos puede tener diferentes grados de complejidad, el grado de aislamiento y el tamaño del mismo fragmento. Los resultados sugieren que las comunidades de plantas presentan estrategias específicas que les permiten responder ante las condiciones ambientales, siendo muchas de ellas típicamente tolerantes al estrés, lo cual pudo permitirles colonizar inicialmente los distintos fragmentos en que habitan.

4.2 El efecto de la fragmentación natural en la diversidad filogenética

Por su parte, la exploración del componente de diversidad filogenética en los ecosistemas naturalmente fragmentados nos indican que los cambios espaciales asociados con el proceso de fragmentación (reducción del tamaño de parche, incremento en el aislamiento y complejidad en la forma del parche), no tienen un efecto consistentemente negativo en la diversidad filogenética como cabría esperarse, sino positivo.

4.2.1 El componente evolutivo de la integración ecológica

Los resultados de este estudio sugieren que, en el caso del paisaje fragmentado, los cambios y variación en la configuración espacial no tienen efectos negativos en la diversidad filogenética a largo plazo, lo cual se ha observado en otras investigaciones donde no se encontraron diferencias en la diversidad filogenética a pesar del proceso de fragmentación y las variables espaciales implicadas en él y donde se concluye que la diversidad filogenética presente amortigua su impacto (Santos et al., 2010; Arroyo et al., 2012; Andrade et al., 2015).

La estabilidad del ecosistema en ambientes variables depende de la diversidad de la forma y función de las especies que lo constituyen (Cadotte et al., 2012). Es por esto que el desarrollo en el uso de la información filogenética reconoce que el patrón de las ramas en un árbol filogenético refleja la acumulación fenotípica, genética, conductual y/o las diferencias fenológicas entre los linajes evolutivos (Harvey & Pagel, 1991). Estas diferencias acumuladas pueden describir a su vez, explicar o predecir procesos biológicos o ecológicos (Tucker et al., 2016).

El incremento en el uso de la información evolutiva por parte de los ecólogos se debe a la necesidad de comprender los patrones en su distribución y abundancia (Webb et al., 2002; Mouquet et al., 2012). Los enfoques filogenéticos han tenido grandes beneficios para relacionar información fenotípica con eventos evolutivos del pasado (Cadotte et al., 2010; Srivastava et al., 2012), lo cual, combinados con información de la ecología contemporánea, proveen evidencias acerca de los mecanismos que dirigen la estructura de una comunidad (Cavender-Bares et al., 2009; Mouquet et al., 2012).

4.2.2 El efecto amortiguador de los linajes cercanamente emparentados

Contrario a lo que se esperaba, los resultados sugieren que la complejidad del parche está positivamente correlacionada con la diversidad filogenética medida como la distancia media filogenética, una métricamente pobremente influenciada por la riqueza de especies. También, al contrario de lo esperado, los hallazgos de nuestra investigación indican que lo anterior es posible si las especies tolerantes al estrés son filogenéticamente distantes. Los parches con

formas complejas tienen, como ya se ha mencionado, un mayor borde que los expone a un mayor contacto con los factores estresantes como la inundación y la salinidad. Entonces, las plantas lejanamente emparentadas que los habitan tienen adaptaciones convergentes que les permiten persistir en con esos agentes estresantes (por ejemplo, los mangles).

4.2.3 Índices de diversidad filogenética como criterios de conservación

De acuerdo a los hallazgos de este estudio, se considera que la relación positiva entre el tamaño del parche y la PDss puede ser artificial ya que sabe que dicha métrica está relacionada con la riqueza de especies. No es difícil pensar que a medida que aumenta la riqueza de especies, la filogenia de la comunidad tendrá más ramas y esto aumentaría los valores de PDss. De hecho, en un estudio previo, nuestro grupo de investigación encontró que el tamaño del parche está positivamente correlacionado con la riqueza de especies en el área de estudio. Por otro lado, NRI es una métrica más confiable que la PD, ya que no está influenciada por la riqueza de especies debido a que es un estandarizado del efecto del tamaño de la media filogenética de disimilitud (MPD) (Honorio-Coronado et al., 2015; Vane-Wright et al., 1991). Sin embargo, el patrón representado (NRI y el tamaño del parche se correlacionan positivamente) fue contrario a nuestras expectativas originales: donde la sobredispersión filogenética (es decir, los valores negativos de NRI) aumenta con el tamaño del parche. A pesar de que la idea general es que las perturbaciones aumentan la agrupación filogenética, también es posible un escenario opuesto. Por lo anterior, las métricas filogenéticas sí podrían ser usadas como un criterio de alerta para fines de conservación siempre y cuando se les considere en conjunto para responder a las interrogantes de cada sitio bajo estudio, y así poder tomar las decisiones más pertinentes.

4.3 Un nuevo enfoque para el estudio de la biodiversidad y su conservación ante los escenarios actuales de vulnerabilidad ecosistémica

Aunque la línea de investigación seguida dentro de este proyecto de tesis es relativamente reciente y aún se encuentra en un proceso inicial dentro del nuevo paradigma para la

conservación de los ecosistemas, diferentes autores han enfatizado la necesidad de contar con mayores estudios que integren además de la riqueza de especies y sus patrones de cambio taxonómico, el componente evolutivo que los integra como el mecanismo causal de tal variación. Así mismo, este componente evolutivo se traduce en la manera en la que las diferentes especies que integran el ecosistema se desempeñan y cubren sus distintas funciones.

Es por esto que la diversidad funcional de un ecosistema naturalmente fragmentado cuando se analiza desde un marco evolutivo nos permite responder hipótesis concretas sobre el valor del proceso evolutivo y la sucesión ecológica al seleccionar los gradientes de biodiversidad que observamos como comunidades ecológicas en un tiempo y espacio determinado. Esta nueva visión se vislumbra como el nuevo paradigma de conservación a largo plazo.

Los resultados observados sobre el efecto que la configuración espacial de los parches estudiados tiene en las métricas de diversidad funcional y diversidad filogenética, evidencian que la respuesta de dichas métricas es distinta en ambos casos. Entonces, ¿qué está ocurriendo? Si la diversidad funcional se ve empobrecida por las variables de la fragmentación y aislamiento de los parches, entonces se podría plantear que las comunidades que habitan en los petenes, destinan recursos a funciones muy particulares como la protección de las estructuras fotosintéticas que, obligadamente, les permitirían cumplir con las funciones metabólicas básicas y competir por recursos con el resto de linajes presentes en cada parche. Por otra parte, la diversidad filogenética no parece verse afectada negativamente por las mismas variables de configuración espacial y aislamiento.

Lo anterior, da pauta para aseverar que el proceso evolutivo por el cual se conformaron las comunidades de plantas en los parches analizados ha sido favorecido por el tiempo y que el proceso de fragmentación natural ha permitido que los linajes presentes se encuentren en equilibrio. La aseveración anterior, podría ser robustecida si se contara con estudios evolutivos y también funcionales del sitio en una escala de tiempo más amplia, aunque podría inferirse con los estudios florísticos previos en el mismo sitio. Sin embargo,

surgen interrogantes relacionadas con el papel que están desempeñando aquellos linajes que no son dominantes y por consiguiente, responsables del mayor porcentaje de la función. Es decir, ¿qué está sucediendo con aquellas especies raras? ¿Son ellas las encargadas, a menor escala, de otras funciones ecosistémicas? ¿Es así como se conserva el equilibrio de la diversidad filogenética en este paisaje naturalmente fragmentado?

Aunque las variables que afectan las diversidades funcional y filogenética no son las mismas, la información en ambos casos permitiría identificar lo que puede ocurrir en paisajes naturalmente fragmentados y así se podrían establecer las estrategias de conservación más pertinentes. Además, conocer cómo se están comportando los componentes funcional y evolutivo, aportaría indicios acerca de la etapa del proceso de conformación en que se encuentran las comunidades y eso también podría explicar si el comportamiento de los componentes mencionados es cíclico.

Los estudios recientes que se basan en atributos funcionales y filogenia tienen un mayor poder informativo y predictivo de la función de las plantas en los ecosistemas que aquellos que sólo se basan en la riqueza de especies (Thompson et al., 2015; Pollock et al., 2015). Los hallazgos para bosques tropicales fragmentados son nuevos y esperanzadores además de tener implicaciones directas para la ecología y conservación de los mismos. El mantenimiento de la diversidad filogenética en paisajes altamente fragmentados sugiere que la función de los ecosistemas y la estabilidad pueden mantenerse a pesar de la pérdida de un número de especies de árboles (Arroyo-Rodríguez et al., 2012) sin embargo, la extirpación de especies en los bordes de los fragmentos podría tener un efecto negativo en la diversidad filogenética de los parches (Santos et al., 2010). Además, diversos estudios han evidenciado que el mantenimiento de la diversidad filogenética tiene implicaciones en las funciones ecosistemas y a su vez influirán en el equilibrio de estos (Prescott et al., 2016).

Estos novedosos estudios también han mostrado que tanto las áreas pequeñas con ubicación estratégica como los grandes fragmentos de un paisaje, pueden promover las distintas dimensiones de la biodiversidad y que el estudio de una dimensión por sí misma no es sustituto de otra (Arroyo-Rodríguez et al., 2012; Pollock et al., 2015).

Por otra parte, las investigaciones se han dirigido al efecto de los factores estresantes en los paisajes fragmentados y su efecto en los componentes de la diversidad, por ejemplo, la temperatura y la evapotranspiración potencial tienen efecto en la diversidad filogenética alfa, observándose sobredispersión filogenética en bajas temperaturas y agrupamiento filogenético en altas temperaturas. Así mismo, la diversidad filogenética beta aumenta entre dos sitios con un incremento en la diferencia de temperatura (González-Caro et al., 2016). Aunado a la temperatura, los niveles de inundación y por consiguiente, la exposición niveles elevados de salinidad y su efecto en algunos sitios fragmentados, también han sido documentados y la respuesta ha sido la agrupación filogenética de las comunidades que los habitan (González-Caro et al., 2016).

Se han encontrado interesantes relaciones entre la elevación y su efecto en la diversidad funcional, filogenética y estructura taxonómica (Dainese et al. 2014), la cual muestra sobredispersión a bajas altitudes y agrupamiento en gradientes más elevados (González-Hernández, 2016) lo cual se vería reflejado en las funciones de las comunidades que los habitan y por tanto, en el funcionamiento ecosistémico. La afectación en la diversidad filogenética tendría como resultado una limitada capacidad del ecosistema para hacer frente a las perturbaciones (Ribeiro et al., 2016). Por otra parte, los daños de la fragmentación a la diversidad funcional de plantas también han sido documentados (Sonnier, 2014).

Aun cuando, los ecosistemas fragmentados pudieran encontrar una ruta para amortiguar el impacto que la fragmentación, se ha observado que el mantenimiento de todas las dimensiones de la diversidad es de vital importancia si se pretende conservar ecosistemas filogenética y funcionalmente sanos.

4.3.1 Priorización de los fragmentos de la Reserva de la Biosfera de Los Petenes a través de nuevas métricas de diversidad y propuestas para fortalecer los criterios de conservación del Corredor Biológico Petenes-Celestún-Palmar

De acuerdo al Programa de Manejo y Conservación de la Reserva de la Biosfera de Los Petenes presentado en el año 2006 (CONANP-SEMARNAT, 2006), se aborda la problemática en dicha

área y para resolverla, se plantean subprogramas destinados a conocer, aprovechar y procurar sus recursos. Los subprogramas del Plan de Manejo que se mencionan a continuación, fueron elegidos ya que se consideró que los resultados obtenidos en el análisis de las diversidades funcional y filogenética de este trabajo, podrían fortalecer las estrategias y actividades propuestas.

En el Subprograma de Manejo de la Reserva de la Biosfera Los Petenes se planteó como objetivo lograr un manejo adecuado y el uso sustentable de los sistemas y recursos naturales que la constituyen, a través del establecimiento de acciones y mecanismos necesarios para garantizar la compatibilidad entre la conservación y el beneficio de las comunidades dependientes de éstos (CONANP-SEMARNAT, 2006). Este Subprograma y sus respectivos componentes podrían ser fortalecidos con los resultados obtenidos en esta investigación.

En el caso de la RBLP su valor se da *per se* y como parte de la ecorregión Petenes-Celestún-El Palmar, tanto en el ámbito terrestre como marino. Por estos antecedentes y por lo que vendrá a futuro ante el cambio climático mundial, se considera importante y pertinente explorar la factibilidad de desarrollar programas y proyectos que precisen, en primera instancia, los servicios ambientales de los diferentes ecosistemas de la RBLP (CONANP-SEMARNAT, 2006).

Por otra parte el Subprograma de Restauración hace referencia a los fenómenos naturales y actividades antropogénicas como las agropecuarias, forestales y de caza ilegal que han inducido el deterioro o pérdida de más de 15,000 ha de vegetación natural en un lapso de 15 años. Un ejemplo son las zonas de manglar tipo cuenca ubicadas en la porción norte de la RBLP, que se encuentran en proceso de deterioro al no tener pasos de agua que mantengan el flujo natural de escurrimiento, necesario para alimentar a la vegetación circundante, como consecuencia de la construcción inadecuada de vías de comunicación. Buena parte de la vegetación que conforma el hábitat de una gran variedad de especies de flora y fauna en la región se ha perdido año con año debido a incendios provocados, como en el 2004 cuando se perdieron cerca de mil hectáreas. Dicho Subprograma, tiene como objetivo Realizar

actividades tendientes a la recuperación y restablecimiento de las condiciones propicias para la evolución y la continuidad de los procesos naturales y mantenimiento de la cobertura vegetal en áreas impactadas prioritarias (por su valor en cuanto a la conectividad e integridad del paisaje o por su valor como hábitat crítico de la biodiversidad) (CONANP-SEMARNAT, 2006). Los componentes de este subprograma podrían verse fortalecidos con los resultados obtenidos en este trabajo.

Después de revisar la información que se incluye en los Subprogramas de Manejo y Restauración, respectivamente, se considera pertinente proponer a los actores involucrados con el conocimiento, estudio, manejo y conservación del Área Natural Protegida y los sitios del Corredor Biológico al que pertenece, un estudio más profundo de las dos dimensiones de la biodiversidad que se analizaron en este trabajo así como el efecto de la fragmentación natural y las características de configuración espacial que las afectan para poder así tener información más completa de lo que se debe priorizar en cuanto al tema de manejo y conservación se refiere.

Las nuevas formas de cuantificar la biodiversidad en regiones aun conservadas permiten generar referentes de su grado de conservación que pueden impactar directamente en las políticas y estrategias de manejo de las ANPs. La diversidad funcional permite conocer las estrategias ecológicas de los organismos que conforman las comunidades de plantas (y animales) que viven en los fragmentos que conforman el sitio de estudio. La diversidad filogenética permite conocer el proceso evolutivo mediante el cual se ensamblaron los linajes presentes en las comunidades estudiadas.

A partir de los resultados presentados en esta tesis es posible generar una lista de prioridad de los fragmentos analizados con base en los mejores descriptores tanto de la diversidad funcional como la filogenética.

Cuadro 4.1. Priorización de los fragmentos analizados de acuerdo a las variables de configuración espacial (Tamaño de parche, índice de forma y distancia al continente) y las métricas de diversidad filogenética que se vieron afectadas (PDss: diversidad filogenética, MPD: distancia media entre pares, MNTD: distancia media al taxón más cercano y NRI: índice de relación neta).

No.	Petén	Tamaño (Ha)	Índice de forma	Distancia al continente (Km)	PDss	MPD	MNTD	NRI
1	Petit	1.653	1.114	11.52	1053.06	204.4	221.49	-1.59
2	Zapote	1.735	1.135	6.64	1191.83	201.85	223.83	-1.25
3	Celestún	3.443	1.146	6.03	1266.44	179.07	129.78	-1.878
4	BrujoChico	4.011	1.07	12.6	909.92	163.57	162.95	-1.61
5	Brujo	4.754	1.081	11.57	1364.94	190.37	103.02	-1.269
6	Hobo	7.475	1.056	6.82	1193.35	141.23	118.18	0.121
7	Bombas	7.475	1.037	12.9	597.29	129.03	207.4	-0.957
8	Sisal	12.45	1.255	3.82	835.39	162.76	158.64	-0.538
9	Tenabo	18.185	1.178	19.28	838.38	165	177.25	-0.547
10	Ultimo	26.27	1.323	89.98	1462.28	171.42	168.78	0.673
11	Islota	27.04	1.011	13.96	988.25	155.88	209.4	-0.643
12	Teatro	30.749	1.105	7	816.62	109.29	218.44	-0.884
13	Curva	37.672	1.237	16.63	1193.48	172.29	125.6	0.141
14	JainaEnmedio	43.198	1.295	12.33	1419.86	110.38	88.12	0.299
15	Remate	63.511	1.238	6.51	1507.81	142.06	84.86	-1.142
16	OjoAgua	121.41	1.455	12.88	1212.13	168.33	113.9	0.506
17	Mensura	218.626	1.297	10.5	1846.01	168.95	194.73	-0.64
18	dOjo	320.457	1.861	14.33	1577.54	175.83	113.82	-0.808
19	Grande	2472.822	1.997	7.55	1533.61	154.67	102.97	-0.442

La historia evolutiva contenida asegura también funciones ecosistémicas adecuadas debido a que, los resultados de este trabajo revelan que existe convergencia de estrategias ecológicas en aquellos parches de tamaño pequeño y forma más circular contienen especies filogenéticamente más distantes.

4.3.2 Aportes o propuestas para fortalecer los criterios y actividades de los subprogramas del Plan de Manejo y Conservación de la Reserva de la Biosfera de Los Petenes y el Corredor Biológico Petenes-Celestún-Palmar

El Plan de Manejo de RBLP está organizado de forma tal que se atienden diferentes componentes. Los resultados de esta tesis, tienen impacto directo en el Subprogramas de Manejo y Restauración.

Cuadro 4.2. Actividades y acciones de los diferentes componentes relacionados a los Subprogramas de Manejo y Restauración incluidos en el Plan de Manejo de La Reserva de la Biosfera Los Petenes (CONANP-SEMARNAT, 2006).

Subprograma	Componente	Actividades y acciones	Plazo
Manejo	Componente de manejo y uso sustentable de ecosistemas insulares	Armonizar las políticas públicas de conservación de la naturaleza y zonas arqueológicas Fomentar estudios de vegetación y capacidad de carga turística en los ecosistemas insulares de la RBLP	M
	Componente manejo y uso sustentable de ecosistemas terrestres y recursos forestales	Reducir el impacto negativo en los ecosistemas y recursos forestales Realizar acciones de reforestación con especies nativas	P
	Componente manejo y uso sustentable de vida silvestre	Manejo sustentable de la vida silvestre Evaluar la situación y tendencias de los principales hábitats (en cuanto a calidad y situación de unidad o fragmentación) Incorporar criterios de manejo adaptativo en el aprovechamiento de las especies	M L
	Componente mantenimiento de servicios ambientales	Gestionar financiamiento para proyectos que identifiquen los servicios ambientales generados por los ecosistemas	C y M

Restauración	Componente de conectividad e integridad del paisaje	Aplicar acciones de restauración, rehabilitación y/o recuperación de los ecosistemas que presenten algún deterioro Generar un proyecto que enliste e identifique en un mapa, las superficies con algún grado de deterioro dentro de la RBL	C
	Componente recuperación de especies prioritarias	Conocer el estado actual y las tendencias de las principales especies de flora y fauna de interés prioritario en la NOM-059-SEMARNAT-2001 y sus hábitats Apoyar estudios del impacto a los hábitats de las especies de interés prioritario	M y P
	Componente reforestación y restauración de ecosistemas	Restauración y reforestación de hábitat en la RBLP Apoyar la reforestación de áreas perturbadas de la zona de amortiguamiento con especies silvestres nativas (guano, zacocom, botoncillo, canché, caoba y cedro) P	P

Las acciones a desarrollar están consideradas de acuerdo con los siguientes plazos: C = Corto plazo (0 a 24 meses); M = Mediano plazo (25 a 48 meses); L = Largo plazo (49 a 60 meses), y P = Permanente (todo el tiempo).

Se propone que entre las actividades y acciones (siguiendo el modelo propuesto en el Plan de Manejo de la RBLP), se anexe lo siguiente:

Cuadro 4.3. Actividades y acciones de los diferentes propuestas para incluir en los componentes de los Subprogramas de Manejo y Restauración incluidos en el Plan de Manejo de La Reserva de la Biosfera Los Petenes.

Subprograma	Actividades y acciones	Plazo
Restauración	Evaluación de la configuración espacial de los petenes Registar las variables de configuración espacial de todos los petenes que conforman el Corredor Biológico Petenes-Celestún-Palmar por medio de cartografía satelital.	C
Manejo	Evaluación de los índices de diversidad funcional Muestreos de atributos funcionales en las comunidades de flora y fauna presentes en los sitios y cálculo de los índices de diversidad funcional pertinentes.	M

Manejo	Evaluación de los índices de diversidad filogenética	
	Muestreos de las especies de flora y fauna para el cálculo de los índices de diversidad filogenética pertinentes.	M
Restauración y manejo	Priorización de los sitios a conservar	L
	Empleo de los resultados en la evaluación de la configuración espacial, índices de diversidad funcional y diversidad filogenética para dirigir los esfuerzos de conservación.	

Las acciones a desarrollar están consideradas de acuerdo con los siguientes plazos: C = Corto plazo (0 a 24 meses); M = Mediano plazo (25 a 48 meses); L = Largo plazo (49 a 60 meses), y P = Permanente (todo el tiempo).

4.4 Perspectivas

1. EL estudio de cómo se han comportado la diversidad funcional y la diversidad filogenética en los petenes analizados en una escala de tiempo más amplia permitiría conocer cómo se conformaron las comunidades de plantas que los habitan actualmente y cómo podrían ser las comunidades que los habiten en un futuro más lejano.
2. Entender de qué manera se integran diferentes combinaciones de linajes en los petenes puede ayudar a generar futuras propuestas de restauración ecológica en las áreas perturbadas por el ser humano en la zona de estudio, que generen estabilidad ecosistémica maximizando la diversidad funcional implicada.
3. El estudio detallado de los petenes más pequeños permitiría conocer cómo las comunidades vegetales hacen frente al proceso de fragmentación y si en lugar de funcionar como unidades “aisladas” sean las partes clave del equilibrio, al menos filogenético, del ecosistema completo.

4.5 Conclusiones

Lo observado en este estudio provee evidencia de que la diversidad funcional y filogenética responden de forma distinta al efecto de las variables de configuración espacial y aislamiento de los parches en un paisaje naturalmente fragmentado. Mientras que la primera se ve

empobrecida, la segunda no parece tener una relación negativa lo cual determinaría la capacidad de los linajes de hacer frente a los distintos eventos relacionados con la fragmentación y el aislamiento, y continuar así con la función ecosistémica adoptando estrategias de protección donde las estructuras fotosintéticas se vean particularmente favorecidas. Aunque existen bases teóricas para entender el funcionamiento del ecosistema por medio de mediciones meramente taxonómicas, es cierto que el análisis de las métricas de diversidad funcional y filogenética permiten incrementar y complementar lo que conocemos acerca de los distintos ecosistemas fragmentados y su funcionamiento.

4.6 Referencias

1. Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**, 853–858.
2. Honorio-Coronado EN, Dexter KG, Pennington RT, Chave J, Lewis SL, Alexiades MN, Alvarez E, Alves de Oliveira A, Amaral IL, Araujo-Murakami A, Arets EJMM, Aymard, GA, Baraloto C, Bonal D, Brienen R, Cerón C, Cornejo-Valverde F, Di Fiore A, Farfan-Rios W, Feldpausch TR, Higuchi N, Huamantupa-Chuquimaco I, Laurance SG, Laurance WF, López-Gonzalez G, Marimon BS, Marimon-Junior BH, Monteagudo-Mendoza A, Neill D, Palacios- Cuenca W, Peñuela Mora MC, Pitman NCA, Prieto A, Quesada CA, Ramirez-Angulo H, Rudas A, Ruschel AR, Salinas Revilla N, Salomão RP, Segalin de Andrade A, Silman MR, Spironello W, ter Steege H, Terborgh T, Toledo M, Valenzuela Gamarra L, Vieira ICG, Vilanova-Torre E, Vos V, Phillips OL (2015) Phylogenetic diversity of Amazonian tree communities. *Diversity and Distributions* **21**: 1295-1307.
3. Díaz S, Cabido M (1997) Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* **8**: 463-474.
4. Díaz S, Gurvich D, Pérez H, Cabido M (2002) ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* **37**: 135-140.
5. Duffy JE (2002) Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos* **99**: 201–219.
6. Lavorel S, Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**: 545-556.
7. Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heiden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**: 335-380.
8. Hooper DUF, Chapin S, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**: 3-35.
9. Pokorny ML, Sheley RL, Zabinski CA, Richard E, Engel RE, Svejcar TJ, Borkowski JJ (2005) Plant Functional Group Diversity as a Mechanism for Invasion Resistance. *Restoration Ecology* **13**: 448-459.
10. Petchey OL, Gaston KJ (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* **9**: 741–758.

11. Violle, C, Navas M, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional. *Oikos* **116**: 882-892.
12. Fornara, DA, Tilman D (2009) Ecological mechanisms associated with the positive diversity–productivity relationship in an N-limited grassland. *Ecology* **90**: 408-418.
13. Santos B, Arroyo-Rodríguez V, Moreno CE, Tabarelli M (2010) Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented Brazilian Atlantic forest. *PLoS ONE* **5**: 12625.
14. Arroyo-Rodríguez V, Cabender-Bares J, Escobar F, Melo FPL, Tabarelli M, Santos BA (2012) Maintenance of tree phylogenetic diversity in highly fragmented rain forest. *Journal of Ecology* **100**: 702-711.
15. Cadotte MW, Dinnage R, Tilman D (2012) Phylogenetic diversity promoted ecosystem stability. *Ecology* **93**: S223-S233.
16. Munguía-Rosas MA, Jurado-Dzib SG, Mezeta-Cob C, Montiel S, Rojas A, Pech-Canché JM (2014) Continuous forest has greater taxonomic, functional and phylogenetic plant diversity than an adjacent naturally fragmented forest. *Journal of Tropical Ecology* **30**:323-333.
17. Sonnier G, Jamoneau A, Decocq G (2014) Evidence for a direct negative effect of habitat fragmentation on forest herb functional diversity. *Landscape Ecology* **29**: 857-866.
18. Haddad et al. (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science* **1(2)**: e1500052
19. Kraft NJB, Adler PB, Godoy O, James EC, Fuller S, Levine JM (2014) Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* **29**: 592–599.
20. Peralta G, Frost CM, Didham RK, Varsani A y Tylianakis JM (2015) Phylogenetic diversity and co-evolutionary signals among trophic levels change across a habitat edge. *Journal of Animal Ecology* **84**: 364–372.
21. Thompson PL, Davies TJ, González A (2015) Ecosystem functions across trophic levels are linked to functional and phylogenetic diversity. *PLoS ONE* **10(2)**: e0117595. doi:10.1371/journal.pone.0117595
22. Pereira HM, Leadley PW, Proenca V et al (2010). Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century. *Science* **330**: 1496-1501.
23. Rands MRW, Adams WM, Bennun L, Butchart SHM, Clements A, Coomes D, Entwistle I, Hodge I, Kapos V, Scharlemann JPW, Sutherland WJ, Vira B (2010) Biodiversity conservation: challenges beyond 2010. *Science* **329**: 1298-1303. doi: [10.1126/science.1189138](https://doi.org/10.1126/science.1189138)

24. Lindenmayer DB, Franklin JF, Fischer J (2006) General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biological Conservation* **131**: 433–445.
25. McGarigal K, Cushman SA (2002) Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecology Applications* **12**: 335–45
26. Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review Ecology Evolution Systematics* **34**: 487-515.
27. Ovalle H & Riss W (2014) Filtros ambientales y la variabilidad en la diversidad funcional en rios de zonas bajas. VI Congreso Nacional de Limnología, At Universidad Autónoma de México.
28. Somerville CR (2001) An early Arabidopsis demonstration. Resolving a few issues concerning photorespiration. *Plant Physiology* **125**:20–24.
29. Swenson JJ, Franklin J (2000) The effects of future urban development on habitat fragmentation in the Santa Monica Mountains. *Landscape Ecology* **15**: 713–730.
30. González-Rodríguez A, Oyama K (2005) Leaf morphometric variation in *Quercus affinis* and *Q. laurina* (Fagaceae), two hybridizing Mexican red oaks. *Botanical Journal of Linnean Society* **147**: 427–435.
31. Nikolic NP, Krstic BD, Pajevic SP, Orlovic SS (2006) Variability of leaf characteristics in different pedunculate oak genotypes (*Quercus robur* L.). *Proceedings for Natural Sciences* **110**: 95 –105. doi: 10.2298/ZMSPN0611095N
32. Halloy SRP & Mark AF (1996) Comparative leaf morphology spectra of plant communities in New Zealand, the Andes and the European Alps. *Journal of the Royal Society of New Zealand* **26**: 41–78.
33. Covarrubias AA (2007) Sobrevivir al estrés: cómo responden las plantas a la falta de agua. *Biotecnología* **14**: 253-262
34. Nilsen, ET, Orcutt, DM (1996) The physiology of plants under stress: abiotic factors. John Wiley & Sons, New York, USA. 689 p.
35. Moreno Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico, Una revisión. *Agronomía Colombiana* **27**: 179-191.
36. Andrade ER, Jardim JG, Santos BA, Melo FPL, Talora DC, Faria D, Cazetta E (2015) Effects of habitat loss on taxonomic and phylogenetic diversity of understory Rubiaceae in Atlantic forest landscapes. *Forest Ecology and Management* **349**:73-84.
37. Harvey PH, Pagel MD (1991) The comparative method in evolutionary biology Oxford University Press, Oxford.
38. Tucker CM, Cadotte MW, Carvalho SB, Davies TJ, Ferrier S, Fritz SA, Grenyer R, Helmus MR, Jin LS, Mooers AO, Pavoine S, Purschke O, Redding DW, Rosauer DF, Winter M,

- Mazel F (2016) A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological reviews* DOI: 10.1111/brv.12252
39. Webb CO (2002) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *American Naturalist* **156**: 145–155.
40. Mouquet N, Devictor V, Meynard CN, Munoz F, Bersier LF, Chave J et al (2012) Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biological Reviews* **87**: 769–785.
- Cadotte MW, et al. (2010) Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness, abundance and evolutionary history. *Ecology Letters*. **13**: 96-105.
41. Srivastava DS, Cadotte MW, MacDonald AAM, Marushia RG, Mirotnick N (2012) Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters*, **15**, 637–648.
42. Cavender-Bares J, Wilczek A (2003) Integrating micro- and macroevolutionary processes in community ecology. *Ecology* **84**: 592–597.
43. Vane-Wright RI, CJ Humphries & PH Williams (1991) What to protect?-Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* **55**: 235-254.
44. Pollock LJ, Rosauer DF, Thornhill AH, Kujala H, Crisp MD, Miller JT, McCarthy MA (2015) Phylogenetic diversity meets conservation policy: small areas are key to preserving eucalypt lineages. *Philosophical Transactions B* **370**: 20140007. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2014.0007>
45. Prescott GW, Gilroy JJ, Hugaasen T, Medina-Urbe CA, Foster WA, Edwards DP (2016) Managing Neotropical oil palm expansion to retain phylogenetic diversity. *Journal of Applied Ecology* DOI: 10.1111/1365-2664.12571
46. González-Caro S. et al. (2014) Phylogenetic alpha and beta diversity in tropical tree assemblages along regional scale environmental gradients in Northwest South America. *Journal of Plant Ecology* **7**, 145–153.
47. Dianese M, Lepš J & Bello F (2015) Different effects of elevation, habitat fragmentation and grazing management on the functional, phylogenetic and taxonomic structure of mountain grasslands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **17**: 44-53.
48. Ribeiro EMS, Santos B, Arroyo-Rodríguez V, Tabarelli M, Souza G & Leal IR (2016) Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. *Ecology* **97**: 1583-1592.