

RASGOS FUNCIONALES DE ESPECIES ARBÓREAS RARAS Y ABUNDANTES EN BOSQUES DE MONTAÑA DEL SUR DE MÉXICO

FUNCTIONAL TRAITS OF RARE AND ABUNDANT TREE SPECIES IN MOUNTAIN FORESTS OF SOUTHERN MEXICO

Tavera Carreño, M.; N. Ramírez Marcial, M. González Espinosa, y D.A. Navarrete Gutiérrez
RASGOS FUNCIONALES DE ESPECIES ARBÓREAS RARAS Y ABUNDANTES EN
BOSQUES DE MONTAÑA DEL SUR DE MÉXICO
FUNCTIONAL TRAITS OF RARE AND ABUNDANT TREE SPECIES IN MOUNTAIN
FORESTS OF SOUTHERN MEXICO

RASGOS FUNCIONALES DE ESPECIES ARBÓREAS RARAS Y ABUNDANTES EN BOSQUES DE MONTAÑA DEL SUR DE MÉXICO

FUNCTIONAL TRAITS OF RARE AND ABUNDANT TREE SPECIES IN MOUNTAIN FORESTS OF SOUTHERN MEXICO

Rodríguez López, T.,
y J. Martínez Castillo

EXPLORACIÓN ACTUAL
SOBRE EL CONOCIMIENTO
Y USO DE LA VAINILLA
(*Vanilla planifolia* Andrews) EN
LAS TIERRAS BAJAS MAYAS
DEL NORTE, YUCATÁN,
MÉXICO.

CURRENT EXPLORATION
ON THE KNOWLEDGE AND
USE OF VANILLA (*Vanilla
planifolia* Andrews) IN THE
NORTHERN MAYA
LOWLANDS, YUCATAN,
MEXICO

POLIBOTÁNICA

Instituto Politécnico Nacional

Núm. 48: 1-11. Julio 2019

DOI:
10.18387/polibotanica.48.5

M. Tavera Carreño
N. Ramírez Marcial / nramirezm@ecosur.mx
M. González Espinosa

*Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur,
CP 29290, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.*

D.A. Navarrete Gutiérrez
*Laboratorio de Análisis de Información Geográfica, El Colegio de la Frontera Sur,
CP 29290, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.*

RESUMEN: Los bosques de montaña de Chiapas albergan una alta riqueza de especies, sin embargo, estos sistemas se encuentran seriamente alterados por influencia humana. El efecto de los disturbios humanos afecta diferencialmente a las especies con base en sus atributos funcionales para responder efectivamente a las presiones ambientales. En toda comunidad biológica se desarrollan especies que son muy abundantes y especies poco comunes o raras. Estas últimas suelen considerarse más vulnerables ante la transformación de sus hábitats debido a que generalmente tienen bajas densidades poblacionales, están geográficamente restringidas y se encuentran en hábitats específicos. Para probar esta noción, se evaluó la respuesta funcional de especies arbóreas raras y abundantes en los bosques de montaña de la Altiplanicie Central, Montañas del Norte y Sierra Madre de Chiapas, México. Se eligieron cuatro rasgos funcionales que reflejan una asociación con la captura de recursos, crecimiento y regeneración de las especies (tamaño del árbol, área foliar, tipo de diáspora, mecanismo de dispersión) que en conjunto definen una respuesta funcional en términos de su afinidad sucesional. Un análisis de clasificación basado en la similitud de dichos rasgos mostró que las especies raras se agrupan dentro de un grupo de especies comunes (*Quercus* spp.). El conjunto de especies registradas como raras corresponden a árboles de talla pequeña y crecimiento lento, tolerantes a la sombra, producen frutos drupáceos con dispersión zoocora (aves y mamíferos pequeños) y tienen afinidad sucesional tardía. Lo anterior reconoce los riesgos de la transformación de los bosques sobre estas especies poco comunes y aboga en favor de su conservación.

Palabras clave: Bosques de montaña, conservación, rasgos morfo-funcionales, rareza.

ABSTRACT: The mountain forests of Chiapas, southern Mexico harbor high species richness; however, these systems are seriously altered by human influence. The effect of human disturbances differentially affects species based on their functional attributes to effectively respond to environmental pressures. All biological communities are made up of rare and abundant species. The first are generally considered more vulnerable to the transformation of their habitats because they generally have low population densities, are geographically restricted and are found in specific habitats. To test this notion, we evaluated the functional response of rare and abundant tree species recorded in the mountain forests of the Central Highlands, Northern Mountains and Sierra Madre of Chiapas. Four functional traits were selected that reflect an association with the capture of resources, growth and regeneration of the species (tree size, leaf area, type of diaspora, and dispersion mechanism) with this we define a functional response

in terms of its successional affinity. A classification analysis based on the similarity of these traits showed that several of rare species were grouped within a group of common species (*Quercus* spp.). The set of species registered as rare correspond to small trees and slow growth, tolerant to shade, produce fruits like drupes, zoocoric dispersion (birds and small mammals) and have late successional affinity. The foregoing recognizes the risks of forest transformation on these rare species and advocates in favor of their conservation.

Key words: Conservation, montane forests, plant functional traits, rarity.

INTRODUCCIÓN

Los bosques de montaña del sur de México representan numerosas comunidades vegetales con una elevada riqueza de especies (González-Espinosa and Ramírez-Marcial, 2013). Estos ecosistemas se consideran seriamente amenazados por la intensificación y cambios en el uso de suelo, el crecimiento demográfico y la extracción de recursos (González-Espinosa *et al.*, 2007; González-Espinosa, M., N. Ramírez-Marcial, 2008; González-Espinosa, Meave, Ramírez-Marcial, Toledo-Aceves, F. Lorea-Hernández, *et al.*, 2012). La fragmentación del paisaje forestal ha propiciado un notable empobrecimiento florístico a nivel local y regional (Toledo-Aceves *et al.*, 2011; Gaspar-Santos *et al.*, 2015) además de la alteraciones en las propiedades físicas y químicas de los suelos, variación climática y vulnerabilidad ambiental y social para las poblaciones humanas (González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Gómez-Pineda, E., Parra-Vázquez, M.R., 2014).

Dada la rapidez con la que se transforman los ecosistemas de montaña, es de esperarse que las especies menos abundantes y de distribución restringida sean las más vulnerables ante las presiones ambientales originadas por actividades humanas. En toda comunidad biológica hay especies abundantes y frecuentes, otras son poco comunes raras o infrecuentes (Ricklefs, 1990; Hubbell, 2015). Una especie rara generalmente posee baja densidad poblacional, rangos de distribución restringidos y/o son muy específicas en sus requerimientos de hábitat (Rabinowitz, 1981; Gaston, 1994). Las causas que propician la rareza de especies son diversas y complejas de analizar debido a la idiosincrasia natural, histórica y evolutiva de los taxones involucrados (Fiedler, 1986). Sin embargo, son precisamente estas especies las que revisten mayor atención en términos de conservación, debido a que sus poblaciones tienen una mayor probabilidad de verse vulneradas por eventos ambientales y antrópicos haciéndolas más susceptibles a la extinción (Matthies *et al.*, 2004; Santos and Tellería, 2006).

La teoría de la estructuración de nicho sostiene que las comunidades biológicas son grupos de especies no aleatorios, en donde cada organismo posee una serie de rasgos o atributos demográficos, morfológicos y funcionales ajustados con los requerimientos ambientales que definen los distintos nichos (Hutchinson, 1957; Tilman, 1982). La diferenciación de nicho asume que las especies responden de manera distinta a la heterogeneidad ambiental y estas diferencias suelen ser el resultado de intercambios (“trade-offs”) en las habilidades de las especies para interactuar con diversas características de su entorno (Laurans *et al.*, 2012). La teoría del nicho predice que las diferencias entre los rasgos funcionales que presentan las especies propicia la especialización a explotar distintos nichos, y ello permite que las especies coexistan (Sterck *et al.*, 2011).

Ricklefs (1990) ha mencionado que las especies comunes muy probablemente sean generalistas en la ocupación del espacio o sean muy eficientes en la utilización de los recursos que disponen. Por el contrario, las especies poco comunes o raras se asume que son más específicas en sus requerimientos ecológicos o están supeditadas a la influencia que las especies comunes tienen sobre el espacio en el que se desarrollan. Para reconocer estas respuestas funcionales entre grupos de especies contrastantes, el conocimiento de los rasgos funcionales puede ser de utilidad.

Los rasgos funcionales son aquellas características morfológicas, fisiológicas o fenológicas medibles, que influyen o afectan la aptitud del individuo a través de sus efectos sobre el crecimiento, la reproducción y la supervivencia (Lavorel *et al.*, 1997; Violle *et al.*, 2007; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Los rasgos funcionales describen estrategias que las plantas desarrollan en el entorno ambiental y reflejan las compensaciones (trade-offs) en sus habilidades para diferenciarse e interactuar (Westoby *et al.*, 2002; Cornelissen *et al.*, 2003).

Los rasgos funcionales son particularmente importantes porque permiten simplificar la complejidad florística y entender las estrategias de respuesta de conjuntos de especies (Lavorel *et al.*, 1997; Franks, Yates and Hobbs, 2009).

Con base en la información de numerosos inventarios forestales realizados por el grupo de Conservación y Restauración de Bosques de ECOSUR en bosques de tres regiones de montaña de Chiapas, se presenta una descripción de los rasgos funcionales de las especies arbóreas con baja incidencia (especies raras) y se comparan con los de un conjunto de especies más abundantes. La finalidad fue reconocer si hay características comunes que compartan las especies raras y si son discernibles de aquellas más abundantes en términos de sus características funcionales que contribuirían a explicar su participación en la estructura de las comunidades forestales del sur de México.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en tres regiones fisiográficas definidas por (Müllerried, 1952): Altiplanicie Central, Montañas del Norte y Sierra Madre de Chiapas (fig. 1). La Altiplanicie Central es un macizo montañoso con dirección noroeste-sureste, que cubre un intervalo altitudinal desde 1200 hasta 2 800 m s.n.m. La topografía es accidentada sobre suelos predominantemente calizos. Predomina el clima templado subhúmedo con lluvias en verano y presencia de heladas durante el invierno; la temperatura media anual es de 13 a 17°C y una precipitación varía entre 1 100-1 600 mm anuales (García de Miranda, 1981). Las Montañas del Norte están constituidas por sierras o serranías y cerros de altitud variable (1000-2200 m). Esta región recibe la humedad de los vientos alisios del Golfo de México, lo que propicia un clima cálido húmedo con lluvias durante todo el año, aunque en algunos sitios la altitud modifica las condiciones climáticas y se presentan épocas con clima muy frío. Las lluvias son intensas en verano cuya precipitación media anual puede ser superior a los 1500 mm y en las partes más bajas alcanzan valores cercanos a los 5 000 mm anuales (García de Miranda, 1981). Finalmente, la Sierra Madre de Chiapas es una angosta faja que bordea de manera paralela la Planicie Costera del Pacífico y se extiende desde Oaxaca hasta Guatemala. Dentro de Chiapas tiene una longitud de 280 km y una anchura de 50-65 km. Es una región sumamente accidentada y la mayor altitud supera los 4 000 m s.n.m. en el volcán Tacaná en su límite con Guatemala. El clima varía de acuerdo con la altitud, por debajo de los 800 m el clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano. Entre los 800 y los 1 800 m es semicálido húmedo, mientras que arriba de los 1 800 m es templado húmedo con lluvias todo el año. Los suelos son delgados y escasos debido a lo accidentado del relieve y a lo pronunciado de las pendientes (Orozco-Zuarth, 2005; Campos-Sánchez *et al.*, 2017). La vegetación en las tres regiones incluyen diversas comunidades pertenecientes al Bosque lluvioso de montaña, Bosque perennifolio de neblina, Bosque estacional perennifolio, Bosque de pino-encino liquidámbar y Bosque de pino-encino (Breedlove, 1981; González-Espinosa and Ramírez-Marcial, 2013; Martínez-Camilo *et al.*, 2018).

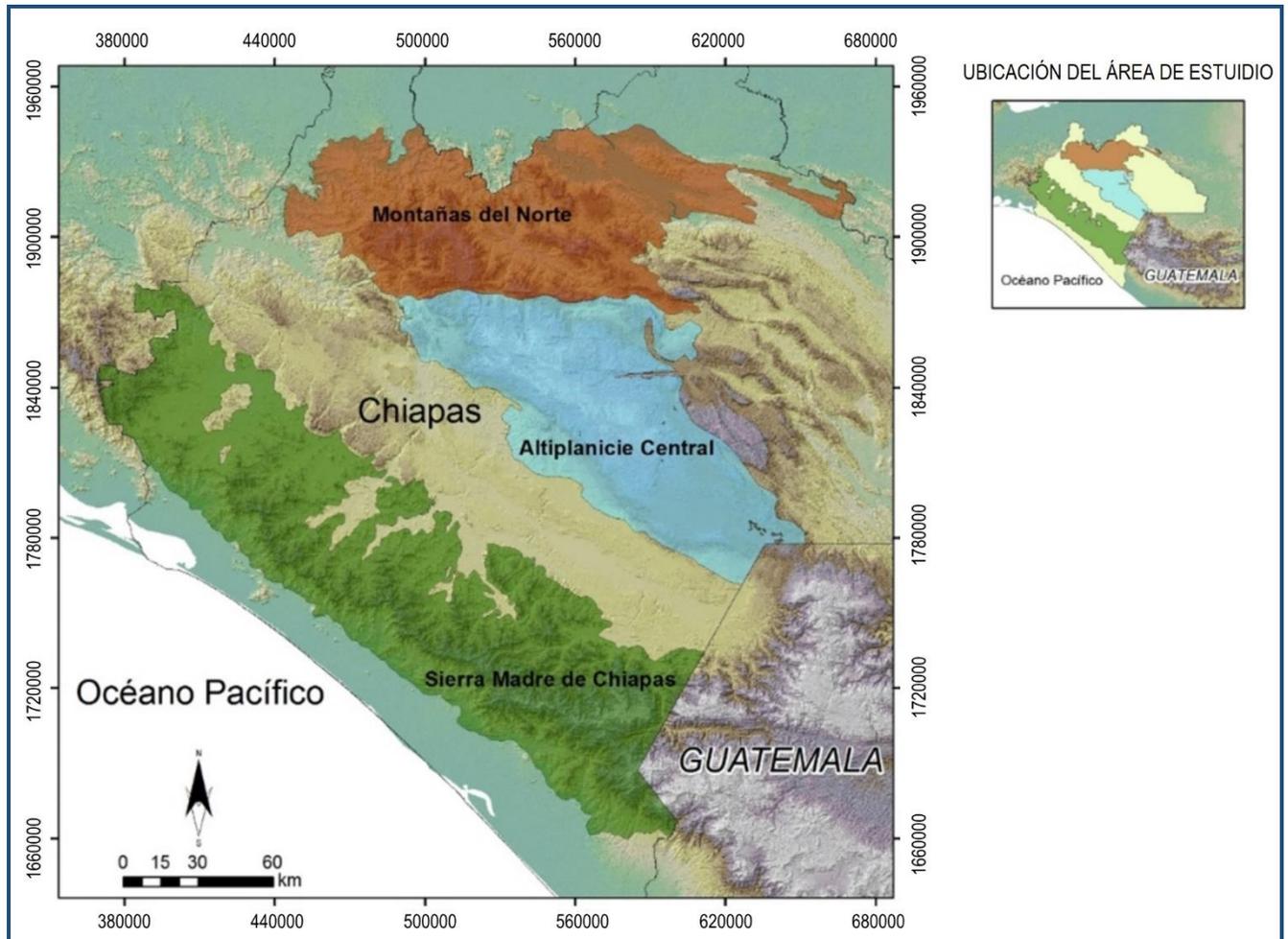


Fig. 1. Mapa del estado de Chiapas con las tres regiones fisiográficas incluidas en el estudio.

Bases de información

Se utilizaron las bases de datos de inventarios forestales realizados por el grupo de Conservación y Restauración de Bosques, del Departamento de Conservación de la Biodiversidad de ECOSUR, que comprenden registros históricos de la riqueza y densidad de árboles en más de 800 unidades de muestreo de 900-1000 m², distribuidos en varias localidades de bosques de montaña de Chiapas y concentrados en la base de datos BIOTREE (Cayuela *et al.*, 2012; <http://www.biotreenet.com/espanol/html/>). Esta base incluye al menos 30,821 registros de 564 especies de árboles de Chiapas. La selección inicial de las especies aparentemente raras consistió en elegir a las 113 especies (20% del total de especie) cuya densidad registrada fue de 1 a 2 individuos dentro de inventarios forestales de 0.1 ha en cualquiera de las tres regiones fisiográficas. Posteriormente esta lista fue depurada eliminando de la lista a las especies cuya identidad taxonómica era dudosa y se incluyó únicamente a las especies con distribución geográfica y hábitat restringidos (distribución altitudinal > 900 m s.n.m., que corresponden a especies del bosque de montaña, *sensu* (Ramírez-Marcial *et al.*, 2010; González-Espinosa and Ramírez-Marcial, 2013). Para el caso de las especies abundantes, se eligieron a las 20 especies proporcionalmente más abundantes (49.9% del total de individuos censados) para las tres regiones florísticas analizadas.

Amplitud de distribución

La distribución latitudinal de cada especie se obtuvo a partir de la información de los registros de colectas botánicas del Herbario CH (ECOSUR-San Cristóbal) y se complementó con información disponibles en línea en la página del Jardín Botánico de Missouri, E.U.A. (www.tropicos.org). Se estableció la amplitud de distribución latitudinal para cada especie con base en el máximo y mínimo de distribución latitudinal. Cada especie se clasificó con distribución restringida (<10° de amplitud latitudinal) o de amplia distribución (> 10° amplitud latitudinal).

La lista final de especies incluyó finalmente a 37 especies arbóreas (17 raras y 20 comunes).

Selección de rasgos funcionales

Se utilizaron cinco rasgos funcionales que reflejan una asociación con la captura de recursos, crecimiento y regeneración, así como una relación con las estrategias de vida de las especies seleccionadas (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Jain *et al.*, 2014). Los rasgos funcionales fueron: 1) tamaño del árbol (altura máxima en m), 2) área foliar (cm²), 3) tipo de diáspora (categórico), 4) mecanismo de dispersión (anemocoria vs zoocoria) y 5) afinidad sucesional (pionera, intermedia y tardía). Todos los datos fueron obtenidos con base en la consulta de literatura especializada.

Análisis

Se construyeron tablas de contingencia para tabular la frecuencia de los valores categóricos de las variables. Se utilizó la razón de nomios para determinar la magnitud de asociación entre categorías y el estadístico jii-cuadrado de máxima verosimilitud (χ^2) como prueba de independencia de los resultados por grupo. Para el caso del área foliar, como única variable cuantitativa, se realizó una prueba no paramétrica de U de Mann-Whitney para mostrar la diferencia de las medias entre los grupos.

La comparación de los rasgos funcionales entre todas las especies se realizó mediante un análisis de conglomerados mediante un método jerárquico, utilizando el coeficiente de similitud de Gower con el programa *fdiversity* (Rienzo, 2010). Este coeficiente utiliza una medida de distancia Euclidiana para las variables continuas y similitud de Jaccard para variables dicotómicas (Pla, Casanoves and Di Rienzo, 2012). La expresión matemática es la siguiente:

Es la similaridad δ_{ij} entre la *i*-ésima y la *j*-ésima especie para el *t*-ésimo rasgo, promediado sobre los *T* rasgos (Pla, Casanoves and Di Rienzo, 2012):

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

Para corroborar que el método de enlace resumiera adecuadamente los grupos del análisis de conglomerados, se utilizó el coeficiente cofenético, donde un valor mayor o igual a 0.80 se considera que representa una buena solución de las divisiones de grupos (Ato García *et al.*, 1990).

RESULTADOS

Los valores de los rasgos funcionales de las 17 especies raras y 20 especies comunes se presentan en la tabla 1.

Tabla 1. Relación del rango de distribución y rasgos morfo-funcionales de las especies raras y abundantes de los bosques de montaña de, Chiapas, México.

Familia	Especie	Amplitud de distribución (°lat)	Tamaño árbol (m)	Área foliar (cm ²)	Tipo de Diáspora	Modo de dispersión	Afinidad sucesional
Especies raras							
Juglandaceae	<i>Alfaroa mexicana</i> D. E. Stone	8.98	35	226.19	nuez	zoocora	tardía
Lauraceae	<i>Beilschmiedia hondurensis</i> Kosterm.	5.59	24	31.42	drupa	zoocora	tardía
Lauraceae	<i>Cinnamomum grisebachii</i> F. G. Lorea	7.11	18	42.41	drupa	zoocora	tardía
Asteraceae	<i>Critoniadelphus nubigenus</i> (Benth.) R.M. King & H. Rob.	3.05	8	51.05	aquenio	anemócora	tardía
Rhamnaceae	<i>Frangula mucronata</i> (Schltdl.) Grubov	3.34	5	16.49	drupa	zoocora	intermedia
Oleaceae	<i>Fraxinus purpusii</i> Brandegeee	4.21	18	176.71	samara	anemocora	intermedia
Aquifoliaceae	<i>Ilex costaricensis</i> Donn. Sm.	9.8	25	28.27	drupa	zoocora	tardía
Aquifoliaceae	<i>Ilex discolor</i> Hemsl.	9.62	12	4.71	drupa	zoocora	tardía
Aquifoliaceae	<i>Ilex quercetorum</i> I.M. Johnst.	4.86	12	11.78	drupa	zoocora	tardía
Malvaceae	<i>Mortoniendron ruizii</i> Miranda	0.1	30	16.49	cápsula	zoocora	intermedia
Araliaceae	<i>Oreopanax arcanus</i> A.C. Sm.	1.35	10	149.23	drupa	zoocora	tardía
Myrsinaceae	<i>Parathesis leptopa</i> Lundell	2.96	6	70.69	drupa	zoocora	intermedia
Styracaceae	<i>Styrax argenteus</i> C. Presl.	2.8	15	37.70	drupa	zoocora	tardía
Symplocaceae	<i>Symplocos coccinea</i> Bonpl.	2.81	18	21.21	drupa	zoocora	intermedia
Symplocaceae	<i>Symplocos excelsa</i> L. O. Williams	1.1	15	81.68	drupa	zoocora	tardía
Symplocaceae	<i>Symplocos hartwegii</i> DC.	2.24	18	49.01	drupa	zoocora	tardía
Moraceae	<i>Trophis chiapensis</i> Brandegeee	1.65	20	34.56	baya	zoocora	intermedia
Especies abundantes							
Betulaceae	<i>Alnus acuminata</i> subsp. <i>arguta</i> (Schtdl.) Furlow	51.1	25	87.96	cono	zoocora	pionera
Cupressaceae	<i>Cupressus lusitanica</i> Mill.	58.9	40	0.04	cono	zoocora	pionera
Altingiaceae	<i>Liquidambar styraciflua</i> L.	28	35	94.25	cápsulas	anemócora	pionera
Hamamelidaceae	<i>Matudaea trinervia</i> Lundell	14.2	25	45.95	cápsula	anemócora	tardía
Myrsinaceae	<i>Myrsine juergensenii</i> (Mez) Ricketson & Pipoly	16.1	8	65.97	drupa	anemócora	tardía
Lauraceae	<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees	13.9	12	43.20	drupa	zoocora	intermedia
Pinaceae	<i>Pinus montezumae</i> Lamb.	41.4	40	19.00	cono	anemócora	pionera
Pinaceae	<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl. var. <i>pseudostrobus</i>	5.0	40	22.00	cono	anemócora	pionera
Pinaceae	<i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i> (Lindl.) Martínez	4.8	40	20.00	cono	anemócora	pionera
Pinaceae	<i>Pinus oocarpa</i> Schiede ex Schltdl.	17.3	30	17.00	cono	anemócora	pionera
Pinaceae	<i>Pinus tecunumanii</i> F. Schwerdtf. ex Eguiluz & J.P.Perry	5.8	40	18.00	cono	anemócora	pionera
Fagaceae	<i>Quercus benthamii</i> A. DC.	8.5	40	47.12	nuez	zoocora	tardía
Fagaceae	<i>Quercus calophylla</i> Schltdl. & Cham.	10.2	35	76.97	nuez	zoocora	intermedia
Fagaceae	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	14.6	35	100.53	nuez	zoocora	intermedia
Fagaceae	<i>Quercus crispipilis</i> Trel.	1.9	30	21.36	nuez	zoocora	pionera
Pinaceae	<i>Quercus ocoteifolia</i> Liemb.	4.8	40	19.79	nuez	zoocora	pionera
Pinaceae	<i>Quercus peduncularis</i> Née	17.6	30	72.88	nuez	zoocora	intermedia
Fagaceae	<i>Quercus rugosa</i> Née	18.4	30	56.55	nuez	zoocora	intermedia
Fagaceae	<i>Quercus sapotifolia</i> Liebm.	10.8	40	26.01	nuez	zoocora	intermedia
Fagaceae	<i>Quercus segoviensis</i> Liebm.	4.7	28	57.68	nuez	zoocora	intermedia

La mayoría de las especies raras corresponde a especies del interior del bosque, contrario a las especies comunes, las cuales son elementos del dosel o incluso especies emergentes sobre el dosel ($\chi^2 = 24.45$, $p < 0.000$). El área foliar promedio de las especies raras ($61.7 \pm 3.1 \text{ cm}^2$) vs especies comunes ($41.7 \pm 1.9 \text{ cm}^2$) no fue significativamente diferente (w de Mann-Whitney-Wilcoxon Test = 148, $p = 0.50$). El tipo de diáspora varió significativamente entre las especies ($\chi^2 = 29.245$, $p < 0.000$); en el grupo de las especies raras fue más común la drupa, presente en 12 especies (70.5%), mientras que en el grupo de las especies comunes los conos (35%) y nueces (bellotas 45%) fueron el tipo más comunes por tratarse de coníferas y encinos, respectivamente (tabla 1).

El modo de dispersión varió entre las especies ($\chi^2 = 3.94$, $p = 0.047$); la zoocoria fue el síndrome más frecuente para las especies raras. Con respecto a la afinidad sucesional, también se identificaron diferencias significativas entre los dos grupos de especies ($\chi^2 = 18.55$, $p < 0.0001$); las especies raras estuvieron asociadas principalmente a etapas sucesionales tardías e intermedias, mientras que el grupo de las especies comunes se asociaron más con etapas tempranas (pioneras e intermedias, tabla 1).

El análisis de agrupamiento permitió observar la formación de cuatro grupos de especies con base en sus similitudes de los rasgos funcionales (fig. 2). La correlación cofenética para las variables estandarizadas fue de 0.908. Un primer grupo (G1) diferenciable del resto lo constituyen todas las especies de *Pinus*, además de *Liquidambar styraciflua* todos característicos de especies tempranas y frutos secos con semillas dispersadas por viento. El Grupo 2 (G2) incluyó a cuatro especies latifoliadas (*Matudaea trinervia*, *Myrsine juergensenii*, *Fraxinus purpusii* y *Critoniadelphus nubigenus*).

El tercer grupo (G3) incluyó a la mayor cantidad de especies (26 de las 37 especies) y comprende dos grandes sub-grupos: el primero incluye a todas las especies de *Quercus*, en asociación con *Cupressus lusitanica* y *Alnus acuminata*, ambas especies pioneras dominantes y con síndrome de dispersión anemócora. El segundo sub-grupo incluyó a la mayor cantidad de especies raras, tolerantes a la sombra y con dispersión zoocora. El último grupo lo conformó solamente la separación de *Alfaroa mexicana* de las demás especies raras, una especie emergente del dosel, dispersada por viento y garvedad, pero de distribución restringida (fig. 2).

DISCUSIÓN

El uso de los rasgos funcionales como una aproximación efectiva para comprender el proceso de estructuración de comunidades de árboles. El primer criterio de rareza utilizada en esta investigación se basó inicialmente en la densidad absoluta de árboles por unidad de muestreo a partir de censos forestales en la región de estudio. Sin embargo, fue necesario explorar otros criterios como la amplitud de distribución geográfica y la especificidad de hábitat de las especies incluidas en este estudio.

El análisis comparativo de estas características permitió separar el grupo de especies escasas el cual se encuentra mejor representado por árboles de talla pequeña, y propias del interior del bosque, y por ello son más afines a ambientes más frescos, húmedos y umbrófilos respecto a las especies comunes.

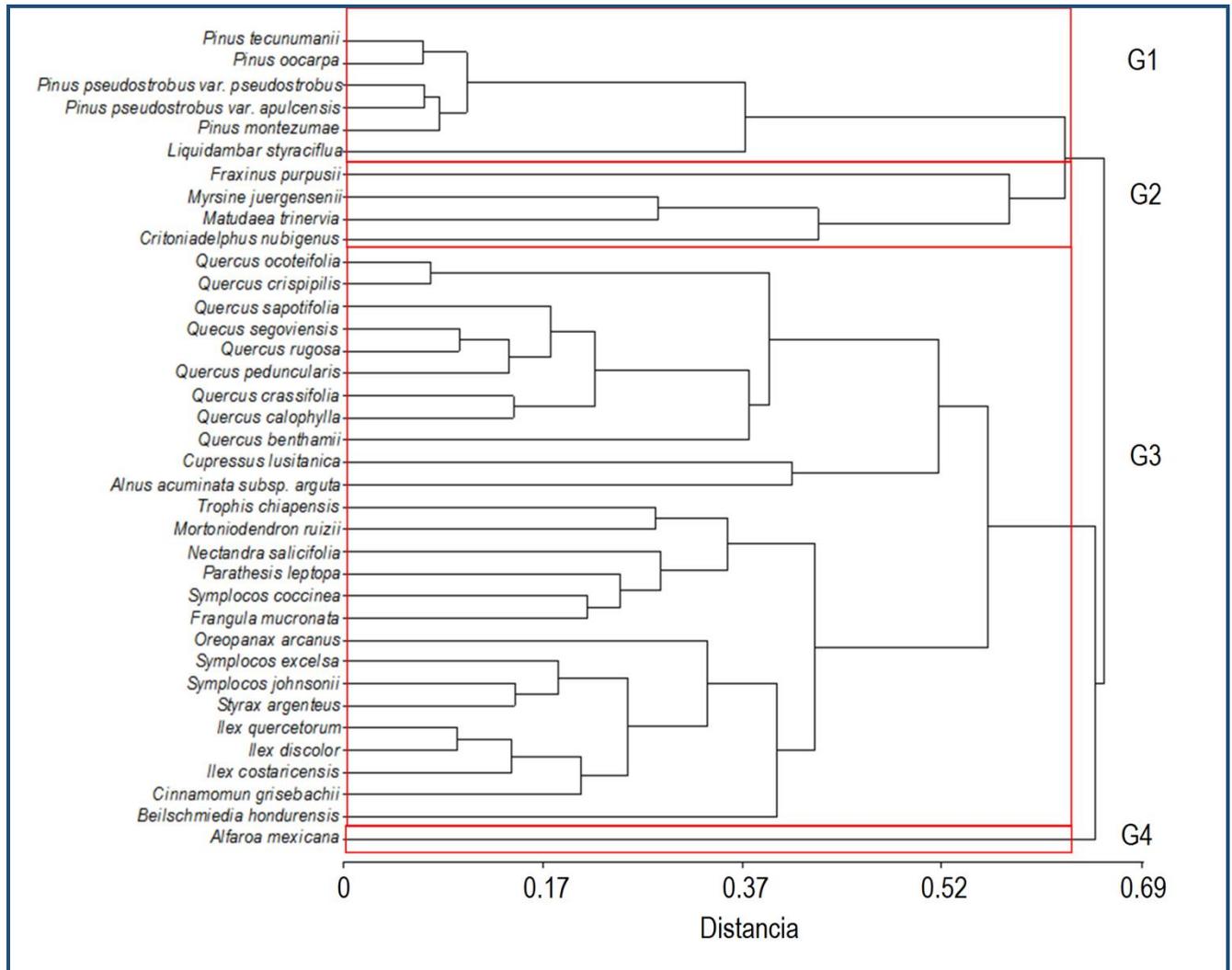


Fig. 2. Dendrograma con los cuatro grupos (G1-G4) resultantes del análisis de conglomerados (coeficiente de Gower) para los rasgos funcionales de 37 especies arbóreas de los bosques de montaña de Chiapas.

Aunque el área foliar del grupo de especies raras fue numéricamente superior al del grupo de las especies comunes, la diferencia no fue significativa, lo que no refuerza la noción que especies propias del interior pueden germinar, crecer y sobrevivir en condiciones de sombra y para ello requieren de áreas foliares mayores a las especies del dosel (Kohyama *et al.*, 2003; Poorter, Bongers and Bongers, 2006). Este resultado debe tomarse con cautela debido a que la selección de especies consideradas forma parte de una muestra de la diversidad de árboles en la región y a que no nos fue posible obtener los valores del área foliar específica, rasgo que se considera más efectivo para distinguir respuestas funcionales contrastantes.

El tipo de diáspora más comúnmente observado en el grupo de las especies raras fue el drupáceo. Se ha observado que la proporción de especies arbóreas que producen frutos carnosos en bosques tropicales puede alcanzar del 50% al 75% (Howe and Smallwood, 1982).

El síndrome de dispersión que presenta una especie se encuentra determinado por el conjunto de características que presenta el tipo de diáspora y determina el tipo de agente que las dispersa (Howe and Smallwood, 1982; Gautier-Hion *et al.*, 1985). Se entiende que la eficacia de la dispersión, depende de la morfología, fisiología y comportamiento del dispersor y de los patrones de alimentación y tratamiento de las semillas (deglución y expulsión). Todas las especies raras tuvieron frutos carnosos y por tanto dependen de la dispersión animal para asegurar su reclutamiento; sin embargo, en el contexto actual de la mayor parte de los bosques de montaña en la región este grupo de especies están más vulnerables ante cambios en las interacciones planta-animal, y tiene implicaciones directas para la conservación y regeneración de los hábitats naturales (González-Espinosa *et al.*, 1995).

La presencia de las especies raras también se relaciona con etapas sucesionales tardías. Los bosques tropicales de montaña de Chiapas se encuentran integrados por géneros con diferentes afinidades fitogeográficas y con distintos papeles sucesionales (Quintana-Ascencio and Gonzalez-Espinosa, 1993; González-Espinosa, Meave, Ramírez-Marcial, Toledo-Aceves, F. Lorea-Hernández, *et al.*, 2012). Por un lado, los elementos de afinidad holártica de Norteamérica (ej. los géneros de *Pinus* y *Quercus*) tienden a establecerse en etapas tempranas y prosperan en hábitats completamente expuestos a la radiación solar. Al contrario, las especies más de tipo neotropical andina (ej. *Oreopanax arcanus*, *Parathesis leptopa*), o con el este de Asia y Norteamérica (ej. *Frangula mucronata* y las tres especies del género *Symplocos*) se establecen en etapas tardías debido a que están adaptadas a ambientes de sombra y no toleran variaciones climáticas severas, por lo que requieren de un dosel relativamente cerrado. Las especies pioneras, presentan tasas de crecimiento rápido, maderas livianas, producen una gran cantidad de semillas pequeñas, comienzan a reproducirse en etapas tempranas de desarrollo (1-5 años), y tienen ciclos de vida cortos. Las especies intermedias, presentan tasas de crecimiento medio, maderas que van de livianas a medianamente duras, comienzan a reproducirse en etapas medias de desarrollo (5-20 años) y tienen ciclos de vida medianamente largos (20-60 años). Las especies tardías, por lo general tienen tasas de crecimiento lento, alta densidad específica y de mayor longevidad (>100 años; Turner, 2001)).

El análisis de agrupamiento de las especies fue útil para identificar cuatro grupos de especies que reflejaron sus similitudes en sus rasgos funcionales. El Grupo 3 es importante por indicar que la presencia de especies de encinos (*Quercus* spp.), las cuales aparecieron agregadas al grupo de las especies raras (fig. 2). Los encinos son los elementos del dosel que caracterizan a los bosques mesófilos de montaña en México (González-Espinosa, Meave, Ramírez-Marcial, Toledo-Aceves, F. G. Lorea-Hernández, *et al.*, 2012). Dentro de los árboles dominantes de estos bosques, el grupo de *Pinus* se caracteriza por incluir árboles del dosel, tasas de crecimiento rápido, ser demandantes de luz y ser dominantes del dosel, producir una gran cantidad de semillas, dispersarse por el viento y tener una afinidad sucesional pionera.

Los rasgos morfológicos y funcionales descritos para las especies raras, permiten tener un acercamiento de las posibles consecuencias de la transformación del paisaje sobre estos grupos de especies. La configuración actual de los bosques de montaña de Chiapas se puede entender a través de los intercambios (trade-offs) en las respuestas de los dos grupos de especies raras vs. abundantes y se reflejan en las diferencias interespecíficas que contribuyen a la estructuración comunitaria vegetal (Baraloto *et al.*, 2014; Violle *et al.*, 2017). Dado que las especies raras parecen depender de ambientes ecológicamente más estructurados que las especies abundantes, se anticipa que la dominancia de especies abundantes, de rápido crecimiento y facilidad de dispersión anemócora promueven su expansión sobre los hábitats más restringidos de las especies poco comunes, por lo que es probable que no sobrevivan si la velocidad de cambio de las condiciones ecológicas asociadas es más rápida que su ciclo de vida (Engler *et al.*, 2009).

CONCLUSIONES

El análisis de los rasgos funcionales utilizados en este trabajo distingue a las especies de árboles abundantes de los no abundantes. Este último grupo incluye especies que habitan el interior del bosque, poseen frutos carnosos y requieren de dispersión zoócora por lo que se definen generalmente como especies con afinidad sucesional tardía. Por el contrario, las especies comunes corresponde a árboles del dosel, frutos secos con dispersión anemócora y que se establecen en etapas sucesionales tempranas. Con base en la diferencia en los patrones de respuesta entre el grupo de las especies raras y comunes es posible observar que las primeras se encuentran más restringidas en términos ecológicos de lo que lo está el conjunto de especies comunes, por lo que tanto pueden verse mayormente vulneradas debido al disturbio antrópico actual.

LITERATURA CITADA

- Ato García, M. *et al.* (1990) *Estadística avanzada con el paquete Systat*. Universidad. Available at: <https://dialnet.unirioja.es/servlet/libro?codigo=395327> (Accessed: 9 May 2019).
- Baraloto, C. *et al.* (2014) 'Trade-offs among forest value components in community forests of southwestern Amazonia', *Ecology and Society*, 19(4). doi: 10.5751/ES-06911-190456.
- Breedlove, D. E. (1981) 'Flora of Chiapas. Part 1. Introduction to the Flora of Chiapas.', *Flora of Chiapas. Part 1. Introduction to the Flora of Chiapas*. California Academy of Sciences. Available at: <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19830684535> (Accessed: 9 May 2019).
- Campos-Sánchez, E. *et al.* (2017) 'Riqueza de especies arbóreas en bosques de montaña de Chiapas: estimaciones a partir de datos de herbarios e inventarios florísticos', *Revista Mexicana de Biodiversidad*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, 88(4), pp. 832–844. doi: 10.1016/j.rmb.2017.10.015.
- Cayuela, L. *et al.* (2012) 'La Red Internacional de Inventarios Forestales (BIOTREE-NET) en Mesoamérica: avances, retos y perspectivas futuras', 21(31), pp. 126–135.
- Cornelissen, J. H. C. *et al.* (2003) 'A handbook of protocols for standardised and easy measurements of plant functional traits worldwide. Aust. J. Bot. 51, 335-380.', *Aust. J. Bot.*, 51, pp. 335–380. doi: 10.1071/BT02124.
- Engler, R. *et al.* (2009) 'Predicting future distributions of mountain plants under climate change: does dispersal capacity matter?', *Ecography*. John Wiley & Sons, Ltd (10.1111), 32(1), pp. 34–45. doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.05789.x.
- Fiedler, P. L. (1986) 'Concepts of Rarity in Vascular Plant Species, with Special Reference to the Genus *Calochortus* Pursh (Liliaceae)', *Taxon*. Wiley, 35(3), p. 502. doi: 10.2307/1221904.
- Franks, A. J., Yates, C. J. and Hobbs, R. J. (2009) 'Defining Plant Functional Groups to Guide Rare Plant Management', *Plant Ecology*. Springer, pp. 207–216. doi: 10.2307/40305760.
- García de Miranda, E. (1981) *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen: para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana*.
- Gaspar-Santos, E. S. *et al.* (2015) 'Acumulación y descomposición de hojarasca en bosques secundarios del sur de la Sierra Madre de Chiapas, México', *Bosque (Valdivia)*. doi: 10.4067/s0717-92002015000300013.
- Gaston, K. J. (1994) *Rarity*. Dordrecht: Springer Netherlands. doi: 10.1007/978-94-011-0701-3.
- Gautier-Hion, A. *et al.* (1985) 'Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community', *Oecologia*, 65(3), pp. 324–337. doi: 10.1007/BF00378906.
- González-Espinosa, M., N. Ramírez-Marcial, A. C.-C. y J. M. R.-B. (2008) 'Restauración de bosques en montañas tropicales de territorios indígenas de Chiapas, México', in González-Espinosa, M., J. M. R.-B. y N. R.-M. (ed.) *Restauración de bosques en América Latina*. 1st edn. México, D.F.: Mundi Prensas, pp. 137–162.

- González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Gómez-Pineda, E., Parra-Vázquez, M.R., D.-H. B. M. M.-C. K. (2014) 'Vulnerabilidad ambiental y social . Perspectivas para la restauración de bosques en la Sierra Madre de Chiapas.', *Investigación Ambiental*, 6(2), pp. 89–108.
- González-Espinosa, M. *et al.* (1995) 'Conservation of Neotropical Migratory Birds in Mexico: Symposium-Workshop', in M. Wilson y S. Sader (ed.) *Miscellaneous Publication*. Orono, Maine: Maine Agricultural and Forest Experiment Station, pp. 190–198. Available at: <https://pubs.er.usgs.gov/publication/5200134> (Accessed: 9 May 2019).
- González-Espinosa, M. *et al.* (2007) 'Restauración de bosques en territorios indígenas de Chiapas: modelos ecológicos y estrategias de acción', *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 80 (Suplemento), pp. 11–23. Available at: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57708003>.
- González-Espinosa, M., Meave, J. A., Ramírez-Marcial, N., Toledo-Aceves, T., Lorea-Hernández, F., *et al.* (2012) 'Los bosques de niebla de México: conservación y restauración de su componente arbóreo', *Ecosistemas*, 21, pp. 36–52.
- González-Espinosa, M., Meave, J. A., Ramírez-Marcial, N., Toledo-Aceves, T., Lorea-Hernández, F. G., *et al.* (2012) 'Los bosques de niebla de México: conservación y restauración de su componente arbóreo', *Ecosistemas*, 21(1). Available at: <http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=706>.
- González-Espinosa, M. and Ramírez-Marcial, N. (2013) *Comunidades vegetales terrestres*. 1st edn, *Estudio de Estado: Chiapas*. 1st edn. Edited by Comisión Nacional para el Uso y Conservación de la Biodiversidad. México: Comisión Nacional para el Uso y Conservación de la Biodiversidad. Available at: https://www.biodiversidad.gob.mx/region/EEB/pdf/chiapas_vol1_baja.pdf.
- Howe, H. F. and Smallwood, J. (1982) 'Ecology of Seed Dispersal', *Annual Review of Ecology and Systematics*. Annual Reviews 4139 El Camino Way, P.O. Box 10139, Palo Alto, CA 94303-0139, USA, 13(1), pp. 201–228. doi: 10.1146/annurev.es.13.110182.001221.
- Hubbell, S. P. (2015) 'Estimating the global number of tropical tree species , and Fisher ' s paradox', 112(24), pp. 7343–7344. doi: 10.1073/pnas.1507730112.
- Hutchinson, G. E. (1957) 'Concluding Remarks', *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(0), pp. 415–427. doi: 10.1101/SQB.1957.022.01.039.
- Jain, M. *et al.* (2014) 'The importance of rare species: a trait-based assessment of rare species contributions to functional diversity and possible ecosystem function in tall-grass prairies', *Ecology and Evolution*. John Wiley & Sons, Ltd, 4(1), pp. 104–112. doi: 10.1002/ece3.915.
- Kohyama, T. *et al.* (2003) 'Tree species differentiation in growth, recruitment and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest', *Journal of Ecology*. John Wiley & Sons, Ltd (10.1111), 91(5), pp. 797–806. doi: 10.1046/j.1365-2745.2003.00810.x.
- Laurans, M. *et al.* (2012) 'Functional traits and their plasticity predict tropical trees regeneration niche even among species with intermediate light requirements', *Journal of Ecology*. Edited by H. Cornelissen. John Wiley & Sons, Ltd (10.1111), 100(6), pp. 1440–1452. doi: 10.1111/j.1365-2745.2012.02007.x.
- Lavorel, S. *et al.* (1997) 'Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance', *Trends in Ecology & Evolution*. Elsevier Current Trends, 12(12), pp. 474–478. doi: 10.1016/S0169-5347(97)01219-6.
- Martínez-Camilo, R. *et al.* (2018) 'Tropical tree species diversity in a mountain system in southern Mexico: local and regional patterns and determinant factors', *Biotropica*, 50(3), pp. 499–509. doi: 10.1111/btp.12535.
- Matthies, D. *et al.* (2004) 'Population size and the risk of local extinction: empirical evidence from rare plants', *Oikos*. John Wiley & Sons, Ltd (10.1111), 105(3), pp. 481–488. doi: 10.1111/j.0030-1299.2004.12800.x.

Recibido:
20/octubre/2018

Aceptado:
3/junio/2019

- Müllerried, F. K. G. (1952) *Geología de Chiapas*. 1st edn. Edited by Gobierno del Estado de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez. Available at: <https://bibliotecasibe.ecosur.mx/sibe/book/000020498> (Accessed: 9 May 2019).
- Orozco-Zuarth, M. A. (2005) *Geohistoria de Chiapas*. 4th edn. Tuxtla Gutiérrez: Ediciones y Sistemas Especiales. Available at: <https://bibliotecasibe.ecosur.mx/sibe/book/000035451> (Accessed: 9 May 2019).
- Pérez-Harguindeguy, N. *et al.* (2013) 'New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide', *Australian Journal of Botany*. Csiro Publishing, 61(3), p. 167. doi: 10.1071/BT12225.
- Pla, L., Casanoves, F. and Di Rienzo, J. (2012) 'Functional Diversity Indices', in, pp. 27–51. doi: 10.1007/978-94-007-2648-2_3.
- Poorter, L., Bongers, L. and Bongers, F. (2006) 'Architecture of 54 moist-forest tree species: Traits, trade-offs, and functional groups', *Ecology*, 87(5), pp. 1289–1301. doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[1289:AOMTST]2.0.CO;2.
- Quintana-Ascencio, P. F. and Gonzalez-Espinosa, M. (1993) 'Afinidad fitogeográfica y papel sucesional de la flora leñosa de los bosques de pino-encino de los Altos de Chiapas, México', *Acta Botanica Mexicana*, 0(21), p. 43. doi: 10.21829/abm21.1993.667.
- Rabinowitz, D. (1981) 'Seven forms of rarity', *Biological aspects of rare plant conservation*. Wiley. Available at: <https://ci.nii.ac.jp/naid/10016890604/> (Accessed: 9 May 2019).
- Ramírez-Marcial, N. *et al.* (2010) *Árboles y arbustos de los bosques de montaña en Chiapas*. 1st edn. Edited by ECOSUR. San Cristóbal de Las Casas: ECOSUR.
- Ricklefs, R. E. (1990) *Ecology*. W.H. Freeman.
- Rienzo, J. A. Di (2010) *FDiversity functional diversity*.
- Santos, T. and Tellería, J. L. (2006) 'Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies', *Revista Ecosistemas*, 15(2). doi: 10.7818/RE.2014.15-2.00.
- Sterck, F. *et al.* (2011) 'Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community.', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. National Academy of Sciences, 108(51), pp. 20627–32. doi: 10.1073/pnas.1106950108.
- Tilman, D. (1982) *Resource competition and community structure*. Princeton University Press. Available at: <https://press.princeton.edu/titles/2058.html> (Accessed: 9 May 2019).
- Toledo-Aceves, T. *et al.* (2011) 'Tropical montane cloud forests: Current threats and opportunities for their conservation and sustainable management in Mexico', *Journal of Environmental Management*. Elsevier Ltd, 92(3), pp. 974–981. doi: 10.1016/j.jenvman.2010.11.007.
- Turner, I. M. (Ian M. (2001) *The ecology of trees in the tropical rain forest*. Cambridge University Press.
- Violle, C. *et al.* (2007) 'Let the concept of trait be functional!', (January), pp. 882–892. doi: 10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x.
- Violle, C. *et al.* (2017) 'Functional Rarity: The Ecology of Outliers', *Trends in Ecology & Evolution*, 32(5), pp. 356–367. doi: 10.1016/j.tree.2017.02.002.
- Westoby, M. *et al.* (2002) 'Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species', *Annual Review of Ecology and Systematics*. Annual Reviews 4139 El Camino Way, P.O. Box 10139, Palo Alto, CA 94303-0139, USA, 33(1), pp. 125–159. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452.