

**EFFECTO DE LA DIVERSIDAD INTRA- E INTER-
ESPECÍFICA EN ESPECIES ARBÓREAS
TROPICALES SOBRE CRECIMIENTO Y
BIOMASA AÉREA EN UNA PLANTACIÓN
FORESTAL**

TESIS

PRESENTADA COMO REQUISITO
PARA OBTENER EL GRADO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS EN MANEJO DE
RECURSOS NATURALES TROPICALES**

POR

INGENIERA FORESTAL

MAYBETH DEL ROSARIO MENDOZA ESPINOSA

DIRECTORES:

DR. LUIS ABDALA ROBERTS

DR. VÍCTOR PARRA TABLA



Mérida, Yuc., México, Septiembre de 2017

**POSGRADO INSTITUCIONAL EN CIENCIAS AGROPECUARIAS Y
MANEJO DE RECURSOS NATURALES TROPICALES**

**ALUMNA: INGENIERA FORESTAL
MAYBETH DEL ROSARIO MENDOZA ESPINOSA**

SÍNODO DEL EXAMEN DE TESIS DE GRADO

DRA. PATRICIA MONTAÑEZ ESCALANTE _____
CCBA-UADY

DR. JUAN JAVIER ORTÍZ DÍAZ _____
CCBA-UADY

DR. JUAN PABLO PINZÓN ESQUIVEL _____
CCBA-UADY

DR. JUAN JIMÉNEZ OSORNIO _____
CCBA-UADY

DR. JUAN TUN GARRIDO _____
CCBA-UADY

MÉRIDA, YUCATÁN, SEPTIEMBRE DEL 2017

Declaratoria de originalidad

El presente trabajo no ha sido aceptado o empleado para el otorgamiento de título o grado diferente o adicional al actual. La tesis es resultado de las investigaciones del autor, excepto donde se indican las fuentes de información consultadas. El autor otorga su consentimiento a la UADY para la reproducción del documento con el fin del intercambio bibliotecario siempre y cuando se indique la fuente.

Dedicatoria

Dedico esta tesis a mi familia, principalmente a mis padres Sr. Bartolomé Mendoza Calvo y Sra. María Dolores Espinosa Hidalgo, por haberme apoyado en todo este tiempo no solo en esta etapa, sino que en todas las etapas de mi vida. A mis hermanos Eduardo Mendoza Espinosa y Rosita Zesacnari Mendoza Espinosa, que a pesar de que no estoy con ellos siempre los llevo en mi mente. Y por su apoyo y comprensión tengo el coraje y la fuerza para superarme.

"Cuando el último árbol sea cortado, el último río envenenado, el último pez pescado, solo entonces el hombre descubrirá que el dinero no se come"

Proverbio de los Indios Cree

Agradecimientos

Agradezco a la Universidad Autónoma de Yucatán, por mostrarme una formación distinta a la que había tenido anteriormente, esto en gran parte por la guía de los docentes y el haberme abierto la puerta de su conocimiento.

Además, me gustaría agradecer sinceramente a mis asesores de tesis Dr. Luis Abdala Roberts y Dr. Víctor Parra Tabla, por su esfuerzo, tiempo y dedicación, que me guiaron y forzaron a dar lo mejor. Sus conocimientos, sus orientaciones y su motivación han sido fundamentales para mi formación como investigadora, y que seguiré como guía.

A Conacyt reconozco su apoyo por estoy dos años de beca para terminar mi maestría, espero en un futuro Conacyt, no solo sea una dependencia que se vea forzada a trabajar bajo un desempeño económico, sino que trabaje bajo los valores de ética, empeño y gusto hacia la investigación, para mejorar nuestra nación.

A mis compañeros de la Maestría de Manejo de Recursos y Agropecuarios, por el mucho o poco tiempo en que conviví con ellos y con algunos tuve la oportunidad de formar una amistad, que sin su apoyo hubiese sido un camino solitario y sin alegría.

Por último, pero no menos importante agradezco al equipo del departamento de ecología y a mis amigos de la maestría todos aquellos que colaboraron en mis salidas a campo.

Resumen

Diversos estudios señalan que los efectos de la diversidad intra e inter-específica son determinantes para la función del ecosistema, este efecto positivo de la diversidad en las plantas está atribuida a dos mecanismos: primero el efecto de la complementariedad el cual es, la partición de nichos y facilitación, y segundo el efecto de selección donde existe una mayor probabilidad de incluir especies (genotipos) dominantes. Hasta la fecha, la mayoría de los estudios no se han probado simultáneamente los efectos de la diversidad intra e inter-específica sobre el crecimiento de las plantas, especialmente en las comunidades arbóreas. En este estudio probamos los efectos de la diversidad de especies (DE) de árboles (grupo de seis especies: *Ceiba pentandra*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Piscidia piscipula*, *Tabebuia rosea*, *Swietenia macrophylla* y *Cordia dodecandra*) y diversidad genotípica (DG) con semillas de familias maternas (semillas del mismo árbol parental) de *Swietenia macrophylla* en una plantación de 4.2 años en Yucatán (México). La plantación experimental con árboles tropicales está compuesta por 74 parcelas de 21x 21 m. en monocultivos (una especie) y policultivos (cuatro especies mezcladas de seis posibles). Solo para el caso de *Swietenia macrophylla* (Caoba) fueron 32 parcelas de monocultivos, las parcelas están divididas en una familia materna (mono-genotípico) o en mezclas de cuatro familias maternas (poli-genotípico). En febrero de 2016, medimos el diámetro a la altura del pecho (D) y altura total (H) para todos los árboles (n ~ 4700). También se estimó el área basal (AB), y la biomasa aérea (B) este último con un modelo alométrico. Los datos arrojaron que existe un efecto positivo de la DE a nivel parcela para las variables del crecimiento. Específicamente, en el D y el AB fueron, 10% mayores y 40% más altos en promedio en policultivo que en monocultivo. Estos incrementos fueron impulsados por efectos de selección (en lugar de complementariedad), donde un subconjunto de especies dominantes mostró fuertes respuestas positivas a la diversidad, mientras que las otras

especies no se vieron afectadas. Asimismo, la B fue en promedio un 30% mayor en las mezclas que en el monocultivo. Por otro lado, no encontramos ningún efecto de la diversidad genotípica sobre el crecimiento o la biomasa aérea en caoba. Nuestros resultados indican que los efectos de la diversidad de especies vegetales en la producción primaria pueden surgir en forma temprana al establecimiento de las comunidades arbóreas experimentales. Sin embargo, los efectos de la diversidad parecen ser dirigidos por el patrón de selección positiva resultado de las especies dominantes, mientras que los efectos de la partición de nicho presumiblemente se pueden volver más importantes durante las últimas etapas de desarrollo. Este estudio también sugiere que la diversidad inter-específica generalmente ejerce controles más fuertes sobre la productividad primaria que la diversidad intra-específica.

Palabras clave: diversidad de especies, diversidad genotípica, crecimiento, biomasa aérea.

Summary

The effects of plant diversity on ecosystem function are well documented. Positive effects of plant intra- and inter-specific diversity on productivity have been attributed to niche partitioning among plant genotypes or species (complementarity effect) or due to a higher chance of including dominant genotypes or species with increasing diversity (selection effect). To date, most studies have not simultaneously tested for the effects of plant intra- and inter-specific diversity on plant growth, especially in arboreal communities. Here we tested for the effects of tree species diversity, SD (pool of six species: *Ceiba pentandra*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Piscidia piscipula*, *Tabebuia rosea*, *Swietenia macrophylla* y *Cordia dodecandra*) and genotypic diversity, GD (for *Swietenia macrophylla*) in a young (5 yr-old) plantation in Yucatan (Mexico). The tropical tree plantation experimental is composed of 74, 21 by 21 m plots classified as monocultures (one species) or polycultures (mixtures of four out of six species). For one of these species (big-leaf mahogany, *Swietenia macrophylla*), we planted a greater number of monocultures which were composed of either one genotype (all seeds from the same parental tree) or a mixture of four (out of six) genotypes. In February 2016, we measured diameter (D) at breast height and total height (H) for all trees (n ~ 4700). We also estimated the basal area (BA) , and aboveground biomass (B) based on measurements of D, H and wood density. We found positive effects of SD on plot-level means for growth-related variables. Specifically, D and basal area were 10% greater and 40% higher on average in polyculture than in monoculture. These increments were driven by selection effects (rather than complementarity), where a subset of dominant species exhibited strong positive responses to diversity, whereas the other species were unaffected. Likewise, biomass was on average 30% greater in mixtures than in monoculture. On the other hand, we found no effect of genotypic diversity on growth or biomass in mahogany. Our results indicate that the effects of plant species diversity on primary production may arise

early after the establishment of experimental tree communities. Nonetheless, diversity effects appear to be initially more strongly driven by responses by dominant species, whereas effects of niche partitioning presumably become more important during later stages of development. This study also suggests that interspecific diversity generally exerts stronger controls over primary productivity than genotypic diversity.

Key words: species diversity, genotypic diversity, growth, aboveground biomass.

ÍNDICE GENERAL

I Introducción.....	1
II. Revisión de literatura.....	4
2.1 El efecto de la diversidad en comunidades vegetales.....	4
2.2 Efectos de la diversidad inter e intra-específica en sistemas forestales	6
III Hipótesis y Objetivos	10
IV Referencias.....	11

V Artículo

Efecto de la diversidad intra- e inter-específica en especies arbóreas tropicales sobre crecimiento y biomasa aérea en una plantación forestal

Resumen.....	19
Summary.....	20
Introducción.....	20
Materiales y métodos	23
Especies de estudio	23
Colecta de semillas	24
Sitio de estudio.....	25
Establecimiento del sistema y diseño experimental	25
Mediciones de crecimiento.....	26
Estimación de biomasa aérea.....	27
Análisis estadísticos	28
A nivel de parcela.....	28
Análisis a nivel de individuo	29
Mecanismos de efecto de diversidad	29
Resultados	32
Efectos de diversidad de especies arbóreas.....	32

Efectos de diversidad genotípica en <i>S. macrophylla</i>	36
Discusión.....	40
Efecto de la diversidad de especies.....	41
Efecto de la diversidad genotípica	43
Referencias	46
VI Conclusiones generales.....	51
VII Anexos.....	52

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. a) Diámetro normal (cm), b) área basal (m ²), c) altura promedio (m) y d) Biomasa aérea (Kg.) a nivel de parcela para monocultivo (una especie) y policultivo (cuatro especies de seis posibles) en la parcela forestal experimental. Se presentan las medias y el error estándar de la media. *P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001, n.s= no significativo.	32
Figura 2. Estimación de los efectos de complementariedad y selección para diversidad de especies utilizando (a) el área basal y (b) biomasa aérea con base en el método de partición aditiva de Loreau y Hector (2001). Se presentan la media y la desviación estándar en ambos casos.	34
Figura 3. a) Diámetro normal (cm), b) área basal (m ²), c) altura (m) y d) biomasa aérea (kg) con base en valores a nivel árbol para monocultivo (una especie) y policultivo (cuatro especies de seis posibles). Se presentan las medias y el error estándar de la media para todos los casos. *P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001, n.s= no significativo.....	36
Figura 4. a) Diámetro normal (cm), b) área basal (m ²), c) altura (m) y d) biomasa aérea (kg) a nivel de parcela para parcelas mono-genotípicos (un FM de caoba) y poli-genotípicos (mezclas de cuatro FM de seis posibles) en la parcela forestal experimental. Los valores representan la media y el error estándar de la media en todos los casos. *P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001, n.s= no significativo.	37
Figura 5. Estimación de los efectos de complementariedad y selección para diversidad genotípica en caoba usando (a) el área basal y (b) biomasa con base en el método de partición aditiva de Loreau y Hector (2001). Se presentan la media y la desviación estándar en ambos casos.	38
Figura 6. a) Diámetro normal (cm), b) área basal (m ²), c) altura (m) y d) biomasa aérea (kg) a nivel árbol para mono-genotípico (una FM) y poli-genotípico (mezclas de cuatro de seis FM). Los valores representnan las medias y el error estándar de la media para todos los casos. *P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001, n.s = no significativo.....	40

Figura S1. Área de estudio plantación forestal de Muna.....	52
Figura S2.- Croquis del diseño experimental de la plantación.....	53

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Ecuación alométrica para la biomasa aérea estimada (B) en función de su diámetro normal (D), altura total (H), y densidad de madera (ρ).	28
Tabla 2. Resultados de los modelos lineales mixtos evaluando el efecto de diversidad de especies sobre el diámetro (cm), área basal (m ²), altura (m), y biomasa (kg) usando datos a de nivel árbol.	34
Tabla 3. Resultados de los modelos lineales generales evaluando el efecto de diversidad genotípica (<i>Swietenia macrophylla</i>) sobre el diámetro (cm), área basal (m ²), y altura (m) utilizando datos a nivel de árbol.	39

I Introducción

La biodiversidad es una característica clave de las comunidades que determina la función del ecosistema (Hooper et al. 2005, Tilman et al. 2014). Estudios realizados durante las últimas dos décadas han demostrado que incrementos en la diversidad vegetal, frecuentemente medida como la riqueza de especies de plantas en un sitio, impacta positivamente la productividad primaria (Hooper et al. 2005), estabiliza procesos funcionales (Paquette y Messier 2011, Tilman et al. 2014), y favorece incrementos en la diversidad de la fauna (Moreira et al. 2016), aunque también se han encontrado efectos neutrales o negativos con respecto a la diversidad (Kelty 2006, Nichols et al. 2006). La relación entre la biodiversidad y función de los ecosistemas cobra particular relevancia debido a las perturbaciones humanas en los sistemas naturales, las cuales conllevan una reducción de la biodiversidad y los servicios ecológicos y ambientales que ésta proporciona (Hooper et al. 2005). En este sentido, estudios recientes argumentan que la manipulación de la diversidad se perfila como un aspecto importante para incrementar la productividad primaria en sistemas naturales y manejados. Esta posibilidad cobra particular relevancia en el caso de sistemas de cultivo como las plantaciones forestales, dada la demanda creciente de madera a nivel mundial, así como el secuestro de carbono del mismo (Gadow et al. 2007, Piotta 2008, Lorenz y Lal 2010).

El efecto positivo de la diversidad vegetal sobre el crecimiento y la productividad primaria se atribuye a diferentes mecanismos. En primer lugar, tenemos el efecto de *complementariedad* (Loreau y Hector 2001, Tilman et al. 2001) producto de interacciones positivas entre especies (e.g., facilitación; Vandermeer 1989) o bien de la partición de nicho, lo cual lleva a un uso más completo y eficiente de los recursos (e.g., luz, nutrientes, agua) (Loreau y Hector 2001). En segundo lugar, está el efecto de *selección o efecto de muestreo* ("sampling effect") donde el efecto positivo de la diversidad sobre el crecimiento se debe a una mayor probabilidad de incluir especies dominantes (de alta

productividad) conforme incrementa el número de especies o individuos (Huston 1997, Loreau y Hector 2001).

La mayor parte de los estudios experimentales que han manipulado la diversidad vegetal se ha llevado a cabo en comunidades anuales de pastizales en regiones templadas (Sala et al. 1996, Tilman et al. 1996, 2001, Loreau y Hector 2001). En contraste, existen menos estudios que hayan evaluado experimentalmente los efectos de la diversidad en especies arbóreas, y aunque esta situación está cambiando (Verheyen et al. 2016), no deja de representar un importante vacío de información considerando que la mayor parte de los ecosistemas terrestres están dominados por comunidades arbóreas (Erskine et al. 2006). Los trabajos realizados a la fecha han demostrado efectos positivos de la diversidad sobre el crecimiento de especies arbóreas de climas templados (Pretzsch y Schütze 2009, Paquette y Messier 2011, Smith et al. 2013, Verheyen et al. 2016), y unos pocos estudios en regiones tropicales (Potvin y Gotelli 2008, Ewel et al. 2015).

Además de los efectos de riqueza o diversidad de especies, estudios más recientes han demostrado que la función de los ecosistemas (incluyendo la productividad primaria) es también afectada por la diversidad genotípica (riqueza de genotipos) (Vellend 2005, Hughes et al. 2008). Durante la última década, estudios han reportado que poblaciones vegetales compuestas de mezclas de genotipos de una especie focal (i.e. parches poli-genotípico) son más productivos que el promedio de poblaciones de un solo genotipo (parches mono-genotípicos) (Hughes et al. 2008, Crutsinger 2016). Este efecto es atribuido a los mismos mecanismos que subyacen el efecto de diversidad de especies, tales como la complementariedad y facilitación entre genotipos (Crutsinger 2006, Forrester et al. 2010, Cook-Patton et al. 2011), así como efectos de selección asociados a genotipos dominantes (Hughes et al. 2008, Crawford y Rudgers 2013, Hahn et al. 2017). Al igual que los estudios de diversidad inter-específica, la mayoría de los estudios de diversidad genotípica se han enfocado en especies herbáceas o arbustivas, y salvo algunas excepciones son pocos los estudios llevados a cabo

con especies arbóreas (ver Bailey et al. 2004, 2006, 2009, Lojewski et al. 2009). Adicionalmente, existen aún menos estudios que hayan evaluado de forma simultánea y comparado los efectos de la diversidad intra- vs inter-específica en árboles (Cook-Patton et al. 2011), particularmente para especies arbóreas (Hahn et al. 2017).

Este trabajo tiene como objetivo evaluar el efecto de la diversidad intra- e inter-específica sobre el crecimiento y biomasa aérea de especies arbóreas en una plantación forestal tropical. Para tal fin, el sistema cuenta con parcelas de monocultivos (una especie) y policultivos (mezclas de dos o más especies), y para *Swietenia macrophylla* una de las especies bajo estudio, cuenta con monocultivos de una familia materna (mono-genotípico) y monocultivos de mezclas de diferentes familias maternas (poli-genotípico). La importancia y originalidad de este estudio se debe a que existe poca evidencia de los efectos de la diversidad arbórea en sistemas tropicales, y aún menos estudios han evaluado simultáneamente los efectos de diversidad genotípica y de especies arbóreas (pero ver Hahn et al. 2017, Zeng et al. 2017). La información generada de este trabajo contribuirá a entender la magnitud y algunos de los mecanismos subyacentes del efecto de diversidad vegetal en comunidades arbóreas, así como determinar la importancia relativa de diferentes fuentes de diversidad vegetal.

II. Revisión de literatura

2.1 El efecto de la diversidad en comunidades vegetales

La biodiversidad se puede describir a varios niveles de organización biológica, entre los cuales cabe destacar la diversidad de especies (i.e. inter-específica) y la diversidad genotípica (i.e. intra-específica) (Hooper et al. 2005, Vellend 2005, Hughes et al. 2008). En estudios de diversidad de especies que se define como la riqueza o número de especies dentro de un parche o comunidad (De Deyn y Van Der Putten 2005), mientras que la diversidad genotípica se define como el número de genotipo dentro de una población, y se evalúa por medio del establecimiento de parches o poblaciones con diferente número de genotipos clonales o familias de hermanos (i.e. familias genéticas o maternas) (Hughes et al. 2008). Esta diversidad genotípica suele estar correlacionado con la diversidad genética (alélica).

Numerosos estudios han demostrado que la diversidad inter-especifica estabiliza los procesos funcionales de los ecosistemas, favorece el crecimiento vegetal, disminuye la herbivoría y la infección por patógenos, y aumenta la resistencia de la comunidad vegetal a condiciones de estrés abiótico o perturbaciones (Tilman et al. 1996, 2014, Hooper et al. 2005). En particular, el efecto positivo de la diversidad de especies sobre la productividad primaria se atribuye a varios mecanismos. En primer lugar, tenemos la complementariedad ecológica resultado de las diferencias entre especies en características que reducen la competencia inter-específica (i.e. cuando dos o más especies se disputan los mismos recursos) y resultan en un uso más completo y eficiente de los recursos (e. g. suelo, luz, nutrientes) (Loreau y Hector 2001, Hooper et al. 2005, Kelty 2006, Smith y Smith 2007). Ejemplos de dicha complementariedad son diferencias anatómicas y funcionales entre las especies, tales como diferencias en la tasa de crecimiento (e.g. lenta vs. rápida) y tolerancia a la sombra (Menalled et al. 1998, Forrester et al. 2010, Hung et al. 2011, Ewel et al. 2015, Jucker et al.

2015), además de las diferencias en el tipo de crecimiento de la raíz las cuales pueden resultar en una mayor repartición de nichos edáficos y mejor utilización de los recursos en el suelo (Jones et al. 2004, Kelty 2006). De igual forma, diferencias entre especies en la arquitectura del dosel pueden disminuir o aumentar la competencia por luz y favorecer el crecimiento, dependiendo de la demanda lumínica de cada especie (Pretzsch 2014, Jucker et al. 2015). Por otro lado, además de la complementariedad, un incremento en la productividad a mayor diversidad puede ser producto de la facilitación entre especies, donde ciertas especies modifican las características bióticas o abióticas del hábitat de tal forma que favorecen el crecimiento de otras especies (e.g. las especies nitrificadoras) (Vandermeer 1989). Por último, los efectos positivos de la diversidad sobre la productividad primaria también han sido atribuidos al efecto de muestreo (i.e. *sampling effect*), donde la probabilidad de incluir especies dominantes (de rápido crecimiento y mayor biomasa) y/o facilitadoras aumenta conforme incrementa la diversidad de especies (Loreau y Hector 2001, Kelty 2006).

Estudios recientes también han mostrado que la diversidad vegetal genotípica (intra-específica) de igual forma tiene un efecto positivo sobre la productividad de las poblaciones, la estructura de las comunidades y el funcionamiento del ecosistema (Crutsinger 2006, Hughes et al. 2008). Los efectos de diversidad genotípica al igual que los de diversidad de especies, son atribuidos al efecto de complementariedad entre genotipos (y por ende menor competencia entre plantas con una mezcla de genotipos vs. un genotipo), lo cual asume que los genotipos varían en características físicas (e. g. morfológicas, arquitectura) y funcionales (e. g. tasas de crecimiento) que promueven un mayor y mejor uso de los recursos y nichos (Crutsinger 2006, Bangert et al. 2008, Forrester et al. 2010, Cook-Patton et al. 2011, Schöb et al. 2015). De igual forma, los efectos positivos de la diversidad genotípica sobre la productividad se pueden deber a efectos de muestreo debido a que la probabilidad de incluir genotipos dominantes aumenta conforme incrementa la diversidad (Hughes et al. 2008). Estudios recientes sugieren que en algunos casos la magnitud de los efectos de diversidad

genotípica puede ser similar a la de efectos de diversidad de especies (Crutsinger 2006, Hughes et al. 2008). No obstante, otros autores han argumentado que la diversidad genotípica necesariamente tiene efectos de menor magnitud debido a que la variación fenotípica en rasgos funcionales que median los efectos de diversidad generalmente es menor en comparación a la variación fenotípica entre especies (Tilman et al. 1997, Schöb et al. 2015).

Hasta la fecha, la mayoría de los estudios que han evaluado los efectos de diversidad vegetal sobre productividad primaria se han llevado a cabo en comunidades de especies herbáceas o arbustivas (Tilman et al. 1996, Cook-Patton 2011), principalmente en sistemas templados. En comparación, existen menos estudios que hayan evaluado los efectos de diversidad de especies y genotípica sobre la productividad en comunidades arbóreas tropicales, representando un importante vacío de información en la ecología e investigación forestal.

2.2 Efectos de la diversidad inter e intra-específica en sistemas forestales

Un número creciente de estudios ha demostrado que un incremento en la diversidad de especies arbóreas en plantaciones forestales favorece una mayor productividad (efecto positivo) en comparación al promedio de crecimiento para monocultivos de las especies presentes en policultivo (Alice et al. 2004, Piotto 2008, Potvin y Gotelli 2008, Tobner et al. 2016). Asimismo, se ha observado que dichos efectos en muchos casos están regidos por mecanismos de complementariedad (Richards y Schmidt 2010), tales como debido a diferencias entre especies en la arquitectura radicular y utilización de recursos en el suelo (Kelty 2006, Pretzsch 2014), así como en la repartición y utilización de luz producto diferencias en la arquitectura de copa (Pretzsch y Schütze 2005, Jucker et al. 2015). Como se observó en el estudio de Potvin y Gotelli (2008) dirigidas a árboles tropicales que se establecieron en monocultivos y policultivos, para estudiar el efecto de la diversidad sobre su crecimiento individual y la mortalidad de la misma, revelo que el efecto positivo de la diversidad al tener una

productividad mayor en los policultivos se debió a la mejora del crecimiento de los árboles individuales. A pesar de haber encontrado una mortalidad alta que era específica de la especie, no afectó a los tratamientos de diversidad, lo que indica que la diversidad de la especie afecta directamente a la biomasa total.

No obstante, no toda la evidencia es a favor de una relación positiva entre la diversidad arbórea y la productividad, ya que algunos estudios no han encontrado efectos de diversidad o incluso han reportado efectos negativos sobre el crecimiento (Kelty 2006, Nichols et al. 2006, Redondo-Brenes y Montagnini 2006). Estos trabajos sostienen que la composición o identidad de especies (Kelty 2006, Redondo-Brenes y Montagnini 2006, Cardinale et al. 2007, Salisbury y Potvin 2015) y la diversidad funcional (Garnier et al. 2016), puede ser un mayor determinante de la productividad que la diversidad o riqueza de especies. En este sentido, resulta importante evaluar explícitamente las respuestas individuales de las diferentes especies sobre el efecto de diversidad, así como los efectos de diferentes arreglos de composición de las mismas (Petit y Montagnini 2006, Ewel et al. 2015). Además, algunos factores ambientales pueden modificar la influencia de la diversidad sobre la productividad y deben ser tomados en cuenta (Perot y Picard 2012, Toïgo et al. 2015, Fischer et al. 2016). Con base en estos resultados, se ha concluido que es importante identificar (y de ser posible manipular) factores ambientales que influyen sobre la fuerza o dirección de los efectos de diversidad, así como controlar experimentalmente (y evaluar de ser posible) los efectos de composición de especies.

Además de los efectos de diversidad de especies, algunos estudios han reportado efectos positivos de la diversidad intra-específica sobre el crecimiento de especies arbóreas (e. g. Foster et al. 1998, Elferjani et al. 2014). Estos efectos generalmente se han evaluado al comparar monocultivos clonales contra mezclas de clones para una especie focal, encontrándose que las mezclas clonales superan en crecimiento al promedio de crecimiento en monocultivo, esto por la diversidad intra-específica cómo se observa en el trabajo de Elferjani et al. (2014) donde se estudió cuatro clones híbridos de *Populus spp.*, que se dividieron en

parcelas monoclonales y policlonales para evaluar el efecto de la diversidad clonal en su productividad de la biomasa aérea, donde la mezcla de clones aumento la biomasa aérea y mostro un efecto de la complementariedad al tener diferente distribución espacial de sus raíces.

Estudios previos han reportado diferencias entre clones o genotipos de una especie focal en términos de requerimientos y asimilación de recursos, así como diferencias fisionómicas (e.g. copa y crecimiento de raíz; Foster et al. 1998, Crutsinger 2006, Elferjani et al. 2014). Se ha observado que dicha variación genotípica en rasgos claves contribuye a un mayor crecimiento y una menor competencia intra-especifica (i.e. la disputa entre individuos de la misma especies por un mismo recurso) en mezclas genotípicas en relación a cultivos de un solo genotipo (Laureysens et al. 2004, Smith y Smith 2007, Elferjani et al. 2014). No obstante, no todos los estudios han dado soporte a esta predicción, ya que en otros estudios no se han encontrado efectos de diversidad genotípica sobre el crecimiento en una especie arbórea, a pesar de haberse presentado diferencias fenotípicas sustanciales entre genotipos (e.g. Fischer et al. 2016, Hahn et al. 2017). Por tanto, se requieren más estudios antes de arribar a una generalización sobre los efectos de diversidad genotípica en comunidades arbóreas.

Aunado a los efectos aislados de la diversidad genotípica y de especies descritos previamente, ambos tipos de diversidad tienen el potencial de actuar de forma sinérgica e influenciar simultáneamente el crecimiento y la productividad primaria. Esta posibilidad tiene implicaciones importantes tanto en comunidades herbáceas como arbóreas, ya que la diversidad intra- e inter-específica están correlacionadas positivamente en sistemas naturales (Vellend y Geber 2005, Wei y Jiang 2012). Por un lado, se esperaría que la magnitud del efecto de diversidad de especies sea mayor que el de la diversidad genotípica ya que la variación en rasgos que median efectos de diversidad es mayor entre especies que entre genotipos de una especie focal (una sola especie). No obstante, pocos estudios han manipulado ambas diversidades de forma simultánea, y los pocos trabajos realizados a la fecha han sido con especies herbáceas (Cook-Patton et al. 2011,

Crawford y Rudgers 2013), mientras que en sistemas con especies arbóreas solo se conoce un estudio a la fecha que haya comparado los efectos sobre productividad de ambos tipos de diversidad (Hahn et al. 2017).

A pesar de que existe amplia variación (i.e. dirección y magnitud) en los efectos de diversidad sobre la productividad, la evidencia actual en términos generales indica que incrementar la diversidad en sistemas forestales podría representar una estrategia viable para elevar la productividad de plantaciones forestales (Nichols et al. 2006, Ewel et al. 2015, Tobner et al. 2016). Sin embargo, es necesario realizar más estudios para alcanzar un mejor entendimiento de los mecanismos (e.g. complementariedad, efecto de muestreo) y factores ambientales de influencia (e.g. fertilidad, efectos de especies dominantes, composición de especies). La información generada permitirá el diseño de estrategias de manejo forestal que hagan un uso efectivo de la diversidad en beneficio de un mayor rendimiento de estos sistemas manejados, así como la conservación de la biodiversidad.

III Hipótesis y Objetivos

Hipótesis

1. Existe un efecto positivo (i.e. mayor crecimiento en el policultivo) de la diversidad de especies arbóreas sobre el crecimiento y biomasa aérea promedio por parcela, pero este efecto será variable (en magnitud) entre especies arbóreas.
2. Existe un efecto positivo de la diversidad genotípica (i.e. valor promedio mayor en cultivos poligenotípico que en monogenotípico) sobre el crecimiento y biomasa aérea de *Swietenia macrophylla*.

Objetivo general

Evaluar el efecto de la diversidad intra- e inter-específica sobre el crecimiento y biomasa aérea de especies arbóreas en una plantación forestal tropical.

Objetivo particular

1. Determinar el efecto de la diversidad de especies arbóreas sobre el crecimiento y biomasa aérea.
2. Determinar el efecto de la diversidad genotípica sobre el crecimiento y biomasa aérea de *Swietenia macrophylla* (caoba).

IV Referencias

- Alice, F., Montagnini, F., & Montero, M. (2004). Productividad en plantaciones puras y mixtas de especies forestales nativas en la estación biológica La Selva, Sarapiquí, Costa Rica. *Agronomía Costarricense*, 28, 61–71.
- Bailey, J. K., Bangert, R.K., Schweitzer, Trotter III, R.T., Shuster, S.M., & Whitham, T.J. (2004). Fractal geometry is heritable in trees. *Evolution*, 58, 2100-2102. doi: 10.1554/04-151
- Bailey, J. K., Wooley, S.C., Lindroth R.L., & Whitam, T.G. (2006). Importance of species interactions to community heritability: A genetic basis to trophic-level interactions. *Ecology Letter*, 9, 78–85. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00844.x
- Bailey, J. K., Schweitzer J.A., Úbeda, F., Koricheva, J., LeRoy, C.J., Madritch, M.D., Rehill, B. J., Bangert, R. K., Fischer, D., Allan, G.J., & Whitham, T.G. (2009). From genes to ecosystems: a synthesis of the effects of plant genetic factors across levels of organization. *Philosophical Transactions of The Royal Society B.*, 364, 1607–1616. doi:10.1098/rstb.2008.0336
- Bangert, R. K., Lonsdorf, E.V., Wimp, G.M., Shuster, S.M. Fischer, D., Schweitzer, J.A., Allan, G.J., Bailey, J.K., & Whitham, T.G. (2008). Genetic structure of a foundation species: scaling community phenotypes from the individual to the region. *Heredity*, 100, 121–131. doi:10.1038/sj.hdy.6800914
- Cardinale, B. J., Wright, J.P., Cadotte, M. W., Carrol, I.T., Hector, A., Srivastava, D.S., Loreau, M., & Weis, J. J. (2007). Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 18123–18128. doi: 10.1073/pnas.0709069104.
- Cook-Patton, S.C., McArt, S.H., Parachnowitsch, A. L., Thaler, J.S. & Agrawal, A.

- A. (2011). A direct comparison of the consequences of plant genotypic and species diversity on communities and ecosystem function. *Ecology*, 92, 915–923. doi: 10.1890/10-0999.1.
- Crawford, K. M. & Rudgers, J. A. (2013). Genetic diversity within a dominant plant outweighs plant species diversity in structuring an arthropod community. *Ecology*, 94, 1025–1035. doi: 10.1890/12-1468.1
- Crutsinger, G. M. (2006). Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process. *Science*, 313, 966–968. doi: 10.1126/science.1128326.
- Crutsinger, G. M. (2016). A community genetics perspective: Opportunities for the coming decade. *New Phytologist*, 210, 65–70. doi: 10.1111/nph.13537
- De Deyn, G. B. & Van Der Putten, W. H. (2005). Linking aboveground and belowground diversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 625–633. doi:10.1016/j.tree.2005.08.009.
- Elferjani, R., DesRochers, A. & Tremblay, F. (2014). Effects of mixing clones on hybrid poplar productivity, photosynthesis and root development in northeastern Canadian plantations. *Forest Ecology and Management*, 327, 157–166. doi: 10.1016/j.foreco.2014.05.013
- Erskine, P. D., Lamb, D. & Bristow, M. (2006). Tree species diversity and ecosystem function: Can tropical multi-species plantations generate greater productivity?. *Forest Ecology and Management*, 233, 205–210. doi: 10.1016/j.foreco.2006.05.013.
- Ewel, J. J., Celis, G. & Schreeg, L. (2015). Steeply Increasing Growth Differential Between Mixture and Monocultures of Tropical Trees. *Biotropica*, 47, 162–171. doi: 10.1111/btp.12190
- Fischer, D. G., Wimp, G.M., Hersch-Green, E., Bangert, R.K., LeRoy, C.J., Bailey, J.K., Schweitzer, J.A., Dirks, C., Hart, S.C., Allan, G.J., & Whitman, T.G.

- (2016). Tree genetics strongly affect forest productivity, but intraspecific diversity-productivity relationships do not. *Functional Ecology*, 1–10. doi: 10.1111/1365-2435.12733
- Forrester, D. I. , Theiveyanathan, S., Collopy, J.J. & Marcar, N.E. (2010). Enhanced water use efficiency in a mixed *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii* plantation. *Forest Ecology and Management*, 259, 1761–1770. doi: 10.1016/j.foreco.2009.07.036
- Foster, G. S., Rousseau, R.J. & Nance, W.L. (1998). Eastern cottonwood clonal mixing study: Intergenotypic competition effects. *Forest Ecology and Management*, 112, 9–22. doi: 10.1016/S0378-1127(98)00302-8
- Gadow, K. V., Sánchez, S. O. y Álvarez, G. J. G. (2007). Estructura y Crecimiento del Bosque. Göttingen: Universidad de Göttingen. IUFRO World Series.
- Garnier, E., Navas, M.L. & Grigulis, K. (2016). Plant Functional Diversity. Oxford: Oxford University Press.
- Hahn, C. Z., Niklaus, P. A., Bruehlheide, H., Michalski, S. G., Shi, M., Yang, X., Zeng, X., Fischer, M. & Durka, W. (2017). Opposing intra vs. interspecific diversity effects on herbivory & growth in subtropical experimental tree assemblages. *Journal of Plant Ecology*, 10, 242–251. <https://doi.org/10.1111/j.1399-0012.2012.01641.x>
- Hooper, D. U., Chappin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, Symstad, A.J., Vandermeer, J. & Wardle, D.A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecology Monographs*, 75 (1), 3–35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>
- Hughes, A. R., Inouye, B. D., Johnson, M. T. J., Underwood, N., & Vellend, M. (2008). Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters*, 11 (6), 609–623. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01179.x>

- Hung, T. D., Herbohn, J. L., Lamb, D., & Nhan, H. D. (2011). Growth and production varies between pair-wise mixtures and monoculture plantations in North Viet Nam. *Forest Ecology Management*, 262 (3), 440–448. doi:10.1016/j.foreco.2011.04.010
- Huston, M. A. (1997). Hidden treatments in ecological experiments: Re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 110, 449–460.
- Jones, J. C., Myerscough, M. R., Graham, S., & Oldroyd, B. P. (2004). Honey Bee Nest Thermoregulation: Diversity Promotes Stability. *Science*, 305, 402–404. doi:10.1126/science.1096340
- Jucker, T., Bouriaud, O., Coomes, D. A., & Baltzer, J. (2015). Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests. *Functional Ecology*, 29, 1078–1086. doi:10.1111/1365-2435.12428
- Kelty, M. J. (2006). The role of species mixtures in plantation forestry. *Forest Ecology Management*, 233, 195–204. doi:10.1016/j.foreco.2006.05.011
- Laureysens, I., Bogaert, J., Blust, R., & Ceulemans, R. (2004). Biomass production of 17 poplar clones in a short-rotation coppice culture on a waste disposal site and its relation to soil characteristics. *Forest Ecology and Management*, 187, 295-309. doi:10.1016/j.foreco.2003.07.005
- Lojewski, N. R., Fischer, D. G., Bailey, J. K., Schweitzer, J. A., Whitham, T. G., & Hart, S. C. (2009). Genetic basis of aboveground productivity in two native *Populus* species and their hybrids. *Tree Physiology*, 29, 1133–1142. doi:10.1093/treephys/tpp046
- Loreau, M. & Hector, A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412, 72–6.
- Lorenz, K. & Lal R. (2010). Carbon sequestration in forest ecosystems. Springer dordrecht heidelberg London New York. Springer.

- Menalled, F. D., Kelty, M. & Ewel, J.J. (1998). Canopy development in tropical tree plantations: A comparison of species mixtures and monocultures. *Forest Ecology and Management*, 104, 249–263.
- Moreira, X., Abdala-Roberts, L., Rasmann, S., Castagneryol, B. & Monney, K.A. (2016). Plant diversity effects on insect herbivores and their natural enemies: Current thinking, recent findings, and future directions. *Current Opinion in Insect Science*, 14, 1–7. doi: 10.1016/j.cois.2015.10.003
- Nichols, J. D., Bristow, M. & Vanclay, J.K. (2006). Mixed-species plantations: Prospects and challenges. *Forest Ecology and Management*, 233, 383–390. doi: 10.1016/j.foreco.2006.07.018
- Paquette, A. & Messier, C. (2011). The effect of biodiversity on tree productivity: From temperate to boreal forests. *Global Ecology Biogeography*, 20, 170–180. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00592.x
- Perot, T. & Picard, N. (2012). Mixture enhances productivity in a two-species forest: Evidence from a modeling approach. *Ecology Research*, 27, 83–94. doi:- 10.1007/s11284-011-0873-9 M1
- Petit, B. & Montagnini, F. (2006). Growth in pure and mixed plantations of tree species used in reforesting rural areas of the humid region of Costa Rica, Central America. *Forest Ecology and Management*, 233, 338–343. doi:10.1016/j.foreco.2006.05.030
- Piotto, D. (2008). A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. *Forest Ecology and Management*, 255, 781–786. doi:10.1016/j.foreco.2007.09.065
- Potvin, C. & Gotelli, N. J. (2008). Biodiversity enhances individual performance but does not affect survivorship in tropical trees. *Ecology Letters*, 11, 217–223. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01148.x
- Pretzsch, H. (2014). Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-

- species stands compared with monocultures. *Forest Ecology and Management*, 327, 251–264. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2014.04.027>
- Pretzsch, H. & Schütze, C. (2005). Crown allometry and growing space efficiency of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed stands. *Plant Biology*, 7: 628–639. doi: 10.1055/s-2005-865965
- Pretzsch, H. & Schütze, G. (2009). Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: Evidence on stand level and explanation on individual tree level. *Plant Biology*, 128, 183–204. doi 10.1055/s-2005-865965
- Redondo-Brenes, A. & Montagnini, F. (2006). Growth, productivity, aboveground biomass, and carbon sequestration of pure and mixed native tree plantations in the Caribbean lowlands of Costa Rica. *Forest Ecology and Management*. 232, 168–178. doi:10.1016/j.foreco.2006.05.067
- Richards, A. E. & Schmidt, S. (2010). Complementary resource use by tree species in a rain forest tree plantation. *Ecological Applications*, 20, 1237–1254.
- Sala, O. E., Lauenroth, W. K., McNaughton, S. J., Rusch, G. & XinShi, Z. (1996). Biodiversity and ecosystem functioning in grasslands. En: Mooney, H.A., Cushman, J.H., Medina, E., Sala, O.E. & Schulze, E.D. (eds.) *Functional roles Biodiversity: a Global Perspective* pp. 129–149. John Wiley & Sons Ltd.
- Salisbury, C. L. & Potvin, C. 2015. Does Tree Species Composition Affect Productivity in a Tropical Planted Forest?. *Biotropica*, 47, 559–568. doi: 10.1111/btp.12252
- Schöb, C., Kerle, S., Karley, A. J., Morcillo, L., Pakeman, R. J., Newton, A. C., & Brooker, R. W. (2015). Intraspecific genetic diversity and composition modify

- species-level diversity-productivity relationships. *New Phytologist*, 205, 720–730. doi: 10.1111/nph.13043
- Smith, A. R., Lukac, M., Hood, R., Healey, J. R., Miglietta, F., & Godbold, D. L. (2013). Elevated CO₂ enrichment induces a differential biomass response in a mixed species temperate forest plantation. *New Phytologist*, 198, 156–168. doi.org/10.1111/nph.12136
- Smith, T. M. & Smith R.L. (2007). *Ecología sexta edición*. Madrid, PEARSON EDUCACIÓN.
- Tilman, D. Wedin, D., & Knops, J. (1996). Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379 (6567), 718–720. doi.org/10.1038/379718a0
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. (1997). The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science*, 277, 1300–1302. doi: 10.1126/science.277.5330.1300
- Tilman, D. Reich, P. B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., & Lehman, C. (2001). Diversity and Productivity in a Long-Term Grassland Experiment. *Science*, 294, 843–845. doi.org/10.1126/science.1060391
- Tilman, D., Forest, I., & Cowles, J. M. (2014). Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 45, 471–493. doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917
- Tobner, C. M., Paquette, A., Gravel, D., Reich, P. B., Williams, L. J., & Messier, C. (2016). Functional identity is the main driver of diversity effects in young tree communities. *Ecology Letter*, 19 (6), 638–647. doi.org/10.1111/ele.12600
- Toïgo, M., Vallet, P., Perot, T., Bontemps, J. D., Piedallu, C., & Courbaud, B. (2015). Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *Journal of Ecology*, 103(2), 502–512. doi.org/10.1111/1365-2745.12353

- Vandermeer, J. 1989. The ecology of intercropping. - Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Vellend, M. (2005). Species diversity and genetic diversity: parallel processes and correlated patterns. *The American Naturalist*, 166 (2), 199–215. doi.org/10.1086/431318
- Vellend, M., & Geber, M. A. (2005). Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecology Letters*, 8, 767–781. doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00775.x
- Verheyen, K., Bilodeau-Gauthier, S., Brulheide, H., Castagneyrol, B., Godbold, D., Haase, J., Hector, A., Jactel, H., Koricheva, J., Loreau, M., Mereu, S., Messier, C., Muys, B., Nolet, P., Paquette, A., Parker, J., Perring, M., Ponette, Q., Potvin, C., Reich, P., Smith, A., Weih, M. & Scherer-Lorenzen, M. (2016). Contributions of a global network of tree diversity experiments to sustainable forest plantations. *Ambio*, 45, 29–41, doi: 10.1007/s13280-015-0685-1
- Wei, X. & Jiang, M. (2012). Contrasting relationships between species diversity and genetic diversity in natural and disturbed forest tree communities. *New Phytologist*, 193, 779–786. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03957.x
- Zeng, X., Durka, W., & Fischer, M. (2017). Species-specific effects of genetic diversity and species diversity of experimental communities on early tree performance. *Journal of Plant Ecology*, 10 (1): 252-258, doi:10.1093/jpe/rtw108

V Artículo¹

Efecto de la diversidad intra- e inter-específica en especies arbóreas tropicales sobre crecimiento y biomasa aérea en una plantación forestal

Maybeth Mendoza-Espinosa, Luis Abdala-Roberts y Victor Parra-Tabla.

M. Mendoza (maybeth.me@gmail.com), V. Parra-Tabla y L. Abdala-Roberts, Departamento de Ecología Tropical, Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Autónoma de Yucatán, Carretera Mérida-Xmatkuil Km 15.5, C.P. 97100, Mérida, Yucatán, México.

Resumen

La teoría sobre las relaciones diversidad-productividad predice que, a mayor diversidad, ya sea de especies o genotípica, mayor será el crecimiento vegetal y por ende la productividad primaria. Para demostrar esta predicción y comparar la magnitud del rendimiento del efecto, se hizo una medición de las variables de crecimiento y se estimó la biomasa aérea en especies arbóreas en una plantación de 4.2 años de edad. La plantación cuenta con 74 parcelas de 21 x 21 m cada una, con seis especies arbóreas: *Ceiba pentandra*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Piscidia piscipula*, *Tabebuia rosea*, *Swietenia macrophylla* y *Cordia dodecandra*, establecidos en monocultivos y policultivos para observar el efecto de la diversidad de especies. Por otro lado, *S. macrophylla* con 32 parcelas divididas en familias maternas con una (mono-genotípico) y cuatro (poli-genotípico) para evaluar el efecto de la diversidad genotípica. Se midió el diámetro, altura, además de estimar el área basal y la biomasa aérea. Se encontró un efecto positivo de diversidad de especies sobre diámetro, área basal y biomasa (incrementos de 11%, 41%, y 41%, en el policultivo con respecto al monocultivo), pero no sobre la altura. El rendimiento de las variables se puede explicar por el efecto selección positiva,

¹ Nota: El texto fue elaborado acorde con las normas editoriales de la revista Oikos Journal.

mediado por las especies dominantes (*C. pentandra* y *E. cyclocarpum*) que fueron significativamente más altos en policultivo. Las demás especies no tuvieron una diferencia significativa en monocultivos y policultivos. En cuanto a los efectos de diversidad genotípica en *S. macrophylla*, no se encontró un efecto del tratamiento sobre ninguna de las variables de crecimiento y biomasa aérea entre mono-genotípico y poli-genotípico. Estos resultados demuestran efectos positivos a una edad temprana en la diversidad inter-específica, mediado por un efecto de selección positiva de las especies dominantes, mientras que los efectos de diversidad intra-específica parecen ser de poca importancia durante esta etapa de desarrollo del sistema.

Summary

The theory of diversity-productivity relations predicts that the greater the diversity of species or genotype, the greater the plant growth and thus the primary productivity. To demonstrate this prediction and to compare the magnitude of the yield of the effect, measurements of the growth variables were made and the aerial biomass was estimated in tree species in a plantation of 4.2 years of age. The plantation has 74 plots of 21 x 21 m each, with six tree species: *Ceiba pentandra*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Piscidia piscipula*, *Tabebuia rosea*, *Swietenia macrophylla* and *Cordia dodecandra*, established in monoculture and polyculture to observe the effect of diversity of species. On the other hand, *S. macrophylla* with 32 plots divided into maternal families with one (mono-genotypic) and four (poly-genotypic) to evaluate the effect of genotypic diversity. The diameter, height, in addition to estimating the basal area and aerial biomass were measured. A positive effect of species diversity on diameter, basal area and biomass (11%, 41%, and 41% increments in polyculture with respect to monoculture) was found, but not on height. The yield of the variables can be explained by the positive selection effect, mediated by the dominant species (*C. pentandra* and *E. cyclocarpum*) that were significantly higher in polyculture. The other species did not have a significant difference in monocultures and polycultures. As for the effects of genotypic

diversity on *S. macrophylla*, no treatment effect was found on any of the growth and aerial biomass variables between mono-genotype and poly-genotype. These results demonstrate positive effects at an early age on inter-specific diversity, mediated by a positive selection effect of dominant species, while intra-specific diversity effects appear to be of little importance during this stage of system development.

Introducción

La biodiversidad, tanto intra- como inter-específica, es una característica clave de las comunidades que controla el funcionamiento de los ecosistemas (Tilman 1996, Hooper et al. 2005, Hughes et al. 2008, Bailey et al. 2009), incrementa la diversidad de fauna (Moreira et al. 2016), aumenta la resistencia a la herbivoría (Jactel y Brockerhoff 2007, Moreira et al. 2016) y estrés abiótico (Hughes y Stachowicz 2004, Hooper et al. 2005). En particular, estudios realizados durante las últimas dos décadas, principalmente en sistemas templados con comunidades herbáceas, han demostrado que una mayor diversidad de especies (i.e. riqueza de especies) o diversidad genotípica (riqueza de genotipos) resulta en una mayor productividad primaria (Tilman et al. 1996, Hooper et al. 2005).

El efecto positivo de la diversidad vegetal sobre el crecimiento y productividad primaria se atribuye a dos procesos. Uno de estos, denominado efecto de complementariedad, está dado por mecanismos que favorecen la partición de nicho (Loreau y Hector 2001, Tilman et al. 2001) y facilitación entre especies (Vandermeer 1989) o genotipos de una especie focal (estudio concentrado en una especie). Otros autores sugieren que el efecto de diversidad se debe principalmente al efecto de selección o muestreo ("sampling effect") donde la probabilidad de incluir especies dominantes (de alta productividad) es mayor conforme incrementa el número de especies o genotipos que termina dominando en policultivos o mezclas (Huston 1997, Loreau y Hector 2001).

Actualmente, existen dos aspectos de estudios de diversidad vegetal que representan importantes limitantes y sesgos en este campo de investigación. En primer lugar, tenemos que la mayor parte de los estudios se ha realizado en regiones templadas y en comunidades herbáceas (Sala et al. 1996, Tilman et al. 1996, Loreau y Hector 2001). En comparación, existen muchos menos estudios en comunidades arbóreas (Verheyen et al. 2016), particularmente en regiones tropicales, a pesar de que una gran parte de los ecosistemas terrestres están dominados por comunidades arbóreas (Carnus et al. 2006). En segundo lugar, muy pocos estudios han evaluado de forma simultánea y comparado los efectos de la diversidad intra- vs inter-específica (Cook-Patton et al. 2011, Schöb et al. 2015), y esta situación es particularmente notoria en especies arbóreas (Hahn et al. 2017, Zeng et al. 2017). Esto representa una limitante importante, dado que ambos tipos de diversidad frecuentemente co-varían en la naturaleza (Vellend y Geber 2005) y por tanto pueden tener efectos concurrentes sobre la función de los ecosistemas. Como resultado, existe una imperante necesidad de realizar evaluaciones sobre los efectos de diversidad tanto intra- como inter-específica, así como sus mecanismos en comunidades arbóreas tropicales tanto en sistemas naturales como manejados (Erksine et al. 2006, Ewel et al. 2015). El producto de estas investigaciones permitirá el uso de la biodiversidad con fines de mejorar las estrategias de conservación, restauración, y manejo de sistemas forestales y comunidades arbóreas. En el caso de sistemas bajo manejo como las plantaciones forestales será de vital importancia ya que con esta información se podrán desarrollar plantaciones más productivas, más resistentes a perturbaciones y plagas, así como más amigables con el entorno natural y favorables para la conservación de la biodiversidad de la fauna y flora (Gadow et al. 2007).

El presente trabajo se llevó a cabo en una plantación forestal experimental en el sureste de México (Yucatán), la cual incluye seis especies arbóreas nativas a la Península de Yucatán, sembradas en parcelas con una superficie de 5.4 ha. El sistema cuenta con parcelas de monocultivos (una especie) y policultivos (mezclas

de especies), y para una especie en particular se establecieron monocultivos de una sola familia materna (mono-genotípico) y monocultivos de mezclas de diversas familias maternas (poli-genotípico). A la edad de cuatro años se realizó un censo dasométrico para evaluar efectos de diversidad intra- e inter-específica de las especies, así como los mecanismos (complementariedad y selección) subyacentes a dichos efectos. Bajo este contexto, el presente estudio aporta información relevante sobre los efectos tempranos de diversidad intra-e inter-específica en plantaciones forestales tropicales, la importancia relativa de diferentes fuentes de diversidad y sus mecanismos ecológicos, en áreas de desarrollar estrategias de diseño y manejo de plantaciones forestales que consideren la diversidad como elemento clave.

Materiales y métodos

Especies de estudio

En el presente estudio, se incluyen seis especies arbóreas en la plantación experimental, las cuales se distribuyen en zonas tropicales en México incluyendo la Península de Yucatán (Pennigton y Sarukhán 2005), específicamente: Ceiba (*Ceiba pentandra* (L) Gaertn.) (Malvaceae), Pich (*Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb.) (Fabaceae), Jabín (*Piscidia piscipula* (L.) Sarg.) (Fabaceae), Maculis (*Tabebuia rosea* (Bertol.) DC.) (Bignoniaceae), Caoba (*Swietenia macrophylla* G. King) (Meliaceae) y Ciricote (*Cordia dodecandra* A. DC.) (Boraginaceae). De estas, *C. pentandra* y *E. cyclocarpum* son de rápido crecimiento, heliófitas, y alcanzan hasta 40 m de altura, diámetro de 3 m, y copas redondeadas (Parraguirre-Lezema 1993, Wadsworth 2000, Louman et al. 2001, Cordero y Boshier 2003, Pennigton y Sarukhán 2005). *Piscidia piscipula* presenta una tasa de crecimiento intermedio, es heliofita (Meerow et al. 2003) y alcanza una altura de hasta 20 m, diámetro de hasta 50 cm, además de presentar una copa densa (Pennigton y Sarukhán 2005). Por último, *S. macrophylla*, *T. rosea*, y *C. dodecandra* presentan tasas de lento crecimiento (Patiño et al. 1993, Louman et al. 2001, Cordero y Boshier 2003, Kunert et al. 2012). La caoba puede alcanzar

hasta 70 m de altura y un diámetro de 3.5 m, con copa abierta y redondeada, el maculis crece hasta 25 m de alto, 70 cm de diámetro y presenta una copa estratificada, mientras que la tercera crece hasta 30 m de alto y 70 cm de diámetro y presenta una copa redondeada o piramidal muy densa (Pennigton y Sarukhán 2005). Todas las especies tienen un uso para la explotación forestal, pero destaca *S. macrophylla* y *T. rosea* por la calidad de la madera (Pennigton y Sarukhán 2005). Asimismo, todas las especies co-existen en bosques tropicales secos y húmedos de la Península de Yucatán en menor o mayor medida.

Colecta de semillas

Las semillas fueron colectadas de enero a marzo del 2011, a partir de árboles adultos en cada especie localizados en la parte sur de Quintana Roo (México). Las colectas se realizaron de manera directa con el uso de una garrocha. Para cada especie se muestrearon seis árboles parentales, donde las semillas de un mismo parental o árbol representan una mezcla de hermanos completos y medios hermanos, los cuales se denominarán de aquí en adelante “familia materna” (FM). La distancia mínima y máxima entre árboles parentales de cada especie fue de 0.5 y 50 km respectivamente, excepto para *S. macrophylla* que fue de 3 a 50 km, lo cual representa una escala espacial apropiada para detectar diferenciación genética entre poblaciones para esta especie (Loveless et al. 2003) y por tanto evaluar efectos de diversidad genotípica. Las semillas se germinaron en agosto del 2011 en el sitio experimental INIFAP en Mochocha, Yucatán (México) (21°6'40" N, 89°26'35" W).

Sitio de estudio

El área de estudio está 60 km aprox. al sur de Mérida, en el Sitio Experimental Uxmal del INIFAP, municipio de Muna, Yucatán (Figura S1), con coordenadas 20°24'43.55" N y 89°45'12.28" O. El sitio tiene una precipitación anual de 1,157 mm y una temperatura media anual de 25.4 °C (SMN 2010). La topografía del área es plana, carece de pendientes, y el suelo es una mezcla de cambisoles y vertisoles (Bautista et al. 2007). Este sistema experimental forma parte de TreeDivNet que es una red global de experimentos de diversidad arbórea (<http://www.treedivnet.ugent.be/index.html>).

Establecimiento del sistema y diseño experimental

El sitio de estudio se estableció en diciembre de 2011, y la plantación contaba con una edad de 51 meses (4.2 años) al momento en que se realizó el muestreo del presente trabajo. Previo a la siembra, el suelo del sitio se preparó con una rastra y tres meses después de la siembra se aplicó fertilizantes una sola vez. Durante los primeros dos años (2012 y 2013), se aplicó riego por goteo tres veces por semana de enero a junio, además del herbicida dos veces por año para el control de malezas. La presencia de condiciones físicas similares (e.g. ausencia de pendiente), la aplicación de riego, y el manejo consistente de malezas permitió establecer condiciones relativamente homogéneas en todas las parcelas, con lo cual se logró una minimización del efecto de variables no controladas y una evaluación más robusta del efecto de diversidad (Tobner et al. 2016, Vallet y Perot 2016). El sitio actualmente está rodeado de vegetación secundaria y cultivos. El área sembrada cubre una superficie de 5.4 ha, y el experimento está conformado por 74 parcelas de 21 x 21 metros cada una, y callejones de 6 metros entre parcelas: cada parcela cuenta con 64 árboles (marco de siembra real de 3 x 3 m) para un total aproximado 4,736 árboles al inicio del experimento. Durante los últimos cuatro años, la mortalidad ha sido muy baja (menor al 8%) por lo que no se repusieron plantas.

Las parcelas están clasificadas como monocultivos de una especie (N = 42, dos parcelas de monocultivo por especie, excepto *S. macrophylla* con 32 parcelas; ver adelante) y policultivos (N = 32) compuestos por mezclas de 4 de las 6 especies, sembradas en proporciones iguales (Fig. S2). En el caso particular de *S. macrophylla*, se establecieron 32 parcelas de monocultivo con el fin de evaluar el efecto de diversidad genotípica en esta sola especie, 12 parcelas de monocultivos son de una FM (i.e. dos parcelas por FM) y 20 monocultivos compuestos por mezclas de cuatro (de seis posibles) FM (Figura S2). Con base en esto, *S. macrophylla* además de estar presente en 32 monocultivos también se encuentra en 27 parcelas de policultivo, en total está presente en 59 (de las 74) parcelas de la plantación, distribuidas de la siguiente forma: 12 parcelas de monocultivo con una FM (mono-genotípico), 20 monocultivos con mezclas de cuatro FM sembradas en la misma proporción (parcelas de poli-genotípico), 12 parcelas de policultivo que contienen plantas de caoba provenientes de una FM, y 15 parcelas de policultivo que contienen plantas provenientes de cuatro (de las seis posibles) FM sembradas en proporciones iguales. Por lo tanto, la diversidad genotípica en caoba se encuentra cruzada con la diversidad de especies creando un diseño factorial de 2x2 para estas dos diversidades (Fig. S2).

Mediciones de crecimiento

En febrero y marzo del 2016, se realizó un censo dasométrico único de todos los árboles de la plantación, el cual involucró la medición del diámetro normal o diámetro a la altura del pecho (D, en cm) y la altura total (H, en m). La medición del D fue a 1.3 m de altura sobre el nivel del suelo, y se realizó con una cinta diamétrica y forcímulas (en este segundo caso tomando dos medidas perpendiculares para luego obtener un promedio) para todos los árboles con un diámetro ≥ 2.5 cm. Se miden aquellos árboles bifurcados a 1.3 m sobre el suelo, siempre y cuando no se encuentren protuberancias, cuando ocurre este último se mide 30 cm. por arriba del 1.3 m (West 2009). Todos los árboles fueron marcados con pintura de aceite en formando un anillo con el fin de incrementar la precisión

de la medición en este censo y censos subsecuentes. A partir de las mediciones de diámetro, se estimó el área basal (AB) mediante la fórmula: $AB = \frac{\pi}{4(D)^2}$, donde (D) es el diámetro normal y $\pi = 3.1416$. Dicho cálculo se realizó para todas las ramas medidas, y se usó la suma de las ramas para promediar los individuos por parcela que se usaría para el análisis estadísticos (Pretzsch y Schütze 2009).

Por último, se muestreo la altura total (H) predominante (i.e. de la rama más gruesa y/o fuste principal del árbol) y altura de las ramas secundarias se usó una pistola Haga y un clinómetro Suunto. Con la H predominante y la de las ramas secundarias se corrió un modelo de diámetro-altura según la condición de cultivo (valores de R^2 iguales o mayores a 0.97 para todas las especies), el resultado del modelo se usó para predecir las alturas restantes esto, por tipo de cultivo (Montero et al. 2007).

Estimación de biomasa área

Se utilizó el modelo alométrico pantropical de Chave et al. (2014) (Cuadro 1) para estimar la biomasa aérea (B), debido a que la generación de modelos de biomasa mediante un método destructivo o semi destructivo no era una opción viable. El modelo de Chave et al. (2014) integra el diámetro, altura y densidad, las cuales representan variables predictivas que en conjunto disminuyen la incertidumbre en la estimación de la biomasa (Feldpausch et al. 2012, Chave et al. 2014). Los valores de diámetro (D) y altura (H) utilizados en el modelo son aquellos obtenidos a partir de las mediciones en el presente trabajo. Dado que la densidad específica de la madera (ρ) varía por especie, así como entre sitios o regiones (Muller-Landau 2004), se tomó el valor promedio de densidad por especie a partir de una base de datos globales (Zanne et al. 2009). En el caso particular de *P. piscipula*, se utilizaron fuentes adicionales para estimar la densidad de madera promedio (Zanne et al. 2009, Roig-Juñent et al. 2012). También cabe notar que a pesar de que el modelo de Chave et al. (2014) contempla valores de diámetro ≥ 5 cm, en este estudio se incluyeron valores a partir de ≥ 2.5 cm debido a que la relación

diámetro-biomasa tuvo un comportamiento normal a partir de 2.5 cm de diámetro. Por lo tanto, se asume que no existió un sesgo o error en la estimación de diámetros menores a 5 cm. En el caso de individuos bifurcados (i.e. con múltiples mediciones de D), se realizó la estimación para cada rama o tronco y para los análisis estadísticos se utilizó la sumatoria de estos valores para el individuo.

Tabla 1. Ecuación alométrica para la biomasa aérea estimada (B) en función de su diámetro normal (D), altura total (H), y densidad de madera (ρ).

Modelo	Rango de diámetro	Ecuación	Autor
Modelo pantropical	5 a 212 cm	$B = 0.0673 \times (\rho D^2 H)^{0.976}$	Chave et al. 2014

Análisis estadísticos

A nivel de parcela

Se corrieron modelos lineales generales usando el procedimiento PROC GLM del paquete estadístico SAS (ver. 9.4) evaluando el efecto de diversidad de especies (fijo, dos niveles: monocultivo y policultivo) sobre las variables D, H, AB y B. De igual forma, se evaluó el efecto de diversidad genotípica en caoba sobre las mismas cuatro variables. En todos los casos, se utilizó el promedio del individuo por parcela, excluyendo los árboles localizados en el perímetro de cada parcela, con el fin de minimizar efectos de borde. Debido a que los valores residuales mostraron una distribución normal en todos los casos, los datos no fueron transformados.

Los análisis de diversidad de especies se basaron en tamaños de muestra $N=12$ para monocultivos (dos parcelas por especie) y $N=32$ para policultivos (N total = 44). En el caso de monocultivo de caoba, se realizó una examinación previa de los valores promedio por parcela de monocultivo para esta especie ($N = 32$) a partir de la cual se seleccionaron dos monocultivos que estuvieran en el centro de la distribución de valores para cada variable de respuesta. En el caso de los análisis de diversidad genotípica, los tamaños de muestra fueron $N = 12$ para monocultivos *S. macrophylla* de una FM, y $N = 20$ para monocultivos de cuatro FM, con un total de 32 parcelas.

Análisis a nivel de individuo

Además del análisis a nivel de parcela, se corrieron modelos lineales mixtos a nivel de árbol usando PROC MIXED (SAS, 9.4) con el fin de evaluar la variación entre especies o entre FM (en el caso de *S. macrophylla*), en la respuesta al tratamiento de diversidad de especies y genotípica, respectivamente. Los modelos de diversidad inter-específica incluyeron los efectos de diversidad de especies (fijo, dos niveles), especie (fijo, seis niveles), y la interacción diversidad de especies por especie como efecto aleatorio. De igual forma, los modelos de diversidad intra-específica incluyeron los efectos de diversidad genotípica (fijo, dos niveles: mono-genotípico y poli-genotípico), FM (fijo, seis niveles), y la interacción diversidad por FM en todos estos modelos, se incluyeron como efectos aleatorios la parcela (como bloque para controlar heterogeneidad espacial) y la interacción parcela por diversidad, esta interacción se incluyó con el fin de tomar la parcela como unidad de replicación para evaluar el efecto de diversidad. Los residuales mostraron una distribución normal en todos los casos, por lo que los datos no fueron transformados.

Mecanismos de efecto de diversidad

En el caso de AB y B, se utilizó el modelo de partición aditiva del efecto de biodiversidad propuesto por (Loreau y Hector 2001) para cuantificar el efecto neto de la diversidad (ΔY), resultado de la suma de los efectos de complementariedad y selección. Donde ΔY es la diferencia del rendimiento observado en policultivo (mezcla de FM para diversidad genotípica) y el rendimiento esperado con base en el monocultivo (o una FM), que se pondera y convierte en valores relativos con base en la siguiente ecuación:

$$\Delta Y = N \overline{\Delta RY} \bar{M} + N \text{cov}(\Delta RY, M)$$

El efecto de complementariedad está representado por la expresión: $N \overline{\Delta RY} \bar{M}$, mientras que el efecto de selección está representado por la expresión:

$N \text{ cov}(\Delta RY, M)$. La ecuación de complementariedad ($N \overline{\Delta RY} \overline{M}$) se obtiene a partir del cálculo de ΔRY , el cual es la diferencia de rendimiento relativo observado (RYO) y el rendimiento relativo esperado (RYE) para cada especie; los valores de ΔRY para cada especie (o FM) en una parcela se promedian para obtener un valor de $\overline{\Delta RY}$ por policultivo (o mezcla de FM). El rendimiento relativo esperado (RYE) es la proporción del total de plantas representado por cada especie o la FM en cada parcela. Por otro lado, el efecto de selección se cuantifica con la expresión $N \text{ cov}(\Delta RY, M)$, donde ΔRY_i es la desviación del rendimiento relativo de la especie o FM i de la mezcla, calculado como la diferencia de entre el RYO y RYE. El RYO de una especie (o FM) es la relación de su rendimiento en policultivo (o poli-genotípico) y su rendimiento en monocultivo (o mono-genotípico). El rendimiento relativo esperado es la proporción en la que las especies o genotipos están plantadas. Por lo tanto, la complementariedad es proporcional al promedio de ΔRY de las especies (o FM), mientras que la selección es proporcional a la covarianza de ΔRY y el rendimiento de una especie (o FM) en monocultivo (o mono-genotípico). En ambos casos, se reportan las medias y desviación estándar del efecto complementariedad y selección para cada variable de respuesta y para cada tipo de diversidad.

Un efecto de selección positivo se produce cuando las especies (o FM) altamente productivos en monocultivo crecen más (dominan) en policultivo (o poli-genotípico), mientras que un efecto de selección negativo indica que especies (o FM) con baja productividad o de bajo crecimiento en monocultivo (o mono-genotípico) crecen más (dominan) en policultivo (o poli-genotípico). Por otro lado, un efecto positivo de complementariedad se produce cuando el conjunto o subconjuntos de especies (o FM) son más productivas en policultivo (o poli-genotípico) que en monocultivo (o mono-genotípico), producto de la partición de nicho o facilitación, mientras que un efecto de complementariedad negativo resulta de una interferencia o competencia física o química entre especies (o FM) en policultivos (o poli-genotípico).

Resultados

Efectos de diversidad de especies arbóreas

Los resultados de los análisis a nivel de parcela indicaron efectos significativos de la diversidad de especies sobre el D ($F_{1, 42} = 6.64$, $P = 0.014$), el AB ($F_{1, 42} = 5.84$, $P = 0.020$), y la B ($F_{1, 42} = 7.58$, $P=0.009$), pero no sobre la H ($F_{1, 42} = 1.93$, $P = 0.172$). Para las primeras tres variables, los policultivos mostraron un valor promedio 11, 42 y 41% mayor, respectivamente con relación a los monocultivos (Fig. 1).

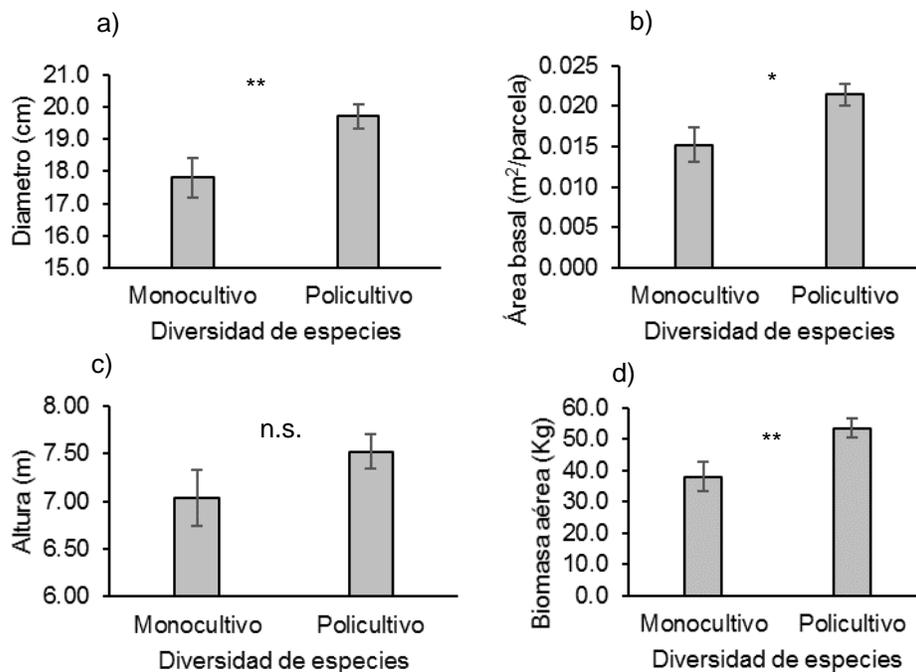


Figura 1. a) Diámetro normal (cm), b) área basal (m²), c) altura promedio (m) y d) Biomasa aérea (Kg.) a nivel de parcela para monocultivo (una especie) y policultivo (cuatro especies de seis posibles) en la parcela forestal experimental. Se presentan las medias y el error estándar de la media. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, n.s.= no significativo.

Los cálculos de biodiversidad mediante el método de partición aditiva de Loreau y Hector (2001) mostraron efectos positivos de selección y complementariedad sobre AB (Fig. 2a). Sin embargo, el valor promedio de

selección fue mayor que el de complementariedad y la desviación estándar del efecto de selección no se trasladó con cero mientras que sí lo hizo la del efecto de complementariedad. Esto sugiere que los efectos de selección fueron más consistentes y ecológicamente determinantes que los de complementariedad. En cuanto a la B, la magnitud del efecto de complementariedad fue ligeramente mayor que el de selección, pero la desviación estándar del efecto de selección no se trasladó con cero mientras que la del efecto de complementariedad sí lo hizo, lo que sugiere de nuevo que los efectos de selección fueron más consistentes.

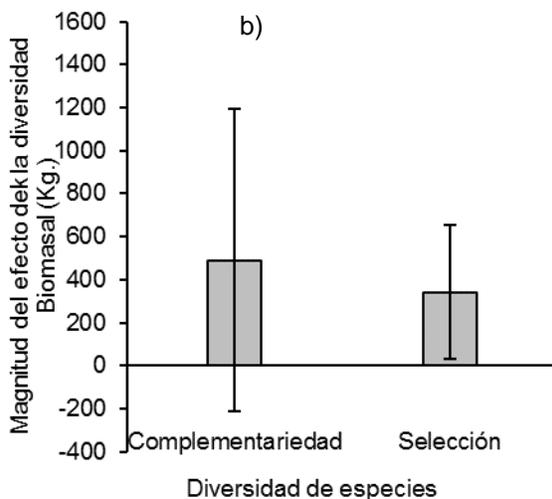
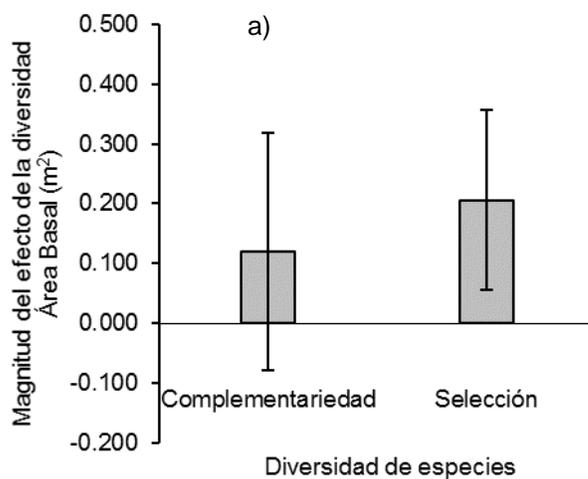
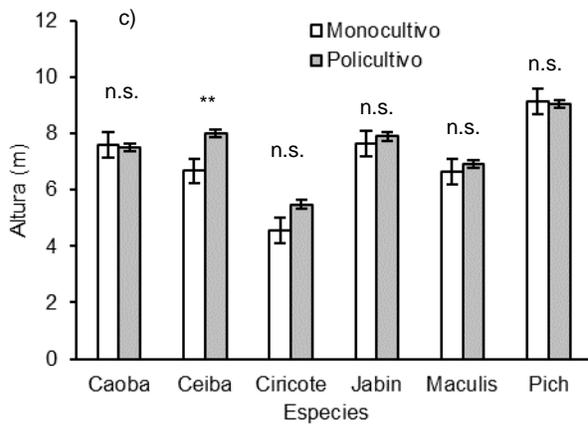
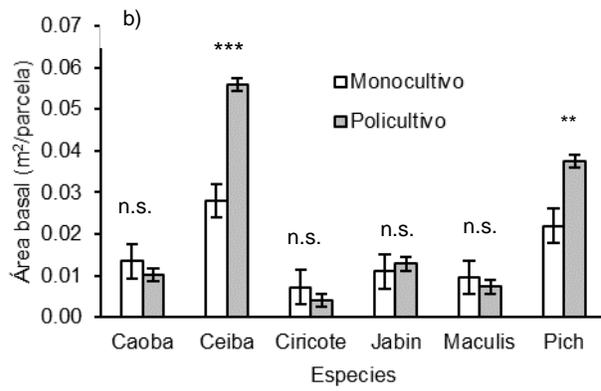
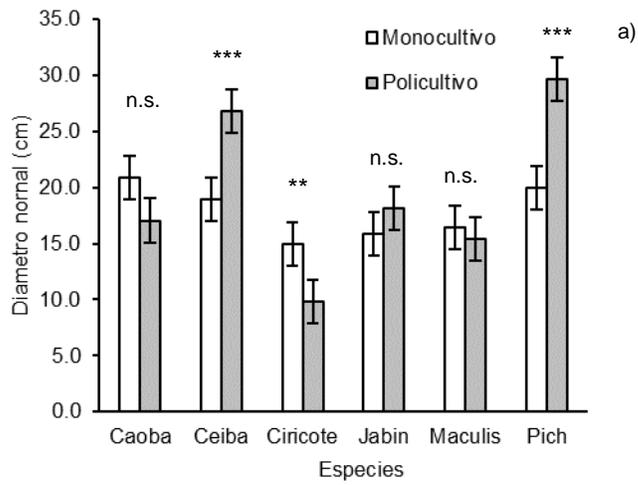


Figura 2. Estimación de los efectos de complementariedad y selección para diversidad de especies utilizando (a) el área basal y (b) biomasa aérea con base en el método de partición aditiva de Loreau y Hector (2001). Se presentan la media y la desviación estándar en ambos casos.

Los resultados del análisis a nivel árbol fueron similares, mostrando efectos positivos (i.e. media policultivo > media monocultivo) y significativos de la diversidad de especies sobre la H, AB y B, pero no para el diámetro, que se observó un efecto marginal (Tabla 2). Además, se observó variación entre especies en la respuesta al tratamiento de diversidad (i.e. interacción significativa de especie por diversidad; Tabla 2), donde *C. pentandra* y *E. cyclocarpum* presentaron incrementos sustanciales en D (42% y 49%, respectivamente), H (20% para *C. pentandra*), AB (99 y 70%, respectivamente), y B (140 y 70%, respectivamente) en policultivo respecto a monocultivo, que indica que la identidad de la especie fue parte clave del crecimiento y ganancia de biomasa en los policultivos, mientras que las demás especies no mostraron diferencias o incluso en un caso (diámetro en *C. dodecandra*) tendieron a ser afectadas negativamente por la diversidad (Fig. 3).

Tabla 2. Resultados de los modelos lineales mixtos evaluando el efecto de diversidad de especies sobre el diámetro (cm), área basal (m²), altura (m), y biomasa (kg) usando datos a de nivel árbol.

Fuente de variación (Nivel árbol)	Diámetro (D)			Altura (H)			Área basal (AB)			Biomasa (Kg)		
	gl.	F	P	gl.	F	P	gl.	F	P	gl.	F	P
Diversidad de especies (DE)	1, 37	3.17	0.0834	1, 37	4.14	0.0491	1, 37	9.77	0.0034	1, 37	8.24	0.0068
Especie (E)	5,1448	20.59	<.0001	5-1449	34.28	<.0001	5,1448	44.79	<.0001	5, 1447	22.6 7	<.0001
DE*E	5,1448	9.11	<.0001	5-1449	1.53	0.1766	5,1448	8.92	<.0001	5, 1447	6.64	<.0001



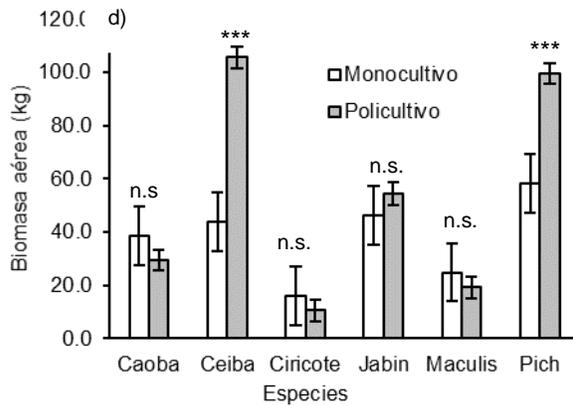


Figura 3. a) Diámetro normal (cm), b) área basal (m²), c) altura (m) y d) biomasa aérea (kg) con base en valores a nivel árbol para monocultivo (una especie) y policultivo (cuatro especies de seis posibles). Se presentan las medias y el error estándar de la media para todos los casos. *P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001, n.s.= no significativo.

Efectos de diversidad genotípica en *S. macrophylla*

Los resultados a nivel de parcela mostraron que no existió un efecto de diversidad genotípica sobre el D ($F_{1,30} = 0.020$, $P = 0.877$), H ($F_{1,30} = 0.20$, $P = 0.656$), o AB ($F_{1,30} = 0.370$, $P = 0.550$), ni B ($F_{1,30} = 0.720$, $P = 0.551$) (Fig. 4). Tanto para AB como B, se observaron efectos de complementariedad positivos de mayor magnitud que los de selección, y éste último tendió a ser ligeramente negativo en promedio. Sin embargo, en ambos casos se presentó una amplia variación e inconsistencia en los valores y las desviaciones estándar se traslaparon con cero, sugiriendo que ninguno de los dos efectos fue importante o dominó sobre el otro (Fig. 5).

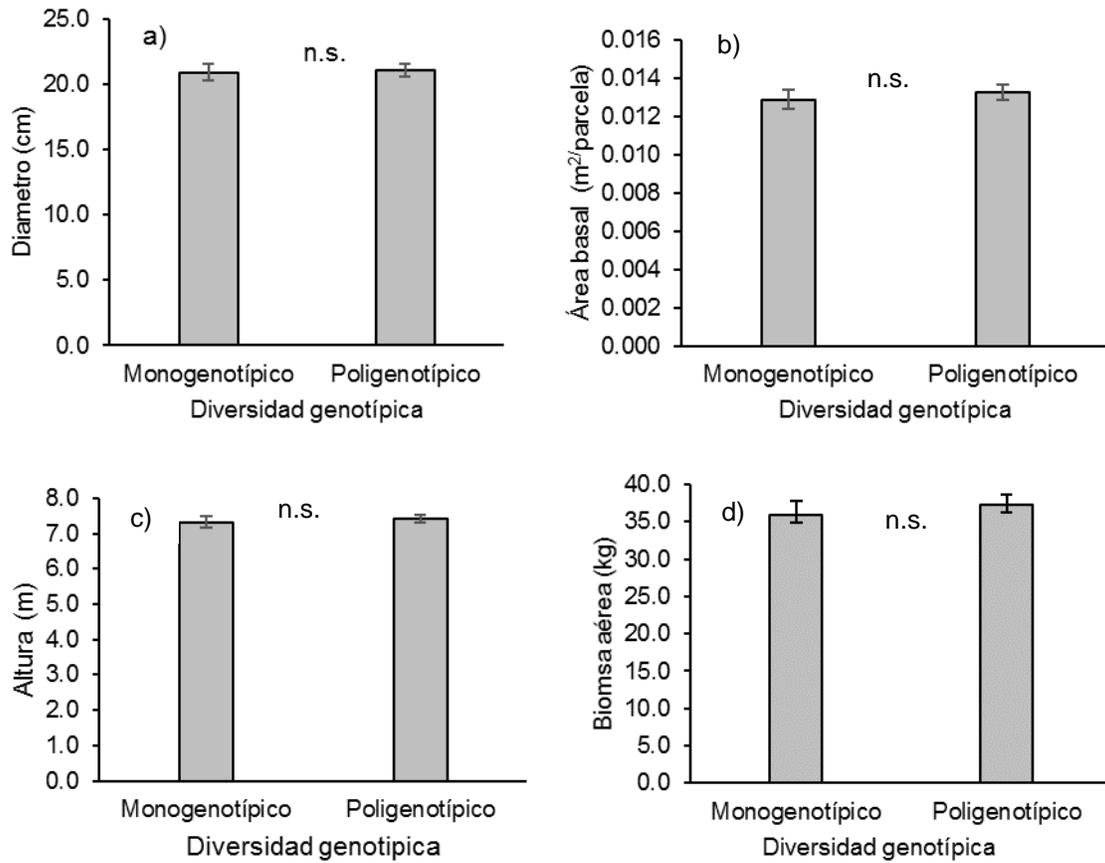


Figura 4. a) Diámetro normal (cm), b) área basal (m²), c) altura (m) y d) biomasa aérea (kg) a nivel de parcela para parcelas mono-genotípicos (un FM de caoba) y poli-genotípicos (mezclas de cuatro FM de seis posibles) en la parcela forestal experimental. Los valores representan la media y el error estándar de la media en todos los casos. *P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001, n.s.= no significativo.

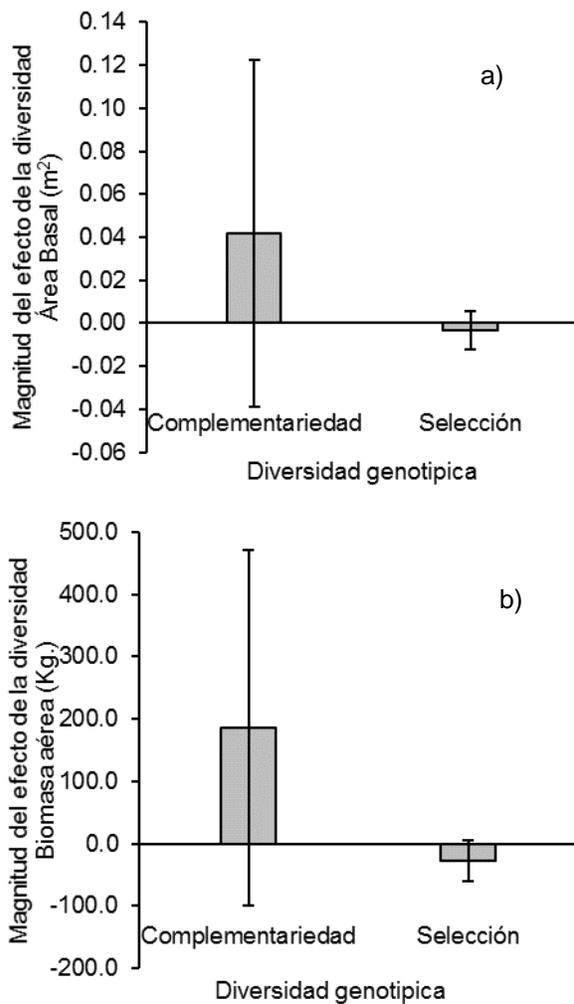
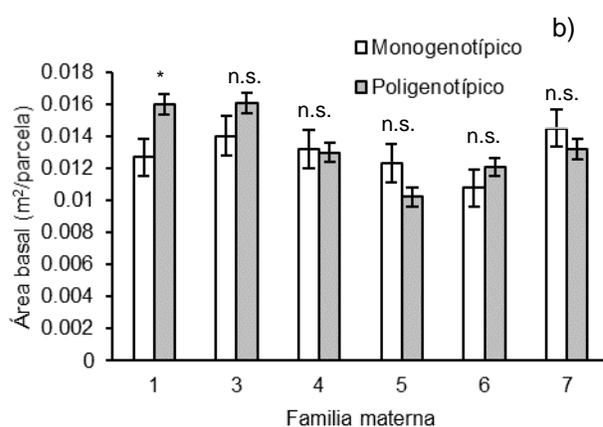
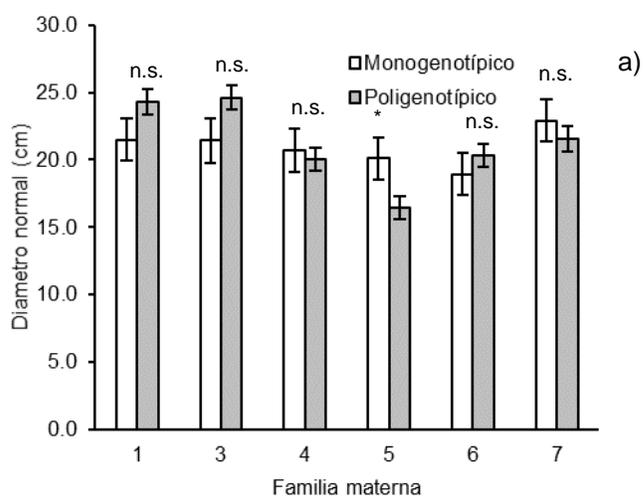


Figura 5. Estimación de los efectos de complementariedad y selección para diversidad genotípica en caoba usando (a) el área basal y (b) biomasa con base en el método de partición aditiva de Loreau y Hector (2001). Se presentan la media y la desviación estándar en ambos casos.

Los resultados a nivel de árbol de igual forma indicaron que la diversidad genotípica no tuvo un efecto sobre ninguna de las variables de respuesta (Tabla 3). En adición, para una de las variables (AB) se observó una interacción significativa de FM por diversidad en un caso (Tabla 3), aunque en términos generales la respuesta de la mayoría de las FM a la diversidad fue consistentemente neutra para todas las variables medidas (Fig. 6).

Tabla 3. Resultados de los modelos lineales generales evaluando el efecto de diversidad genotípica (*Swietenia macrophylla*) sobre el diámetro (cm), área basal (m²), y altura (m) utilizando datos a nivel de árbol.

Fuente de variación (Nivel árbol)	Diámetro			Altura			Área basal			Biomasa		
	gl.	F	P	gl.	F	P	gl.	F	P	gl.	F	P
Diversidad genética (DG)	1, 1003	0.13	0.722	1, 1003	0.3	0.584	1, 1003	0.71	0.399	1, 1003	0.72	0.397
Familia de Materna (FM)	5, 1003	4.69	0.0003	5, 1003	2.12	0.061	5, 1003	5.83	<0.0001	5, 1003	5.39	<0.0001
DG*Pr	5, 1003	2.17	0.055	5, 1003	0.96	0.440	5, 1003	2.56	0.026	5, 1003	2.2	0.053



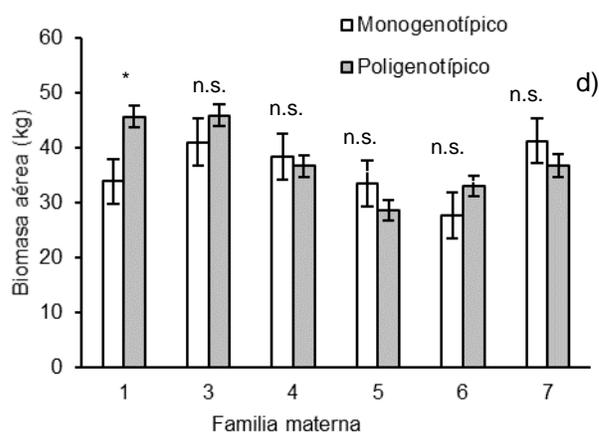
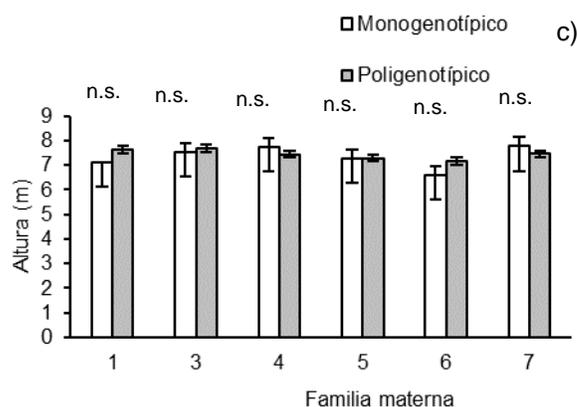


Figura 6. a) Diámetro normal (cm), b) área basal (m²), c) altura (m) y d) biomasa aérea (kg) a nivel árbol para mono-genotípico (una FM) y poli-genotípico (mezclas de cuatro de seis FM). Los valores representan las medias y el error estándar de la media para todos los casos. *P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001, n.s = no significativo.

Discusión

En este trabajo se observaron efectos positivos de la diversidad de especies arbóreas sobre el crecimiento, donde los policultivos presentaron un mayor valor promedio de diámetro, área basal, y biomasa aérea que los monocultivos. Dichos resultados se atribuyen principalmente a efectos de selección positiva, ya que especies altamente productivas en monocultivo dominaron en policultivo y la

mayor frecuencia de ocurrencia de dichas especies en policultivo resultó en un mayor valor promedio en policultivo que en monocultivo. Los análisis a nivel de especie apoyaron esta interpretación, ya que *C. pentandra* y *E. cyclocarpum*, las especies de mayor crecimiento en monocultivo, mostraron fuertes respuestas positivas al tratamiento de diversidad. Por otro lado, no se observó un efecto de la diversidad genotípica sobre ninguna de las variables de crecimiento ni biomasa aérea en *S. macrophylla*. En conjunto, dichos resultados sugieren que durante esta fase temprana de desarrollo del sistema forestal existe una marcada asimetría en los efectos de diversidad intra- e inter-específica sobre la productividad, donde solo la diversidad inter-específica tuvo efectos significativos y dicha influencia estuvo regida principalmente por efectos de selección.

Efecto de la diversidad de especies

Encontramos un efecto significativo (positivo) de la diversidad de especies sobre el crecimiento y biomasa promedio por parcela, lo cual coincide con estudios previos sobre el efecto de la diversidad de especies arbóreas (e.g. Petit y Montagnini 2006, Zhang et al. 2012, Hahn et al. 2017). No obstante, nuestros análisis sugieren que dicho efecto se debió predominantemente al mecanismo de selección positiva mediado por especies dominantes, específicamente *C. pentandra* y *E. cyclocarpum*, que concuerdan con lo reportado por otros estudios realizados a edades tempranas en el desarrollo de plantaciones experimentales (Tobner et al. 2016, Hahn et al. 2017, Zeng et al. 2017). Estas dos especies dominantes mostraron incrementos en diámetro, área basal y biomasa de 42 y 49%, 99 y 70%, y 140 y 70%, respectivamente en condiciones de policultivo respecto a monocultivo, mientras que las otras especies no mostraron diferencias significativas entre niveles de diversidad. En contraste, los valores promedio de complementariedad fueron de magnitud similar a los de selección, pero más inconsistentes. Esto concuerda con estudios previos que han demostrado que los efectos de complementariedad son débiles inicialmente pero suelen fortalecerse y

ser más consistentes en etapas posteriores (Cardinale et al. 2011), particularmente en comunidades arbóreas que son de más lento desarrollo (Potvin y Gotelli 2008, Tobner et al. 2016).

La variabilidad entre las especies en el efecto de diversidad se puede explicar por las diferencias en características de crecimiento, fisionomía (i.e. copa y raíz) (Tobner et al. 2016), e historia de vida de las especies, donde *C. pentandra* y *E. cyclocarpum* son especies altamente demandantes de luz, de crecimiento rápido y alta asignación de biomasa (Parraguirre-Lezema 1993, Wadsworth 2000, Louman et al. 2001, Cordero y Boshier 2003), en comparación a *S. macrophylla* y *P. piscipula* que también son demandantes de luz, pero de crecimiento menos acelerado (i.e. un crecimiento intermedio respecto a las especies bajo estudio) (Patiño et al. 1993, Louman et al. 2001, Meerow et al. 2003), y por último *T. rosea* y *C. dodecandra* que son especies de crecimiento más lento y menor asignación a biomasa (Cordero y Boshier 2003, Kunert et al. 2012). En este sentido, *C. pentandra* y *E. cyclocarpum* podrían considerarse competidores superiores en comparación a las otras especies, y por tanto para estas especies se asume que la competencia inter-específica en policultivo fue más débil que la intra-específica en sus monocultivos respectivos, lo cual favoreció su crecimiento en policultivo (Kunert et al. 2012, Tobner et al. 2016). En contraste, parece ser que para las otras especies la magnitud relativa de competencia intra- e inter-específica fue similar en monocultivo y policultivo, respectivamente y por tanto no presentaron diferencias entre niveles de diversidad. También cabe notar que no se observó un efecto de diversidad sobre la altura y este resultado fue consistente para la mayoría de las especies (excepto *C. pentandra*). Con base en resultados de estudios previos, esperábamos que una mayor competencia por luz en policultivo resultara en una mayor elongación de tallo y por tanto una mayor altura, sobre todo en las especies de crecimiento intermedio (Forrester 2014, Vallet y Perot 2016). Sin embargo, este no fue el caso, posiblemente debido a que algunas de las especies más productivas presentan un fuerte crecimiento lateral (así como alta incidencia de ramificación (Jucker et al. 2015, Zeng et al. 2017). Estas

condiciones pueden provocar que la altura no mantenga una relación cercana con la producción de biomasa (Kunert et al. 2012, Jucker et al. 2015, Vallet y Perot 2016),

Si bien la teoría predice que los efectos de complementariedad se fortalecen con el tiempo, no podemos descartar la posibilidad de que dichos efectos continúen siendo débiles en etapas más avanzadas debido a la composición particular de especies arbóreas utilizadas en el experimento y la marcada asimetría competitiva entre las mismas. El resultado de dicha asimetría podría inhibir los efectos de interacciones positivas y segregación de nicho y provocar que los efectos de selección se mantengan (Jucker et al. 2015, Vallet y Perot 2016). Aunque nuestro diseño experimental no permite evaluar de forma robusta los efectos de composición de especies (debido a que no contamos con la replicación necesaria de cada combinación particular de especies en policultivo), este es un factor importante a considerar (Salisbury y Potvin 2015). Estudios previos han mostrado que los efectos de composición de especies pueden ser igual o más importantes que los de diversidad (Ewel et al. 2015, Salisbury y Potvin 2015), lo cual resalta la importancia de los criterios de elección de especies en plantaciones forestales mixtas, además de fijar el fin de la plantación a establecer (e.g. conservación, restauración o aprovechamiento). Combinaciones particulares de especies tienen el potencial de producir resultados diferentes, con lo cual será clave hacer una elección que maximice las interacciones positivas entre especies y favorezca la complementariedad, y por tanto una mayor productividad de todas (o la mayoría) de las especies bajo estudio, no solo de una especie o subgrupo de especies dominantes.

Efecto de la diversidad genotípica

Si bien efectos de la diversidad genotípica en plantas han sido ampliamente estudiados en comunidades herbáceas (Hughes et al. 2008, Crutsinger 2016), existen pocos estudios que hayan evaluado dichos efectos en especies arbóreas (Schöb et al. 2015, Fischer et al. 2016). Aunque algunos de estos trabajos

sugieren que los efectos de diversidad intra-específica pueden ser igual de importantes que los efectos de diversidad de especies (Crutsinger et al. 2006, Crawford y Rudgers 2013, Schob et al. 2015), encontramos que la diversidad genotípica en *S. macrophylla* no tuvo efectos significativos sobre ninguna de las variables de crecimiento o biomasa aérea. Este resultado podría considerarse inesperado debido a que en esta especie existe variación fenotípica significativa (Tabla 2) entre familias maternas en atributos asociados a crecimiento y defensas (Moreira et al. 2014), las cuales podrían representar un ingrediente clave para generar efectos de diversidad intra-específica ya que dicha variación es la que media las interacciones entre las familias maternas que favorecen incrementos en la productividad (Crawford y Rudgers 2013). En este sentido, estudios recientes con especies arbóreas (Fischer et al. 2016) y arbustivas (Abdala-Roberts et al. en revisión) han mostrado que, si bien puede haber una magnitud de variación fenotípica considerable entre genotipos, dicha variación no es un buen predictor de los efectos de diversidad genotípica. Esta discordancia se puede deber a interacciones negativas entre genotipos en mezclas de múltiples de las familias maternas difíciles de predecir con base en el desempeño de las familias maternas en monocultivo. También es importante considerar que la temprana edad de la plantación pudo haber limitado la detección de efectos de diversidad genotípica, particularmente en comunidades arbóreas de lento desarrollo. Esto podría ser particularmente importante considerando que la magnitud de variación intra es menor a la inter y esto condiciona los efectos de diversidad genotípica a emerger en etapas más avanzadas en sistemas arbóreos.

El análisis de los mecanismos de efectos de diversidad genotípica mostró que el efecto de complementariedad fue positivo y de mayor magnitud que el de selección que tendió a mostrar valores ligeramente negativos. No obstante, en ambos casos se observó una amplia variación en los valores de los dos efectos, sugiriendo que ninguno de los dos mecanismos tuvo un efecto consistente. Esto coincide con un estudio previo por Fischer et al. (2016) quienes no encontraron un efecto de diversidad genotípica en clones de *Populus fremontii* y a su vez

reportaron efectos débiles de complementariedad. Estos resultados y los nuestros sugieren que la diferenciación del nicho entre familias maternas no fue lo suficientemente grande. Por tanto, en su conjunto los resultados de diversidad intra- e inter-específica para *S. macrophylla* indican que ninguna de las dos fuentes de diversidad tuvo efectos sobre el crecimiento de esta especie, recalcando de nuevo la falta del efecto de diversidad por la edad temprana la cual no ha permitido las interacciones positivas en las parcelas.

Referencias

- Abdala-Roberts, L. et al. Traits underlying community consequences of plant intra-specific diversity. En revisión.
- Bailey, J. K. et al. 2009. From genes to ecosystems: a synthesis of the effects of plant genetic factors across levels of organization. - *Philos. T. R. Soc. B.* 364: 1607–1616.
- Bautista, F. et al. 2007. Los suelos del estado de Yucatán. - In: Sánchez-Monedero, M. and Cabañas, D. (eds.), *Importancia del binomio suelo-materia orgánica en el desarrollo sostenible*. Agencia española de cooperación internacional y el centro de edafología y biología aplicada de la segura de Murcia España, pp. 11-42.
- Cardinale, B. J. et al. 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. - *Am. J. Bot.* 98: 572–592.
- Carnus, J.-M., et al. 2006. Planted forests and biodiversity. - *Journal of Forestry.* 104: 65–77.
- Chave, J. et al. 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. - *Global Change Biol.* 20: 3177–3190.
- Cook-Patton, S. C. et al. 2011. A direct comparison of the consequences of plant genotypic and species diversity on communities and ecosystem function. - *Ecology* 92: 915–923.
- Cordero, J. and Boshier, D. H. 2003. *Arboles de Centroamerica un manual para extensionistas*. - CATIE.
- Crawford, K. M. and Rudgers, J. A. 2013. Genetic diversity within a dominant plant outweighs plant species diversity in structuring an arthropod community. - *Ecology* 94: 1025–1035.
- Crutsinger, G. M. 2006. Plant genotypic diversity predicts community structure and

- governs an ecosystem process. - *Science* 313: 966–968.
- Crutsinger, G. M. 2016. A community genetics perspective: opportunities for the coming decade. - *New Phytol.* 210: 65–70.
- Erskine, P. D. et al. 2006. Tree species diversity and ecosystem function: Can tropical multi-species plantations generate greater productivity? - *Forest Ecol. Manag.* 233: 205–210.
- Ewel, J. J. et al. 2015. Steeply increasing growth differential between mixture and monocultures of tropical trees. - *Biotropica* 47: 162–171.
- Feldpausch, T. R. et al. 2012. Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. - *Biogeosciences* 9: 3381–3403.
- Fischer, D. G. et al. 2016. Tree genetics strongly affect forest productivity, but intraspecific diversity-productivity relationships do not. - *Funct. Ecol.*: 1–10.
- Forrester, D. I. 2014. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. - *Forest Ecol. Manag.* 312: 282–292.
- Gadow, K. V., Sánchez, S. O. y Álvarez, G. J. G. (2007). *Estructura y Crecimiento del Bosque*. Göttingen: Universidad de Göttingen. - IUFRO World Series.
- Hahn, C. Z. et al. 2017. Opposing intra vs. interspecific diversity effects on herbivory and growth in subtropical experimental tree assemblages. - *J. Plant Ecol.* 10: 242–251.
- Hooper, D. U. et al. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. - *Ecol. Monogr.* 75: 3–35.
- Hughes, A. R. et al. 2008. Ecological consequences of genetic diversity. - *Ecol. Lett.* 11: 609–623.
- Hughes, A. R. and Stachowicz, J. J. 2004. Genetic diversity enhances the resistance a seagrass ecosystem to disturbance.- *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101:

8998-9002.

- Huston, M. A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. - *Oecologia* 110: 449–460.
- Jactel, H. and Brockerhoff, E.G. 2007. Tree diversity reduce herbivory by forest insects. - *Ecol. Lett.* 10: 835-848.
- Jucker, T. et al. 2015. Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests. - *Funct. Ecol.* 29: 1078–1086.
- Kunert, N. et al. 2012. Tree diversity enhances tree transpiration in a Panamanian forest plantation. - *J. Appl. Ecol.* 49: 135–144.
- Loreau, M. and Hector, a 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. - *Nature* 412: 72–6.
- Louman, B. et al. 2001. Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en America Central.- CATIE.
- Loveless, M. D. and Guillison, R. E. 2003. Genetic variation in natural mahogany populations in Bolivia.- In: Lugo, a.E., Figueroa C., J. C. and Alayón, M. (eds), Big- Leaf Mahogany. Springer pp. 9–28.
- Meerow, A. W. et al. 2003. Native trees for south Florida - Universidad de Florida.
- Montero, M. et al. 2007. *Hyeronima alchorneoides* ecología y silvicultura en Costa Rica. -CATIE.
- Moreira, X. et al. 2014. Posite effects of plant genotypic and species diversity on anti-herbivore defenses in a tropical tree species. *Plos one* 9:1-10.
- Moreira, X. et al. 2016. Plant diversity effects on insect herbivores and their natural enemies: current thinking, recent findings, and future directions. - *Curr. Opin. Insect Sci.* 14: 1–7.
- Muller-Landau, H. C. 2004. Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. - *Biotropica* 36: 20–32.

- Patiño, V. et al. 1993. Melina *Gmelina arborea* Roxb - Producción de planta, establecimiento y manejo de plantaciones. - INIFAP.
- Parraguirre-Lezema, C. 1993. Métodos de enriquecimiento de las selvas en Quintana Roo. - Revista de ciencias forestales en México 18: 65–79.
- Pennigton, T. D. and Sarukhán, J. 2005. Árboles tropicales de México. - Fondo de cultura económica.
- Petit, B. and Montagnini, F. 2006. Growth in pure and mixed plantations of tree species used in reforesting rural areas of the humid region of Costa Rica, Central America. - Forest Ecol. Manag. 233: 338–343.
- Potvin, C. and Gotelli, N. J. 2008. Biodiversity enhances individual performance but does not affect survivorship in tropical trees. - Ecol. Lett. 11: 217–223.
- Pretzsch, H. and Schütze, G. 2009. Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: Evidence on stand level and explanation on individual tree level. - Eur. J. For. Res. 128: 183–204.
- Roig-Juñent, F. et al. 2012. Anatomía de maderas en comunidades rurales de Yucatán. - INIFAP.
- Sala, O. E. et al. 1996. Biodiversity and ecosystem functioning in grasslands.- In: Mooner, H.A., Cushman, J.H., Medina, O.E. Sala, O.E. and Schulze, E.D. (eds.), Functional roles of biodiversity: a global perspective. Scope, pp. 129-149.
- Salisbury, C. L. and Potvin, C. 2015. Does tree species composition affect productivity in a tropical planted forest? - Biotropica 47: 559–568.
- Schöb, C. et al. 2015. Intraspecific genetic diversity and composition modify species-level diversity-productivity relationships. - New Phytol. 205: 720–730.
- SMN. 2010. Normales meteorológicas. Estación 31005 C.I.A.P.Y. -Servicio

meteorológico nacional.

- Tilman, D. et al. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. - *Nature* 379: 718–720.
- Tilman, D. et al. 2001. Diversity and Productivity in a Long-Term Grassland Experiment. - *Science* 294: 843–845.
- Tobner, C. M. et al. 2016. Functional identity is the main driver of diversity effects in young tree communities. - *Ecol. Lett.* 19: 638–647.
- Vallet, P. and Perot, T. 2016. Tree diversity effect on dominant height in temperate forest. - *Forest Ecol. Manag.* 381: 106–114.
- Vandermeer, J. 1989. The ecology of intercropping. - Cambridge Univ. Press., Cambridge, U.K.
- Vellend, M. and Geber, M. A. 2005. Connections between species diversity and genetic diversity. - *Ecol. Lett.* 8: 767–781.
- Verheyen, K. et al. 2016. Contributions of a global network of tree diversity experiments to sustainable forest plantations. - *Ambio* 45: 29–41.
- Wadsworth, F. H. 2000. Producción forestal para américa tropical. - USDA.
- West, P. 2009. Trees and forest measurement. -Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Zanne, A.E. et al. 2009. Global wood density database.
- Zhang, Y. et al. 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: A global meta-analysis. - *J. Ecol.* 100: 742–749.
- Zeng, X. et al. 2017. Species-specific effects of genetic diversity and species diversity of experimental communities on early tree performance. – *J. Plant Ecol.* 10: 252-258.

VI Conclusiones generales

1.- En este trabajo se observó que a pesar de que la plantación a una de edad temprana (4.2 años), se tuvo un efecto de diversidad de especies sobre el crecimiento. En general se sugiere que a esta edad el mecanismo de selección positiva por las especies dominantes fue el que prevaleció.

2.- Se observa un desequilibrio entre la productividad de las diversas especies, donde las especies dominantes en monocultivos (*C. pentandra* y *E. cyclocarpum*) mostraron respuestas positivas y significativas al tratamiento de diversidad, mientras que las especies restantes la productividad fue similar en monocultivo, así como en policultivo.

3.- Respecto al efecto de la diversidad genotípica (i.e. diversidad intra-específica) en el crecimiento de *Swietenia macrophylla*, a pesar de haber diferencias fenotípicas (e.g. defensas) no se observó ningún efecto significativo de la diversidad. Dado que no hubo efecto de diversidad de especies de *S. macrophylla*, se concluye que ninguna de los dos niveles de diversidad presenta efectos ecológicos detectables a una edad temprana.

4.- Con el resultado del efecto de diversidad inter-específica sobre el crecimiento en las especies arbóreas, muestro que la identidad de la especie es crucial para el diseño futuras plantaciones.

VII Anexos

Figura S1. Área de estudio plantación forestal de Muna.

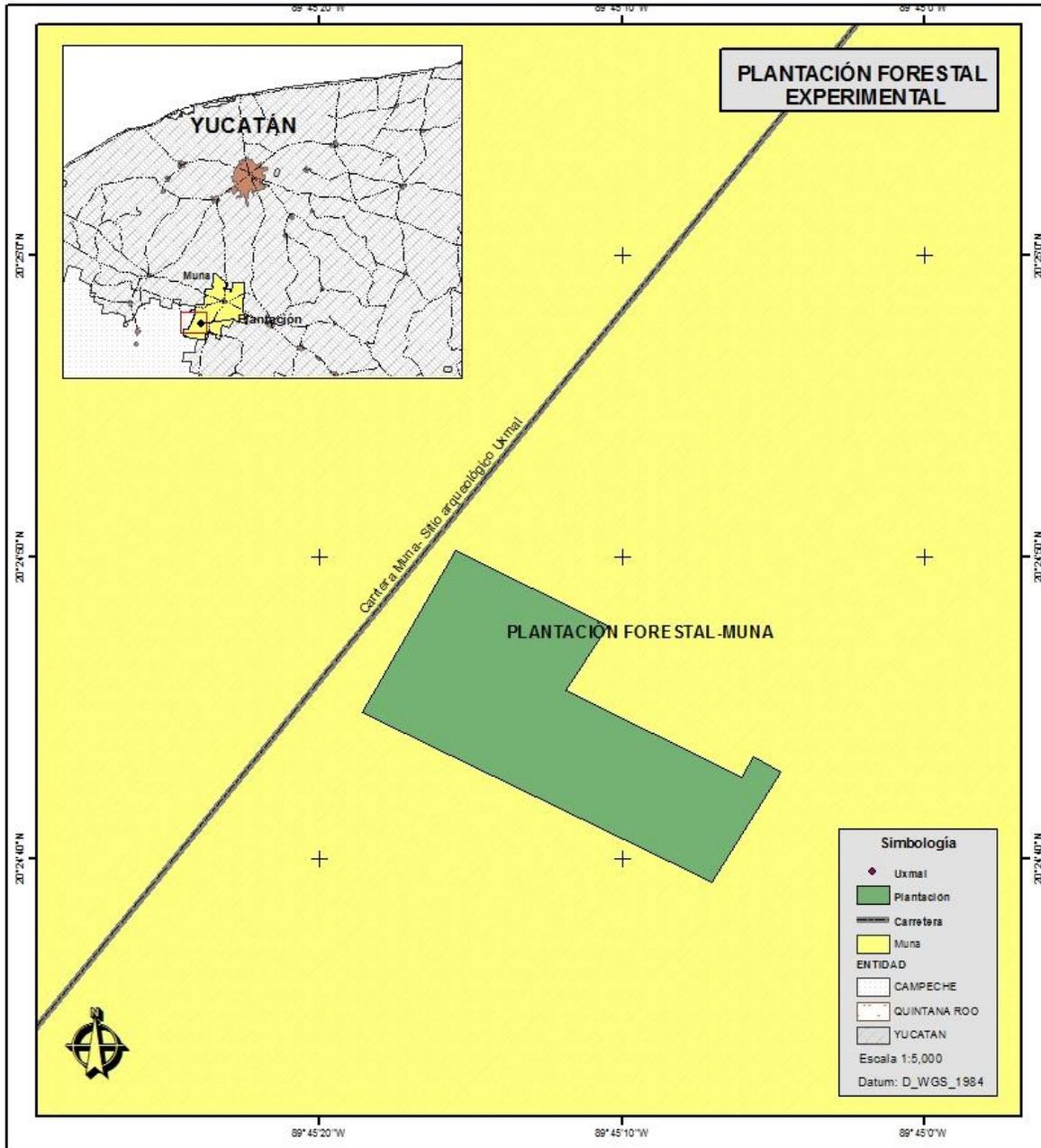


Figura S2.- Croquis del diseño experimental de la plantación.

