

Relaciones entre riqueza de plantas vasculares y tipos funcionales: Modelos riqueza-área y especies-tipos funcionales Relationships between vascular plant and functional types richness: area-richness and species-functional types richness models

Fernando Paz-Pellat¹ , Alma Velázquez-Rodríguez⁴ ,
Cristóbal Sánchez-Sánchez² y Martín A. Bolaños-González^{3†}

¹ GRENASER. Chiconautla No. 8. Colonia Lomas de Cristo. 56225 Texcoco, Estado de México, México.

² Posgrado en Ciencias Forestales, ³ Posgrado en Hidrociencias. Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. Carretera México-Texcoco km 36.5, Montecillo. 56264 Texcoco, Estado de México, México.

[†] Autor para correspondencia: (martinb72@gmail.com)

⁴ Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México. Carretera Toluca-Ixtlahuaca km 15.5, Piedras Blancas. 50200 Toluca de Lerdo, Estado de México, México.

Editor de Sección: Dr. Pedro Antonio Núñez Ramos

RESUMEN

La relación riqueza de especies – área es considerada una de leyes generales en ecología. A través de la riqueza de tipos funcionales se amplía el alcance de la riqueza de especies hacia enfoques de evaluación de la redundancia funcional de la vegetación en plantas vasculares. El objetivo de la investigación fue desarrollar y evaluar de un modelo de la relación riqueza-área y riqueza-especies y tipos funcionales. Para la relación riqueza-área en la literatura abundan los modelos empíricos, donde sobresalen el potencial y el logarítmico. Estos modelos, además de un modelo polinómico de segundo orden, pueden ser utilizados para definir la relación riqueza de especies (S) y de tipos funcionales (S_g). Un modelo propuesto por los autores se basa en la cinética de orden n , en el cual el modelo logarítmico y el potencial son casos particulares. En el análisis de los ajustes estadísticos de los modelos considerados, se utilizó una base de datos de la relación riqueza de especies y de tipos funcionales con relación al área de muestreo (A). Los resultados de la aplicación de regresiones no lineales muestran que el modelo de cinética de orden n resultó ser el modelo con mejor ajuste experimental, aunque los modelos potencial y logarítmico se consideran viables.

Palabras clave: ajustes estadísticos, de cinética de orden n , de polinomio de segundo grado, logarítmico, modelo potencial.



SUMMARY

The species richness-area relationship is considered one of the general laws in ecology. Through the richness of functional types, the scope of species richness is extended toward approaches to assess the functional redundancy of vegetation in vascular plants. The objective of the research was to develop and evaluate a model of the relationship richness-area and richness-species and functional types. For the richness-area relationship, many empirical models have been proposed in the literature, where the potential and the logarithmic stand out. These models, in addition to a second-order polynomial model, can be used to define the species (S) and functional types (S_g) richness relationship. The authors proposed model is based on the kinetics of order n , where the logarithmic and potential models are particular cases. To analyze the statistical adjustments of the considered models, a database of the related species richness and functional types richness was used in relation to

Cita recomendada:

Paz-Pellat, F., Velázquez-Rodríguez, A., Sánchez-Sánchez, C., & Bolaños-González, M. A. (2023). Relaciones entre riqueza de plantas vasculares y tipos funcionales: Modelos riqueza-área y especies-tipos funcionales. *Terra Latinoamericana*, 41, 1-15. e1614. <https://doi.org/10.28940/terra.v41i0.1614>

Recibido: 10 de junio de 2022.
Aceptado: 18 de marzo de 2023.
Artículo. Volumen 41.
Julio de 2023.

the sampling area (A). The results of the application of non-linear regressions show that the kinetic model of order n has the best statistical adjustment, although the potential and logarithmic models are considered viable.

Index words: *statistical fits, n-order kinetic, second degree polynomial, logarithmic, power model.*

INTRODUCCIÓN

En los sistemas forestales, la biodiversidad de plantas se ha relacionado con la productividad de estos ecosistemas en forma positiva (Liang *et al.*, 2016), por lo que es importante la caracterización con métricas de biodiversidad asociadas. La riqueza (número) de especies es una de las métricas más ampliamente usadas para evaluar la diversidad en bosques y otras comunidades vegetales (NRC, 2000; Newton y Kapos, 2002), particularmente con relación a diferentes usos del suelo, al desarrollar índices de biodiversidad en función de un estado de referencia (vegetación sucesionalmente madura) para analizar los cambios (NRC, 2000; Croezen, Bergsma, Clemens, Sevensteen y Tulleners, 2011). La evaluación indirecta de especies es la base para evaluar la diversidad de otros grupos biológicos (Lindenmayer y Likens, 2011), particularmente con base a conocimiento de relaciones ecológicas.

El uso de las plantas vasculares para el desarrollo de métricas de diversidad vegetal se utiliza ampliamente por su facilidad de medición, dado que representa la mayor parte de la biomasa forestal, además de generar múltiples hábitats para definir relaciones ecológicas con diversos grupos biológicos (Santi *et al.*, 2010; Gao, Nielsen y Hedblom, 2015).

Ante cambios ambientales, la riqueza de especies no influye directamente en las respuestas de la vegetación, contrario a los grupos o tipos funcionales (Phillips, Gentry, Hail, Sawyer y Vazquez, 1994; Tilman, Knops, Wedin y Reich, 2002), los cuales son conjuntos de individuos con ciertas características morfológicas, fisiológicas y adaptativas comunes, que brindan una respuesta específica al ambiente, independientemente de su afinidad taxonómica (Díaz y Cabido, 2001). Los tipos funcionales de plantas plantean una respuesta relativamente similar al ambiente (Shugart, 1996; Díaz y Cabido, 2001). La correlación entre las métricas de diversidad funcional con la riqueza de especies no siempre está establecida (Díaz y Cabido, 2001; Hooper *et al.*, 2005).

Entre los múltiples enfoques utilizados para caracterizar tipos funcionales de los atributos de las plantas vasculares, el sistema de clasificación de Gillison es útil (Gillison, 1981, 2002 y 2006; Gillison y Carpenter, 1997), ya que es sencillo y práctico. Los atributos de la estructura fotosintética (tamaño e inclinación de las hojas, clorotipo y tipo de hoja) y de la estructura vascular de soporte (forma de vida y tipo de raíz) está considerada en este sistema. Así, la riqueza de tipos funcionales (Sg) de plantas vasculares plantea la evaluación de la redundancia funcional en la vegetación. Con relación a otros tipos de diversidad, la relación S/Sg está asociada a la riqueza de especies de termitas, aves y escarabajos (Gillison, Jones, Susilo y Bignell, 2003; Gillison y Liswanti, 2004; Gillison *et al.*, 2013).

El área de muestreo define la riqueza de especies (Rosenzweig, 1995), por lo que es necesario definir la relación funcional entre el área de muestreo (A) y la riqueza de especies (S). Para el caso de la riqueza de tipos funcionales (Sg), la relación Sg-A esta bien establecida (Gillison, 2002), en forma similar a la relación S-A. De las contadas relaciones ecológicas generales, la relación riqueza de especies y área de muestreo es una de las pocas con amplio soporte empírico (Lawton, 1999; Lomolino, 2000).

La búsqueda de modelos de la relación S-A ha sido analizada previamente (Tjørve, Matthews y Whittaker, 2021a), por lo que en la literatura hay diferentes relaciones matemáticas para la relación riqueza-área (Scheiner, 2003; Tjørve, 2003, 2009 y 2011; Dengler, 2009; Williams, Lamont y Henstridge, 2009), aunque no existe

un modelo universalmente aceptable de los treinta modelos propuestos (Tjørve y Tjørve, 2021b). El modelo potencial de Arrhenius (1921, 1923a) y el logarítmico de Gleason (1922, 1925) son de los más comunes en su uso, lo que ha generado controversia con relación a su calidad (Gleason, 1922; Arrhenius, 1923b). No obstante, en las evaluaciones empíricas, el modelo potencial ha presentado mejores resultados en los ajustes (Williams *et al.*, 2009; Dengler, 2009; Tjørve, 2009).

En este trabajo se evalúan dos enfoques de modelación de las relaciones S-A y Sg-A, una de tipo empírico y otra en función de cinéticas de orden n , para el desarrollo de un modelo genérico que tiene como caso particular los modelos potencial y logarítmico. Los modelos presentados se utilizan para analizar la relación S-Sg asociada a las relaciones S-A y Sg-A. Lo anterior permite el uso de modelos simplificados en las aplicaciones, además de unificar el uso de modelos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Base de Datos de Riqueza-Área

Para analizar las parametrizaciones de los modelos S-A y Sg-A se utilizaron las mediciones en transectos de diferentes usos del suelo (Gillison, 2002, 2004 y 2006), los cuales consisten de ocho parcelas de muestreo contiguas de 5 m × 5 m, con un área total de 200 m². Los 30 transectos considerados en la base de datos riqueza-área están mostrados en el Cuadro 1, generado a partir de publicaciones de datos en la literatura.

Tipos Funcionales de la Clasificación de Gillison

Gillison (2002, 2006) desarrollo una taxonomía de tipos funcionales. Los atributos funcionales evaluados constan de 36 caracteres, denominados elementos funcionales (Cuadro 2), por lo que las especies y morfoespecies con la misma combinación de elementos funcionales definen un tipo funcional (Gillison, 2002 y 2006).

Modelos Empíricos de la Relación riqueza - Área

La relación S-A es dependiente del tipo de esquema de muestreo utilizados, entre los que se incluye el anidado, contiguo, no contiguo, islas, entre otros (Scheiner, 2003); por lo cual los resultados dependen del método de muestreo utilizado, por lo que se pueden obtener patrones diferentes, que son producto del método o artificios (Drakare, Lennon y Hillebrand, 2006; Dengler, 2008; Palmer, McGlinn y Fridley, 2008). De la discusión previa, los análisis presentados están fundamentados en muestreos anidados para establecer modelos de la relación S-A de los transectos considerados.

Entre los principales modelos de la relación S-A se encuentra el modelo potencial (Arrhenius, 1921 y 1923a):

$$S = cA^z \quad (1)$$

$$Sg = c_g A^{z_g} \quad (2)$$

Otro modelo es el logarítmico (Gleason, 1922 y 1925):

$$S = c + z \ln(A) \quad (3)$$

$$Sg = c_g + z_g \ln(A) \quad (4)$$

Cuadro 1. Características de la base de datos de riqueza-especies de la literatura mundial.
Table 1. Characteristics of the species-richness database in global literature.

País	Uso de suelo	No. Transecto	S	Sg	S/Sg
India	Pastizal	1	46	25	1.840
India	Bosque degradado	2	72	47	1.532
India	Sabana	5	107	27	3.963
India	Bosque	6	107	74	1.446
India	Monocultivo (arroz)	11	18	14	1.286
India	Plantación	14	30	22	1.364
Indonesia	Selva	5	115	37	3.108
Indonesia	Bosque secundario (tiradero de leños)	3	52	27	1.926
Indonesia	Sabana	12	14	10	1.400
Indonesia	Sistemas agroforestales (selva de caucho)	10	115	47	2.447
Indonesia	Plantaciones (caucho)	6	69	38	1.816
Indonesia	Plantaciones	7	49	33	1.485
Indonesia	Mandioca (3 años)	14	17	15	1.133
Indonesia	Zona de barbecho (<i>Chromolaena</i> - 3 años)	16	42	33	1.273
Nueva Guinea	Selva	2	120	52	2.308
Nueva Guinea	Bosque secundario	1-1965	90	55	1.636
Nueva Guinea	Plantaciones (aceite de palma)	4	23	23	1.000
Brasil	Selva (bosque intacto/arena blanca)	24	43	26	1.654
Brasil	Sabana (matorral)	22	94	39	2.410
Brasil	Plantaciones (aceite de palma)	5	24	20	1.200
Camerún	Bosque secundario	1	100	38	2.632
Camerún	Sabana (matorral)	17	45	40	1.125
Camerún	Sistemas agroforestales (jungle cocon)	10	79	48	1.646
Camerún	Plantaciones (cacao)	15	65	45	1.444
Camerún	Mandioca (2 años)	16	50	38	1.316
Camerún	Mandioca (nuevo jardín)	3	20	19	1.053
Camerún	Zona de barbecho (<i>Chromolaena</i> - 2 años)	2	62	37	1.676
Camerún	Zona de barbecho (<i>Chromolaena</i> - 4 años)	6	28	22	1.273
Kenia	Bosque secundario (caducifolio)	1	35	57	0.614
Madagascar	Sabana (Palma)	2	26	26	1.000

S = riqueza de especies; Sg = riqueza de tipos funcionales; S/Sg = relación riqueza de especies y de tipos funcionales.
 S = species richness; Sg = richness of functional types; S/Sg = richness relation of species and functional types.

Cuadro 2. Atributos y elementos funcionales del sistema de clasificación de Gillison (2006) para plantas vasculares.
Table 2. Attributes and functional elements of the Gillison (2006) classification system for vascular plants.

Componentes del modelo funcional	Atributos funcionales	Elementos funcionales	Descripción	
Cubierta fotosintética	Tamaño foliar	<i>nr</i>	Unidad foliar no repetida	
		<i>pi</i>	Picófila (< 0.2 cm)	
		<i>le</i>	Leptófila (0.2-0.8 cm)	
		<i>na</i>	Nanófila (0.8-2.5 cm)	
		<i>mi</i>	Micrófila (2.5-7.5 cm)	
		<i>no</i>	Notófila (7.5-12.5 cm)	
		<i>me</i>	Mesófila (12.5-25 cm)	
		<i>pl</i>	Platífila (25-36 cm)	
		<i>ma</i>	Macrófila (36- 83 cm)	
		<i>mg</i>	Megáfila (> 83 cm)	
	Inclinación foliar	<i>ve</i>	Vertical (> 30° por encima de la horizontal)	
		<i>la</i>	Lateral (\pm 30° a la horizontal)	
		<i>pe</i>	Pendular (> 30° por debajo de la horizontal)	
		<i>co</i>	Compuesta	
	Clorotipo foliar	<i>do</i>	Dorsoventral	
		<i>is</i>	Isobilateral o isocéntrico	
		<i>de</i>	Caducifolio	
		<i>ct</i>	Córtico (tallo fotosintético)	
		<i>ac</i>	Aclorófilo (sin clorofila)	
		<i>ro</i>	Roseta	
	Morfotipo foliar	<i>so</i>	Sólido tridimensional	
		<i>su</i>	Suculento	
		<i>pv</i>	Nervadura paralela	
		<i>fi</i>	Filicoide (helechos)	
	Estructura vascular de soporte	Forma de vida	<i>ca</i>	Insectívoro
			<i>ph</i>	Fanerofita
			<i>ch</i>	Caméfito
			<i>hc</i>	Hemicriptófito
			<i>cr</i>	Criptófito
			<i>th</i>	Terófito
<i>li</i>			Lianoide	
Tipo de raíz	<i>ad</i>	Adventicia (e.g. contrafuertes)		
	<i>ae</i>	Aérea (e.g. neumatóforos)		
	<i>ep</i>	Epifítica (e.g. <i>Tillandsia</i> spp.)		
	<i>hy</i>	Hidrofítica (e.g. <i>Nymphaea</i> spp.)		
	<i>pa</i>	Parasítica (e.g. <i>Cuscuta</i> spp.)		

La relación S-Sg para el caso de los modelos potenciales para S-A y Sg-A, se puede estimar al despejar A de las relaciones (1) y (2) e igualarlas, definiendo:

$$S = aSg^b \quad (5)$$

con:

$$a = \frac{c}{c_g^{z/z_g}} \quad (6)$$

$$b = \frac{z}{z_g} \quad (7)$$

Para los modelos logarítmicos, despejándolos para $\ln(A)$ e igualándolos, se obtiene:

$$S = a + bSg \quad (8)$$

con:

$$a = c - c_g \left(\frac{z}{z_g} \right) \quad (9)$$

$$b = \frac{z}{z_g} \quad (10)$$

El caso del modelo potencial para la relación S-A, y modelo logarítmico para la relación Sg-A, despejándolo para A e igualando los resultados se obtiene:

$$S = a \exp(bSg - d) \quad (11)$$

con:

$$a = c \quad (12)$$

$$b = \frac{z}{z_g} \quad (13)$$

$$d = \left(\frac{z}{z_g} \right) \quad (14)$$

Finalmente, con relación al modelo logarítmico de S-A y el modelo potencial para la relación Sg-A, despejando los modelos para A e igualándoles, se obtiene:

$$S = a + b \ln(dSg) \quad (15)$$

con:

$$a = c \quad (16)$$

$$b = \frac{z}{z_g} \quad (17)$$

$$d = \left(\frac{1}{c_g} \right) \quad (18)$$

Un modelo empírico propuesto para la relación S-Sg es un polinomio de segundo orden, con origen en (0, 0), que puede escribirse como:

$$(S - 1) = a(Sg - 1) + b(Sg - 1)^2 \quad (19)$$

Con origen en $S = 1$ y $Sg = 1$, bajo la consideración de $S \geq Sg$.

Modelos de cinética de orden n de la relación riqueza - área. Los autores He y Legendre (1996) propusieron una cinética definida por:

$$\frac{dS}{dA} = \frac{f(S)}{A} \quad (20)$$

Con $f(S) = \alpha + \beta S + \gamma S^2 + \alpha(S^3)$, donde el cuarto término representa el resto de la expansión de la serie de Taylor alrededor de $S = 0$ para $f(S)$. El modelo logarítmico se genera de $f(S) = \alpha$, el modelo potencial de $f(S) = \alpha + \beta S$ y el modelo de Archibald (1949) de $f(S) = \alpha + \beta S + \gamma S^2$.

Un modelo alternativo propuesto para $f(S)$ está dado por:

$$\frac{dS}{dA} = \frac{k_n S^n}{A} \quad (21)$$

Cuya solución general, $n \neq 1$, está dada por:

$$S = \{[S_0^{1-n} - k_n(1-n)\ln(A_0)] + k_n(1-n)\ln(A)\}^{\frac{1}{1-n}} \quad (22)$$

Para el caso $n = 0$, la solución de la relación (21) está dada por:

$$S = [S_0 - k_0 \ln(A_0)] + k_0 \ln(A) \quad (23)$$

Que es el modelo logarítmico. Para el caso $n = 1$, la solución de la relación (21) está dada por:

$$S = \left(\frac{S_0}{A_0^{k_1}}\right) A^{k_1} \quad (24)$$

Que es el modelo potencial.

El modelo de cinética de orden n de la relación (21) establece valores iniciales para $S(S_0)$ y $A(A_0)$.

Para el caso de la relación S-Sg, ambas con soluciones definidas por la relación (22) para S-A y Sg-A (parámetros S_{0g} , A_{0g} , k_{ng} y n_g), se pueden despejar para $\ln(A)$, e igualar las ecuaciones para obtener:

$$S = (a + bSg^d)^e \quad (25)$$

con:

$$a = S_0^{1-n} - k_n(1-n)\ln(A_0) - \left[\frac{k_n(1-n)}{k_{ng}(1-n_g)}\right] S_{0g}^{1-n_g} + k_n(1-n)\ln(A_{0g}) \quad (26)$$

$$b = \left[\frac{k_n(1-n)}{k_{ng}(1-n_g)}\right] \quad (27)$$

$$d = 1 - n_g \quad (28)$$

$$e = \frac{1}{1 - n} \quad (29)$$

Ajustes Estadísticos y Métricas de Incertidumbre

El modelo potencial generalmente se ajusta a los datos experimentales en función de sus logaritmos, por lo que la inversión al espacio aritmético introduce sesgos que son necesarios corregir (Baskerville, 1972; McGuinness, 1984). Para evitar estas correcciones, todos los ajustes estadísticos fueron realizados por regresión no lineal con el uso de la función Solver^{MR} del software Excel^{MR} al minimizar el error de estimación.

Las métricas utilizadas de incertidumbre de los ajustes estadísticos, incluyeron el coeficiente de determinación (R^2), la raíz del error cuadrático medio (RECM):

$$RECM = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (Y'_i - \hat{Y}'_i)^2} \quad (30)$$

y el error relativo medio (ERM) y error absoluto medio (EAM) (en %):

$$ERM = 100 \left\{ \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{Y'_i - \hat{Y}'_i}{Y'_i} \right\} \quad (31)$$

$$EAM = 100 \left\{ \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left| \frac{Y'_i - \hat{Y}'_i}{Y'_i} \right| \right\} \quad (32)$$

donde Y'_i es el valor medido y \hat{Y}'_i es el valor estimado.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Modelos Empíricos de la Relación Riqueza-Área

Para el caso del modelo potencial, el ajuste de las relaciones S-A y Sg-A se muestra en la Figura 1, donde los ajustes estadísticos resultaron buenos ($R^2 > 0.98$). En general, los ajustes para la relación S-A fueron mejores que para la relación Sg-A.

En la Figura 2 se muestran los resultados de los indicadores estadísticos de ajuste obtenidos en el caso del modelo logarítmico, los cuales fueron buenos ($R^2 > 0.98$). En comparación, los resultados del modelo potencial resultaron en mejores ajustes que los del modelo logarítmico.

El uso del modelo de cinética de orden n presentó los mejores ajustes estadísticos ($R^2 > 0.99$) y menores RECM respecto a los modelos potencial o logarítmico, tanto en el caso de la relación S-A, como la Sg-A, tal como se muestra en la Figura 3.

Relaciones S-Sg

Las relaciones entre la riqueza de especies y la riqueza de tipos funcionales (S-Sg) se evaluaron usando los parámetros estimados de las relaciones S-A y Sg-A, como punto de partida para estimarlas, optimizando los parámetros del modelo S-Sg particular.

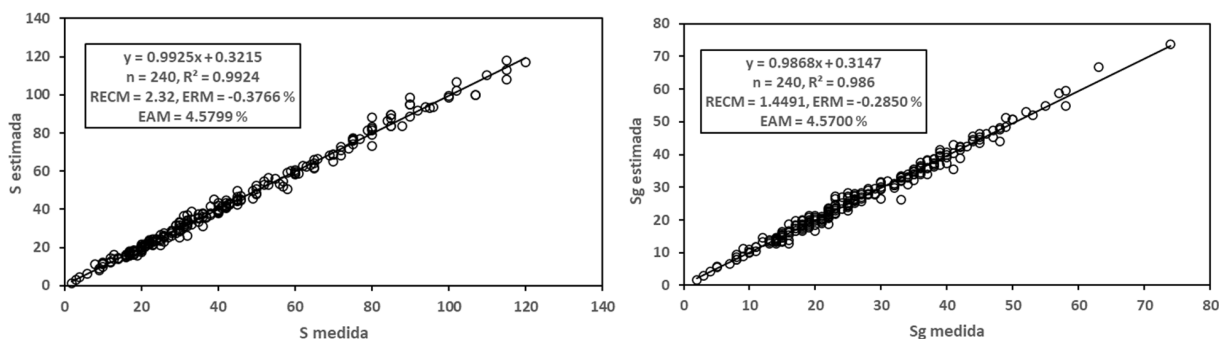


Figura 1. Resultados de los ajustes estadísticos de la relación riqueza de especies-área (S-A) y riqueza de tipos funcionales-área (Sg-A) para el modelo potencial.

Figure 1. Results of the statistical adjustments of the relationship of species richness-area (S-A) and richness of functional types-area (Sg-A) for the potential model.

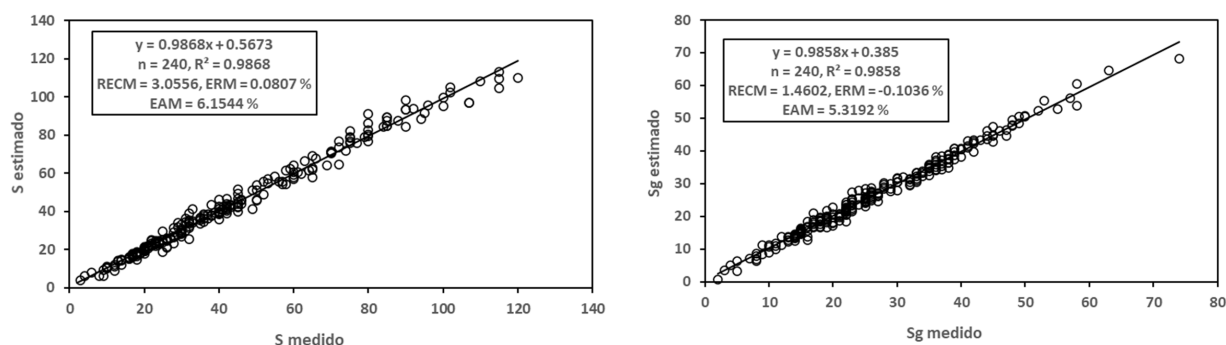


Figura 2. Resultados de los ajustes estadísticos de las relaciones riqueza de especies-área (S-A) y riqueza de tipos funcionales-área (Sg-A) para el modelo logarítmico.

Figure 2. Results of the statistical adjustments of the relationships of species richness-area (S-A) and richness of functional types-area (Sg-A) for the logarithmic model.

En la Figura 4 se muestran los resultados obtenidos para el modelo potencial, los cuales fueron buenos ($R^2 > 0.99$). En la Figura 5 se presentan los resultados de los ajustes estadísticos para el modelo logarítmico, con resultados también buenos ($R^2 > 0.98$). En general, los ajustes estadísticos del modelo potencial fueron mejores que los del modelo logarítmico.

Para el caso de modelos diferentes de las relaciones S-A y Sg-A, en el Cuadro 3 se muestran los resultados obtenidos para estas relaciones, por lo que el modelo de la relación S-Sg se estimó usando los mejores modelos para las relaciones S-A y Sg-A.

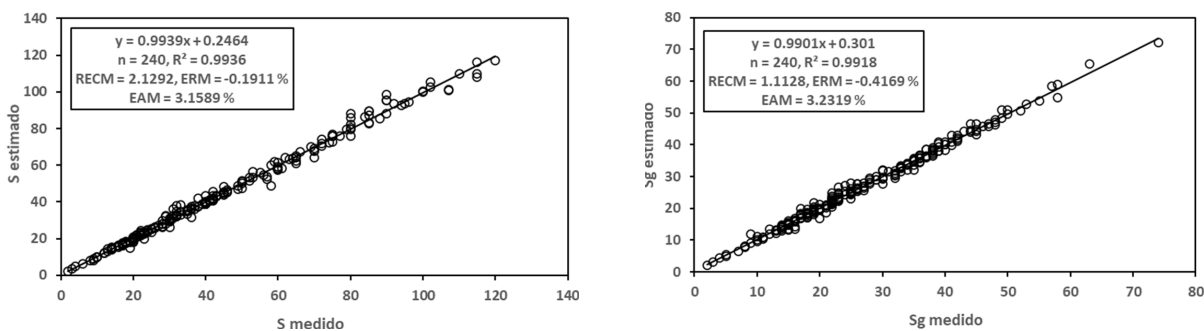


Figura 3. Resultados de los ajustes estadísticos de las relaciones riqueza de especies-área (S-A) y riqueza de tipos funcionales-área (Sg-A) para el modelo de cinética de orden n.

Figure 3. Results of the statistical adjustments of the relationships of species richness-area (S-A) and richness of functional types-area (Sg-A) for the n-order kinetics model.

Cuadro 3. Resultados de los ajustes estadísticos para las relaciones riqueza de especies-área (S-A) y riqueza de tipos funcionales-área (Sg-A).
Table 3. Results of the statistical adjustments for relationships of species richness-area (S-A) and richness of functional types-area (Sg-A).

País	No. Transecto	Modelo Potencial			Modelo Logarítmico			Mejor Modelo	Modelo Potencial			Modelo Logarítmico			Mejor Modelo
		RECM	c_g	z_g	RECM	c_g	z_g		RECM	c	z	RECM	c	z	
India	1	0.565	7.201	0.237	0.509	-0.439	4.800	Ln	1.283	10.259	0.287	1.236	-8.457	10.333	Ln
India	2	0.940	13.418	0.229	1.243	1.496	8.143	Pot	3.376	5.989	0.459	5.046	-35.134	18.816	Pot
India	5	0.676	12.919	0.139	0.736	9.817	3.204	Pot	3.648	13.317	0.380	4.401	-41.741	26.184	Pot
India	6	6.657	1.431	0.744	2.827	-76.038	27.229	Ln	3.590	13.044	0.384	4.403	-42.696	26.367	Pot
India	11	0.509	8.644	0.098	0.483	7.452	1.331	Ln	0.358	10.116	0.112	0.329	8.412	1.862	Ln
India	14	0.907	10.339	0.148	0.910	7.168	2.906	Pot	1.290	7.408	0.273	1.281	-4.191	6.644	Ln
Indonesia	5	0.728	8.956	0.263	1.047	-2.690	7.193	Pot	4.055	10.905	3.491	3.491	-68.866	33.666	Ln
Indonesia	3	1.594	0.491	0.766	2.127	-32.372	11.029	Pot	2.863	1.006	3.448	3.448	-60.131	20.548	Pot
Indonesia	12	0.271	0.095	0.881	0.860	-11.957	3.951	Pot	0.448	0.037	1.544	1.544	-18.903	5.810	Pot
Indonesia	10	1.340	7.831	0.340	1.044	-16.403	11.861	Ln	2.255	8.620	2.731	2.731	-84.181	37.256	Pot
Indonesia	6	1.853	6.300	0.336	2.356	-9.403	8.616	Pot	2.002	3.522	4.142	4.142	-52.046	21.960	Pot
Indonesia	7	1.076	1.097	0.644	1.799	-31.651	11.833	Pot	2.795	0.767	4.216	4.216	-48.014	16.837	Pot
Indonesia	14	1.850	3.953	0.269	1.724	-3.311	3.727	Ln	0.770	7.070	0.713	0.713	3.437	2.709	Ln
Indonesia	16	1.833	7.708	0.269	2.072	-2.219	6.347	Pot	1.310	16.113	1.478	1.478	9.416	5.850	Pot
Nueva Guinea	2	2.307	9.824	0.318	1.047	-2.690	7.193	Ln	6.029	4.850	0.601	3.491	-68.866	33.666	Ln
Nueva Guinea	1-1965	1.283	4.148	0.487	2.127	-32.372	11.029	Pot	2.498	4.879	0.548	3.448	-60.131	20.548	Pot
Nueva Guinea	4	0.655	3.215	0.364	0.860	-11.957	3.951	Pot	0.907	3.413	0.370	1.544	-18.903	5.810	Pot
Brasil	24	0.941	11.970	0.154	0.828	7.331	3.723	Ln	0.520	10.275	0.270	0.905	-4.596	8.851	Pot
Brasil	22	1.365	5.876	0.359	0.744	-16.541	10.406	Ln	1.221	4.203	0.586	3.192	-82.021	32.187	Pot
Brasil	5	0.749	7.818	0.174	0.722	4.068	2.928	Ln	0.479	9.150	0.177	0.513	4.845	3.472	Pot
Camerún	1	1.192	6.669	0.331	1.576	-10.664	9.113	Pot	1.733	11.533	0.405	3.624	-45.742	26.569	Pot
Camerún	17	1.128	15.238	0.185	1.004	6.546	6.399	Ln	0.884	17.168	0.179	0.919	8.773	6.651	Pot
Camerún	10	1.201	11.159	0.276	0.822	-7.605	10.420	Ln	1.972	8.240	0.432	1.599	-47.464	23.840	Ln
Camerún	15	2.336	2.608	0.536	1.802	-37.687	15.197	Ln	2.804	1.476	0.706	3.568	-67.002	23.546	Pot
Camerún	16	1.217	3.046	0.467	1.638	-22.602	10.832	Pot	1.423	3.071	0.520	2.803	-33.046	14.863	Pot
Camerún	3	1.466	1.806	0.460	1.457	-13.489	6.324	Ln	1.432	4.762	0.286	1.174	-5.217	5.054	Ln
Camerún	2	1.872	5.238	0.376	2.148	-15.446	9.945	Pot	2.630	4.795	0.485	3.941	-38.809	18.580	Pot
Camerún	6	0.461	4.176	0.319	0.383	-6.257	5.365	Ln	1.025	3.152	0.410	0.809	-14.951	7.911	Ln
Kenia	1	1.429	4.118	0.501	2.165	-41.632	18.458	Pot	1.801	4.509	0.399	1.144	-20.429	10.767	Ln
Madagascar	2	0.724	4.370	0.334	0.578	-6.858	5.992	Ln	0.406	6.843	0.253	0.605	-1.284	5.096	Pot

Ln = logarítmico; Pot = potencial; c = ordenada al origen del modelo riqueza de especies-área (S-A) c_g = ordenada al origen de la relación riqueza de tipos funcionales-área (Sg-A); z = pendiente de la relación riqueza de especies-área (S-A) z_g = pendiente del modelo riqueza de tipos funcionales-área (Sg-A); RECM = raíz del error cuadrático medio.

Ln = logarithm; Pot = potential; c = ordered to the origin of the model of species richness-area (S-A) c_g = ordered to the origin of the relationship of functional types-area (Sg-A); z = slope of the relationship of species-area (S-A) z_g = slope of the model of richness of functional types-area (Sg-A); RMSE = root mean square error.

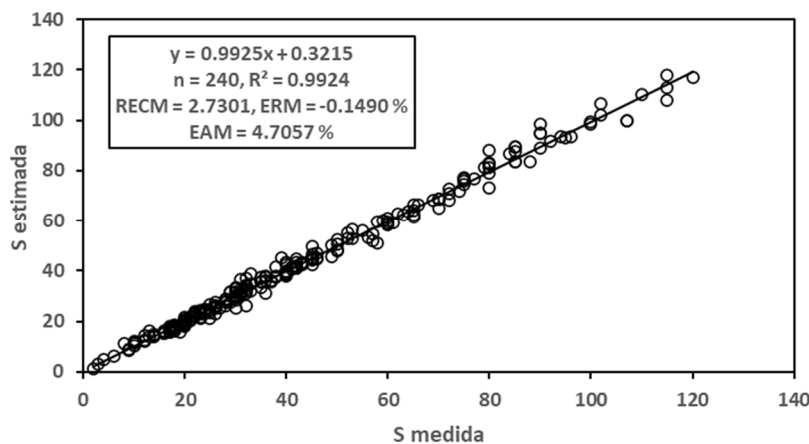


Figura 4. Resultados de los ajustes estadísticos de la relación entre la riqueza de especies y la riqueza de tipos funcionales (S-Sg) para el modelo potencial.
Figure 4. Results of the statistical adjustments of the relationship between species richness and functional type richness (S-Sg) for the potential model.

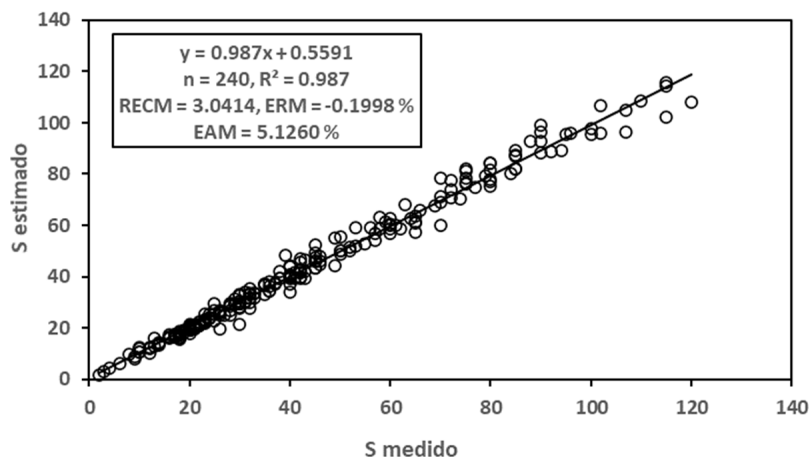


Figura 5. Resultados de los ajustes estadísticos de la relación entre la riqueza de especies y la riqueza de tipos funcionales (S-Sg) para el modelo logarítmico.
Figure 5. Results of the statistical adjustments of the relationship between species richness and functional type richness (S-Sg) for the logarithmic model.

La Figura 6 muestra los resultados de los ajustes estadísticos para el caso de modelos iguales y diferentes de las relaciones S-A y Sg-A para la relación S-Sg, donde los resultados, aunque buenos ($R^2 > 0.98$), no mejoran las estimaciones realizadas con modelos únicos.

Para el caso del modelo polinómico de segundo grado, en la Figura 7 se presentan los resultados de los ajustes estadísticos, los cuales fueron buenos ($R^2 > 0.98$).

Finalmente, el caso del modelo de cinética de orden n para las relaciones S-A y Sg-A, en la Figura 8 se muestran los resultados para la relación S-Sg, donde es evidente que los ajustes estadísticos fueron buenos ($R^2 \approx 0.99$).

Para validar teóricamente la relación riqueza de especies-área, principalmente del modelo potencial y logarítmico, se han propuesto diferentes hipótesis y teorías (Connor y McCoy, 1979; McGuinness, 1984; Turner y Tjørve, 2005), aunque no hay evidencia que soporte su validez generalizada (Connor y McCoy, 1979).

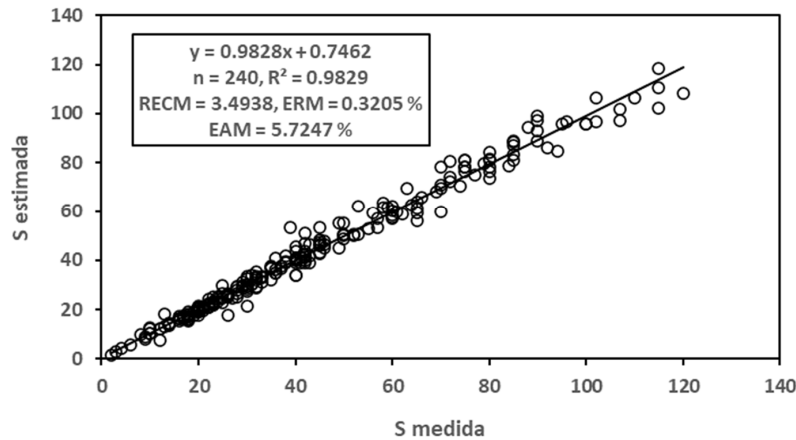


Figura 6. Resultados de los ajustes estadísticos de la relación entre la riqueza de especies y la riqueza de tipos funcionales (S-Sg) para el caso de modelos iguales y diferentes de las relaciones riqueza de especies-área (S-A) y riqueza de tipos funcionales-área (Sg-A).

Figure 6. Results of the statistical adjustments of the relationship between species richness and functional type richness (S-Sg) for the case of equal and different models of the relationships of species richness-area (S-A) and richness of functional types-area (Sg-A).

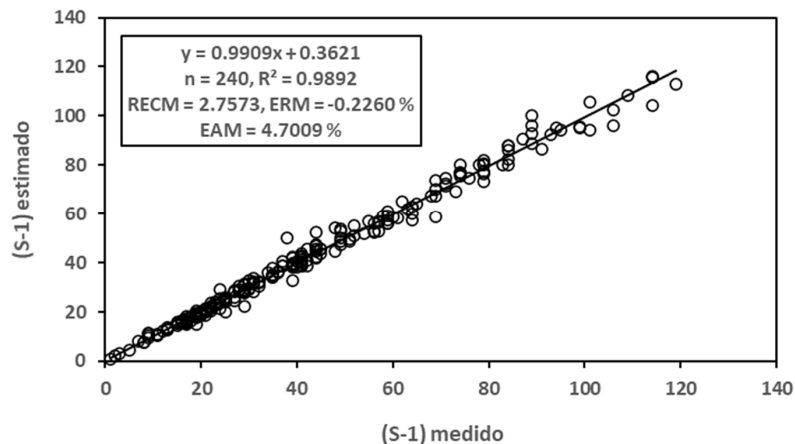


Figura 7. Resultados de los ajustes estadísticos de la relación entre la riqueza de especies y la riqueza de tipos funcionales (S-Sg) para el modelo polinómico de segundo grado.

Figure 7. Results of the statistical adjustments of the relationship between species richness and functional type richness (S-Sg) for the second-degree polynomial model.

Los ajustes estadísticos de los modelos potencial y logarítmico presentan resultados satisfactorios, por lo que se pueden usar ambos modelos en forma confiable, además de que representan relaciones satisfactorias para S-Sg. El modelo potencial resulta en mejores ajustes generales.

El modelo de cinética de orden n que se introdujo superó a los modelos potencial, logarítmico y al del polinomio de segundo grado para la relación S-Sg, por lo que resultó ser el mejor modelo evaluado, por lo que su versatilidad de aplicación supera a los modelos potencial y logarítmico.

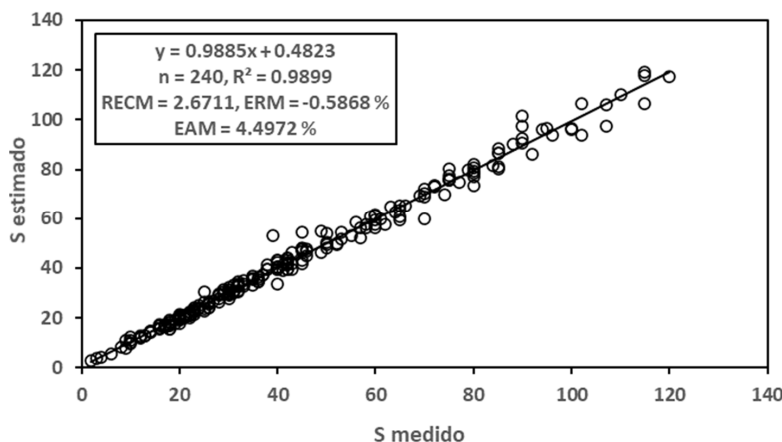


Figura 8. Resultados de los ajustes estadísticos de la relación entre la riqueza de especies y la riqueza de tipos funcionales (S-Sg) para el modelo de cinética de orden n .

Figure 8. Results of the statistical adjustments of the relationship between species richness and functional type richness (S-Sg) for the n -order kinetics model.

CONCLUSIONES

El modelo de cinética de orden n resultó el mejor modelo en función del análisis estadístico, siendo consistente en tener los mejores ajustes en relación a los casos de los modelos potencial y logarítmico, al ser estos modelos casos particulares del modelo de cinética de orden n .

Los modelos potencial y logarítmico son viables para su aplicación, lo que se soporta con la evidencia de los ajustes estadísticos empíricos ($R^2 > 0.98$) presentados en este trabajo, aunque no son los mejores, esto se basa en los ajustes estadísticos logrados con el modelo.

La cinética de orden n es un modelo flexible que puede ser utilizado en la gran mayoría de las aplicaciones, con ajustes estadísticos adecuados ($R^2 > 0.98$), lo que permite un enfoque de modelo único de las relaciones riqueza - área y entre tipos de riqueza.

DECLARACIÓN DE ÉTICA

No aplicable.

CONSENTIMIENTO PARA PUBLICACIÓN

No aplicable.

DISPONIBILIDAD DE DATOS

Los conjuntos de datos utilizados y analizados durante el estudio actual están en disponibilidad del autor a solicitud razonable.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no tienen intereses en competencia.

FONDOS

No aplicable.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Conceptualización, preparación del borrador original y análisis formal: F. P. P. Preparación del borrador original, curación de datos: A. S. V. R. Preparación del borrador original, metodología: C. S. S. Redacción y administración del proyecto: M. A. B. G.

AGRADECIMIENTOS

No aplicable.

LITERATURA CITADA

- Archibald, E. E. A. (1949). The specific character of plant communities: II. A Quantitative Approach. *Journal of Ecology*, 37(2), 274-288. <https://doi.org/10.2307/2256609>
- Arrhenius, O. (1921). Species and area. *Journal of Ecology*, 9(1), 95-99. <https://doi.org/10.2307/2255763>
- Arrhenius, O. (1923a). Statistical investigations in the constitution of plant associations. *Ecology*, 4(1), 68-73. <https://doi.org/10.2307/1929275>
- Arrhenius, O. (1923b). On the relation between species and area: a reply. *Ecology*, 4(1), 90-91. <https://doi.org/10.2307/1929283>
- Baskerville, G. L. (1972). Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Canadian Journal of Forest Research*, 2(1), 149-149. <https://doi.org/10.1139/x72-009>
- Connor, E. F., & McCoy, E. D. (1979). The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist*, 113(6), 791-833.
- Croezen, H., Bergsma, G., Clemens, A., Sevensteen, M., & Tulleners, B. (2011). Biodiversity and land use- A search for suitable indicators for policy use. CE Delft, Delft. Consultada el 18 de mayo, 2022, desde https://ce.nl/wp-content/uploads/2021/03/8250_finalreportHCEV.pdf
- Dengler, J. (2008). Pitfalls in small-scale species-area sampling and analysis. *Folia Geobotanica*, 43, 269-287. <https://doi.org/10.1007/s12224-008-9014-9>
- Dengler, J. (2009). Which function describes the species-area relationship best? A review and empirical evaluation. *Journal of Biogeography*, 36(4), 728-744. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02038.x>
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(11), 646-655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Drakare, S., Lennon, J. L., & Hillebrand, H. (2006). The imprint of the geographical, evolutionary and ecological context on species-area relationships. *Ecology Letters*, 9, 215-27. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00848.x>
- Gao, T., Nielsen, A. B., & Hedblom, M. (2015). Reviewing the strength of evidence of biodiversity indicators for forest ecosystems in Europe. *Ecological Indicators*, 57, 420-434. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.028>
- Gillison, A. N. (1981). Towards a functional vegetation classification. In A. N. Gillison, & D. J. Anderson (Eds.). *Vegetation classification in Australia*. (pp. 30-41). Canberra, Australia: CSIRO and Australian National University Press.
- Gillison, A. N. (2004). *Biodiversity assessment in the north bank landscape, N.E. India: a preliminary survey. Published Report for the World Wildlife Fund for Nature-India*. Consultada el 21 de mayo, 2022, desde https://wwfin.awsassets.panda.org/downloads/biodiversity_assesment_in_nbl.pdf
- Gillison, A. (2006). *A field manual for rapid vegetation classification and survey for general purposes*. Consultado el 21 de mayo, 2022, desde http://www.cifor.org/publications/pdf_files/vegclass/vegman2006.pdf
- Gillison, A. N., & Carpenter, G. (1997). A generic plant functional attribute set and grammar for dynamic vegetation description and analysis. *Functional Ecology*, 11(6), 775-783.
- Gillison, A. (2002). A generic, computer-assisted method for rapid vegetation classification and survey: tropical and temperate case studies. *Conservation Ecology*, 6(2), 1-18.
- Gillison, A. N., Jones, D.T., Susilo, F. X., & Bignell, D. E. (2003). Vegetation indicates diversity of soil macroinvertebrates: a case study with termites along land-use intensification gradient in lowland Sumatra. *Organisms Diversity and Evolution*, 3(2), 111-126. <https://doi.org/10.1078/1439-6092-00072>
- Gillison, A. N., & Liswanti, N. (2004). Assessing biodiversity at landscape level in northern Thailand and Sumatra (Indonesia): the importance of environmental context. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 104(1), 75-86. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.01.008>

- Gillison, A. N., Bignell, D. E., Brewer, K. R., Fernandes, E. C., Jones, D. T., Sheil, D., ... Nunes, P. C. (2013). Plant functional types and traits as biodiversity indicators for tropical forests: two biogeographically separated case studies including birds, mammals and termites. *Biodiversity Conservation*, 22, 1909-1930. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0517-1>
- Gleason, H. A. (1922). On the Relation Between Species and Area. *Ecology*, 3(2), 158-162. <https://doi.org/10.2307/1929150>
- Gleason, H. A. (1925). Species and Area. *Ecology*, 6(1), 66-74. <https://doi.org/10.2307/1929241>
- He, F., & Legendre, P. (1996). On Species-Area Relations. *The American Naturalist*, 148(4), 719-737.
- Hooper, D. U., Chapin III, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., ... Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), 3-35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>
- Lawton, J. H. (1999). Are There General Laws in Ecology? *Oikos*, 84(2), 177-192. <https://doi.org/10.2307/3546712>
- Liang, J., Crowther, T. M., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Albeti, G., ... Reich, P. B. (2016). Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 354(6309), aaf8957. <https://doi.org/10.1126/science.aaf8957>
- Lindenmayer, D. B., & Likens, G. E. (2011). Direct measurement versus surrogate indicator species for evaluating environmental change and biodiversity loss. *Ecosystems*, 14, 47-59. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9394-6>
- Lomolino, M. V. (2000). Ecology's most general, yet protean pattern: the species-area relationship. *Journal of Biogeography*, 27(1), 17-26. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00377.x>
- McGuinness, K. A. (1984). Equations and explanations in the study of species-area curves. *Biological Review*, 59, 423-440. <https://dx.doi.org/10.1111/j.1469-185X.1984.tb00711.x>
- Newton, A. C., & Kapos, V. (2002). *Biodiversity indicators in national forest inventories. Kotka IV: Expert Consultation on Global Forest Resources Assessments-Linking National and International Efforts. Background Paper 6.4*. Consultado el 21 de mayo, 2022, desde <https://www.fao.org/forestry/3946-0e7f052eeb66d8935170504e3d01ab348.pdf>
- NRC (National Research Council). (2000). *Ecological indicators for the national committee to evaluate indicators for monitoring aquatic and terrestrial environments*. Washington, D.C., USA: National Academy Press.
- Palmer, M. W., McGlenn, D. J., & Fridley, J. D. (2008). Artifacts and artificions in Biodiversity Research. *Folia Geobotanica*, 43(3), 245-257.
- Phillips, O. L., Gentry, A. H., Hail, P., Sawyer, S. A., & Vazquez, R. (1994). Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(7), 2805-2809. <https://doi.org/10.1073/pnas.91.7.2805>
- Rosenzweig, M. (1995). *Species Diversity in space and time*. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511623387>
- Santi, E., Maccherini, S., Rocchini, D., Bonini, I., Brunialti, G., Favilli, L., ... Chiarucci, A. (2010). Simple to sample: vascular plants as surrogate group in a nature reserve. *Journal for Nature Conservation*, 18(1), 2-11. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2009.02.003>
- Scheiner, S. M. (2003). Six types of species-area curves. *Global Ecology and Biogeography*, 12(6), 441-447. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00061.x>
- Shugart, H. H. (1996). Plant and ecosystem functional types. In T. M. Smith, H. H. Shugart, & F. I. Woodward (Eds.), *Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change* (pp. 20-43). Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., & Reich, P. (2002). Plant diversity and composition: effects on productivity and nutrient dynamics of experimental grasslands. In: M. Loreau, S. Naeem, & P. Inchausti (Eds.) *Biodiversity and Ecosystem Functionals* (pp. 21-35). Oxford, United Kingdom: Oxford University Press.
- Tjørve, E. (2003). Shapes and functions of species-area curves: a review of possible models. *Journal of Biogeography*, 30, 827-835. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00877.x>
- Tjørve, E. (2009). Shapes and functions of species-area curves (II): a review of new models and parameterizations. *Journal of Biogeography*, 36(8), 1435-1445. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02101.x>
- Tjørve, (2011). Arrhenius and Gleason revisited: new hybrid models resolve an old controversy. *Journal of Biogeography*, 39(4), 629-639. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02625.x>
- Tjørve, E., Matthews, T. J., & Whittaker, R. J. (2021a). The history of the species-area relationship. In T. J. Matthews, K. A. Triantis, & R. J. Whittaker (Eds.), *The species-area relationship: Theory and Application* (pp. 20-48). Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781108569422.005>
- Tjørve, E., & Tjørve, K. M. C. (2021b). Mathematical expressions for the species-area relationship and the assumptions behind the models. In T. J. Matthews, K. A. Triantis, & R. J. Whittaker (Eds.), *The Species-Area Relationship: Theory and Application* (pp. 157-184). Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781108569422.012>
- Turner, W. R., & Tjørve, E. (2005). Scale-dependence in species-area relationships. *Ecography*, 28(6), 721-730. <https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04273.x>
- Williams, M. R., Lamont, B. B., & Henstridge, J. D. (2009). Species-area functions revisited. *Journal of Biogeography*, 36(10), 1994-2004. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02110.x>