



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD
ECOLOGÍA

**DIVERSIDAD DE ÁRBOLES EN UN GRADIENTE DE PAISAJES
AGROFORESTALES TROPICALES CON DIFERENTES NIVELES
DE MODIFICACIÓN POR ACTIVIDAD ANTRÓPICA.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ALEJANDRA ALINE PINGARRONI MARTÍN DEL CAMPO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS.
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS
Y SUSTENTABILIDAD, UNAM.

COMITÉ TUTOR: DRA. JULIETA BENITEZ MALVIDO.
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS
Y SUSTENTABILIDAD, UNAM.

COMITÉ TUTOR: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO.
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.

MORELIA, MICHOACÁN

NOVIEMBRE, 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 03 de abril de 2017, aprobó el siguiente jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**, a la alumna **PINGARRONI MARTIN DEL CAMPO ALEJANDRA ALINE**, con número de cuenta **302219926**, con la tesis titulada **"Diversidad de árboles en un gradiente de paisajes agroforestales tropicales con diferentes niveles de modificación por actividad antropica"**, bajo dirección del **Dr. Miguel Martínez Ramos**, Tutor principal:

Presidente: Dr. Alejandro Velázquez Montes
Vocal: Dr. Leonel López Toledo
Secretario: Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo
Suplente: Dr. Juan Manuel Dupúy Rada
Suplente: Dra. Tuyeni Heita Mwampamba

Sin otro particular, quedo de usted.



ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 25 de julio de 2017

M. del Coro Arizmendi
Dra. Maria del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM por el acceso a diferentes recursos académicos, estructurales, técnicos y financieros que permitieron la realización de esta investigación y que contribuyeron a mi formación.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por abrirme las puertas a un espacio de conocimiento y de excelencia, siempre estaré agradecida y orgullosa de pertenecer a esta gran universidad.

Al Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad por el apoyo y facilidades en la realización de mi investigación.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca de manutención (CVU 413064).

Al proyecto PAPIIT-DGAPA “Ecología de selvas húmedas en ambientes protegidos y modificados por actividades humanas: principios para la conservación y restauración” (IN213714) de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Dr. Miguel Martínez Ramos por su apoyo y confianza en este proyecto.

A los miembros del Comité Tutor, Dra. Julieta Benítez Malvido y Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo por sus valiosas contribuciones y asesorías en el desarrollo de esta investigación.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A mi familia porque siempre me apoyaron y creyeron en mi, ustedes dan sentido y hacen que mi vida sea extraordinaria.

A los miembros del Jurado; Dra. Tuyeni Heita Mwampamba, Dr. Alejandro Velázquez Montes, Dr. Leonel López Toledo, Dr. Juan Manuel Dúpuy Rada y Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo por sus valiosas observaciones que contribuyeron significativamente en el desarrollo y conclusión de esta tesis.

A la familia Jamangapé y sobre todo a Gilberto, gracias por aceptar el reto, por tu ayuda técnica y por ser un gran amigo.

A los ejidatarios y a los guías de las comunidades de Reforma Agraria, Belisario Domínguez, Boca de Chajul, Loma Bonita, Playón de la Gloria, Adolfo López Mateos y Flor de Marqués, por todo su apoyo y facilidades para que realizará el trabajo de campo.

Al técnico del laboratorio M. en C. Jorge Rodríguez y al Dr. Salomón Sanabría Urbán por el apoyo en el trabajo en campo.

Al M. en C. Alejandro Hernández Ruedas y al Biol. Sergio Nicasio Arzeta por el apoyo en el análisis de datos; al Biol. Estaban Martínez Salas por la ayuda en la identificación de los ejemplares.

Agradezco infinitamente a todas las personas muy queridas que han dejado un granito de arena en mi vida. Pero sobre todo, a los que a la distancia o a la cercanía sembraron una semilla en mi corazón que jamás podré olvidar, para mí su apoyo, amor y cariño son las cosas más importantes que me ha dejado esta experiencia.

Esta pequeña contribución está dedicada
a todas las personas que en alguna medida como yo,
buscamos un cambio a través de la construcción.
En especial a mi familia por siempre enseñarme la libertad,
la responsabilidad y el amor.

Hace cinco siglos, la gente y la tierra de las Américas se incorporaron al mercado mundial en carácter de cosas. (...) La comunión de los indígenas con la tierra constituía la certeza esencial de todas las culturas americanas, y este pecado de idolatría mereció castigo de azote, horca o fuego. Ya no se habla de someter a la naturaleza; ahora sus verdugos prefieren decir que hay que protegerla. En uno y en otro caso, antes y ahora, la naturaleza está fuera de nosotros: la civilización que confunde a los relojes con el tiempo, también confunde a la naturaleza con las tarjetas postales. Pero la vitalidad del mundo, que se burla de cualquier clasificación y está más allá de cualquier explicación, no se queda nunca quieta.

La naturaleza se realiza en movimiento, y también nosotros, sus hijos, que somos lo que somos y a la vez somos lo que hacemos para cambiar lo que somos.

Fragmento es un pasaje del libro **Patas arriba. La escuela del mundo al revés** de **Eduardo Galeano**.

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS Y CUADROS.....	2
RESUMEN	3
ABSTRACT	5
INTRODUCCIÓN.....	6
OBJETIVO GENERAL	13
OBJETIVOS PARTICULARES	13
MATERIALES Y MÉTODOS	15
REGIÓN DE MARQUÉS DE COMILLAS	15
CLASIFICACIÓN Y SELECCIÓN DE LOS PAISAJE.....	18
CARACTERIZACIÓN DEL PAISAJE Y MUESTREO DE LA VEGETACIÓN.....	20
CLASIFICACIÓN DE ESPECIES POR GREMIOS REGENERATIVOS.....	20
ANÁLISIS DE DATOS	21
CÁLCULO DE LAS MÉTRICAS DEL PAISAJE	21
ANÁLISIS DE DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE ESPECIES	23
RESULTADOS.....	26
ATRIBUTOS DEL PAISAJE	26
DIVERSIDAD DE ESPECIES	29
PATRONES DE CAMBIO EN LA DIVERSIDAD DE ESPECIES EN PAISAJES AGROFORESTALES.	31
TOTAL DE ESPECIES (TE)	33
ESPECIES NO PIONERAS (NP).....	35
ESPECIES PIONERAS (EP)	37
CURVA DE ACUMULACIÓN DE ESPECIES.....	39
COMPOSICIÓN FLORÍSTICA.....	41
DISCUSIÓN.....	43
COBERTURA, ATRIBUTOS DEL PAISAJE Y DIVERSIDAD.....	43
PATRONES DE CAMBIO DE LA DIVERSIDAD EN PAISAJES AGROFORESTALES.	47
COMPOSICIÓN FLORÍSTICA.....	51
CONCLUSIONES Y FUTURAS DIRECCIONES	51
LITERATURA CITADA.....	57
APÉNDICE I	
LISTADO DE ESPECIES	67



LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

☞	Figura 1. Efectos del manejo del uso del suelo sobre el potencial de regeneración del bosque _____	10
☞	Figura 2. Paisaje en el ejido de Belisario Domínguez en la región de Marqués de Comillas, Chiapas, México. _____	16
☞	Figura 3. Cambios en la cobertura de uso de suelo en la región de Marqués de Comillas . _____	17
☞	Figura 4. Sitio de estudio _____	19
☞	Figura 5. Porcentaje de cobertura de uso de suelo de los 12 paisajes con base en imágenes satelitales _____	28
☞	Figura 6. Frecuencia relativa de las edades de diferentes sitios con bosques secundarios _____	29
☞	Figura 7. Patrones de cambio de la abundancia de especies (TE) _____	33
☞	Figura 8. Patrones de cambio de la riqueza de especies (TE) _____	33
☞	Figura 9. Patrones de cambio de la diversidad (TE) _____	34
☞	Figura 10. Patrones de cambio en la riqueza de especies y diversidad de árboles función de la diversidad del paisaje (TE) _____	35
☞	Figura 11. Patrones de cambio de la abundancia de especies no pioneras (NP) _	35
☞	Figura 12. Patrones de cambio de la riqueza de especies no pioneras (NP) _____	36
☞	Figura 13. Patrones de cambio de la diversidad de especies no pioneras (NP) ____	36
☞	Figura 14. Patrones de cambio en la riqueza y diversidad de especies de árboles no pioneros (NP), en función de la diversidad del paisaje _____	37
☞	Figura 15. Patrones de cambio de la abundancia de especies pioneras (EP) ____	37
☞	Figura 16. Patrones de cambio de la riqueza de especies pioneras (EP) _____	38
☞	Figura 17. Patrones de cambio de la diversidad de especies pioneras (EP) _____	38
☞	Figura 18. Patrones de cambio en la riqueza de especies de especies pioneras (EP) en función de la diversidad del paisaje _____	39
☞	Figura 19. Curva de acumulación de especies de árboles _____	40
☞	Figura 20. Dendograma de similitud florística de cada paisaje _____	41
☞	Cuadro 1. Descripción de las métricas utilizadas _____	22
☞	Cuadro 2. Valores de las métricas de los 12 paisajes de Marqués de Comillas ____	27
☞	Cuadro 3. Atributos de la vegetación en los 12 paisajes de Marqués de Comillas	31



RESUMEN

La modificación de los ecosistemas forestales para el uso agropecuario en regiones tropicales ha originado paisajes agroforestales. En ellos, la persistencia y la regeneración del bosque maduro y secundario son fundamentales para la conservación de la biodiversidad. Sin embargo, el impacto exacto de la disminución de la cobertura forestal a nivel paisaje sobre la diversidad de árboles tropicales es aún incierto. En este estudio se caracterizó el efecto de la pérdida del bosque maduro y del bosque secundario en la abundancia de individuos, la riqueza, la diversidad y la composición de especies arbóreas a nivel de paisaje. Para esto se utilizaron 12 paisajes agroforestales con diferente composición y configuración de uso de suelo y de vegetación. Los resultados de este estudio revelaron diferentes patrones de pérdida en los que la diversidad disminuye y la composición cambia conforme se reduce el porcentaje de cobertura de bosque maduro y bosque remanente (bosque maduro y bosque secundario). El bosque maduro fue el elemento más importante del paisaje ya que presentó los valores más altos de abundancia de individuos, riqueza y diversidad de familias, géneros y especies. Además, se encontraron tres valores críticos (umbrales) relacionados a la cantidad del porcentaje de cobertura bosque maduro: el primer umbral se presentó cuando la cobertura fue menor al 35 % ya que con esta cantidad de bosque maduro los valores de riqueza y diversidad de especies colapsaron, el segundo umbral se observó cuando la cobertura fue menor al 53 % en la cual la composición de especies cambió significativamente y finalmente el tercer umbral fue el más crítico, ya que cuando la cobertura fue de apenas del 6 % los niveles de riqueza y diversidad fueron los más bajos y la composición de la comunidad fue totalmente distinta a la de los demás paisajes. Un análisis de los gremios regenerativos reveló una disminución no lineal para las especies no pioneras. Para estas especies, la pérdida de la abundancia de individuos, de la riqueza y la diversidad de especies fue más rápida que las observadas para las especies pioneras. Esto indica que las especies no pioneras son más sensibles a la pérdida del bosque y por lo tanto más susceptibles a desaparecer. Además, se encontró



que los paisajes más diversos en su composición de uso de suelo y vegetación tuvieron una mayor riqueza y diversidad de especies.

En general, este estudio muestra que la pérdida de la cobertura del bosque maduro y secundario afectan negativamente los niveles de la diversidad y la composición de especies arbóreas en paisajes tropicales agroforestales. No obstante, la respuesta no siempre será lineal y dependerá de los gremios regenerativos y la cantidad de cobertura de bosque que permanezca en el paisaje. Estos resultados implican la preservación de un porcentaje crítico de cobertura de bosque maduro para conservar la diversidad de árboles. Específicamente en estos paisajes agroforestales tropicales, una cobertura de bosque maduro de por lo menos el 50 % es fundamental para conservar los niveles de diversidad y la composición de especies rica en elementos originales del bosque maduro.

Palabras clave: paisajes agroforestales; conservación de la biodiversidad; umbrales de pérdida; bosques tropicales; patrones de cambio de especies.



ABSTRACT

Modifications of tropical forest ecosystems for agricultural-land uses have resulted in the formation of agro-forest landscapes. Within these landscapes, persistence and regeneration of old-growth and second-growth forests are fundamental for biodiversity conservation. However, the exact impact of forest-cover reduction on the diversity of tropical trees at the landscape level remains unclear. This study characterized the effect of old-growth and second-growth forest loss on abundance, richness, diversity and composition of tree species at the landscape level. For this we used 12 agro-forest landscapes that differ in composition and configuration of land use and forest type. The results of this study revealed that tree diversity decreases and composition changes as the percentage of old-growth second-growth forest reduces. Old-growth forest was the most important element in the assessed landscapes because it showed the highest levels of abundance, richness and diversity of families, genera and species. In addition, three critical values (thresholds) were related to the percentage of coverage of old-growth forest: The first threshold the richness and diversity of species collapsed when forest cover was lower than 35 %, the second threshold whereas the species composition changed when the forest cover was lower than 48 % and the third threshold was the most critical, when the coverage was only 6 %, the levels of richness and diversity of species were the lowest and the composition of the community was totally different from that of the other landscapes. A regenerative guilds analysis revealed a non-linear decrease for non-pioneer species. For these species the reduction of abundance, richness, and diversity was faster than in pioneer species, indicating that non-pioneers are more sensitive to the loss forest and therefore more susceptible to disappearing. Moreover, the most diverse landscapes in land use and vegetation composition showed a greater values of richness and diversity of species. In general, this study shows that the loss of old-growth and second-growth forest cover negatively affects the diversity and composition of tree species in tropical agro-forest landscapes. However, the answer will depend on the regenerative guilds and the amount of forest cover that remains in the landscape. This implies that a critical coverage of old-growth forest is needed preserve tropical tree diversity. Specifically, in these tropical agro-forest landscapes, a cover at least than 50 % is fundamental to conserve the levels of diversity and the composition of species rich in original elements of the old-growth forest.

Key words: agroforestry landscapes; conservation of biodiversity; loss thresholds; tropical forests; patterns of species change.



INTRODUCCIÓN

Durante miles de años las actividades humanas han transformado y modificado la mayor parte de los ecosistemas del planeta (Challenger et al. 2009; Steffen et al. 2007). Cada año miles de hectáreas de bosque son removidas para el establecimiento de campos agrícolas y ganaderos causando modificaciones en el ecosistema (FAO, 2012). La pérdida de hábitat es un proceso dinámico, en el cual continuamente la cobertura original forestal es removida y el territorio es subdividido (Fahrig, 2003; Hill y Curran, 2003). Esta transformación en el paisaje, altera el número y la composición de las especies y se ha descrito como la mayor amenaza para la pérdida de la diversidad biológica mundial (Steffen et al., 2011).

En México, los primeros eventos de deforestación a gran escala de las selvas húmedas tuvieron lugar en la década de 1940, debido a la implementación de las primeras políticas gubernamentales que impulsaron la colonización y la producción agropecuaria. Factores tales como el transporte masivo de personas, la construcción de presas para el riego de monocultivos, políticas de reparto agrario de tierras "ociosas" y, sobre todo, el fomento a la ganadería y a la agricultura con créditos y apoyos legales, fueron responsables de la deforestación de la mayor parte de estas selvas (Challenger et al., 1998). Según Challenger y colaboradores (2009), de la extensión que originalmente representaban las selvas húmedas de 18 millones de hectáreas, hacia el año 2002 sólo persistían 3.15 millones hectáreas (17.5%) de vegetación primaria, localizadas principalmente en Campeche, en la Selva Lacandona y en el límite entre los estados de Veracruz, Oaxaca y Chiapas (Sánchez et al., 2009). La intensa actividad agropecuaria en las regiones tropicales húmedas en México dio lugar a paisajes modificados en los que se presentan parches de vegetación secundaria y remanentes de bosques maduros, inmersos en grandes áreas de sistemas agropecuarios (Challenger et al., 2009). Estos paisajes han sido llamados paisajes culturales, paisajes rurales, paisajes modificados por actividades humanas, (Arroyo-Rodríguez et al., 2017; Chazdon et al., 2009; Harvey et al., 2011; Martínez-Ramos et al., 2016; Zermeño-Hernández



et al., 2016) aunque también se les conoce como paisajes agroforestales cuando conservan una cobertura forestal importante (Kessler et al., 2012).

Los paisajes agroforestales pueden contener diferentes porcentajes de cobertura remanente de bosques maduros y secundarios que son críticos para la conservación de la diversidad de especies arbóreas nativas, especialmente de especies raras (Kessler et al., 2012). Sin embargo, se desconoce en qué grado se reduce la diversidad de especies arbóreas a medida que la cobertura de estos bosques se hace menor. Cuando se presentan perturbaciones de gran escala causadas por agentes externos a la dinámica natural del bosque, los atributos estructurales y dinámicos de la vegetación nativa remanente están determinados por un conjunto complejo de factores, incluyendo factores ambientales locales, la historia de uso de suelo, la configuración del paisaje, el acervo disponible de especies, además de factores relacionados con atributos funcionales y de historias de vida de las especies (Pickett et al., 1987).

Las especies de árboles de los bosques tropicales han evolucionado bajo la influencia de disturbios naturales crónicos a pequeña escala (Martínez-Ramos, 1985), los cuales juegan un papel crítico en el ciclo de regeneración del bosque, donde la estructura y la composición de las poblaciones y comunidades vegetales cambian en el espacio y el tiempo (Martínez-Ramos et al., 1988). Idealmente, en el marco de la sucesión por facilitación (sensu Connell et al. 1977), tras un disturbio se desarrollan especies arbóreas de vida corta, fuertemente demandantes de luz, denominadas pioneras (Martínez-Ramos et al., 1989), las cuales dominan la comunidad arbórea durante los primeros años de la sucesión. Este proceso determina que la composición del bosque en regeneración sea muy distinta a la del bosque maduro, donde dominan especies de vida larga y crecimiento lento, denominadas tolerantes a la sombra o no pioneras (Chazdon, 2003; Peña-Claros, 2003). Estas últimas tienden a germinar y establecerse casi exclusivamente debajo del dosel y requieren condiciones del interior del bosque. Sin embargo, en los campos agropecuarios abandonados con frecuencia el



proceso sucesional no sigue este patrón de reemplazo entre gremios regenerativos (Corlett, 1991; Gemerden et al., 2003).

Cuando se presentan perturbaciones a gran escala como la deforestación y la agricultura, se generan impactos de tamaño, gravedad y duración mucho mayores a los que se presentarían en la regeneración natural del bosque (Laurance et al., 2014). Tales disturbios al ser nuevos acontecimientos en la historia evolutiva de las especies arbóreas conllevan a respuestas deficientes o nulas de adaptación y por lo tanto su regeneración natural puede ser limitada. Comúnmente, el manejo agropecuario elimina el ecosistema forestal original y reduce en gran medida el potencial de regeneración en los campos agropecuarios abandonados teniendo grandes consecuencias para el mantenimiento de la diversidad de especies de árboles tropicales (Holl, 2012). En la figura 1, se ilustran diferentes escenarios de impacto en el bosque tropical y su respuesta ante estos. Se observa, que el aumento de la intensidad de manejo del uso de suelo afecta la capacidad de la regeneración de las especies de árboles nativas, ya que disminuye la disponibilidad de propágulos, al igual que las condiciones biofísicas ideales para el crecimiento y la germinación de las plantas (Holl, 2007; Martínez-Ramos y García-Orth, 2007). Mientras se incrementa el grado de impacto por actividades humanas, aumentará el área de manejo agropecuario y por lo tanto, la distancia entre los remanentes de bosque maduro que funcionan como bancos de semillas de especies originarias. Dichos cambios en la composición y configuración del paisaje provocarán que los cuellos de botella sobre las especies regeneradoras sean más estrictos, ya que la disponibilidad de propágulos disminuirá debido a la limitación en la dispersión de semillas (Martínez-Ramos et al., 2016). Otros estudios han demostrado que estos efectos han causado la disminución de la participación de animales dispersores de semillas (representados en la figura 1 como los diferentes tamaños de las aves), con consecuencias mayores para las especies no pioneras cuyas semillas son de gran tamaño y dependen de estos animales para su dispersión (Aide et al., 2000; Loik y Holl, 1999). Estas consecuencias en la regeneración del bosque pueden incrementarse si la cantidad de cobertura de bosque maduro remanente que



rodea la zona de manejo es menor. Además, la limitación del establecimiento de plántulas aumenta con la duración y gravedad de la perturbación ya que agotan las reservas de los propágulos in situ (representados en la figura 1 como las cajas de color gris), siendo el establecimiento de pastizales para el uso ganadero una de las actividades más severas para la regeneración (Martínez-Ramos y García-Orth, 2007). Al mismo tiempo, estos factores cambiarán las condiciones biofísicas ambientales, alejándolas de aquellas que permiten la supervivencia, el crecimiento y/o la reproducción de la mayoría de las especies de árboles tropicales (Chazdon, 2003; Zermeño-Hernández et al., 2016); Así, pocas especies pioneras capaces de tolerar condiciones ambientales adversas como la gran de luz y la sequía dominarán los campos agropecuarios abandonados (Mesquita et al., 2015). En condiciones de perturbación extrema, es probable el establecimiento de malezas que impidan la regeneración natural del bosque (Suazo-Ortuño et al., 2015). Con el aumento en la extensión, la duración y intensidad de manejo de zonas agropecuarias, los valores en los niveles de la diversidad de especies arbóreas, de las funciones del ecosistema y de los servicios ecosistémicos se reducirán (Chazdon, 2008). En tales circunstancias, el tiempo de regeneración del bosque tropical es incierto y es necesario la restauración ecológica activa para tratar de lograr la regeneración del bosque con las propiedades originales del ecosistema (Martínez-Ramos et al., 2016). Por ello, es fundamental el entendimiento del estado de los paisajes agroforestales tropicales, para poder generar estrategias adecuadas de manejo de uso de suelo, dirigidas a la conservación de la diversidad de especies arbóreas y al mantenimiento de los servicios ecosistémicos de las regiones tropicales en México.



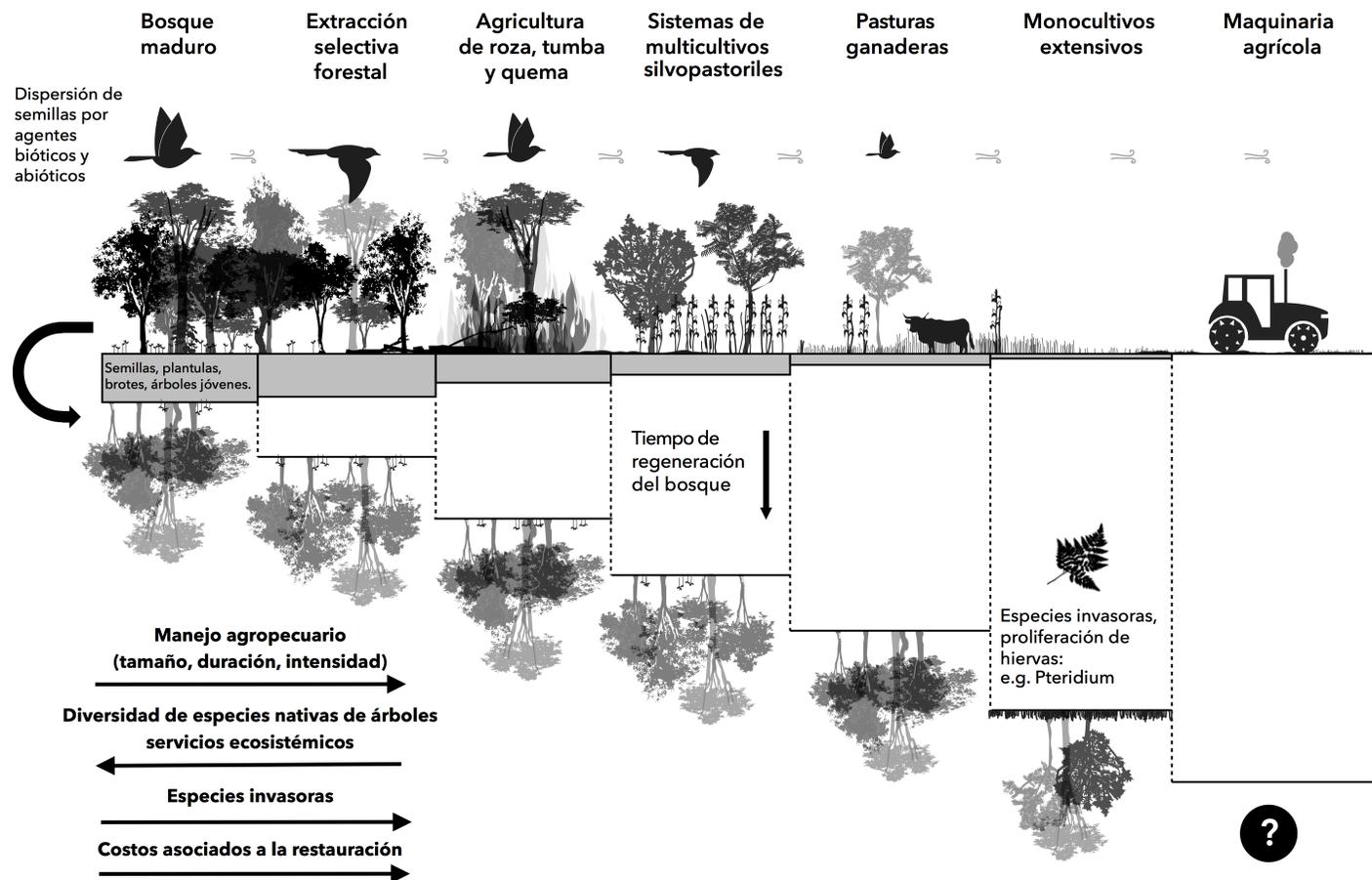


Figura 1. Dibujo conceptual que ilustra los efectos del manejo del uso del suelo sobre el potencial de regeneración del bosque. Bajo manejo del uso de suelo de bajo impacto como la tala selectiva de árboles o el desplazamiento cultivo, la disponibilidad de propágulos (semillas de suelo, y plántulas, retoños y bancos de retoños), la lluvia de semillas (proveniente de fuentes de semillas externas a través de dispersores de semillas de animales y viento), y los factores biofísicos no representan barreras para la regeneración del bosque. Mientras el tamaño, la duración y la intensidad de la perturbación por el manejo de uso suelo aumenta (primera flecha horizontal) el potencial de regeneración del bosque disminuye (el tiempo para la recuperación del bosque se hace más largo; flecha vertical y longitud de las líneas discontinuas) y la estructura y composición del bosque cambian con respecto a las del bosque maduro original. En caso de que las condiciones del manejo de uso de suelo sean realmente severas, la zona podría ser invadida por malezas y la regeneración natural del bosque es improbable (tiempo de recuperación incierto) por lo que las acciones de restauración son necesarias. Con el aumento en el manejo agropecuario, la limitación a la dispersión se intensifica (principalmente por la pérdida de animales dispersores, indicada por la disminución en el tamaño de la imagen del ave) permaneciendo la dispersión por viento (símbolo frente al ave) y aumentando la limitación de la regeneración del bosque. La cobertura del bosque maduro disminuye mientras los niveles de diversidad de especies de árboles nativos y los servicios ecosistémicos también lo hacen. Modificado de García-Orth, (2008).

Con este sentido, el estudio de los patrones espaciales de los paisajes, como la cantidad de hábitat y las características de los parches, han resultado de gran ayuda para el entendimiento de los impactos del manejo de uso de suelo en los ecosistemas, ya que son buenos predictores de la diversidad y la composición de especies (Mazerolle et al., 1999). Es por ello que han sido utilizados en diferentes estudios sobre la relación entre la configuración de los paisajes y la diversidad de especies de árboles tropicales (Castillo-Santiago, 2009; Hernández-Ruedas et al., 2014; Hernández-Stefanoni, 2005; Hernández-Stefanoni y Dupuy, 2008). Los patrones espaciales determinan la configuración y el grado de fragmentación del paisaje y pueden ser relacionados cuantitativamente con procesos regenerativos y ambientales (McGarigal et al., 2002). Además, estos análisis espaciales tienen la ventaja de que son relativamente económicos y tienen la bondad de permitir comparaciones entre diferentes paisajes (Tinker et al., 1998). La mayoría de los estudios relacionados con los efectos de los patrones espaciales de paisajes modificados por actividades humanas sobre las comunidades de plantas (e.g., Hernández-Ruedas et al., 2014) se enfocan en el análisis de estos efectos en fragmentos individuales y en la diversidad local de especies. Pocos estudios han examinado de manera integral el efecto de las diferentes clases de parches a nivel de todo el paisaje sobre la abundancia de individuos y la diversidad de especies (Hill y Curran, 2003). Es decir, prácticamente no existen estudios, sobre la relación que existe entre la configuración del paisaje y la contribución relativa de diferentes gremios regenerativos (e.g., árboles pioneros vs. no pioneros), ni de cómo se relaciona la diversidad de especies con la diversidad de usos del suelo en el paisaje.

Es por ello que el presente estudio pretende responder las siguientes preguntas: ¿cuál es el patrón de pérdida de especies de árboles nativos en paisajes agroforestales a medida que se reduce la cobertura de bosque maduro remanente? ¿esta pérdida es proporcional a la reducción de la cobertura de bosque maduro en el paisaje? ¿cuál es el papel de los bosques secundarios y de los campos agropecuarios en la conservación de la biodiversidad dentro de los paisajes agroforestales?, y ¿existen valores críticos de cobertura de bosque



maduro remanente en los que la diversidad de especies colapsa? Para responder estas preguntas es importante explorar los patrones de cambio de la diversidad de especies en paisajes agroforestales que representen un gradiente de niveles de cobertura remanente de bosques maduros y de bosques secundarios.



OBJETIVO GENERAL

El objetivo general de este estudio fue caracterizar los posibles efectos de la pérdida del bosque maduro y secundario en la abundancia de individuos, la riqueza, la diversidad y la composición de especies arbóreas a través de una serie de paisajes agroforestales con distinta composición y configuración.

OBJETIVOS PARTICULARES

Identifiqué cuatro objetivos particulares que representan la secuencia de etapas para lograr el objetivo general:

1. Caracterizar 12 paisajes agroforestales con métricas de composición (cobertura de bosque maduro, bosques secundarios y campos agropecuarios) y configuración (e.g. número de parches, densidad de borde y conectividad).
2. Determinar la abundancia de individuos, la riqueza y la diversidad de especies en cada paisaje, considerando la comunidad de árboles presente en: (i) los remanentes de bosque maduro, (ii) las áreas de bosques secundarios, y (iii) los campos agropecuarios.
3. Analizar el efecto de la disminución de la cobertura forestal (bosque maduro y bosque secundario) y de la diversidad del paisaje sobre la abundancia de individuos, la riqueza, la diversidad y la composición de especies en 12 paisajes agroforestales.
4. Analizar la contribución de grupos de especies con diferentes estrategias regenerativas (pioneros vs. no pioneros) en 12 paisajes agroforestales con diferentes valores de diversidad paisajística y porcentajes de cobertura remanente de bosques maduros y de bosques secundarios.



HIPÓTESIS

1) Si la reducción en la diversidad de especies es proporcional al porcentaje de cobertura de bosques maduros remanentes en el paisaje, se esperaría que el número de especies de arbóreas disminuya proporcionalmente a medida que se reduce el porcentaje de cobertura de bosque maduro remanente.

2) A medida que la cobertura de bosque maduro remanente disminuye en el paisaje, se espera una disminución rápida de las especies tolerantes a la sombra (o no pioneras). A su vez, se espera que medida que la cobertura de bosque maduro remanente disminuye en el paisaje, la abundancia, la riqueza y diversidad de especies intolerantes a la sombra (o pioneras) aumente.

3) Si los diferentes usos de suelo (e.g., bosque maduro, bosque secundario y campos agropecuarios) poseen especies arbóreas propias se espera que los paisajes con un mayor diversidad de usos de suelo, presenten una mayor riqueza y diversidad de especies nativas.

4) Si la composición florística está determinada por la cantidad de bosque maduro en el paisaje, se espera que a medida que disminuya la cobertura de bosque maduro remanente la composición florística cambie.



MATERIALES Y MÉTODOS

Región de Marqués de Comillas

La Selva Lacandona está ubicada en el estado de Chiapas y se divide en 5 regiones: Cañadas de Ocosingo, Cañadas de Las Margaritas, Marqués de Comillas, Comunidad Lacandona y Zona Norte. La región de Marqués de Comillas, colinda con Guatemala, cubre el 15% del territorio de la Selva Lacandona (Castillo-Santiago, 2009) y está conformada por dos municipios; Benemérito de las Américas y Marqués de Comillas (Muench, 2008). Este territorio se mantuvo deshabitado hasta los años 80 del siglo XX, cuando a través del reparto agrario se inició la colonización del trópico húmedo (De Vos, 2005). La historia del manejo del uso de suelo en Marqués de Comillas es diferente de la de otros sitios de la república, debido a que familias provenientes de distintos estados, sin conocimientos ni tradición en el uso del bosque tropical húmedo, comenzaron una ocupación la desorganizada de estas tierras. Aunado a esto, la política nacional ha promovido el desarrollo de actividades agropecuarias, concentrándose en subsidios y créditos, pero prácticamente sin asistencia técnica y poca coordinación entre los programas de apoyo. Este mal manejo por parte de habitantes y autoridades ha causado, por un lado la pérdida de la riqueza natural y por el otro, una baja eficiencia productiva y el empobrecimiento de la tierra. Los pobladores a la fecha han abandonado plantaciones de cacao, hule y especies maderables para cambiar sus tierras principalmente por potreros (Carabias et al., 2015).

El municipio Marqués de Comillas está considerado como de alta pobreza. Los pobladores de la zona enfrentan grandes retos para vivir y mejorar su calidad de vida ya que hasta la fecha carecen de servicios de salud y hospitales; los servicios educativos en la zona son pocos y de pésima calidad y prácticamente no existen fuentes de empleo permanente en la zona (CONEVAL, 2014).

En la actualidad, el principal manejo para el uso de suelo en la región es el cultivo de pastizales para la ganadería, además de la agricultura de temporal; sin embargo, en la zona existen aún fragmentos significativos de bosque maduro y



bosque secundario (Castillo-Santiago et al., 2010). Este manejo genera diversos paisajes en los que se pueden observar diferentes tipos y proporciones de coberturas, es decir, en un sitio determinado se pueden destinar diferentes áreas para actividades como el cultivo de maíz y ganadería, para la recuperación de la tierra y para la conservación de fragmentos de bosque maduro (Figura 2). El tipo de actividad y el lugar donde se realizan dependen fundamentalmente de factores como la fertilidad del suelo, la existencia de vías de acceso, el tamaño de las parcelas para cada familia y la presencia de apoyos y programas impulsados por el gobierno u otras instituciones. La mayoría de los habitantes intentan utilizar el área total de sus tierras con el máximo beneficio económico, lo que impulsa a desarrollar sistemas extensivos, como la ganadería, ya que su manejo es relativamente fácil, es altamente reproducible, utiliza toda el área de la parcela y brinda estatus social (Carabias et al., 2015).



Figura 2. Paisaje en el ejido de Belisario Domínguez en la región de Marqués de Comillas, Chiapas, México. En la imagen se pueden observar diferentes tipos de coberturas: bosque maduro, bosque secundario, cultivos de maíz y potreros.



Esta problemática socioambiental ha transformado a la región de Marqués de Comillas en un mosaico de paisajes agroforestales. Un estudio basado en análisis de imágenes satelitales muestra que la superficie de vegetación arbórea disminuyó casi el 50% en un lapso de 20 años (Castillo-Santiago, 2009). Durante el periodo de 1986-1997 se registró una pérdida de 38,400 ha, lo que corresponde a una tasa de deforestación de 2.3 % anual. Para el periodo de 1997-2005 esta tasa aumentó a un valor de 4.82 %, es decir, se duplicó en menos de 10 años. Así mismo, del 83.2 % de la cobertura de bosque maduro registrado para en 1986, para el año de 2015 sólo quedaba 43.3 % (Figura 3).

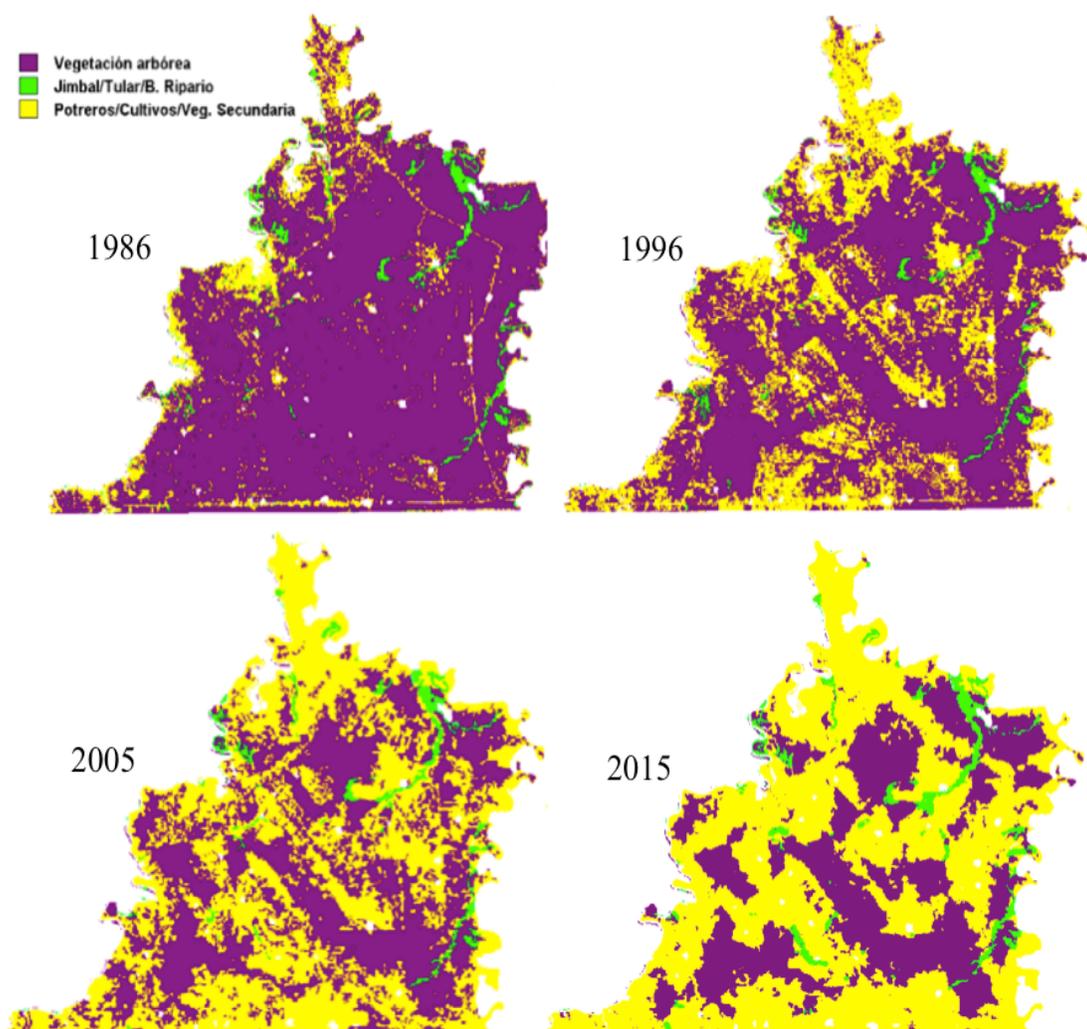


Figura 3. Cambios en la cobertura de uso de suelo en la región de Marqués de Comillas durante 29 años (Castillo-Santiago, 2009).



Clasificación y selección de los paisajes

Se seleccionaron 12 diferentes paisajes con un área de 1km² (1000 × 1000 m) (Figura 4). Estos se seleccionaron direccionalmente mediante la identificación de zonas tipos de cobertura contrastantes, es decir, bosques de edad madura, bosques secundarios y zonas de manejo agropecuario y evitando la superposición. Para este fin, se utilizaron imágenes de satélite SPOT-5 de marzo de 2013, sin nubes y con 10 m de resolución. Se caracterizó la cobertura del uso de suelo y vegetación empleando un método de clasificación híbrido, el cual combina la segmentación de imágenes y la interpretación visual de imágenes de alta resolución (Mas et al., 2017). Con el apoyo del sistema de información geográfica (SAGA, 2013), se generaron objetos espectralmente homogéneos a través de la segmentación de la imagen y se caracterizaron con base en los valores espectrales derivados de la variable de varianza de textura en la banda infrarroja cercana (NIRVAR). Los valores de esta variable tienen una relación negativa con el contenido de biomasa aérea de la vegetación, haciendo posible discernir entre distintos estadios sucesionales en bosques tropicales húmedos (Castillo-Santiago et al., 2010; Willhauck, 2000). Los valores espectrales para cada cobertura fueron los siguientes: $6.37 \pm 2.05 \mu\text{m}$ para el bosque maduro (BM), $12.64 \pm 3.33 \mu\text{m}$ para el bosque secundario arbóreo (BSA), $20.15 \pm 4.04 \mu\text{m}$ para el bosque secundario arbustivo (BSar) y $33.05 \pm 8.62 \mu\text{m}$ para áreas de uso agropecuario (UA). La precisión de la clasificación fue de un 74% y se evaluó a través de una matriz de confusión, empleando con el complemento *AccurAssess* del programa de sistema de información geográfica QGis 2011 (Mas et al., 2014).

Los paisajes seleccionados se encuentran en los poblados de Chajul (CHA), Belisario Domínguez (BED), Flor de Marqués (FLO), López Mateos (LMA), Loma Bonita (LOM-ESC), Playón de la Gloria (PYR-PY1-PY2) y Reforma (RE1-RE2).



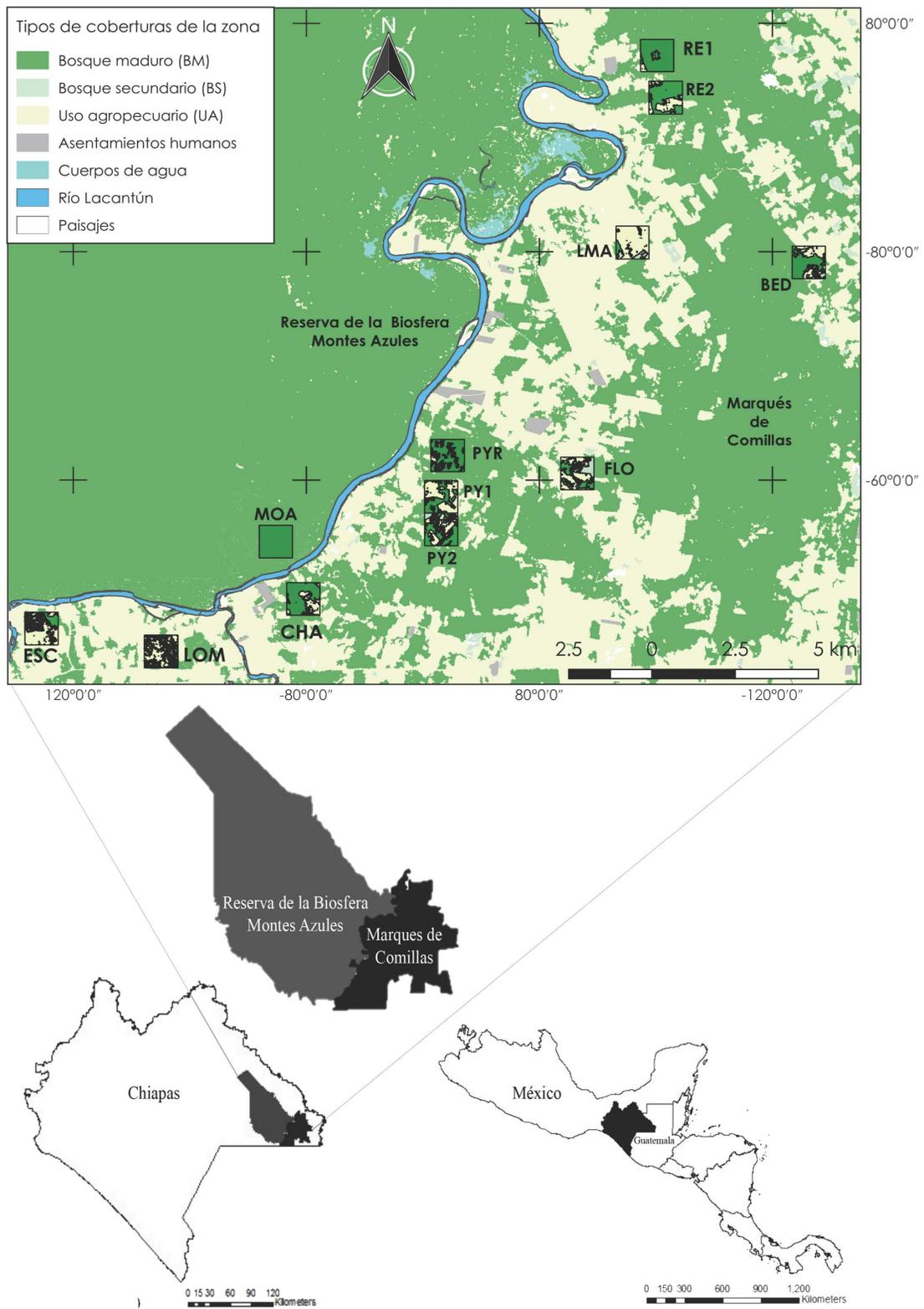


Figura 4. Mapa donde se muestran la ubicación de los 12 paisajes agroforestales del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas. El conjunto de paisajes representan un mosaico de coberturas como el bosque maduro, bosque secundario y campos agropecuarios.



Caracterización del paisaje y muestreo de la vegetación

Con el programa QGis, 2011 en cada paisaje se establecieron al azar 30 puntos de muestreo, un total de 360 puntos para todos los paisajes. Una vez en el punto de muestreo se estableció una parcela circular de 15 m de radio lo que equivale a un área de 707m² este muestreo tiene la ventaja que es fácil y rápido de establecer. En cada parcela se registró a una escala más fina el tipo de vegetación (bosque maduro o bosque secundario), o el tipo de uso de suelo (potreros o cultivos). En los casos donde la parcela abarcó dos tipos de cobertura se reubicó en la que cubriera mayor porcentaje área. Para los bosques secundarios se determinó el uso del suelo anterior y los años de abandono, es decir, la edad del bosque secundario a través de la información proporcionada por los ejidatarios

Posteriormente, en cada parcela se muestrearon los árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 10 cm; cada árbol fue identificado taxonómicamente (en caso de desconocer la especie, se recolectó material para su posterior identificación); además, se midió el DAP y la altura. Las especies que no pudieron ser determinadas en campo se determinaron con la ayuda del Biól. Esteban Martínez en el herbario MEXU (Universidad Nacional Autónoma de México). Los nombres de las especies siguieron la base de datos electrónica del Jardín Botánico de Missouri (Herbario MO, Saint Louis; Tropicos, 2015)

Clasificación de especies por gremios regenerativos

Se utilizó la clasificación de gremios de regeneración propuesta por Whitmore (1989), la cual divide a las especies del bosque tropical húmedo en: pioneras (EP) y no pioneras (ENP). Las especies pioneras se definen como aquéllas que dependen estrictamente de sitios abiertos para su regeneración y se caracterizan por producir grandes cantidades de semillas de tamaño pequeño y de dispersión eficiente, además, poseen un rápido crecimiento y un ciclo de vida relativamente corto. Las especies no pioneras, se definen como aquéllas que se pueden



establecer como plántulas y crecer bajo el dosel, con una producción baja de semillas de gran tamaño y con una dispersión limitada, así mismo tienen un crecimiento lento y ciclo de vida largo.

En este estudio la clasificación se basó en el conocimiento sobre los atributos regenerativos y de ciclo de vida que se tiene sobre las especies registradas, adquirido en estudios previos realizados en el sitio de estudio y en la región de los Tuxtlas, Veracruz (Martínez-Ramos 1985; Martínez-Ramos & García-Orth 2007; J. Rodríguez y M. Martínez-Ramos, com. pers.).

Análisis de datos

Cálculo de las métricas del paisaje

Con el programa Fragstats ver. 4.0 (McGarigal et al., 2002) se calcularon diferentes métricas relacionadas con los atributos del paisaje (McGarigal et al., 2002). Es conocido que muchas de las métricas utilizadas en la ecología del paisaje son redundantes o brindan una formulación alternativa del mismo aspecto espacial (Cushman et al., 2008; Hargis et al., 1998). Por lo tanto, para la selección de las métricas utilizadas, se realizó un análisis de correlación entre métricas por medio del coeficiente de correlación de Pearson. Además, se consideraron métricas que incluyeran variables que cuantifican diferentes aspectos de la configuración del paisaje. Con estas bases, se seleccionaron seis índices pertenecientes a cuatro grupos de métricas y se relacionaron con la abundancia, riqueza y diversidad de especies de árboles. Estos grupos y métricas son: métricas de área, superficie, densidad y variabilidad (PLAND-porcentaje de cobertura en el paisaje y NP-número de parches), métricas de forma (AREA_MN-promedio del área del parche), métricas de ecotono y hábitat interior (TCA-área total de zonas núcleo), métricas de distancia, vecindad y conectividad (ENN-MN promedio de la distancia euclidiana) y métricas de diversidad (H' -índice de Shannon). En la cuadro 1 se presenta una descripción de cada métrica.



Cuadro 1. Descripción de las diferentes métricas analizadas en los paisajes de Marqués de Comillas (McGarigal et al., 2002).

Tipo de métrica /código	Métrica	Descripción
Métricas de área, superficie, densidad y variabilidad.		
PLAND	Porcentaje de cobertura en el paisaje	Esta métrica es una medida de la composición del paisaje, específicamente, el porcentaje de superficie en el paisaje compuesto de un determinado tipo de cobertura.
NP	Número de parches	Esta métrica es una medida de la configuración del paisaje y es igual al número de parches el el paisaje.
Métricas de forma		
AREA_MN	Promedio del área del parche	Este índice está en función del número de parches y el área total del paisaje.
Métricas de ecotono y hábitat interior		
TCA	Área total de las zonas núcleo	Es igual a la suma del área núcleo de cada parche correspondiente a cada tipo de parche dividido entre 10,000 (para ser convertido a hectáreas)
Métricas de distancia, vecindad y conectividad		
ENN_MN	Promedio de la distancia euclidiana	Es una medida del aislamiento del parche, en la cual solo considera los parches que tienen vecinos y calcula el promedio de las distancias entre estos.
Métricas de diversidad		
H'	Índice de diversidad de Shannon	Es igual a menos la sumatoria de todos los tipos de parche de la abundancia proporcional de cada tipo de parche multiplicada por su proporción.



✦ **Análisis de diversidad y composición de especies**

Se registró el número de familias, géneros y especies para cada punto de muestreo. También se evaluaron los cambios en la uniformidad de la comunidad entre los paisajes utilizando un factor de equitatividad (EF) (Jost, 2010):

$$EF = {}^2D/S$$

donde 2D se refiere al índice inverso de Simpson (número de especies dominantes en una comunidad); (Chao y Jost, 2012) y S es el número total de especies en la muestra. Los valores de este índice oscilan entre 0 y 1; mientras más se acerquen a 0 las especies serán igualmente comunes y cuando los valores sean cercanos a 1 la comunidad estará dominada por pocas especies (Jost, 2010). En términos generales, EF puede interpretarse como la proporción de especies dominantes en la comunidad (Jost, 2010).

Como una primera medida de diversidad, se calculó la riqueza específica la cual se basa en el conteo del número de especies (Gaston, 1996; Moreno y Halffter, 2000). Esta medida es la más frecuentemente utilizada para estimar la diversidad, ya que su significado ha sido entendido desde hace tiempo y de manera amplia (Aguilera y Silva, 1997), existe cierta facilidad en contar y detectar ciertos grupos y existen muchos datos disponibles sobre números de especies (Moreno, 2001). Además, se calcularon los índices de Chao1 y α de Fisher. Chao1 es un estimador no paramétrico que calcula el número de especies en una comunidad basado en el número de especies raras en la muestra (Chao, 1984; Chao y Lee, 1992):

$$Chao1 = S + \frac{a^2}{b2}$$

donde S se refiere al número de especies en la muestra, a es el número de especies que están representadas solamente por un único individuo en esa muestra ("singletons"), y b es el número de especies representadas por dos individuos ("doubletons") (Colwell, 2006).



El índice de α de Fisher está definido por la fórmula:

$$S = \alpha \ln \left(1 + \frac{n}{\alpha} \right)$$

donde S es el número de especies, n el número de individuos y α el alfa de Fisher (Fisher et al., 1943). Este índice es útil para caracterizar comunidades de plantas que se componen de pocas especies abundantes y muchas escasas, además que puede evaluar la diversidad de forma independiente del área y al tamaño de la muestra (Krebs, 1989), evaluando eficazmente la diversidad en función del número de individuos y de especies (Condit et al., 1996; Hill y Curran, 2003). Entre mayor sea el valor del índice, mayor será la diversidad de la comunidad (Fisher et al., 1943). Los valores de riqueza específica, el índice Chao1 y el índice de α de Fisher se generaron con el programa EstimateS 9.1.0 (Colwell, 2006).

Para analizar los patrones de cambio de la diversidad de especies en todos los paisajes en relación con los atributos del paisaje se usaron modelos de regresión lineales y no lineales, de los cuales se eligió el modelo más simple y con un mejor ajuste de acuerdo con el valor de R^2 . Además se tomó en cuenta el sentido biológico del modelo. Estos modelos fueron calculados con el programa JMP 12.1.0 (SAS Institute Cary, 2015).

Para comparar la diversidad de todas las especies y la diversidad entre los gremios regenerativos en la serie de paisajes, se construyeron tres curvas de rarefacción. Este análisis es útil cuando se tiene un muestreo de especies en una comunidad y se quiere saber cuántas especies se encontrarían al hacer un submuestreo en la misma (Krebs, 1989). Las curvas de rarefacción fueron construidas con la ayuda del programa estadístico EstimateS 9.1.0 (Colwell, 2006), a partir de una matriz que muestra el número de individuos de cada especie presentes (Dallmeier et al., 1992). Con las curvas de rarefacción también podemos estimar, a grandes rasgos, si el esfuerzo de muestreo realizado fue suficiente para dar realizar conclusiones generales sobre la diversidad de los paisajes agropecuarios de Marqués de Comillas. Por último, se utilizó el índice de completitud (c), el cual muestra la relación entre el número de especies



conocidas y el número de especies estimadas a través del estimador Chao1 (Chao y Jost, 2012), expresado en porcentaje.

Para representar gráficamente la similitud de especies entre los paisajes, se construyó un dendrograma a través de un análisis de conglomerados utilizando el índice de Bray-Curtis basado en los datos de abundancia de las diferentes especies. El análisis se realizó mediante el método de agrupamiento encadenamiento promedio o UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic mean). Además, se llevo a cabo un análisis de similitudes (ANOSIM) para probar las diferencias significativas entre los grupos de paisajes generados por el análisis de conglomerados, ambos análisis se realizaron con el programa estadístico PRIMER 6 (Clarke y Gorley, 2006).



RESULTADOS

Atributos del paisaje

Se observaron diferentes valores en las distintas métricas evaluadas en los 12 paisajes; por ejemplo, el paisaje que mostró mayor número de parches (NP) fue LOM por lo que se describe como el paisaje más fragmentado, mientras que MOA fue el paisaje que se registró con un solo parche, ya que cuenta con el área total de cobertura continua de BM (Cuadro 2). Aunque las métricas variaron entre paisajes, solo se encontraron relaciones significativas entre la riqueza y la diversidad de especies con las métricas de porcentaje de cobertura (PLAND) de bosque maduro (BM), bosque remanente es decir bosque secundario y bosque maduro (BR) y la diversidad del paisaje (H'), estos resultados son profundizados más adelante.

Con respecto al porcentaje de cobertura de uso de suelo, se encontró un gradiente de variación en el porcentaje de cobertura de bosque maduro (BM) que va de 6 al 100%, para el bosque secundario arbóreo (BSA) el intervalo es de 0 al 34%, para el bosque secundario arbustivo (BSar) de 0 al 5% y para el uso agropecuario (UA) va de 0 al 83% (Cuadro 2 y Figura 5).

Por otro lado, los resultados derivados de las observaciones en campo indican que la mayor actividad agropecuaria en los paisajes es la ganadería (38 % de los puntos muestreados), seguido de otras actividades productivas como el cultivo de frijol (2 %), el cultivo de maíz (1 %) y el cultivo de caña (≤ 1 %). Entre los tipos de vegetación, el bosque maduro (38 %) fue el más frecuente, seguido del bosque secundario (19 %), mientras que la vegetación ribereña y el jimbál fueron los menos frecuentes (1 %).



Cuadro 2. Valores de las métricas espaciales calculadas para los 12 paisajes de Marqués de Comillas. De izquierda a derecha; porcentaje de cobertura del paisaje (PLAND) para el bosque maduro (BM), bosque secundario arbóreo (BSA), bosque secundario arbustivo (BSar), uso agropecuario (UA), bosque secundario total (BST), y bosque remanente es decir el porcentaje del bosque maduro y el bosque secundario (BR), el número de parches (NP), el promedio del área del parche (AREA_MN), el área total de las zonas núcleo, el promedio de la distancia euclidiana (ENN_MN) y la diversidad de Shannon (H').

PAISAJE	PLAND										
	BM	BSA	BSar	UA	BST	BR	NP	AREA_MN	TCA	ENN_MN	H'
LMA	6	9	2	83	11	17	35	2.8	20	75.8	0.7
PY1	8	34	1	57	35	43	87	1.1	2	40.5	0.9
ESC	19	9	0	72	9	28	364	0.3	5	13	1
LOM	25	26	0	50	26	50	485	0.2	0	11.8	1.1
FLO	25	23	5	47	28	53	134	0.7	0	19.7	1
PY2	48	22	5	26	26	74	150	0.7	0	15.7	1.1
BED	53	7	5	34	13	66	86	1.2	12	25.6	1.2
RE2	67	4	0	29	4	71	58	1.8	18	48	0.8
CHA	70	6	0	24	6	76	120	0.8	18	26.2	0.8
PYR	94	1	2	3	3	97	123	0.8	2	22.1	0.7
RE1	96	0	0	4	1	96	10	10	41	24.7	0.4
MOA	100	0	0	0	1	100	0	99.5	64	0	0



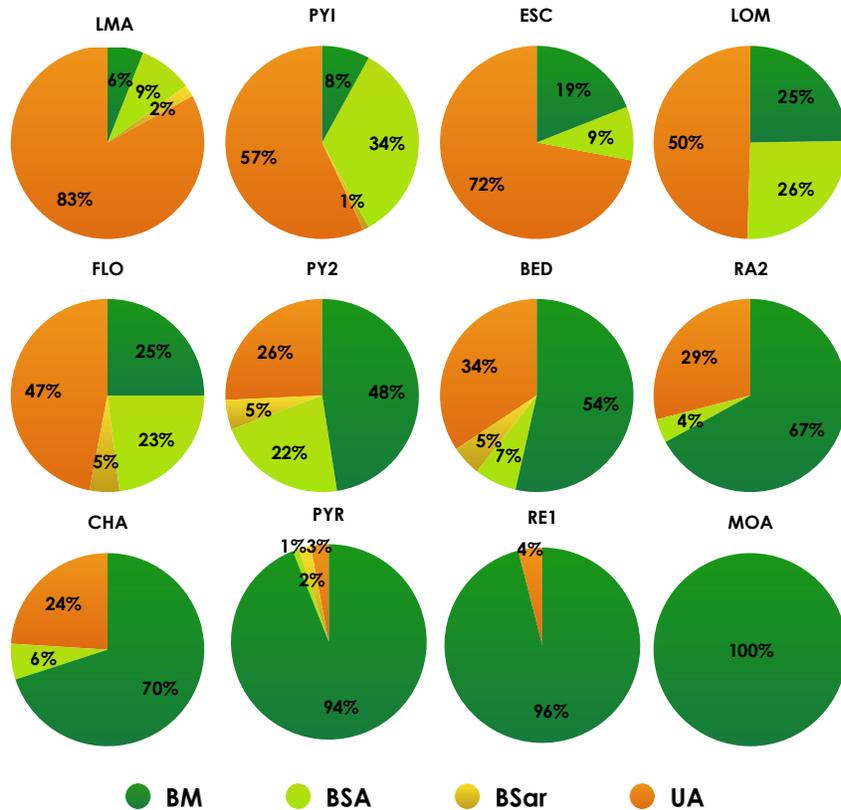


Figura 5. Porcentajes de cobertura de uso de suelo y vegetación con base en imágenes SPOT-5 en los 12 paisajes agroforestales ubicados en Marqués de Comillas, Chiapas, México. Acrónimos del tipo de vegetación y usos suelos: Bosque Maduro (BM), Bosque secundario arbóreo (BSA), Bosque secundario arbustivo (BSar), Uso agropecuario (UA).

Respecto a los valores de las edades de los bosques secundarios, la mayor de frecuencia correspondió a los sitios con edades de entre 11 y 15 años, seguidos de sitios muy jóvenes (≤ 5 años), mientras que los sitios más viejos fueron los menos frecuentes (Figura 6).



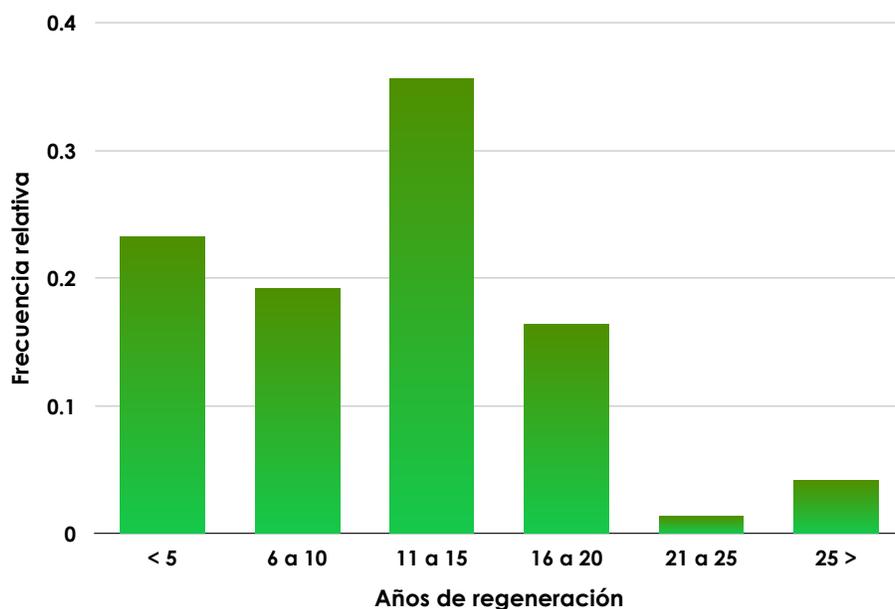


Figura 6. Frecuencia relativa de las edades de diferentes sitios con bosques secundarios en los 12 paisajes estudiados en Marqués de Comillas, Chiapas, México.

Diversidad de especies

Se registraron un total de 5572 individuos, los cuales representaron 49 familias, 138 géneros y 203 especies en un área total de 25.4 ha (Apéndice I). Los valores del promedio (± 1 D.E) para el número de familias fue de 29 ± 7 , para el número de géneros fue de 60 ± 17 y para el número de especies fue 74 ± 22 . Tanto para las familias, como para los géneros y especies el paisaje LMA mostró los valores de riqueza más bajos (10, 49 y 62, respectivamente) y mientras que el paisaje MOA mostró los valores más altos (36, 85 y 110, respectivamente). El promedio del factor de equitatividad fue 0.34 ± 0.11 , siendo el paisaje LMA el que mostró el valor más alto (0.56) y en contraste con el paisaje BED que tuvo el menor valor (0.17) (Cuadro 3).

Las cuatro familias con mayor riqueza de especies en la región fueron Fabaceae (34 especies) Malvaceae (15 especies) Moraceae (13 especies) y Rubiaceae (10 especies) en conjunto, estas familias agruparon el 35% de la especies en los 12 paisajes. En contraste, el 22% de las familias estuvieron representadas por una sola



especie. Tres familias fueron registradas únicamente en el bosque maduro, las cuales por cierto también fueron exclusivas a una unidad de paisaje; Caprifoliaceae en MOA, Elaeocarpaceae en PR1, y Ochnaceae en RE1. Los géneros más ricos en especies fueron *Ficus* y *Nectandra* con 6 especies cada uno. Una proporción grande (80 %) de los géneros estuvieron representados por una sola especie.

Casi la totalidad de la especies fueron nativas de la región, a excepción de tres especies, dos del género *Erythrina* y de *Tectona grandis* que es nativa de Asia. Estas especies fueron encontradas únicamente dentro de potreros. Nueve especies del total de 203, se encuentran en alguna categoría de riesgo de acuerdo con la legislación mexicana (Norma Oficial Mexicana 059): *Bravaisia integerrima*, *Astronium graveolens*, *Spondias radlkoferi*, *Guatteria anomala*, *Magnolia mexicana* y *Calophyllum brasiliense* se encuentran en la categoría de especies amenazadas, *Ormosia isthmensis* y *Vatairea lundellii* están enlistadas como en peligro de extinción y, *Cedrela odorata* como especie sujeta a protección especial (Norma Oficial Mexicana, 2010). Del total de la especies 28% sólo fueron encontradas en el bosque maduro, 27% se encontraron tanto en el bosque maduro como en el bosque secundario y 24 % fueron encontrados en los tres tipos de cobertura. La especie más abundante fue *Dialium guianense* (472 ind.), seguida de *Guarea glabra* con (330 ind.) y *Ampelocera hottlei* (273 ind.); juntas, estas especies representaron el 19 % del total de individuos. Por otro lado, 22 % de las especies fueron registradas como *singletons* (45 especies) y mientras que 11 % como *doubletons* (24 especies).



Cuadro 3. Atributos de la vegetación en los 12 paisajes agroforestales estudiados en Marqués de Comillas, Chiapas, México. BA, área basal ; FE, factor de equitatividad.

Paisaje	Características de la vegetación					
	No. Individuos	No. Familias	No. Géneros	No. Especies	AB(m ²)	FE
LMA	55	10	15	16	3.9	0.56
PY1	370	22	54	64	18.3	0.36
ESC	344	30	62	77	14.8	0.30
LOM	206	26	49	62	14.3	0.51
FLO	475	32	68	85	23.4	0.33
PY2	532	37	72	87	25.2	0.39
BED	441	29	59	73	37.2	0.17
RE2	335	30	62	72	26.4	0.33
CHA	540	32	56	69	-	0.38
PYR	719	35	65	83	59.6	0.26
RE1	666	33	68	89	49.8	0.18
MOA	833	36	86	110	70.6	0.24
Total	5516	49	138	204	343.6	0.20
Promedio ± 1 D.E.	460±219	29±7	60±17	74±22	31.2±20.8	0.33±0.12

Patrones de cambio en la diversidad en una serie de paisajes agroforestales.

Se encontraron relaciones significativas entre la reducción del número de árboles y los porcentajes de cobertura de bosque maduro (BM) y de bosque remanente (BR), para el total de especies (TE), las especies no pioneras (ENP) y las especies pioneras (EP) (Figuras 7, 11 y 15). En el caso del TE y de las EP la reducción de árboles se aproximó a una pérdida proporcional (Figuras 7 y 15), para las ENP se observó una mayor pérdida de árboles a medida se disminuye la cantidad de BM y BR que la observada para el TE y EP (Figura 11).

En relación con en el análisis de la diversidad cuantificada por medio de la riqueza específica (riqueza observada), el índice de Chao1 (riqueza esperada) y



el índice de diversidad de α de Fisher, mostraron una reducción en la diversidad conforme disminuye el porcentaje de cobertura BM y de BR (Figuras 8,9,12,13,16 y 17). Para el total de especies (TE) y las especies no pioneras (ENP) todos los resultados fueron significativos. En la relación con el TE, se encontró que el patrón de pérdida de la diversidad fue menor (Figuras 8 y 9b) que el observado para las ENP para las cuales se observó en su mayoría patrones cercanos a una pérdida proporcional sobre todo cuando la diversidad es analizada con el bosque remanente (Figuras 12b y d, y 13b). Para el caso de las EP, se encontraron resultados significativos entre la riqueza específica y el porcentaje de cobertura de bosques (Figuras 16a y b), variables para las que se observó en el caso de la disminución de porcentaje de cobertura de BR una pérdida casi proporcional y para la disminución del porcentaje de cobertura del BM una pérdida menor. Así mismo, la relación entre el índice de α de Fisher y el porcentaje de cobertura de BR arrojaron resultados significativos siguiendo un patrón de pérdida menor al esperado en una relación proporcional (Figura 17).

Además de analizar los porcentajes de cobertura, el presente estudio encontró relaciones significativas entre la diversidad del paisaje (utilizando el índice H' de Shannon) y la variedad de medidas de diversidad, riqueza específica, el índice de Chao1 y el índice de α de Fisher. Para el TE, las ENP y las EP la disminución de la riqueza especies y el índice de Chao1, fue significativa habiéndose observado una pérdida que se asemeja a una reducción proporcional en relación con la disminución de la diversidad del paisaje (H') (Figuras 10a, b; 14a, b; 18a, b), mientras que el patrón de pérdida de diversidad de especies medida con el índice de α de Fisher siguió un patrón en que la disminución fue más lenta (Figuras 10c,14c, 18c).





Total de especies (TE)

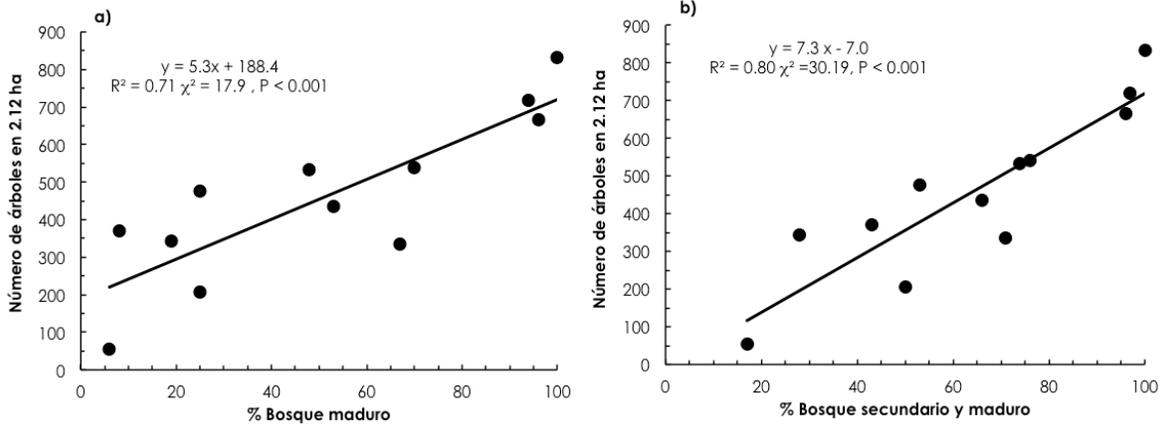


Figura 7. Patrones de cambio de la abundancia del total de especies (TE) en los 12 paisajes estudiados en Marqués de Comillas, Chiapas, México. (a) en función del porcentaje de cobertura bosque maduro y (b) en función del porcentaje de cobertura de bosque remanente (bosque maduro y bosque secundario). En cada panel se muestra el modelo con el mejor ajuste, la proporción de la varianza explicada (R^2), el valor de χ^2 (para variables de conteo), así como el nivel de significancia del modelo (P).

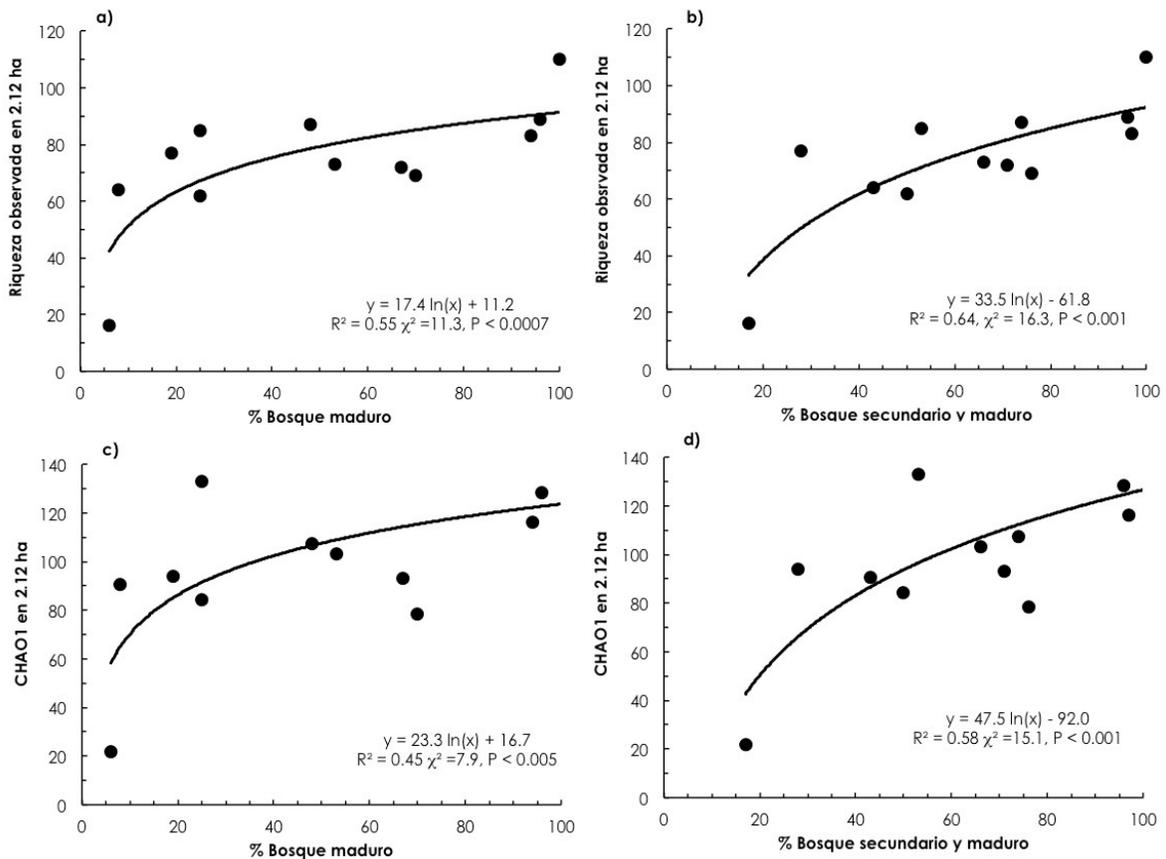


Figura 8. Patrones de cambio de la riqueza de del total de especies (TE) en los 12 paisajes estudiados en Marqués de Comillas, Chiapas, México. (a) Cambio de la riqueza de especies observada en función del porcentaje de bosque maduro; (b) cambio de la riqueza de observada en función del porcentaje de bosque remanente (bosque maduro y secundario), (c) cambio de la riqueza esperada (índice de Chao1) en función del porcentaje de bosque maduro; (d) cambio en la riqueza esperada (índice de Chao1) en función del porcentaje de bosque remanente. En cada panel se muestra el modelo con el mejor ajuste, la proporción de la varianza explicada (R^2), el valor de χ^2 (para variables de conteo), así como el nivel de significancia del modelo (P).



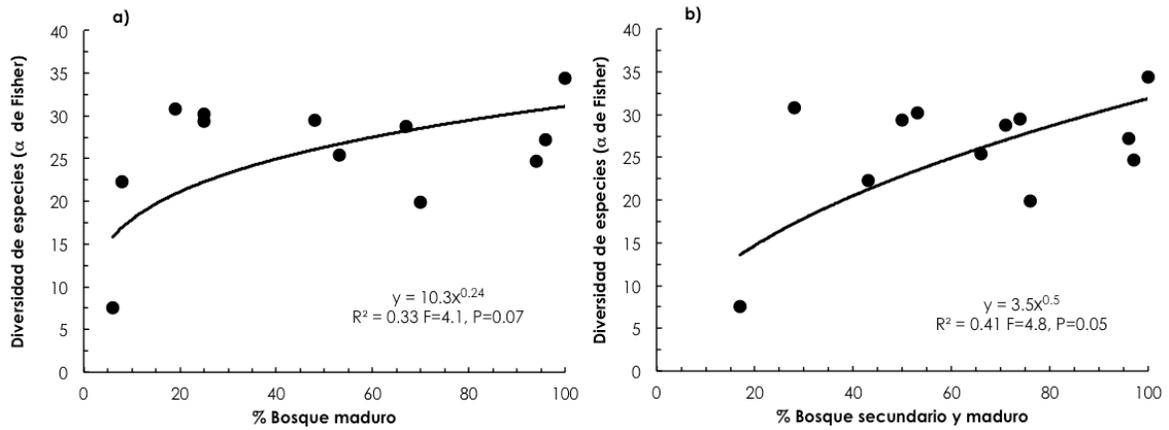


Figura 9. Patrones de cambio en el índice α de Fisher del total de especies (TE) en los 12 paisajes estudiados en Marqués de Comillas, Chiapas, México. (a) Cambio en función del porcentaje de bosque maduro; (b) cambio en función del porcentaje de bosque remanente (bosque maduro y bosque secundario). En cada panel se muestra el modelo con el mejor ajuste, la proporción de la varianza explicada (R^2), el valor de F (para variables normales), así como el nivel de significancia del modelo (P).



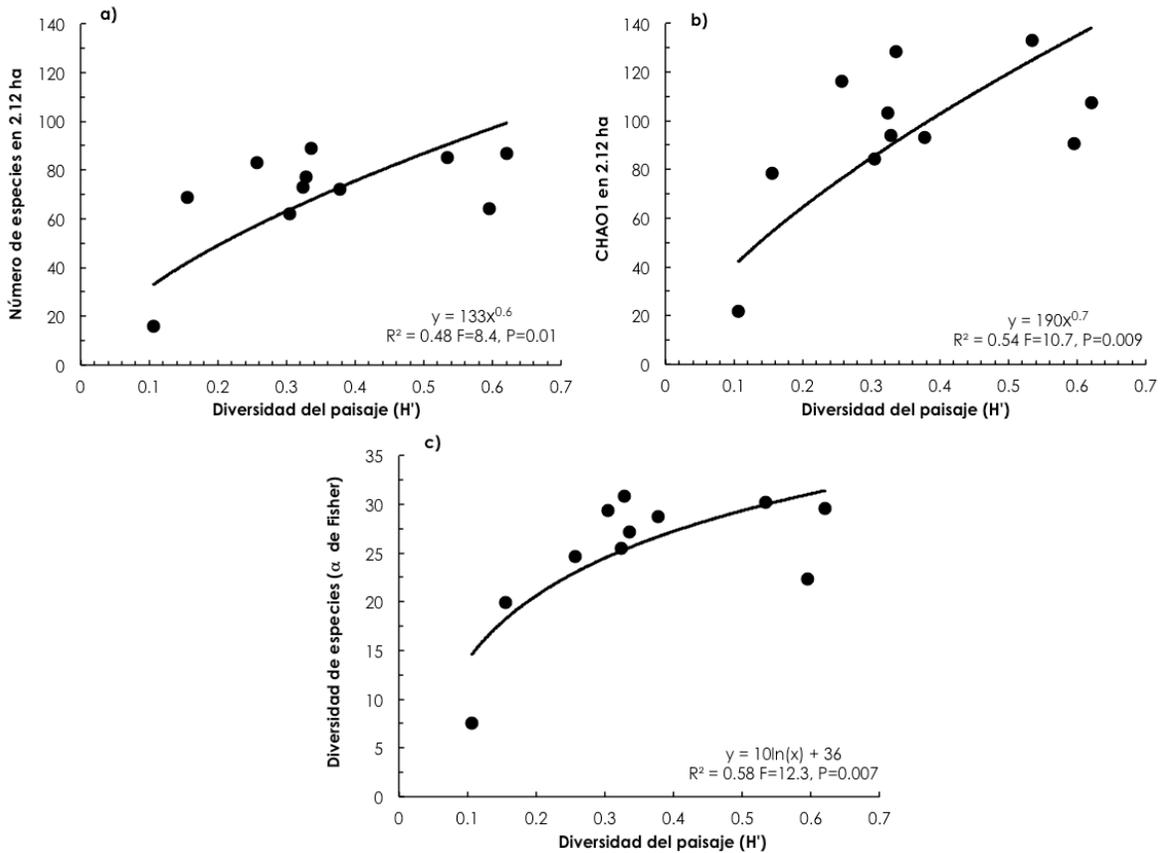


Figura 10. Cambio en la riqueza y la diversidad del total de especies (TE) en los 12 paisajes estudiados en la región de Marqués de Comillas, Chiapas, México. (a) Cambio de la riqueza de especies observada en función de la diversidad del paisaje medida a través del índice de Shannon (H'); (b) cambio de la riqueza esperada (índice de Chao1) en función de la diversidad del paisaje medida a través del índice de Shannon (H'), (c) cambio en el índice α de Fisher en función de la diversidad del paisaje medida a través del índice de Shannon (H'). En cada panel se muestra el modelo con el mejor ajuste, la proporción de la varianza explicada (R^2), el valor de F (para variables normales), así como el nivel de significancia del modelo (P).

🌳 Especies no pioneras (ENP)

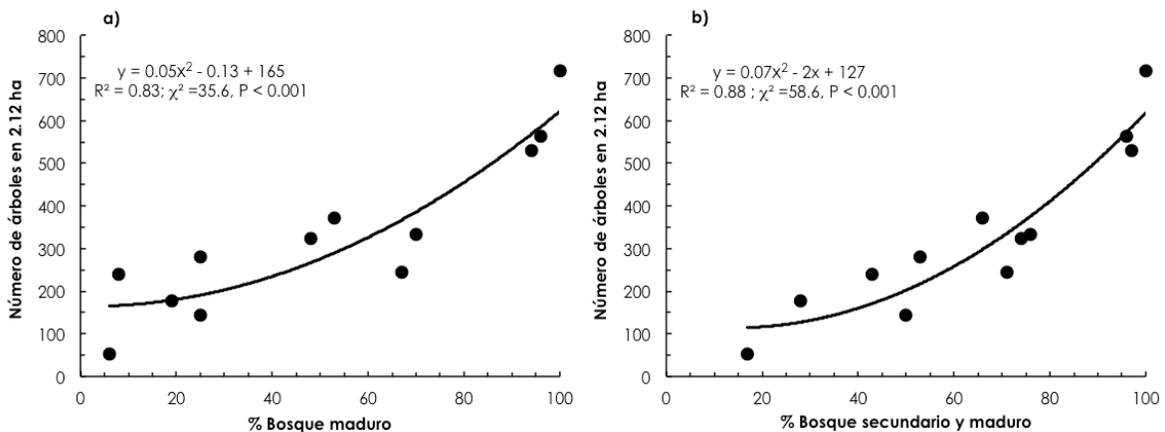


Figura 11. Patrones de cambio de la abundancia de especies no pioneras (NP) en los 12 paisajes estudiados en Marqués de Comillas, Chiapas, México. (a) cambio en función del porcentaje de cobertura de bosque maduro; (b) cambio en función del porcentaje de cobertura de bosque remanente (bosque maduro y bosque secundario). En cada panel se muestra el modelo con el mejor ajuste, la proporción de la varianza explicada (R^2), el valor de χ^2 (para variables de conteo), así como el nivel de significancia del modelo (P).



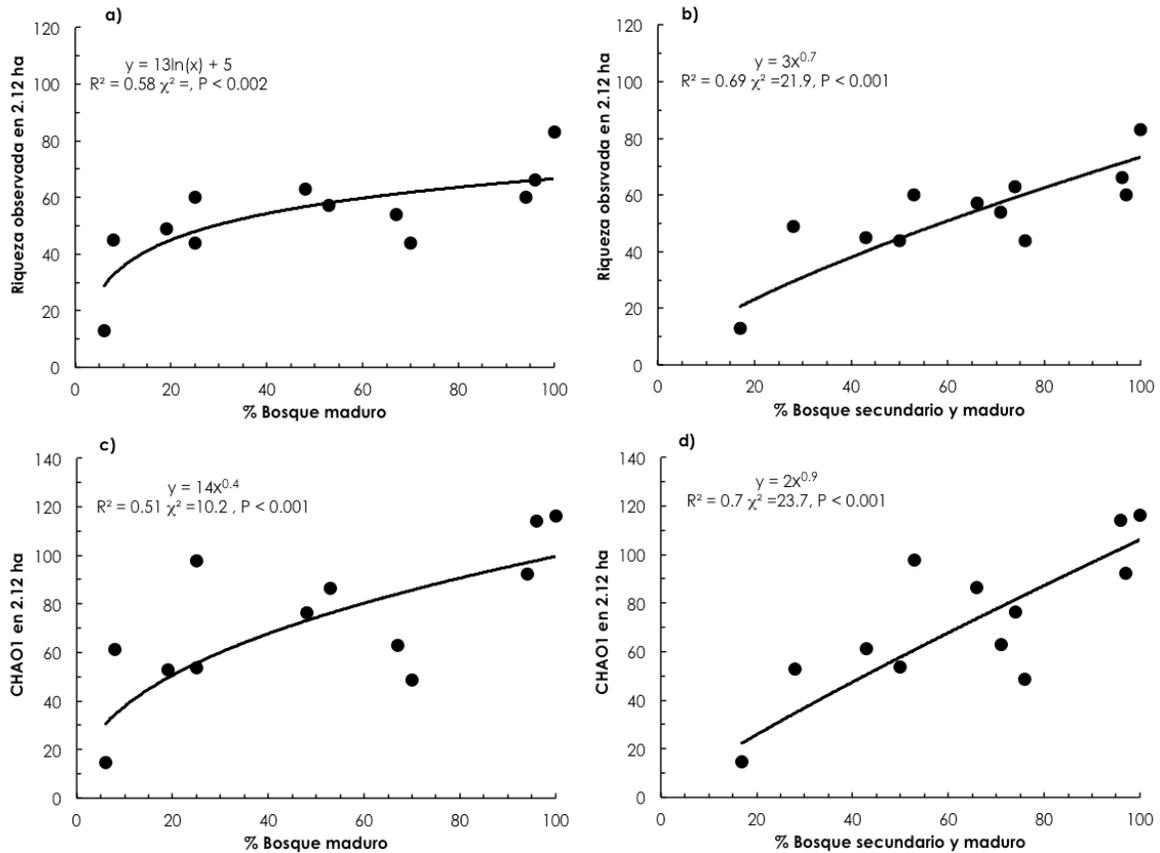


Figura 12. Patrones de cambio de la riqueza de especies no pioneras (NP) en los 12 paisajes estudiados en Marqués de Comillas, Chiapas, México. (a) Cambio de la riqueza de especies observada en función del porcentaje de cobertura de bosque maduro; (b) cambio de la riqueza de observada en función del porcentaje de cobertura de bosque remanente (bosque maduro y secundario); (c) cambio de la riqueza esperada (índice de Chao1) en función del porcentaje de cobertura de bosque maduro; (d) cambio en la riqueza esperada (índice de Chao1) en función del porcentaje de cobertura de bosque remanente. En cada panel se muestra el modelo con el mejor ajuste, la proporción de la varianza explicada (R^2), el valor de χ^2 (para variables de conteo), así como el nivel de significancia del modelo (P).

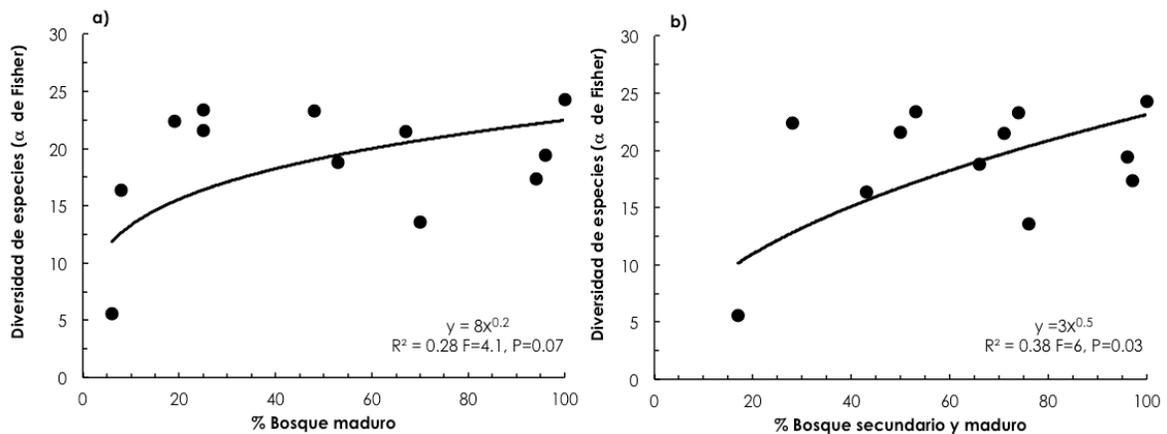


Figura 13. Patrones de cambio en el índice α de Fisher de las especies no pioneras (NP) en los 12 paisajes estudiados en Marqués de Comillas, Chiapas, México. (a) Cambio en función del porcentaje de cobertura de bosque maduro remanente; (b) cambio en función del porcentaje de cobertura de bosque remanente (bosque maduro y bosque secundario). En cada panel se muestra el modelo con el mejor ajuste, la proporción de la varianza explicada (R^2), el valor de F (para variables normales), así como el nivel de significancia del modelo (P).



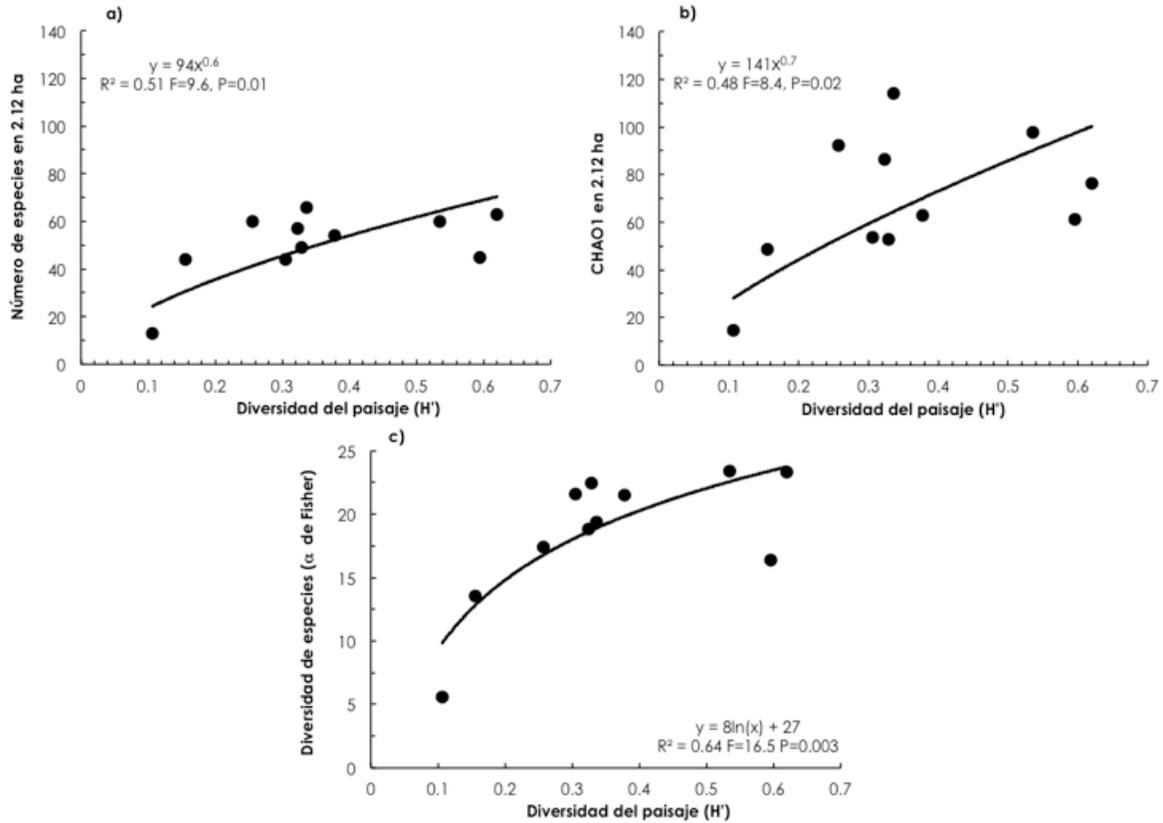


Figura 14. Cambio en la riqueza y diversidad de especies de árboles no pioneros (NP), los 12 paisajes estudiados en la región de Marqués de Comillas, Chiapas, México. (a) Cambio de la riqueza de especies observada en función de la diversidad del paisaje medida a través del índice de Shannon (H'); b) cambio de la riqueza esperada (índice de Chao1) en función de la diversidad del paisaje medida a través del índice de Shannon (H'); (c) cambio en la diversidad de especies (índice α de Fisher) en función de la diversidad del paisaje medida a través del índice de Shannon (H'). En cada panel se muestra el modelo con el mejor ajuste, la proporción de la varianza explicada (R^2), el valor de F (para variables normales), así como el nivel de significancia del modelo (P).

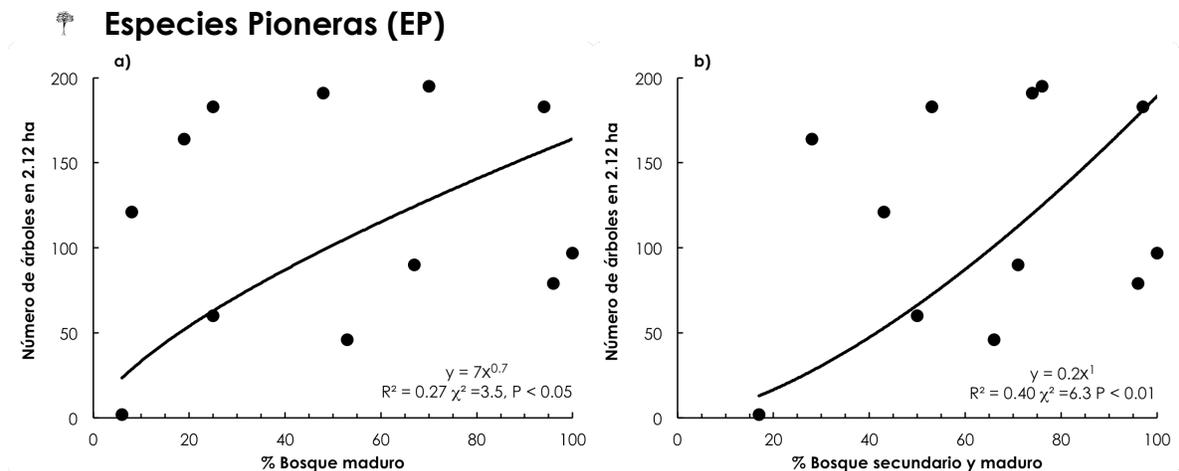


Figura 15. Patrones de cambio de la abundancia de especies pioneras (EP) en los 12 paisajes estudiados en Marqués de Comillas, Chiapas, México. (a) Cambio en función del porcentaje de cobertura de bosque maduro; (b) cambio en función del porcentaje de cobertura de bosque remanente (bosque maduro y bosque secundario). En cada panel se muestra el modelo con el mejor ajuste, la proporción de la varianza explicada (R^2), el valor de χ^2 (para variables de conteo), así como el nivel de significancia del modelo (P).



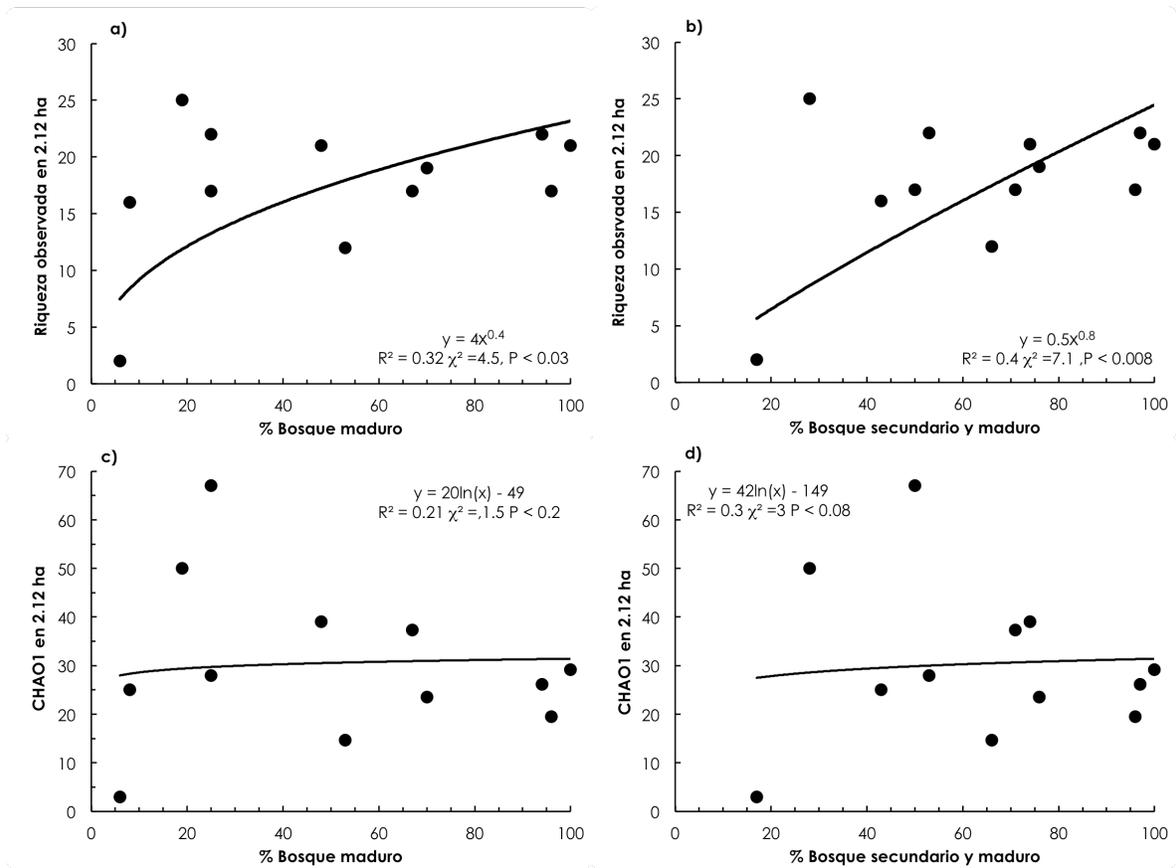


Figura 16. Patrones de cambio de la riqueza de especies pioneras (EP) en los 12 paisajes estudiados en Marqués de Comillas, Chiapas, México. (a) Cambio de la riqueza de especies observada en función del porcentaje de cobertura de bosque maduro; (b) cambio de la riqueza de observada en función del porcentaje de cobertura de bosque remanente (bosque maduro y secundario); (c) cambio de la riqueza esperada (índice de Chao1) en función del porcentaje de bosque maduro y d) cambio en la riqueza esperada (índice de Chao1) en función del porcentaje de cobertura de bosque remanente. En cada panel se muestra el modelo con el mejor ajuste, la proporción de la varianza explicada (R^2), el valor de χ^2 (para variables de conteo), así como el nivel de significancia del modelo (P).

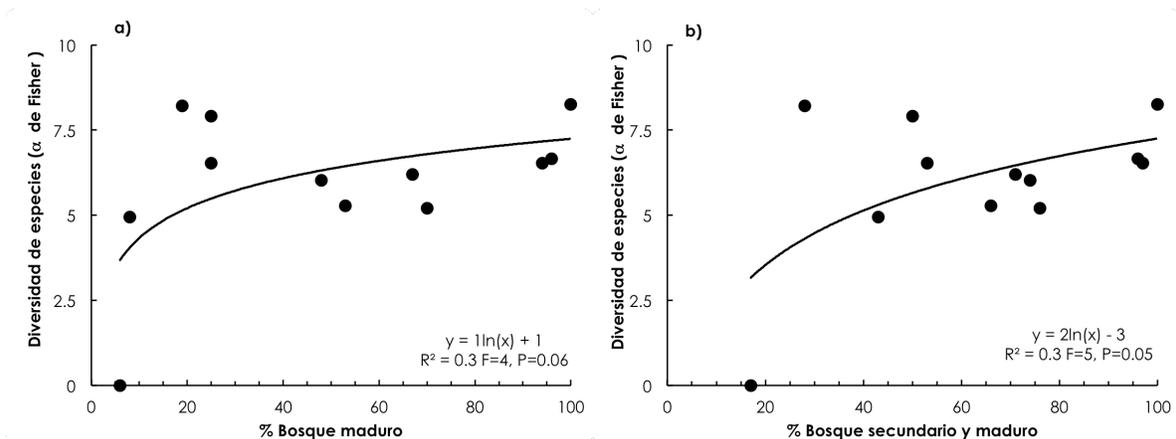


Figura 17. Patrones de cambio en el índice α de Fisher de especies pioneras (EP) en los 12 paisajes estudiados en Marqués de Comillas, Chiapas, México. (a) cambio en función del porcentaje de cobertura de bosque maduro remanente; (b) cambio en función del porcentaje de cobertura de bosque remanente (bosque maduro y bosque secundario). En cada panel se muestra el modelo con el mejor ajuste, la proporción de la varianza explicada (R^2), el valor de F , así como el nivel de significancia del modelo (P).



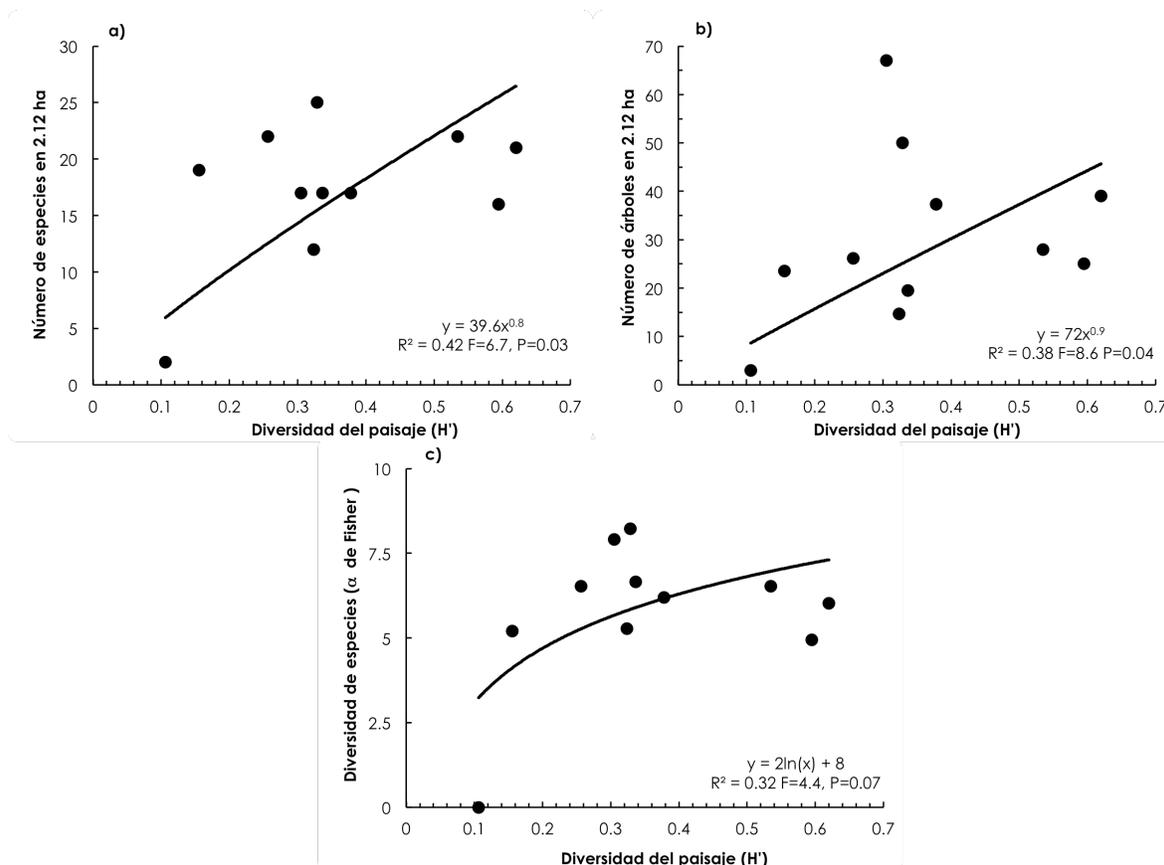


Figura 18. Cambio en la riqueza de especies de especies pioneras (EP), en los 12 paisajes estudiados en la región de Marqués de Comillas, Chiapas, México. (a) Cambio de la riqueza de especies observada en función de la diversidad del paisaje medida a través del índice de Shannon (H'); (b) cambio de la riqueza esperada (índice de Chao1) en función de la diversidad del paisaje medida a través del índice de Shannon (H'); (c) cambio en la diversidad de especies (Índice α -Fisher) en función de la diversidad del paisaje medida a través del índice de Shannon (H'). En cada panel se muestra el modelo con el mejor ajuste, la proporción de la varianza explicada (R^2), el valor de F , así como el nivel de significancia del modelo (P).

Curva de acumulación de especies

El número acumulado de especies en función del área muestreada (Figura 19a) tendió a alcanzar una asíntota al analizar a los árboles por gremios separados (no pioneros y pioneros), pero el número de especies siguió aumentado cuando se mezclaron a todas las especies. De acuerdo con el análisis de completitud, el muestreo realizado cubrió un porcentaje importante del número de especies esperado de acuerdo con varios estimadores no paramétricos de incidencia (ICE: 75%, Chao1: 93%) y abundancia (ACE: 82 % y Chao2: 73 %) aportados por el programa EstimateS 9.1.0 (Colwell, 2006) . Para el caso de árboles no pioneros, los



porcentajes variaron entre el 80% (Chao2) y el 98% (Chao1), mientras que para los árboles pioneros variaron entre 71% (ACE) y 95% (Chao1). Estos porcentajes muestran un buen esfuerzo de muestreo realizado tomando en cuenta todos los paisajes estudiados. Al considerar un mismo número de árboles (e.g., 1,000 árboles), es claro que la riqueza de especies no pioneras en los paisajes estudiados fue notablemente superior al de especies pioneras (Figura 19b).

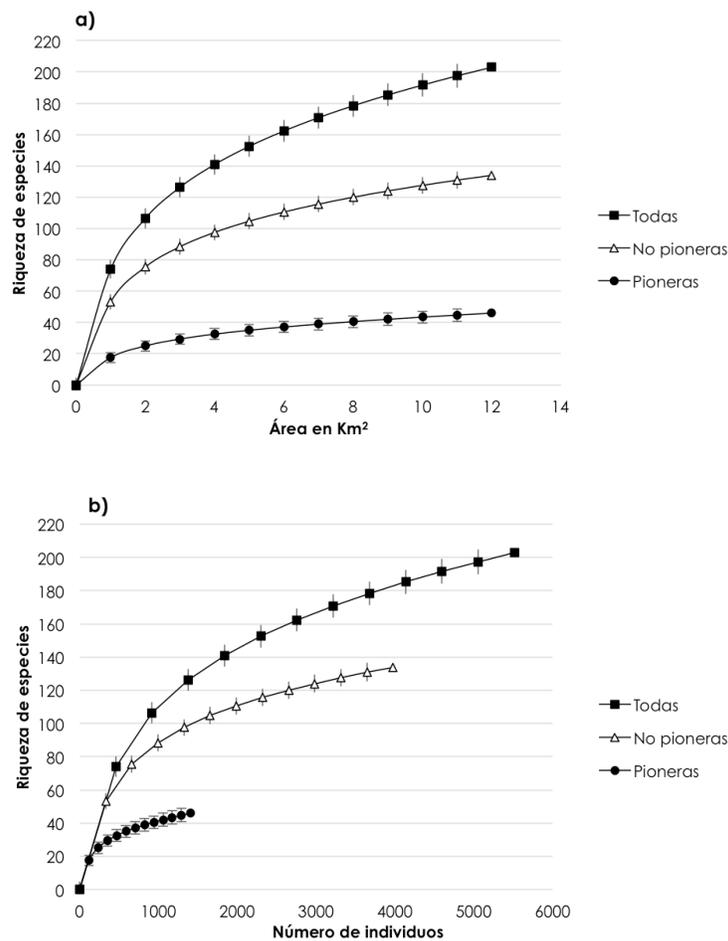


Figura 19. Curva de acumulación de especies de árboles en los 12 paisajes estudiados en la región de Marqués de Comillas, Chiapas, México. (a) Riqueza de especies observada y el área (en Km²) del total de especies (TE), las especies no pioneras (ENP) y las especies pioneras (EP); (b) riqueza de especies observada y número de individuos del total de las especies (TE), las especies no pioneras (ENP) y las especies pioneras (EP).



🌳 Composición florística

Los resultados del análisis de conglomerados muestran tres grupos según su similitud en la composición florística de las especies dentro de los paisajes (Figura 20). El paisaje LMA con el 6 % de cobertura de bosque maduro (BM) conforma un primer grupo solitario, este paisaje muestra una composición florística completamente distinta a los demás paisajes. Los paisajes MOA, PYR, RE1, RE2 y BED conforman un segundo grupo con rangos de cobertura de BM entre el 53 % y el 100 %. Mientras que LOM, FLO, PY2, PY1, CHA y ESC formaron un tercer grupo con rangos de cobertura de BM entre el 8 % y el 70 %. Un análisis de ANOSIM mostró diferencias significativas en la composición florística de estos tres grupos ($P=0.0002$) confirmando que son todos diferentes entre sí ($P < 0.05$ en todos los casos).

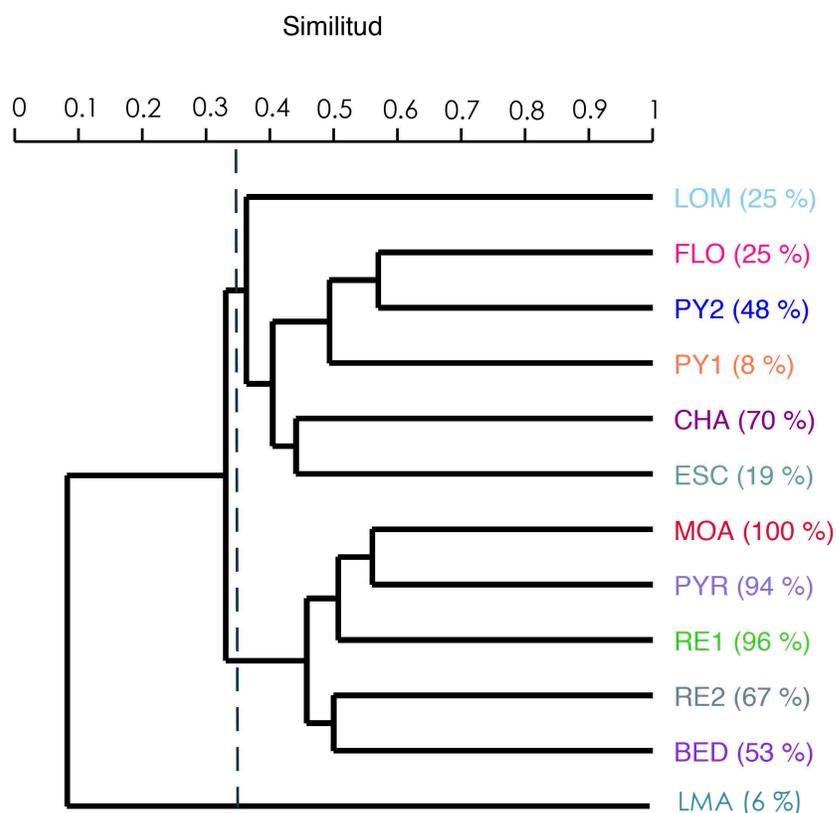


Figura 20. Dendrograma de similitud florística de cada paisaje; utilizando el índice de Bray-Curtis y considerando la abundancia de las diferentes especies de árboles de la región de Marqués de Comillas, Chiapas, México. Entre paréntesis se indica el porcentaje de cobertura de bosque maduro (BM) de cada paisaje.



Por otro lado, dentro de los diferentes grupos se analizaron las cinco especies más abundantes y el gremio regenerativo al que correspondían. En el primer grupo solitario representado por el paisaje LMA, las especies más abundantes resultaron ser no pioneras. Para el segundo grupo, los paisajes de la ESC y CHA presentaron dos y tres especies pioneras respectivamente, para los paisajes LOM, FLO, PY2, PY1 se observaron entre dos y cuatro especies pioneras entre las cinco especies más abundantes. Para el tercer grupo representado por paisajes con mayor porcentaje de cobertura de BM, sólo dos de ellos registraron la presencia de especies pioneras entre las cinco más abundantes (PYR con una especie y RE2 con dos especies).



DISCUSIÓN

El propósito de la presente tesis fue analizar con exactitud el cambio en la abundancia, la diversidad y la composición de especies arbóreas a medida que se reducen los bosques en paisajes agroforestales. Este enfoque es novedoso ya que analiza la diversidad de especies de los diferentes gremios regenerativos (especies pioneras y no pioneras) en todos los usos de suelo y tipos de vegetación. Haciéndolo diferente a la mayoría de estudios, los cuales se han enfocado en analizar la diversidad solo en el interior de los fragmentos de bosque maduro dejando afuera los campos agropecuario y los bosques secundarios.

Cobertura, atributos del paisaje y diversidad

De acuerdo con los resultados presentados, se encontró una serie de paisajes muy distintos entre sí con diferentes grados de pérdida de cobertura y fragmentación (Cuadro 2 y Figura 5). Sin embargo, pese a esta notable diversidad de paisajes no se encontró casi ninguna relación significativa entre las métricas del paisaje y la diversidad de especies, con excepción del porcentaje de cobertura de bosque maduro (BM), cobertura de bosque remanente (bosque maduro y bosque secundario) y la diversidad del paisaje (H'). Debido posiblemente a que la mayoría de las métricas utilizadas son medidas indirectas de la pérdida de hábitat y suelen no tener efectos tan importantes en la diversidad de especies como el área de cobertura de bosque *per se* (Fahrig, 2003).

En general, el análisis de las imágenes de satélite fue efectivo para la elección de los 12 paisajes que variaron en el porcentaje de cobertura de bosque maduro. La mayoría de los paisajes mostraron ser sitios contrastantes en donde el área puede estar dominada por dos tipos de cobertura ya sea el bosque maduro (BM o áreas de uso agropecuario (UA) (Figura 5). Lo cual concuerda con otros estudios que han reportado resultados similares a partir de análisis espaciales en la zona (Castillo-Santiago et al., 2010). La ganadería es la actividad agropecuaria más



frecuente y que abarca mayor superficie, ya que se trata de una práctica altamente reproducible, ocupa la totalidad de la tierra a un bajo costo, la fuerza de trabajo es menor y brinda estatus social (Carabias et al., 2015). Sin embargo, esta práctica tiene grandes costos para biodiversidad, ya que favorece la pérdida de cobertura forestal y contribuye a la degradación del suelo (González, et al., 2012).

En este estudio, se encontró una riqueza total de 68 especies en potreros de las cuales solo dos especies fueron exóticas. Esta riqueza representó el 37 % del total de las especies; este porcentaje puede ser alarmante en comparación con el 87 % de especies encontradas en el BM. Sin embargo, las especies nativas que habitan dentro de los potreros tienen gran importancia biológica puesto que pueden ser remanentes del bosque maduro original, productos de la regeneración natural y en algunos casos sembradas para la producción de madera, sombra y follaje (Guevara et al., 1986), en cualquier caso su presencia contribuye al mantenimiento de la biodiversidad (Bejarano-Castillo y Guevara, 2005) y refleja las decisiones y preferencias de los ejidatarios por ciertas especies como componentes permanentes de los potreros (Castillo-Santiago et al., 2010).

Los árboles remanentes que crecen aislados en los potreros, tienen importancia biológica considerable, ya que además de ser reservorios de especies nativas (Harvey y Haber, 1999), ofrecen hábitats para epífitas (Bejarano-Castillo y Guevara, 2005), son sitios de descanso, alimentación y anidación de aves (Estrada et al., 1993) y promueven la dispersión de semillas atrayendo aves y mamíferos (Estrada et al., 1993; Guevara et al., 2005, 1994, 1992; Guevara y Laborde, 1993). Además, facilitan el crecimiento y supervivencia de plántulas en los pastizales (Aide, et al., 2000; Zimmerman, et al., 2000), ya que son bancos de semillas (Guariguata et al., 1995; Guevara et al., 2005) y su follaje genera un microclima que propicia el proceso de regeneración de las plantas (Gómez-Pompa y Del Amo, 1985; Loik y Holl, 1999). La decisión sobre cuáles especies son removidas y qué especies son conservadas depende mucho del tipo de madera, de la producción de follaje, pero sobre todo de la cantidad de sombra que



puedan brindar al ganado (Noé Vázquez Cruz, Juan Solórzano, Marcelina Santana y Caralampio Jiménez Álvarez, com. pers.).

Es interesante encontrar una región como Marqués de Comillas, donde a pesar de que no existen reservas ecológicas oficiales el 45.2 % del territorio presenta una vegetación aparentemente no perturbada (Castillo-Santiago et al., 2010). En este estudio sólo se ubicó un único paisaje dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (MOA), para representar un bosque sin manejo agropecuario. La totalidad de este paisaje correspondió a la superficie de BM continuo, y como era de esperarse, fue éste el paisaje que con la mayor abundancia de individuos y las mayores riquezas de familias, géneros y especies, además representó los valores más altos de área basal (Cuadro 3). Lo cual refuerza el valor de la protección de áreas importantes de bosque para la conservación y el mantenimiento y de la biodiversidad (Carabias et al., 2015; De la Maza, 2011).

De acuerdo con los análisis realizados, casi el 40 % del suelo está ocupado por BM, perteneciendo la mayoría de la proporción a diferentes reservas ejidales, las cuales son conocidas por albergar un alto número de especies (Brindis-Badillo, 2016; Hernández-Ruedas et al., 2014; Muench y Martínez-Ramos, 2016). Además, el estudio mostró que el BM albergó 87 % del total de las especies encontradas, resaltando la importancia de los fragmentos de BM en paisajes agroforestales (Hernández-Ruedas et al., 2014; Martínez-Ramos et al., 2016; Zermeño-Hernández et al., 2016). El resto de la cobertura de los paisajes es derivada del abandono de tierras manejadas, es decir, son bosques secundarios (BS). Estos pueden ser temporales como resultado de la práctica de “roza-tumba-quema” o bien se trata de bosques de mayor edad, que en su mayoría se mantienen como parte de la reserva territorial o como fuente de recursos como leña, plantas alimenticias y medicinales y para la cacería doméstica (Carabias et al., 2015; Noé Vázquez Cruz, Juan Solórzano, Marcelina Santana y Caralampio Jiménez Álvarez, com. pers.).

Aparentemente los bosques secundarios representan sólo una pequeña fracción



del territorio total en Marqués de Comillas (8 %), calculado a partir de fotointerpretación (Castillo-Santiago et al., 2010). En este estudio se estimó que el 13 % de la superficie evaluada a través de imágenes de satélite fue BS, a diferencia de lo encontrado en el trabajo de campo, donde el 19 % de los sitios muestreados fueron BS. Esta diferencia puede evidenciar la subestimación de estos bosques y puede deberse a la dificultad en la fotointerpretación, para discriminar los BS cuando alcanzan edades o alturas similares al BM o cuando son muy jóvenes y pueden ser interpretados como zonas de uso agropecuario (Castillo-Santiago, 2009).

En relación con el intervalo de edades de los BS se encontró que la mayoría de ellos tienen edades entre los 11 y 15 años de abandono, siendo menos frecuentes aquellos con edades de 21 años o más, es decir, los bosques sucesionales con mayor edad son menos frecuentes que los de edades jóvenes (Figura 6). Es interesante analizar el papel de los BS en el mantenimiento de la diversidad. En este estudio, se encontraron 129 especies en los bosques secundarios, lo que equivale al 64 % del total de especies, una proporción bastante elevada, considerando la pobre representación de estos bosques respecto a la superficie ocupada. La importancia de los BS es cada vez más reconocida, ya que numerosos estudios han demostrado su contribución a la diversidad de especies, diversidad funcional (Lohbeck, 2014) y su relevancia en la provisión de servicios ecosistémicos (Hooper y Vitousek, 1997; Isbell et al., 2011; Piñero et al., 2008). Por esta razón, el presente estudio enfatiza en la importancia del mantenimiento de estos sitios fundamentales para la conservación de la biodiversidad. Algunos programas gubernamentales han reconocido la importancia del BS y han fomentado su conservación en ciertos ejidos, por medio de pago por servicios ambientales, sin embargo, buscan el mantenimiento de los BS de mayor edad sin considerar a los bosques de edades más jóvenes (Carabias et al., 2015). En otros ejidos, aunque el porcentaje de cobertura es bajo, es un indicador de la voluntad en ciertos ejidatarios de permitir la recuperación de áreas perturbadas, aunque esto puede depender de distintos factores sociales y económicos (Carabias et al., 2015).



Patrones de cambio de la diversidad de especies en una serie de paisajes agroforestales.

Los resultados relacionados con la abundancia de árboles y la reducción de la cobertura forestal en los paisajes, sugieren que hay una disminución gradual en el número de individuos a medida que disminuyen las proporciones de BM y BR (Figuras 7, 11 y 15). Para las especies no pioneras (ENP) (Fig. 15) se observó una mayor pérdida de árboles que la observada en una relación proporcional como en el total de las especies (TE) (Figura 7) y en las especies pioneras (EP). Este patrón sugiere que las especies ENP son más sensibles a la pérdida de cobertura de BM y BR. La pérdida de árboles tolerantes a la sombra (ENP), es probablemente resultado de un mecanismo de respuesta común en paisajes modificados: generalmente al disminuir la cantidad de bosque, la mortalidad de los árboles en los bordes del bosque conduce a un aumento en la intensidad de la luz (Laurance, et al. 1998). Esta incidencia elevada de luz, favorece el crecimiento de las especies de árboles que requieren luz (EP) (Laurance, et al., 2006), aumentando la competencia de las EP y así, las ENP sufren una disminución en su reclutamiento, y en las tasas de crecimiento, así como una mortalidad más elevada (Pütz, et al., 2011).

En el caso del análisis de la diversidad, en general los resultados muestran una disminución en la diversidad de especies a medida que el área de BM y el BR disminuyen (Figuras 8,9,12,13,16 y 17). En primera instancia, cuando se analiza el TE y los valores de riqueza específica, el índice de Chao1 y el índice α de Fisher, se observan patrones que demuestran una respuesta relativamente moderada de la comunidad de árboles a la pérdida cobertura forestal. Sin embargo, cuando se analizan por gremios regenerativos (ENP y EP) (Figuras 8 y 9), los patrones cambian mostrando una disminución casi proporcional en la mayoría de los casos y en especial cuando se analiza con el BR (Figuras 12 ,13 y 16). Estos resultados apoyan la primera hipótesis que establece que a medida que se reduce el hábitat, disminuye la diversidad la especies en el paisaje (Dunn y Loehle, 1988; Hill y Curran, 2003; Lomolino, 2001).



Estos resultados, también ponen en manifiesto la importancia del BS en los paisajes, ya que cuando sólo se analiza BM los patrones de pérdida son menos drásticos comparados con los mostrados para el BR. Es decir, cuando los valores de BM son cercanos a cero, siguen presentándose niveles considerables de riqueza y diversidad de especies, mientras que cuando es analizado el BR en la mayoría de los casos se observa que la pérdida parece ser proporcional a la cantidad BR. Este cambio en los patrones de pérdida puede estar relacionado con la presencia del BS y su contribución a la riqueza y diversidad de especies en los paisajes. El análisis de la cobertura de BR también mostró umbrales de pérdida entre el 35 % y el 20 % de cobertura de BR en los cuales la riqueza y la diversidad de especies disminuyen drásticamente. Estos resultados concuerdan con diferentes estudios que han observado una disminución en la diversidad de especies en fragmentos pequeños pero sólo son evidentes por debajo de un determinado umbral de cobertura forestal del paisaje e.g., <11%, Arroyo-Rodríguez et al. (2009); <10-30%, Andren (1994); <20%, Fahrig (1998). Muchos estudios discuten estos umbrales de pérdida de especies y plantean un cierto nivel de hábitat por debajo del cual es difícil que las poblaciones puedan sostenerse (Fahrig, 2001; Flather et al., 2002). La predicción del umbral de pérdida es resultado de la disminución del hábitat y no de la fragmentación del hábitat *per se*, lo cual coincide con lo obtenido en este estudio (Fahrig, 2003).

Cuando un sistema ha cruzado un umbral ecológico y ha alcanzado una nueva condición de estado estacionario, la recuperación natural del bosque es difícil (Fahrig, 2001; Folke et al., 2004; du Toit et al., 2004). Por ejemplo, si la pérdida del bosque conduce a la reducción de la fertilidad del suelo esto complicaría la recolonización de estos sitios para muchas de las especies originales. También se ha observado la ocupación de hierbas que limitan el establecimiento de otras plantas y promueven el riesgo de incendios forestales, lo que a su vez favorece la propagación de pastizales (Lamb et al., 2005). Es por ello, que existen paisajes en los que a pesar de estar rodeados de bosques, las praderas extensas persisten a través del tiempo (MacDonald, 2004). Por lo que este estudio recomienda para la conservación de la diversidad de especies de árboles, la permanencia de



bosques maduros y secundarios que sobrepasen el 35 % de cobertura en el paisaje, ya que de no ser así los paisajes cruzarían este umbral y la regeneración natural del bosque puede que no sea suficiente para recuperar los niveles de diversidad original, por lo que se necesitarán grandes esfuerzos de restauración ecológica para lograrlo (du Toit et al., 2004).

Con respecto a los gremios regenerativos, nuestra hipótesis se cumplió parcialmente para las ENP, ya que se observó una disminución significativa de la diversidad, aunque se esperaba que esta disminución fuera más drástica. Esto puede deberse a que pesar de que la zona ha perdido grandes zonas forestales, todavía cuenta con el 40 % de cobertura forestal (Castillo-Santiago, 2009; Hernández-Ruedas et al., 2014). Esta porción bosque es fundamental para la conservación de especies, pero en especial ENP ya que estas especies requieren condiciones especiales para su desarrollo y reproducción (Hernández-Ruedas et al., 2014; Melo et al., 2013) además de ciertos dispersores que consuman sus frutos grandes y carnosos (Martínez-Ramos y García-Orth, 2007). Las áreas grandes áreas forestales ofrecen microclimas ideales para la germinación y crecimiento de plántulas, además, de ser hábitat de un gran número de mamíferos (Brindis-Badillo, 2016; Muench y Martínez-Ramos, 2016) y aves (Carrara et al., 2015) que funcionan como dispersores de semillas (Camargo-Sanabria et al., 2015; Camargo-Sanabria y Mendoza, 2016). Por lo que es posible que la cantidad y proximidad del bosque y la presencia de estos dispersores en los paisajes contribuyan a mantener los niveles de diversidad y por lo tanto a aminorar los efectos de la pérdida de hábitat.

Por otro lado, se esperaba que hubiera un aumento en la abundancia y diversidad de las EP a medida que disminuye el porcentaje de cobertura de BM y el BR, debido a que son especies que poseen una fuerte afinidad por hábitats perturbados (Álvarez-Buylla & Martínez-Ramos, 1992) por tener un rápido crecimiento y semillas pequeñas fáciles de dispersar (Swaine y Whitmore, 1988). Sin embargo, en el presente estudio no se encontró dicho patrón (Figuras 16 y 17), posiblemente porque el área del BS joven (0 a 10 años) fue de tan sólo el 9 % de



cobertura total y es en los primeros estadios de sucesión es donde se encuentra la mayor abundancia de EP (Whitmore, 1989). Además, la dinámica de claros dentro del BM y BS, también favorece el establecimiento estas especies (Martínez-Ramos, 1994, 1985), pero en el estudio se encontraron muy pocos sitios con estas características dentro de los paisajes. Finalmente otra fuente de estas especies son los hábitats perturbados, como los potreros; sin embargo, aunque los árboles aislados pueden servir para el establecimiento de nuevas plántulas (Guevara & Laval, 2008), en general el paso del ganado y el ramoneo en la mayoría de los casos exterminan con los pocos propágulos que logran crecer en estos sitios (Martínez-Ramos y García-Orth, 2007), este fue observado dentro de los sitios de UA y fragmentos de BM y BS cercanos a potreros y cultivos, lo cual pudo afectar el establecimiento de estas especies.

La única otra métrica, además del porcentaje de cobertura de bosque que tuvo relación significativa con la diversidad de especies fue la diversidad del paisaje (H'). Esta medida se encuentra estrechamente relacionada con la heterogeneidad del paisaje (McGarigal et al., 2002). Se encontró que a mayor diversidad en el paisaje, los valores de riqueza de específica, del índice de Chao1 y del α de Fisher aumentaban (Figuras 10, 14 y 18). Numerosos estudios han enfatizado estas relaciones positivas entre la diversidad de plantas y la heterogeneidad del paisaje a nivel local o regional (Battles et al., 2001; Chavez y Macdonald, 2010; Dufour et al., 2006; Pausas et al., 2003; Skov y Svenning, 2003). Esta relación se basa en uno de los supuestos básicos de la ecología que establece la existencia de relaciones positivas entre la heterogeneidad del paisaje y la riqueza de especies a diferentes escalas espaciales (Lundholm, 2009; Tews et al., 2004). Tal afirmación se deriva de la teoría de nicho, la cual establece la capacidad de los individuos para adaptarse a cierto entorno (Hutchinson, 1957; Tamme et al., 2010). Es decir, cada especie está adaptada a un conjunto de condiciones bióticas y abióticas, las cuales determinan la presencia y la persistencia de las poblaciones. Por lo tanto, la divergencia de nichos entre especies parece ser uno de los factores más importantes que determinan la coexistencia de especies en paisajes heterogéneos (Lundholm, 2009). Con base



en estas afirmaciones, se puede esperar que en una zona determinada, la diversidad de hábitats favorezca la presencia de diferentes especies especializadas a cada uno de estos hábitats, como el BM y el BS, y que las especies generalistas que pueden vivir en varios hábitats (Fahrig, 1999). Esta idea es consistente con los resultados de este estudio y permite suponer que los paisajes que proporcionen una mayor cantidad de hábitats ofrecerán una mayor variedad de recursos (heterogeneidad alta) que ayudará a mantener una gama más amplia de especies que en un paisaje homogéneo (Fraser, 1998; Polechová y Storch, 2008).

Composición florística

Se encontraron tres grupos de paisajes significativamente diferentes en función a su composición florística (Figura 20). Esta separación indica que si bien en los análisis de los patrones de cambio se encontraron intervalos de disminución drástica en la diversidad en paisajes con coberturas entre los 25 % – 35 % BM, para la composición florística los valores críticos o umbrales fueron diferentes. El primer umbral de cambio en la composición se presentó cuando la cobertura del bosque maduro (BM) llegó al 53 % diferenciando al tercer grupo con los siete paisajes de menor porcentaje de cobertura (LOM, FLO , PY2, PY1, CHA y ESC) del segundo grupo con los cinco paisajes con mayor porcentaje de cobertura (MOA, PYR, RE1, RE2 y BED).

Una probable explicación de la aparición de este primer umbral, es el aumento en la pérdida y en la fragmentación del hábitat, ambos fenómenos promueven la presencia de especies pioneras, las cuales presentan una mayor afinidad por los disturbios (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1992b). Estas especies tienen la capacidad de modificar la composición florística y gremial del bosque original al dispersarse y establecerse cerca de los bordes, por el aumento de las tasas de mortalidad de árboles y por la formación de claros en el dosel (Laurance et al., 2006). En este estudio, el análisis de conglomerados y la presencia de especies pioneras en todos los paisajes del segundo grupo apoyan esta idea. Por lo que se



concluye que si bien en general las especies no pioneras están presentes en todos los paisajes, la abundancia de especies pioneras difiere entre paisajes y está estrechamente relacionada con la cobertura de bosque maduro remanente en los paisajes (Laurance et al., 2011).

Por otro lado, las diferencias en la composición de especies entre el segundo grupo y el tercer grupo, también podrían estar relacionadas con los diferentes porcentajes de cobertura de bosque secundario (BS) en los paisajes. Ya que se ha observado que los BS al ser sistemas dinámicos, su composición de especies puede diferir significativamente de la encontrada en el bosque maduro, sobre todo si se trata de bosques secundarios jóvenes (Laurance et al., 2006). El análisis de cobertura de vegetación de los paisajes apoya esta idea, ya que el segundo grupo presentó intervalos con mayor porcentaje de cobertura de BS (de 6 % a 35 %), que los observados para el tercer grupo (de 1 % a 13 % BS).

El segundo y más drástico umbral de cambio en la composición de especies, se presentó cuando el porcentaje de cobertura de BM fue de tan sólo el 6 %. Este primer grupo sólo fue representado por el paisaje LMA que se diferenció totalmente del resto de los paisajes. Si bien, LMA no presentó especies pioneras dentro de las cinco especies más abundantes como podría esperarse dado la cantidad de BM, el valor de la riqueza de especies fue extremadamente bajo ($S=16$) y el valor del factor de equitatividad fue el más alto de todos los paisaje ($FE=0.56$). Por lo que la cantidad del BM causó cambios drásticos en la comunidad arbórea de este sitio. Estos cambios tan importantes se debieron a la transformación a gran escala del paisaje natural, lo que implicó que el sistema cruzara un umbral ecológico, cuando estos umbrales son cruzados los sistemas se encuentran en una nueva condición en la que recuperación natural del bosque es muy difícil y la composición florística puede cambiar significativamente (Fahrig, 2001; Folke et al., 2004; du Toit et al., 2004).

Los cambios en la composición de especies de árboles pueden tener grandes implicaciones para la conservación de la biodiversidad, ya que no solo afectan la



abundancia y la persistencia de diferentes grupos de plantas, sino que diferentes grupos de animales también pueden ser afectados (Terborgh, 1992). Por ejemplo, una disminución en la abundancia y la riqueza de plantas no pioneras que son dispersadas por vertebrados, provocaría casi con certeza una reducción en los vertebrados frugívoros en paisaje lo que a su vez llevaría a la disminución en la dispersión de semillas, afectando la dinámica del ecosistema (Tabarelli et al. 1999). Por lo tanto, la conservación de una proporción importante de BM (aprox. 50 %) en el paisaje no sólo permite el mantenimiento de la riqueza y la diversidad de especies, sino que además contribuye a mantener una composición de especies rica en los elementos originales de los bosques de la región.



CONCLUSIONES Y FUTURAS DIRECCIONES

Los resultados de este estudio resaltan la importancia de la presencia del bosque maduro y del bosque secundario en los paisajes agroforestales, para la conservación y el mantenimiento de la diversidad de especies de árboles en la región de Marqués de Comillas.

El bosque maduro, representó la cobertura más diversa ya que albergó el mayor número de familias y géneros, además de tener los valores más altos de abundancia de individuos y de riqueza específica y de diversidad de especies. Por tal motivo, su presencia es esencial e insustituible para la conservación y el mantenimiento de la diversidad de árboles, en coincidencia con Gibson et al., (2011). El bosque secundario, a pesar de que fue poco representado en relación con el área ocupada, albergó el 64 % de la riqueza total de especies; es por ello que también se resalta el valor biológico de estos bosques. Entre las coberturas relacionadas con los usos agropecuarios la mejor representada fue la correspondiente a los potreros, los cuales a pesar de lo que se piensa, albergaron el 37 % de la riqueza total de especies, reafirmando la importancia del correcto manejo de estos sitios y llevando a la recomendación de la plantación de árboles nativos diversos para el uso de cercas vivas y para brindar sombra al ganado.

Respecto a las patrones de cambio de la diversidad, se encontró de manera general una pérdida en la abundancia de individuos, así como en la riqueza y la diversidad de especies a medida que los porcentajes de bosque maduro y bosque remanente disminuyen, lo que apoya la primera hipótesis. Sin embargo, estos patrones no siempre siguieron una trayectoria lineal, ya que se encontraron diferencias entre si era evaluado el total de especies o por gremios regenerativos. Cuando se evaluó el total de las especies, los paisajes mostraban cierta resiliencia ante la pérdida de hábitat, mientras que cuando se evaluaron las especies no pioneras se observaron patrones de pérdida más rápidos. Estos resultados apoyaron la segunda hipótesis, ya que estas especies se ven seriamente afectadas por la pérdida de bosque maduro ya que tienen una pobre dispersión,



lento crecimiento y requerimientos de hábitat del interior del bosque. En el caso de las especies pioneras, en contra de lo que se esperaba, no se encontraron aumentos en los niveles de la abundancia de individuos, ni en la riqueza y diversidad de especies a medida que los paisajes perdían bosque maduro y bosque remanente, posiblemente por la pobre representación de los bosques secundarios en el paisaje, la escasez de claros en el dosel en los fragmentos y a la presencia de ganado.

La riqueza y la diversidad de especies siguieron un patrón de pérdida proporcional en relación a la disminución de la diversidad de coberturas del paisaje, por lo que los resultados de este estudio apoyan la tercera hipótesis que afirma que los paisajes que proporcionan mayor diversidad de hábitats albergan niveles más altos de riqueza y diversidad de especies.

Entre los patrones de cambio, se observaron disminuciones drásticas (umbrales) de pérdida de riqueza y diversidad, los cuales se encontraron entre los valores de 20 % y 35 % de bosque maduro y bosque remanente; por lo tanto, es urgente que los paisajes agroforestales de la región no lleguen a este estado crítico de deforestación. Así mismo, se enfatiza en la importancia del bosque secundario ya que actuó como amortiguador de la pérdida de la riqueza y de la diversidad de especies de árboles nativos.

Con respecto a la composición florística, se observó la presencia de tres grupos de paisajes en los cuales se encontraron umbrales de cambio en la composición florística. Además se observaron dos umbrales de pérdida, el primero cuando se presentó el 53 % de cobertura de bosque maduro diferenciando a los paisajes de menor cobertura de los paisajes con mayor porcentaje de cobertura. El segundo umbral se observó cuando el porcentaje de bosque maduro fue de tan solo el 6 % de cobertura lo cual generó un grupo solitario totalmente con una composición totalmente distinta a los demás grupos. Estos resultados apoyaron nuestra cuarta hipótesis.



Finalmente, este estudio enfatiza en la preservación de un porcentaje crítico de cobertura de bosque maduro para conservar la diversidad de árboles nativos. Específicamente en estos paisajes agroforestales tropicales, una cobertura de bosque maduro de por lo menos el 50 % de la cobertura de bosque maduro original es fundamental, ya que sólo así será posible conservar una composición de especies rica en elementos originales del bosque maduro incluyendo especies no pioneras sensibles a la pérdida de hábitat, al igual que la conservación de niveles altos de diversidad de especies de árboles en la región de Marqués de Comillas.



LITERATURA CITADA

- Aguilera, M., Silva, J., 1997. Especies y biodiversidad. *Interciencia*. 22, 299–306.
- Aide, T.M., Zimmerman, J.K., Pascarella, J.B., Rivera, L., Marcano-Vega, H., 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration ecology*. 8, 328–338.
- Álvarez-Buylla, E.R., Martínez-Ramos, M., 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree—an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology*. 80, 275–290.
- Andren, H., 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*. 71, 355–366.
- Arroyo-Rodríguez, V., Pineda, E., Escobar, F., Benítez-Malvido, J., 2009. Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conservation Biology*. 23, 729–739.
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F.P.L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R.L., Meave, J.A., Norden, N., Santos, B.A., Leal, I.R., Tabarelli, M., 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*. 92, 326–340.
- Battles, J.J., Shlisky, A.J., Barrett, R.H., Heald, R.C., Allen-Diaz, B.H., 2001. The effects of forest management on plant species diversity in a sierran conifer forest. *Forest Ecology and Management*. 146, 211–222.
- Bejarano-Castillo, S., Guevara, M., 2005. Algunos atributos de los árboles que atraen frugívoros a los potreros. *Cuadernos de biodiversidad*. 27, 3–10.
- Brindis-Badillo, D.A., 2016. Proceso de sucesión secundaria en comunidades de mamíferos terrestres en una región tropical húmeda de México. Tesis de Maestría (Ciencias Biológicas). Instituto de Investigación en Ecosistemas y Sustentabilidad. Universidad Nacional Autónoma de México. Morelia, Michoacán.
- Camargo-Sanabria, A.A., Mendoza, E., 2016. Interactions between terrestrial mammals and the fruits of two neotropical rainforest tree species. *Acta Oecologica*. 73, 45–52.
- Camargo-Sanabria, A.A., Mendoza, E., Guevara, R., Martínez-Ramos, M., Dirzo, R., 2015. Experimental defaunation of terrestrial mammalian herbivores alters tropical rainforest understorey diversity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 282, 20142580.
- Carabias, J., De la Maza, J., Cadena, R., 2015. Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias. *Natura y Ecosistemas Mexicanos*, México, p. 696.
- Carrara, E., Arroyo-Rodríguez, V., Vega-Rivera, J.H., Schondube, J.E., de Freitas, S.M., Fahrig, L., 2015. Impact of landscape composition and configuration on



forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation*. 184, 117–126.

Castillo-Santiago, M., 2009. Análisis con imágenes satelitales de los recursos forestales en el trópico húmedo de Chiapas: un estudio de caso en Marqués de Comillas. Tesis de doctorado (Ciencias Biológicas). Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.

Castillo-Santiago, M., Ricker, M., de Jong, B., 2010. Estimation of tropical forest structure from SPOT-5 satellite images. *International Journal of Remote Sensing*. 31, 2767–2782.

Challenger, A., Caballero, J., Zarate, S., Elizondo, R., 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. Universidad Nacional Autónoma de México, Agrupación Sierra Madre, S. C., Ciudad de México.

Challenger, A., Dirzo, R., López, J.C., Mendoza, E., Lira-Noriega, A. Cruz, I., 2009. Factores de cambio y estado de biodiversidad, en: *Capital Natural de México vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Ciudad de México, pp. 37–63.

Chao, A., 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in population. *Scandinavian Journal of Statistics*. 11, 265–270.

Chao, A., Jost, L., 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*. 93, 2533–2547.

Chao, A., Lee, S.-M., 1992. Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of the American Statistical Association*. 87, 210–217.

Chavez, V., Macdonald, S.E., 2010. Understory species interactions in mature boreal mixedwood forests. *Botany* 88, 912–922.

Chazdon, R.L., 2008. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *science* 320, 1458–1460.

Chazdon, R.L., 2003. Tropical forest recovery : legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 6, 51–71.

Chazdon, R.L., Harvey, C.A., Komar, O., Griffith, D.M., Ferguson, B.G., Martínez-Ramos, M., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L., van Breugel, M., Philpott, S.M., 2009. Beyond reserves : A research agenda for conserving biodiversity in human-modified tropical landscapes. *Biotropica*. 41, 142–153.

Clarke, K.R., Gorley, R.N., 2006. *PRIMER V6: user manual-tutorial*. Plymouth Marine Laboratory.

Colwell, R.K., 2006. *EstimateS 9.1.0*. Connecticut: University of Connecticut.

Condit, R., Hubbell, S.P., Lafrankie, J. V, Sukumar, R., Manokaran, N., Foster, R.B.,



-
- Ashton, P.S., 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: A comparison of three 50-ha plots. *Journal of Ecology*. 84, 549–562.
- CONEVAL, 2014. Medición de la pobreza. Estados Unidos Mexicanos. Evolución de la pobreza y pobreza extrema nacional y en entidades federativas, 2010, 2012 y 2014. Consejo Nacional de Evaluación de la Política del Desarrollo Social México, México.
- Connell, J.H., Slatyer, R.O., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*. 111, 1119–1144.
- Corlett, R.T., 1991. Plant succession on degraded land in Singapore. *Journal of Tropical Forest Science*. 4, 151–161.
- Cushman, S.A., McGarigal, K., Neel, M.C., 2008. Parsimony in landscape metrics: strength, universality, and consistency. *Ecological indicators*. 8, 691–703.
- Dallmeier, F., Kabel, M., Rice, R., 1992. Methods for long-term biodiversity inventory plots in protected tropical forest, en: Long-term monitoring of biological diversity in tropical forest areas: methods for establishment and inventory of permanent plots. MAB, UNESCO, París, pp. 11–46.
- De la Maza, J., 2011. Reserva de la biosfera Montes Azules, en: Patrimonio natural de México. Cien casos de éxito. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Ciudad de México, pp. 30–31.
- De Vos, J., 2005. Viaje al Desierto de la Soledad: un retrato hablado de la Selva Lacandona, México. Centro de investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social, México.
- du Toit, J.T., Walker, B.H., Campbell, B.M., 2004. Conserving tropical nature: Current challenges for ecologists. *Trends in Ecology and Evolution*. 19, 12–17.
- Dufour, A., Gadallah, F., Wagner, H., Guisan, A., Buttler, A., 2006. Plant species richness and environmental heterogeneity in a mountain landscape: Effects of variability and spatial configuration. *Ecography*. 29, 573–584.
- Dunn, C., Loehle, C., 1988. Species-area parameter estimation: Testing the null model of lack of relationship. *Journal of Biogeography*. 15, 721–728.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R., Meritt, J., Montiel, S., Curiel, D., 1993. Patterns of frugivore species richness and abundance and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography*. 107, 245–257.
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 34, 487–515.
- Fahrig, L., 2001. How much habitat is enough? *Biological Conservation*. 100, 65–74.
- Fahrig, L., 1999. Forest loss and fragmentation: Which has the greater effect on persistence of forest-dwelling animals, en: Forest fragmentation; wildlife and management implications. Brill, Boston U.S.A., pp. 87–95.
- Fahrig, L., 1998. When does fragmentation of breeding habitat affect population



-
- survival? *Ecological Modelling*. 105, 273–292.
- FAO, 2012. *El estado de los bosques del mundo*, FAO. ed. Rome.
- Fisher, R.A., Corbet, A.S., Williams, C.B., 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *The Journal of Animal Ecology*. 12, 42–58.
- Flather, C.H., Bevers, M., Hof, J., 2002. Prescribing habitat layouts: Analysis of optimal placement for landscape planning, en: *Applying landscape ecology in biological conservation*. Springer Verlag, New York U.S.A., pp. 428–453.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., Holling, C.S., 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 35, 557–581.
- Fraser, R.H., 1998. Vertebrate species richness at the mesoscale: Relative roles of energy and heterogeneity. *Global Ecology & Biogeography Letters*. 7, 215–220.
- García-Orth, X., 2008. *Ecología de la regeneración natural en campos abandonados: fronteras de colonización en la vecindad de árboles aislados*. Tesis de doctorado. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gaston, K.J., 1996. Species richness: Measure and measurement, en: *Biodiversity: A biology of numbers and difference*. Blackwell Science, Cambridge U.K., pp. 77–113.
- Gibson, L., Lee, T.M., Koh, L.P., Brook, B.W., Gardner, T.A., Barlow, J., Peres, C.A., Bradshaw, C.J.A., Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Navjot, S.S., 2011. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*. 478, 378–381.
- Gómez-Pompa, A., Del Amo, S., 1985. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Alhambra, Ciudad de México.
- González, M.A., Carabias, J., Auzias, C., Castro, E., Acevedo, M.A., 2012. *Ordenamiento Comunitario del Territorio primordialmente río de la microrregión Marqués de Comillas: una iniciativa inter-ejidal para el mejoramiento de los medios de vida rurales en la Selva Lacandona*. Grupo Autónomo para la Investigación Ambiental, A.C.-Natura y Ecosistemas Mexicanos (reporte entregado a la Comisión Nacional Forestal), Ciudad de México.
- Guariguata, M.R., Rheingans, R., Montagnini, F., 1995. Early woody invasion under tree plantations in Costa Rica: implications for forest restoration. *Restoration Ecology*. 3, 352–260.
- Guevara, S., Laborde, J., 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: Consequences for local species availability, en: *Frugivory and seed dispersal: Ecological and evolutionary aspects*. Springer, pp. 319–



- Guevara, S., Laborde, J., Sánchez-Ríos, G., 2005. Los árboles que la selva dejó atrás. *Interciencia*. 30, 595–601.
- Guevara, S., Meave, J.A., Moreno-Casasola, P., Laborde, J., 1994. Vegetación y flora de potreros en la Sierra de los Tuxtlas, México. *Acta Botánica Mexicana*. 28, 1–27.
- Guevara, S., Meave, J.A., Moreno-Casasola, P., Laborde, J., 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science*. 3, 655–664.
- Guevara, S., Purata, S., Van Der, E., 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetation*. 66, 77–84.
- Hargis, C.D., Bissonette, J.A., David, J.L., 1998. The behavior of landscape metrics commonly used in the study of habitat fragmentation. *Landscape ecology*. 13, 167–186.
- Harvey, C.A., Haber, W.A., 1999. Remnant trees and the conservation of biodiversity in Costa Rican pastures. *Agroforestry Systems*. 44, 37–68.
- Harvey, C.A., Komar, O., Chazdon, R., Ferguson, B.G., Finegan, B., Griffith, D.M., Mart, M., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L., Van Breugel, M., Wishnie, M., 2011. Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the Mesoamerican hotspot. *Conservation Biology*. 22, 8–15.
- Hernández-Ruedas, M.A., Arroyo-Rodríguez, V., Meave, J.A., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Martínez, E., Jamangapé, G., Melo, F., Santos, B., 2014. Conserving tropical tree diversity and forest structure : The value of small rainforest patches in moderately-managed landscapes. *Plos One*. 9, e98931.
- Hernández-Stefanoni, J.L., 2005. Relationships between landscape patterns and species richness of trees , shrubs and vines in a tropical forest. *Plant Ecology*. 179, 53–65.
- Hernández-Stefanoni, J.L., Dupuy, J.M., 2008. Effects of landscape patterns on species density and abundance of trees in a tropical subdeciduous forest of the Yucatan Peninsula. *Forest Ecology and Management*. 255, 3797–3805.
- Hill, J., Curran, P., 2003. Area , shape and isolation of tropical forest fragments : Effects on tree species diversity and implications for conservation stable. *Journal of Biogeography*. 30, 1391–1403.
- Holl, K.D., 2012. Tropical forest restoration. *Restoration ecology*. 103–114.
- Holl, K.D., 2007. Old field vegetation succession in the Neotropics. *Old fields: Dynamics and restoration of abandoned farmland*. 93–118.
- Hooper, D.U., Vitousek, P.M., 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*. 277, 1302–1305.
- Hutchinson, G.E., 1957. The multivariate niche, en: *Cold Spring Harbor Laboratory of Quantitative Biology*. pp. 415–421.
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W.S., Reich, P.B., Scherer-



-
- Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, D., van Ruijven, J., 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*. 477, 199–202.
- Jost, L., 2010. The Relation between Evenness and Diversity. *Diversity*. 2, 207–232.
- Kessler, M., Hertel, D., Jungkunst, H.F., Kluge, J., Abrahamczyk, S., Bos, M., Buchori, D., Gerold, G., Gradstein, S.R., Köhler, S., 2012. Can joint carbon and biodiversity management in tropical agroforestry landscapes be optimized? *PLoS one*. 7, e47192.
- Krebs, C.J., 1989. *Ecological methodology*. Harper & Row, New York U.S.A.
- Laborde, J., Guevara, S., Sánchez-Ríos, G., 2008. Tree and shrub seed dispersal in pastures : The importance of rainforest trees outside. *Ecoscience*. 15, 6–16.
- Lamb, D., Erskine, P.D., Parrotta, J.A., 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science*. 310, 1628–1632.
- Laurance, W.F., Camargo, J.L.C., Luizão, R.C.C., Laurance, S.G., Pimm, S.L., Bruna, E.M., Stouffer, P.C., Williamson, G.B., Benítez-Malvido, J., Vasconcelos, H.L., 2011. The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. *Biological Conservation*. 144, 56–67.
- Laurance, W.F., Ferreira, L. V, Rankin-de Merona, J.M., Laurance, S.G., 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology*. 79, 2032–2040.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Andrade, A., Giraldo, J.P., Lovejoy, T.E., Condit, R., Chave, J., Harms, K.E., Angelo, S.D., 2006a. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 103, 19010–19014.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Andrade, A.C., Fearnside, P.M., Ribeiro, J.E.L., Capretz, R.L., 2006b. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology* 87, 469–482.
- Laurance, W.F., Sayer, J., Cassman, K.G., 2014. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in Ecology & Evolution*. 29, 107–116.
- Lohbeck, M., 2014. *Functional ecology of tropical forest recovery*. Tesis de doctorado. Wageningen University.
- Loik, M.E., Holl, K.D., 1999. Photosynthetic Responses to Light for Rainforest Seedlings Planted in Abandoned. *Tropical Seedlings and Light*. 7, 382–391.
- Lomolino, M. V, 2001. Progress in Physical Geography The species – area relationship : new challenges for an old pattern. *Progress in Physical Geography* 25, 1–21.
- Lundholm, J.T., 2009. Plant species diversity and environmental heterogeneity: spatial scale and competing hypotheses. *Journal of Vegetation Science*. 20, 377–391.
- MacDonald, G.E., 2004. Cogongrass (*Imperata cylindrica*)—biology, ecology, and management. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 23, 367–380.
- Martínez-Ramos, M., 1994. Regeneración natural y diversidad de especies



-
- arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 54, 179–224.
- Martínez-Ramos, M., 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. 2, 191–239.
- Martínez-Ramos, M., Alvarez-Buylla, E., Sarukhan, J., 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology*. 70, 555–558.
- Martínez-Ramos, M., Alvarez-Buylla, E., Sarukhan, J., Pinero, D., 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *The Journal of Ecology*. 700–716.
- Martínez-Ramos, M., García-Orth, X., 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80, 69–84.
- Martínez-Ramos, M., Pingarroni, A., Rodríguez-Velázquez, J., Toledo-Chelala, L., Zermeño-Hernández, I., Bongers, F., 2016. Natural forest regeneration and ecological restoration in human-modified tropical landscapes. *Biotropica*. 48, 745–757.
- Mas, J.F., Lemoine-Rodríguez, R., González-López, R., López-Sánchez, J., Piña-Garduño, A., Herrera-Flores, E., 2017. Land use/land cover change detection combining automatic processing and visual interpretation. *European Journal of Remote Sensing*. 50, 626–635.
- Mas, J.-F., Pérez-Vega, A., Ghilardi, A., Martínez, S., Loya-Carrillo, J.O., Vega, E., 2014. A Suite of Tools for Assessing Thematic Map Accuracy. *Geography Journal*. 2014, 1–10.
- Mazerolle, M.J., Villard, M., De, D., Moncton, U. De, 1999. Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance : A review. *Ecoscience*. 6, 117–124.
- McGarigal, K., Cushman, S.A., Neel, M.C., Ene, E., 2002. FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps.
- Melo, F.P.L., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M., Tabarelli, M., 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*. 28, 461–468.
- Mesquita, R. de C.G., Massoca, P.E. dos S., Jakovac, C.C., Bentos, T.V., Williamson, G.B., 2015. Amazon rain forest succession: stochasticity or land-use legacy? *BioScience*. 65, 849–861.
- Moreno, C.E., 2001. Manual de métodos para medir la biodiversidad. Universidad Veracruzana.pp 86.
- Moreno, C.E., Halffter, G., 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology* 37, 149–158.
- Muench, C., Martínez-Ramos, M., 2016. Can community - protected areas conserve biodiversity in human - modified tropical landscapes ? The case of



terrestrial mammals in southern Mexico . *Tropical Conservation Science*. 9, 178–202.

Muench, P., 2008. Libro blanco de la selva.

Norma Oficial Mexicana, 2010. 059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental- Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo.

Pausas, J.G., Lavorel, S., Lepš, J., 2003. A hierarchical deductive approach for functional types in disturbed ecosystems. *Journal of Vegetation Science*. 14, 409–416.

Peña-Claros, M., 2003. Changes in Forest Structure and Species Composition during Secondary Forest Succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica*. 35, 450–461.

Pickett, S.T.A., Collins, S.L., Arment, J.J., 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *Botanical Review*. 53, 335–371.

Piñero, D., Caballero-Mellado, J., Cabrera-Toledo, D., Canteros, C.E., Casas, A., 2008. La diversidad genética como instrumento para la conservación y el aprovechamiento de la biodiversidad: estudios en especies mexicanas, en: *Capital natural de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México., Ciudad de México*, pp. 437–494.

Polechová, J., Storch, D., 2008. Ecological niche, en: *Encyclopedia of ecology*. Elsevier, Oxford, U.K., pp. 1088–1097.

Pütz, S., Groeneveld, J., Alves, L.F., Metzger, J.P., Huth, A., 2011. Fragmentation drives tropical forest fragments to early successional states : A modelling study for Brazilian Atlantic forests. *Ecological Modelling*. 222, 1986–1997.

QGis, D.T., 2011. Quantum GIS geographic information system. Open Source Geospatial Foundation Project 45.

SAGA, G.I.S., 2013. System for automated geoscientific analyses.

Sánchez, S., Arturo, C., Martínez, F., Velázquez, I.A.C.A., 2009. Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas. *Capital natural de México II*. 75–129.

SAS Institute Cary, N., 2015. JMP, Versión 12.1.0.

Skov, F., Svenning, J.-C., 2003. Predicting plant species richness in a managed forest. *Forest Ecology and Management*. 180, 583–593.

Smith, E.P., Belle, G. Van, Smith, E.P., Belle, G. Van, 1984. Estimation of Species Richness Nonparametric. *Biometrics*. 40, 119–129.

Steffen, W., Crutzen, P.J., McNeill, J.R., 2007. The Anthropocene : Are Humans Now Overwhelming the Great Forces of Nature ? *Ambio*. 36, 614.

Steffen, W., Persson, A., Deutsch, L., Zalasiewicz, J., Williams, M., Richardson, K. et al, 2011. The anthropocene : From global change to planetary stewardship. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*. 40, 739–761.



-
- Suazo-Ortuño, I., Lopez-Toledo, L., Alvarado-Díaz, J., Martínez-Ramos, M., 2015. Land-use Change Dynamics, Soil Type and Species Forming Mono-dominant Patches: the Case of *Pteridium aquilinum* in a Neotropical Rain Forest Region. *Biotropica*. 47, 18–26.
- Swaine, M.D., Whitmore, T.C., 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Plant Ecology* 75, 81–86.
- Tabarelli, M., Mantovani, W., Peres, C.A., 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation*. 91, 119–127.
- Tamme, R., Hiiesalu, I., Laanisto, L., Szava-Kovats, R., Pärtel, M., 2010. Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales. *Journal of Vegetation Science*. 21, 796–801.
- Terborgh, J., 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica*. 24, 283–292.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., Jeltsch, F., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*. 31, 79–92.
- Tinker, D.B., Resor, C.A.C., Beauvais, G.P., Kipfmüller, K.F., Fernandes, C.I., Baker, W.L., 1998. Watershed analysis of forest fragmentation by clearcuts and roads in a Wyoming forest. *Landscape Ecology*. 13, 149–165.
- Tropicos, 2017. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden.
- Van Gemerden, B.S., Olff, H., Parren, M.P., Bongers, F., 2003. The pristine rain forest? Remnants of historical human impacts on current tree species composition and diversity. *Journal of Biogeography*. 3, 1381–1390.
- Whitmore, T.C., 1989. Canopy Gaps and the Two Major Groups of Forest Trees. *Ecology* 70, 536–538.
- Willhauck, G., 2000. Comparison of object oriented classification techniques and standard image analysis for the use of change detection between SPOT multispectral satellite images and aerial photos. In Proceedings of XIX ISPRS congress XXXIII. 35–42.
- Zermeño-Hernández, I., Pingarroni, A., Martínez-ramos, M., 2016. Agricultural land-use diversity and forest regeneration potential in human-modified tropical landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 230, 210–220.
- Zimmerman, J., Pascarella, J., Aide, T.M., 2000. Barriers to Forest Regeneration in an Abandoned Pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology*. 8, 350–360.



APÉNDICE I

Listado de especies.

Listado de especies colectado en 12 paisajes agroforestales localizados en la Región de Marqués de Comillas, Chiapas, México. Los nombres de la especies están de acuerdo al listado electrónico de especies del Missouri Botanical Garden <http://www.tropicos.org>. Así mismo se muestra la abundancia de cada especie (AB) y la clasificación de las especies en gremios regenerativos (GR), que se componen de especies no pioneras (NP) y especies pioneras (P), también se incluyeron las especies exóticas (E) y para las especies con las que no se contaba con datos para su clasificación se marcaron como (ND).

Familia	Especie	Autor	GR	AB
Acanthaceae	<i>Bravaisia integerrima</i>	(Spreng.) Standl.	NP	49
Amaranthaceae	<i>Iresine arbuscula</i>	Uline & W.L. Bray	NP	3
Anacardiaceae	<i>Astronium graveolens</i>	Jacq.	NP	20
	<i>Spondias mombin</i>	L.	NP	121
	<i>Spondias radlkoferi</i>	Donn. Sm.	NP	123
	<i>Tapirira mexicana</i>	Marchand	NP	1
Annonaceae	<i>Annona scleroderma</i>	Saff.	P	2
	<i>Cymbopetalum mayanum</i>	Lundell	NP	44
	<i>Guatteria anomala</i>	R.E. Fr.	P	7
	<i>Rollinia membranacea</i>	Triana & Planch.	P	1
	<i>Xylopia frutescens</i>	Aubl	NP	80
Apocynaceae	<i>Stemmadenia litoralis</i>	(Kunth) L. Allorge	P	11
	<i>Tabernaemontana alba</i>	Mill.	P	1
Araliaceae				
	<i>Oreopanax peltatus</i>	Linden	NP	32
	<i>Schefflera morototoni</i>	(Aubl.) Maguire, Steyerm. & Frodin	NP	1
Asparagaceae	<i>Dracaena americana</i>	Donn. Sm.	NP	2
Bignoniaceae	<i>Amphitecna apiculata</i>	A.H. Gentry	NP	2
	<i>Handroanthus guayacan</i>	(Seem.) S.O. Grose	NP	11
	<i>Spathodea campanulata</i>	P. Beauv.	NP	1



	<i>Tabebuia rosea</i>	(Bertol.) A. DC.	NP	7
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i>	(Ruiz & Pav.) Oken	NP	26
	<i>Cordia bicolor</i>	A. DC.	NP	85
	<i>Cordia diversifolia</i>	Pav. ex DC.	NP	8
	<i>Cordia latifolia</i>	Roxb.	NP	3
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>	(L.) Sarg.	NP	65
	<i>Protium multiramiflorum</i>	Lundell	NP	56
Calophyllaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	Cambess.	NP	15
Cannabaceae	<i>Trema laxiflora</i>	Lundell	P	1
	<i>Trema micrantha</i>	(L.) Blume	P	3
Capparaceae	<i>Capparis chiriquensis</i>	Standl.	NP	5
	<i>Forchhammeria trifoliata</i>	Radlk.	NP	2
Caprifoliaceae	<i>Lonicera sp</i>		NP	1
Caricaceae	<i>Jacaratia dolichaula</i>	(Donn. Sm.) Woodson	P	21
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella americana</i>	L.	NP	51
	<i>Licania hypoleuca</i>	Benth.	NP	81
	<i>Licania platypus</i>	(Hemsl.) Fritsch	NP	65
Clethraceae	<i>Clethra macrophylla</i>	(L.) Kuntze	NP	25
Clusiaceae	<i>Garcinia parviflora</i>	Benth.	NP	7
	<i>Garcinia intermedia</i>	(Pittier) Hammel	NP	32
Combretaceae	<i>Terminalia amazonia</i>	(J.F. Gmel.) Exell	NP	35
	<i>Elaeocarpaceae</i>			
	<i>Sloanea medusula</i>	K. Schum. & Pittier	NP	1
Euphorbiaceae	<i>Adelia barbinervis</i>	Schlttdl. & Cham.	NP	1
	<i>Alchornea latifolia</i>	Sw.	P	28
	<i>Croton draco</i>	Schlttdl. & Cham.	P	2
	<i>Croton schiedeanus</i>	Schlttdl.	P	93
	<i>Sapium lateriflorum</i>	Hemsl.	P	36



	<i>Sebastiania longicuspis</i>	Standl.	NP	2
Fabaceae	<i>Acacia cornigera</i>	(L.) Willd.	P	31
	<i>Acacia mayana</i>	Lundell	P	1
	<i>Acacia polyphylla</i>	DC.	P	1
	<i>Albizia leucocalyx</i>	(Britton & Rose) L. Rico	NP	31
	<i>Bauhinia divaricata</i>	Lam.	P	1
	<i>Cojoba arborea</i>	(L.) Britton & Rose	NP	18
	<i>Dalbergia brownei</i>	(Jacq.) Schinz	NP	1
	<i>Dalbergia glabra</i>	(Mill.) Standl.	NP	36
	<i>Dalbergia glomerata</i>	Hemsl.	NP	3
	<i>Dialium guianense</i>	(Aubl.) Sandwith	NP	482
	<i>Erythrina folkersii</i>	Krukoff & Moldenke	P	2
	<i>Erythrina sp1</i>		E	1
	<i>Erythrina sp</i>		E	1
	<i>Gliricidia sepium</i>	Kunth ex Steud.	P	13
	<i>Hymenaea courbaril</i>	L.	NP	1
	<i>Indigofera suffruticosa</i>	Mill.	NP	5
	<i>Inga pavoniana</i>	G. Don	NP	50
	<i>Inga punctata</i>	Willd.	NP	19
	<i>Inga thibaudiana</i>	DC	NP	30
	<i>Inga vera</i>	Willd.	NP	17
	<i>Lonchocarpus castilloi</i>	Standl.	NP	1
	<i>Lonchocarpus cruentus</i>	Lundell	NP	46
	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	Benth.	NP	9
	<i>Lonchocarpus rugosus</i>	Benth.	NP	2
	<i>Mariosousa usumacintensis</i>	(Lundell) Seigler & Ebinger	P	25
	<i>Ormosia isthmensis</i>	Standl.	NP	6
	<i>Pithecellobium macrandrium</i>	Donn. Sm.	NP	35
	<i>Platymiscium dimorphandrum</i>	Donn. Sm.	NP	11
	<i>Pterocarpus rohrii</i>	Vahl	NP	30
	<i>Schizolobium parahyba</i>	(Vell.) S.F. Blake	P	201
	<i>Swartzia guatemalensis</i>	(Donn. Sm.) Pittier	NP	1
	<i>Vatairea lundellii</i>	(Standl.) Killip ex Record	NP	40
	<i>Zygia cognata</i>	(Schltdl.) Britton & Rose	NP	6
	<i>Zygia peckii</i>	(B.L. Rob.) Britton & Rose	NP	5
Hypericaceae	<i>Vismia camparaguey</i>	Sprague & L. Riley	P	18
 Icacinaceae	<i>Oecopetalum greenmanii</i>	Standl. & Steyerm.	NP	38



Lacistemataceae	<i>Lacistema aggregatum</i>	(P.J. Bergius) Rusby	NP	32
Lamiaceae	<i>Aegiphila monstrosa</i>	Moldenke	NP	1
	<i>Tectona grandis</i>	L. f.	E	2
	<i>Vitex</i> sp		P	1
Lauraceae	<i>Licaria excelsa</i>	Kosterm.	NP	10
	<i>Nectandra ambigens</i>	(S.F. Blake) C.K. Allen	NP	7
	<i>Nectandra belizensis</i>	(Lundell) C.K. Allen	NP	17
	<i>Nectandra lundellii</i>	C.K. Allen	NP	2
	<i>Nectandra reticulata</i>	(Ruiz & Pav.) Mez	NP	33
	<i>Nectandra rubriflora</i>	(Mez) C.K. Allen	NP	1
	<i>Nectandra salicifolia</i>	(Kunth) Nees	NP	32
	<i>Ocotea cernua</i>	(Nees) Mez	NP	1
	<i>Persea americana</i>	Mill.	NP	1
Magnoliaceae	<i>Magnolia mexicana</i>	DC.	NP	13
	Malphiaceae			
	<i>Byrsonima crassifolia</i>	(L.) Kunth	P	63
Malvaceae	<i>Ceiba pentandra</i>	(L.) Gaertn.	NP	19
	<i>Guazuma olmifolia</i>	Lam.	P	1
	<i>Hampea stipitata</i>	S. Watson	P	10
	<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	Turcz.	P	1
	<i>Heliocarpus mexicanus</i>	(Turcz.) Sprague	P	6
	<i>Luehea</i> sp		P	1
	<i>Luehea speciosa</i>	Willd.	P	46
	<i>Mortoniodendron sulcatum</i>	Lundell	NP	7
	<i>Ochroma pyramidale</i>	(Cav. ex Lam.) Urb.	P	7
	<i>Pachira aquatica</i>	Aubl.	NP	25
	<i>Quararibea funebris</i>	(La Llave) Vischer	NP	8
	<i>Quararibea yunckeri</i>	Standl.	NP	13
	<i>Sterculia apetala</i>	(Jacq.) H. Karst.	NP	2
	<i>Theobroma cacao</i>	L.	NP	98
	<i>Trichospermum mexicanum</i>	(DC.) Baill.	P	160
	Melastomataceae			
	<i>Bellucia axinantha</i>	Naudin	P	37
	<i>Miconia argentea</i>	(Sw.) DC.	P	37
	<i>Miconia</i> sp1		P	53



	<i>Miconia sp2</i>		P	15
	<i>Miconia trinervia</i>	(Sw.) D. Don ex Loudon	P	2
	<i>Mouriri myrtilloides</i>	(Sw.) Poir.	NP	4
Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i>	L.	NP	10
	<i>Guarea glabra</i>	Vahl	NP	330
	<i>Guarea grandifolia</i>	DC.	NP	5
	<i>Swietenia macrophylla</i>	King	NP	2
	<i>Trichilia sp</i>		NP	1
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>	Sw.	NP	195
	<i>Brosimum guianense</i>	(Aubl.) Huber	NP	47
	<i>Castilla elastica</i>	Sessé	P	130
	<i>Clarisia biflora</i>	Ruiz & Pav.	NP	18
	<i>Ficus cotinifolia</i>	Kunth	NP	2
	<i>Ficus lapathifolia</i>	(Liebm.) Miq.	NP	10
	<i>Ficus matapalo</i>		NP	4
	<i>Ficus maxima</i>	Mill.	NP	23
	<i>Ficus sp</i>		NP	1
	<i>Ficus tecolutensis</i>	(Liebm.) Miq.	NP	2
	<i>Pseudolmedia glabrata</i>	(Liebm.) C.C. Berg	NP	139
	<i>Pseudolmedia sp</i>		NP	2
	<i>Trophis racemosa</i>	(Liebm.) Bureau	NP	27
Myristicaceae	<i>Viola koschnyi</i>	Warb.	NP	24
Myrtaceae	<i>Eugenia americana</i>	Makoy ex E. Morren	NP	1
	<i>Eugenia mexicana</i>	Steud.	NP	3
	<i>Eugenia nigrita</i>	Lundell	NP	1
	<i>Psidium cattleyanum</i>	Sabine	P	2
	<i>Psidium friedrichsthalianum</i>	(O. Berg) Nied.	P	1
	<i>Psidium sartorianum</i>	(O. Berg) Nied.	P	1
Ochnaceae	<i>Ouratea lucens</i>	(Kunth) Engl.	NP	1
Passifloraceae	<i>Erblichia odorata</i>	Seem	ND	3
Polygonaceae	<i>Coccoloba belizensis</i>	Standl.	NP	2



Rhizophoraceae	<i>Cassipourea guianensis</i>	Aubl.	NP	45
Rubiaceae	<i>Amaioua corymbosa</i>	Kunth	ND	7
	<i>Blepharidium guatemalense</i>	Standl.	NP	77
	<i>Faramea occidentalis</i>	(L.) A. Rich.	NP	5
	<i>Genipa americana</i>	L.	NP	1
	<i>Guettarda tikalana</i>	Lundell	NP	2
	<i>Palicourea tetragona</i>	(Donn. Sm.) C.M. Taylor & Lorence	NP	15
	<i>Posoqueria latifolia</i>	(Rudge) Schult.	NP	83
	<i>Psychotria limonensis</i>	Jacq.	NP	2
	<i>Psychotria sp</i>		NP	1
	<i>Randia armata</i>	(Sw.) DC.	NP	5
Rutaceae	<i>Zanthoxylum acuminatum</i>	(Sw.) Sw.	P	23
	<i>Zanthoxylum caribaeum</i>	Lam.	P	31
	<i>Zanthoxylum riedelianum</i>	Engl.	P	30
Salicaceae	<i>Casearia corymbosa</i>	Kunth	NP	2
	<i>Casearia nitida</i>	(L.) Jacq.	NP	1
	<i>Casearia sylvestris</i>	Sw.	NP	4
	<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	(Turcz.) Sleumer	NP	5
	<i>Zuelania guidonia</i>	(Sw.) Britton & Millsp.	NP	30
Sapindaceae	<i>Allophylus cominia</i>	Radlk.	NP	1
	<i>Cupania dentata</i>	DC.	NP	22
	<i>Cupania glabra</i>	Sw.	NP	19
	<i>Sapindus saponaria</i>	L.	NP	3
	<i>Talisia oliviformis</i>	(Kunth) Radlk.	NP	21
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum mexicanum</i>	Brandege ex Standl.	NP	8
	<i>Pouteria durlandii</i>	(Standl.) Baehni	NP	99
	<i>Pouteria reticulata</i>	(Engl.) Eyma	NP	1
	<i>Pouteria sapota</i>	(Jacq.) H.E. Moore & Stearn	NP	3
	<i>Sideroxylon salicifolium</i>	(L.) Lam.	NP	18
Styraceae	<i>Styrax glabrescens</i>	(Standl.) Standl.	NP	31
Ulmaceae	<i>Ampelocera hottlei</i>	(Standl.) Standl.	NP	274



Urticaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i>	Bertol.	P	5
	<i>Cecropia peltata</i>	L.	P	172
	<i>Pourouma bicolor</i>	Mart.	NP	27
Violaceae	<i>Orthion subsessile</i>	(Standl.) Steyerm. & Standl.	NP	4
	<i>Rinorea hummelii</i>	Sprague	NP	16
Vochysiaceae	<i>Vochysia guatemalensis</i>	Donn. Sm.	NP	59
Morfoespecies	Especie 1		ND	4
	Especie 2		ND	2
	Especie 3		ND	2
	Especie 4		ND	1
	Especie 5		ND	17
	Especie 6		ND	5
	Especie 7		ND	1
	Especie 8		ND	1
	Especie 9		ND	2
	Especie 10		ND	1
	Especie 11		ND	17
	Especie 12		ND	10
	Especie 13		ND	2
	Especie 14		ND	5
	Especie 15		ND	14
	Especie 16		ND	4
	Especie 17		ND	24
	Especie 18		ND	1
	Especie 19		ND	9



Einstein dijo, alguna vez:
Si las abejas desaparecieran, ¿cuántos años de vida le quedarían a la tierra?
¿Cuatro, cinco? Sin abejas no hay polinización, y sin polinización no hay plantas, ni
animales, ni gente.
Lo dijo en rueda de amigos. Los amigos se rieron.
Él no.
Y ahora resulta que en el mundo hay menos abejas.
Y hoy, Día de la tierra, vale la pena advertir que eso no ocurre por voluntad divina ni
maldición diabólica,
sino por el asesinato de los montes nativos y la proliferación de los bosques industriales;
por los cultivos de exportación, que prohíben la diversidad de la "ora;
por los venenos que matan las plagas y de paso matan la vida natural;
por los fertilizantes químicos, que fertilizan el dinero y esterilizan el suelo,
y por las radiaciones de algunas máquinas que la publicidad impone a la sociedad de
consumo.

Eduardo Galeano, Los Hijos de los Días

