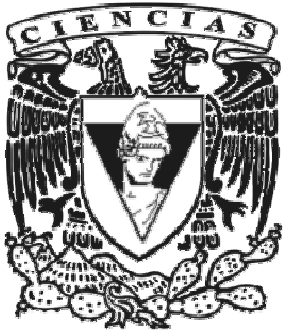


UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ANÁLISIS DE LA ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN
EN EL BORDE DE UNA SELVA TROPICAL HÚMEDA

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
B I Ó L O G O
P R E S E N T A :
ERNESTO DELGADILLO DURÁN



DIRECTOR DE TESIS:
DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ

2006



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

Alumno

Delgadillo
Durán
Ernesto
55233690
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología

Tutor

Doctor
Francisco Javier
Álvarez
Sánchez

Sinodal 1

Doctora
Silvia
Castillo
Argüero

Sinodal 2

Doctor
Arcadio
Monroy
Ata

Sinodal 3

Maestro en Ecología Básica
Eduardo Alberto
Pérez
García

Sinodal 4

Biólogo
Delfino Álvaro
Campos
Villanueva

AGRADECIMIENTOS

Al proyecto SEMARNAT – CONACYT C 01 – 668, por el financiamiento otorgado.

Al Dr. Javier Álvarez Sánchez, por su invaluable asesoría y confianza brindadas en todo momento.

A los sinodales: Dra. Silvia Castillo Argüero, Dr. Arcadio Monroy Ata, M. en Ecol. Bás. Eduardo Alberto Pérez García y Biól. Delfino Álvaro Campos Villanueva, por la cuidadosa revisión del trabajo, comentarios, críticas y sugerencias.

A Ana, Diego, Dulce, Gaby, Juan Carlos, Lizbeth y Oswaldo, por su amistad y apoyo.

A Irene Sánchez, por su ayuda y confianza.

Especial agradecimiento a Braulio Gómez, por su colaboración en el trabajo de campo.

A los integrantes del laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias.

A mis amigos y compañeros de la Facultad de Ciencias.

A Angélica, Bety, Edith, José, Julián, Karina, Omar y Vania por su entrañable amistad.

Con dedicación a mis padres,
Rosa Ma. Durán y Carlos Delgadillo,
Por su amor y ejemplo

A mi hermana,
Rosa Ma. Delgadillo,
Por su cariño y apoyo

A mi familia, toda.

La responsabilidad de un hombre no sólo se refiere a sí mismo, si no a toda la humanidad.

Jean Paul Sartre

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
1. INTRODUCCIÓN.....	2
1.1 Deforestación.....	2
1.2 Fragmentación y efecto de borde.....	2
1.3 Cambios abióticos y bióticos.....	4
2. ANTECEDENTES.....	6
2.1 Cambios abióticos en zonas de borde de fragmentos de distintos tamaños y edades.....	6
2.2 Cambios en la vegetación en zonas de bordes de distintas edades.....	6
2.3 Efecto de borde en diferentes remanentes de vegetación.....	7
2.4 Importancia en los niveles de disturbio sobre el efecto de borde.....	7
2.5 Efecto de borde en el establecimiento de plántulas.....	7
3. OBJETIVOS.....	9
4. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO.....	10
4.1 Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas.....	10
4.1.1 Localización.....	10
4.1.2 Clima.....	11
4.1.3 Suelo.....	11
4.1.4 Vegetación.....	11
4.2 Los potreros.....	12
5. MÉTODOS.....	14
5.1 Muestreo.....	14
5.2 Análisis de datos.....	17
5.2.1 Apertura del dosel y radiación solar.....	17
5.2.2 Variables estructurales.....	17
5.2.3 Índice de similitud.....	18
5.2.4 Análisis multivariados.....	19

6. RESULTADOS.....	21
6.1 Apertura del dosel y radiación solar.....	21
6.2 Composición florística.....	23
6.2.1 Riqueza de especies.....	26
6.3 Análisis multivariados.....	27
6.3.1 Clasificación de las parcelas.....	27
6.3.2 Ordenación indirecta de las parcelas y especies.....	29
6.3.3 Análisis canónico de correspondencias.....	31
6.4 Variables estructurales a lo largo del gradiente selva-borde-potrero.....	33
6.4.1 Densidad arbórea.....	33
6.4.2 Cobertura vegetal.....	35
6.4.3 Área basal.....	36
6.4.4 Área basal por clases diamétricas.....	37
6.4.5 Alturas por intervalo de clase.....	38
6.4.6 Plántulas.....	39
6.4.7 Pastos.....	41
6.5 Índice de similitud.....	42
7. DISCUSIÓN.....	43
7.1 Apertura del dosel y radiación solar.....	43
7.2 Composición florística.....	43
7.3 Análisis multivariados.....	44
7.4 Estructura vegetal.....	45
7.5 Potrero.....	49
7.6 Índice de similitud.....	50
8. CONCLUSIONES.....	51
9. LITERATURA CITADA.....	52
10. APÉNDICES.....	59

RESUMEN

Las altas tasas de deforestación en el trópico húmedo de nuestro país han generado un mosaico complejo, donde los fragmentos de selva remanente interactúan estrechamente con los campos de cultivo, pastizales o vegetación secundaria que los rodean. En este trabajo se describen las variaciones en la estructura de la vegetación a lo largo de un gradiente selva-borde-potrero en el límite norte de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, colindante con tierras de uso ganadero con más de 25 años de uso. El muestreo se realizó en época de lluvias y secas, de agosto del 2003 a mayo del 2004. Se delimitaron dos transectos de 10 x 120 m perpendiculares al límite del borde, 70 m al interior de la selva y 50 m en el potrero, divididos en cuadros de 10 x 10 m. En cada cuadro se censó y midió el diámetro a la altura del pecho (dap), la altura y la cobertura vegetal de los árboles con dap >1 cm, y se estimó la apertura del dosel y el porcentaje de radiación solar total con el uso de fotos hemisféricas. En subcuadros de 2 x 2 m se registró el número de plántulas y el porcentaje de cobertura de los pastos. Se registraron 98 especies pertenecientes a 42 familias. Las familias mejor representadas fueron Arecaceae, Lauraceae, Moraceae y Rubiaceae. Cerca del 45% de las especies estuvieron representadas por uno o dos individuos. Únicamente *Astrocaryum mexicanum* y *Pseudolmedia oxyphyllaria* se registraron a lo largo de todo el gradiente, siendo las especies de mayor frecuencia. *Nectandra ambigens*, *Styphnolobium parviflorum* y *Couepia polyandra*, a pesar de su bajo número de individuos, fueron las especies con mayor aporte de cobertura vegetal y área basal. Los análisis multivariados reconocen a la zona de borde en los primeros 30 m al interior de la selva y en los primeros 10 m al interior del potrero. Como especies propias del interior de la selva reconocen a *Bactris mexicana*, *Capparis baducca* y *Amphitecna tuxtlensis*, como especies de la zona de borde reconocen a *Amphelocera hottlei*, *Pouteria rhynchocarpa* y *Poulsenia armata*, y como especies propias del potrero a *Rollinia mucosa*, *Busera simaruba* y las especies de la familia Poaceae. La distribución de las especies en selva estuvo explicada principalmente por la variación de la humedad, mientras que la distribución de las especies en potrero lo estuvo por la variación en la radiación solar. Las variables estructurales mostraron que el efecto de borde es perceptible hasta los 30 m al interior de la selva. En este intervalo se presentó un aumento en el número de especies y en la densidad arbórea, y una disminución en el número de especies e individuos de plántulas. La longevidad del borde y la poca cantidad de disturbios por parte del ganado se vieron reflejados en el bajo número de especies secundarias y en la escasa variación de los estratos y de apertura del dosel en la zona de borde. Las especies con una distribución preferencial en interior de la selva fueron *Guamia* sp., *Capparis baducca* y *Faramea occidentalis*; en la zona de borde, *Orthion oblanceolatum*, *Psychotria chiapensis*, *Siparuna andina* y *Pleuranthodendron lindenii*, y en el potrero, *Rollinia mucosa*, *Turpinia occidentalis*, *Dendropanax arboreus* y las especies de la familia Poaceae.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Deforestación

La continua pérdida de la cobertura vegetal en las últimas décadas ha comprometido el buen funcionamiento de los ecosistemas, restringiendo el hábitat de las especies nativas y restando el potencial de uso de los distintos bienes y servicios que brindan. Entre los principales problemas causados por la deforestación se tiene el deterioro físico y químico de los suelos, la alteración del balance hidrológico, la modificación de los ciclos biogeoquímicos, cambios en la concentración de gases de la atmósfera, variaciones climáticas, introducción de especies exóticas, pérdida de la biodiversidad, entre otros (Houghton *et al.* 1991, Brown y Lugo 1994, Masera 1996, Cincotta *et al.* 2000, Brooks *et al.* 2002).

En México, la deforestación es un problema en aumento y sus efectos se agudizan al considerar que es uno de los países con mayor riqueza biológica en el mundo. De acuerdo a distintos autores, las pérdidas anuales de vegetación natural van del 1 al 10% (Velásquez *et al.* 2000). La selva tropical húmeda es uno de los ecosistemas más afectados, sus tasas anuales de deforestación varían de 4.3% en Los Tuxtlas, Veracruz (Dirzo y García 1991), a 12.4% en Palenque, Chiapas (SARH 1984), donde prácticamente ya no existe. La extracción de maderas preciosas, la utilización del terreno para la agricultura de temporal y su conversión en pastizales para uso ganadero, ha disminuido su cobertura original en un 90% (Pennington y Sarukhán 1998, Masera 1996, Guevara *et al.* 2004).

1.2 Fragmentación y efecto de borde

Las restricciones del relieve permiten que algunas porciones de la selva queden intactas, dando lugar a la fragmentación. Esta es la característica más común en el trópico húmedo mexicano. El paisaje es dominado por un mosaico de fragmentos de selva remanente, rodeados de campos de cultivo, pastizales o vegetación secundaria (acahuales), que interactúan estrechamente en una compleja dinámica del paisaje.

La zona de transición entre la selva remanente y el sistema adyacente es conocida como zona de borde. Esta zona se caracteriza por presentar condiciones microambientales distintas a las que prevalecen tanto en el interior como en el exterior de la selva, modificando la interacción, distribución y abundancia de las especies. La distancia a la que estos cambios son percibidos se conoce como efecto de borde (Murcia 1985, Lidicker 1999).

La intensidad del efecto de borde depende, entre otros factores, de la edad y orientación del borde, del tamaño y forma del fragmento, de las diferencias entre el fragmento y su sistema adyacente y de la frecuencia e intensidad de los disturbios a los que está sometido (Murcia 1985, Lidicker 1999). Tomando en cuenta estos factores, Lidicker (1999) agrupa las respuestas de las variables a lo largo del gradiente en un efecto de matriz o un efecto de ecotono. El efecto de matriz se refiere al cambio abrupto de una variable en la zona de borde; en este caso los hábitats adyacentes son muy distintos y no existe un efecto de borde como tal. El efecto de ecotono incluye todas las posibles respuestas que se presentan en la zona de borde, permitiendo que pueda definirse como un hábitat diferente (Fig. 1).

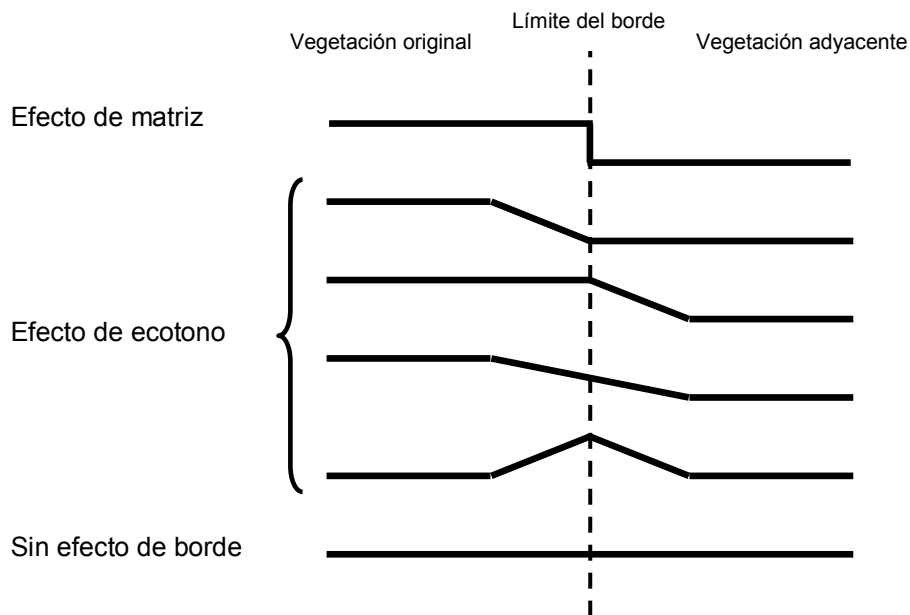


Figura 1. Representación de algunas respuestas potenciales de una variable dada a lo largo del gradiente de dos hábitats adyacentes A y B. Modificado a partir de Duelli *et al.* (1990).

1.3 Cambios abióticos y bióticos

La reducción de la cobertura vegetal en las zonas de borde recién formadas genera cambios en las condiciones ambientales, como el incremento en la velocidad de los vientos y el aumento de la radiación solar y de la precipitación pluvial que llegan al nivel del suelo. En consecuencia, la zona de borde se caracteriza por presentar mayor temperatura, menor humedad relativa y una mayor cantidad de variaciones en las tasas de transpiración con respecto al interior de la selva (Lovejoy *et al.* 1986, Kapos 1989, Camargo y Kapos 1995, Williams-Linera *et al.* 1998).

Al nivel del suelo, la zona de borde presenta aumentos en la evaporación del agua y modificaciones en los niveles de absorción por parte de las raíces. Por otro lado, el uso de agroquímicos en las zonas adyacentes y el aumento de la erosión y de la caída de hojarasca, modifican los niveles de pH y las concentraciones de carbono orgánico, nitrógeno total y fósforo disponible (Newmark 2001).

Los cambios en el ambiente físico afectan la estructura vegetal y la composición biótica en la zona de borde. La exposición de la vegetación a la acción de los vientos y las lluvias incrementa el número de árboles caídos, por lo que prevalecen los individuos de tallas juveniles y disminuye la altura del dosel. El aumento en la incidencia de luz y en la temperatura promueven una mayor germinación, supervivencia y crecimiento de plántulas y, junto con los cambios en la humedad, pH y disponibilidad de nutrimentos en el suelo, determinan la distribución de las especies según su tolerancia fisiológica (Augspurger 1984, Williams-Linera 1990a, Williams-Linera 1993, Oosterhoorn y Kapelle 2000).

Las especies secundarias son favorecidas por las condiciones microambientales que prevalecen en la zona de borde, haciendo que su abundancia sea mayor a la de las especies primarias y contribuyendo al aumento de la densidad arbórea y de la riqueza de especies en esta zona. Las especies secundarias se distinguen por ser invasoras, en su mayoría, con altas tasas de crecimiento y con requerimientos altos de luminosidad y temperatura para su germinación. Por el contrario, las especies primarias son nativas, permanecen en condiciones limitantes de luz y presentan bajas tasas de crecimiento, lo que les impide competir con las especies secundarias en condiciones de borde (Lovejoy *et al.* 1986, Williams-Linera 1990b, Laurence 1991, Oosterhoorn y Kapelle 2000).

Con la formación de las zonas de borde también se modifica la interacción de las especies. El efecto de borde contribuye diferencialmente a la mortalidad de las especies, puede restringir o facilitar el movimiento de organismos o propágulos, generar la desaparición de especies nativas por el arribo de especies secundarias o exóticas y, finalmente, puede generar interacciones que en los hábitats originales no se daban (Fagan *et al.* 1999, Cadenasso y Pickett 2001, Laurence 2002).

Aún cuando todas estas variaciones siguen un gradiente interior-borde-exterior, no siempre guardan una relación lineal con la distancia al borde. Las diferencias en la heterogeneidad, causada por la continua formación de claros en la zona de borde, y su regeneración a lo largo del tiempo, hacen que las variables ambientales y estructurales en la zona de borde sean menos predecibles, reduciendo las generalizaciones que se puedan hacer al respecto y haciendo necesario el estudio particular de los fragmentos o bordes que sean de interés para la restauración ecológica.

2. ANTECEDENTES

Los estudios del efecto de borde han sido realizados desde diversos puntos de vista. Algunos explican los cambios bióticos o abióticos de manera independiente, mientras que otros relacionan los cambios en la vegetación con factores microambientales en distintos escenarios: en fragmentos de diferentes edades o tamaños, en sistemas adyacentes distintos o en bordes con diversos grados de perturbación.

2.1 Cambios abióticos en zonas de borde de fragmentos de distintos tamaños y edades

Kapos (1989) describió las variaciones microambientales en zonas de borde de fragmentos de distintos tamaños. Sus resultados mostraron efectos menores en las zonas de borde de fragmentos grandes, sugiriendo que tienen una menor área de exposición y una mayor zona de amortiguamiento. No obstante, Camargo y Kapos (1995) reportaron que el gradiente microambiental en los mismos fragmentos, había cambiado siete años después, debido a la regeneración natural y a la dinámica de claros en las zonas de borde. Newmark (2001) sugiere que estas variaciones no sólo son percibidas a escalas anuales, si no que pueden ocurrir más rápidamente, haciendo que los gradientes microambientales sean dinámicos y poco constantes.

2.2 Cambios en la vegetación en zonas de bordes de distintas edades

Williams-Linera (1990b), Chen *et al.* (1992), Williams-Linera *et al.* (1998), Mesquita *et al.* 1999 y Harper y Macdonald (2002) describieron una disminución de estratos y un mayor número de claros y de especies secundarias en zonas de borde recién formadas, causados por el brusco aumento de la radiación solar, el incremento de los vientos y la disminución de humedad. En contraste, las zonas de borde con mayor tiempo presentaron una disminución de las variaciones microambientales y un aumento en la densidad arbórea y de los árboles con diámetro a la altura del pecho (dap) > 10 cm, sugiriendo que el desarrollo de la vegetación en la zona de borde a través del tiempo juega un papel importante de amortiguamiento sobre la intensidad del efecto de borde.

2.3 Efecto de borde en diferentes remanentes de vegetación

Williams-Linera *et al.* (1998) compararon el efecto de borde en diferentes remanentes de vegetación (selva-pastizal, vegetación ribereña-pastizal y árboles remanentes con cerca y sin cerca). La vegetación ribereña y los árboles remanentes sin cerca presentaron diversas condiciones de borde, principalmente en la temperatura del suelo que incrementó significativamente hacia el pastizal. Los árboles remanentes cercados por 54 meses presentaron condiciones microambientales parecidas a las del interior de la selva, mostrando una composición y estructura vegetal distintas a las del pastizal. Las especies primarias estuvieron presentes en todos los remanentes de vegetación, señalando que la composición florística, en este tipo de ambientes, está relacionada con la vegetación que la circunda, por lo que árboles y vegetación remanentes pueden contribuir a la recolonización de los potreros.

2.4 Importancia en los niveles de disturbio sobre el efecto de borde

Fox *et al.* (1997) y dirham (1999) evaluaron el efecto de los distintos niveles de disturbio en bordes de selva húmeda. Los sitios con poco disturbio tuvieron un efecto de borde menor en la mayoría de las variables microambientales y aumentaron la densidad y riqueza de especies primarias. En contraste, los sitios con mayores disturbios presentaron una mayor zona de borde y un incremento de la densidad y riqueza de especies secundarias, cuya germinación es promovida por la remoción de la cobertura vegetal y por los disturbios del suelo (Vázquez-Yanes 1980, Putz 1983, Whitmore 1983). Estos resultados mostraron que los niveles de disturbio son un factor determinante para la composición de especies y una influencia directa para la conservación y expansión de los fragmentos remanentes.

2.5 Efecto de borde en el establecimiento de plántulas

Brothers y Springarn (1992), López de Casenave *et al.* (1995) y Jose *et al.* (1996) reportan un aumento en la germinación y crecimiento de especies secundarias en las zonas de borde, estimulado por el aumento de luz causado por la pérdida de cobertura vegetal. No obstante, Williams-Linera (1990a) y Sizer y Tanner (1999), a pesar de que reportan un aumento en el establecimiento de plántulas en la zona de borde, encuentran que las plántulas de especies secundarias son poco frecuentes, manifestando que los niveles de disturbio y la calidad de la luz también son determinantes en la composición de plántulas.

Benítez-Malvido (2003), por el contrario, reportó un aumento en el número de plántulas de la zona de borde al interior de los fragmentos, argumentando que la reducción de la lluvia de semillas, la disminución de polinizadores y la alta predación se tradujeron en la disminución de plántulas en las zonas de borde.

Estos trabajos reflejan el comportamiento complejo de las variables ambientales y estructurales en la zona de borde. El entendimiento de estas variaciones es fundamental para el mantenimiento y recuperación de los hábitats fragmentados. El presente trabajo analiza las diferencias en la estructura vegetal de una selva tropical húmeda y su sistema adyacente, tierras de uso ganadero (potreros), formando parte de un proyecto de restauración que tiene como intención medir las respuestas de crecimiento de especies primarias y secundarias sometidas a distintos tratamientos con hongos micorrizógenos arbusculares a lo largo de un gradiente selva-borde-potrero.

3. OBJETIVOS

Objetivo general

- Analizar la estructura de la vegetación en un gradiente selva-borde-potrero de una selva tropical húmeda.

Objetivos particulares

- Determinar la composición florística existente en un borde de selva tropical húmeda.
- Clasificar y ordenar las parcelas y especies a lo largo del gradiente selva-borde-potrero mediante los valores de importancia relativa.
- Analizar las diferencias en la estructura vegetal de tres ambientes (interior de la selva, zona de borde y potrero) mediante las variables: riqueza de especies, densidad arbórea, cobertura vegetal, diámetro a la altura del pecho (dap), área basal por clases diamétricas, altura por intervalo de clase y número de plántulas.

4. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

4.1 Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas

4.1.1 Localización

La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, se encuentra al sureste del estado de Veracruz, entre los 18°34' y 18°36' de latitud Norte y los 95°04' y 95°09' de longitud Oeste, enclavada en las estribaciones del volcán San Martín Tuxtla, en el municipio de San Andrés Tuxtla, Veracruz (Fig. 2). Cuenta con una superficie de 640 Ha (Ibarra-Manríquez y Sinaca 1995), con altitudes que varían desde los 150 hasta los 530 msnm (Lot-Helgueras 1976).

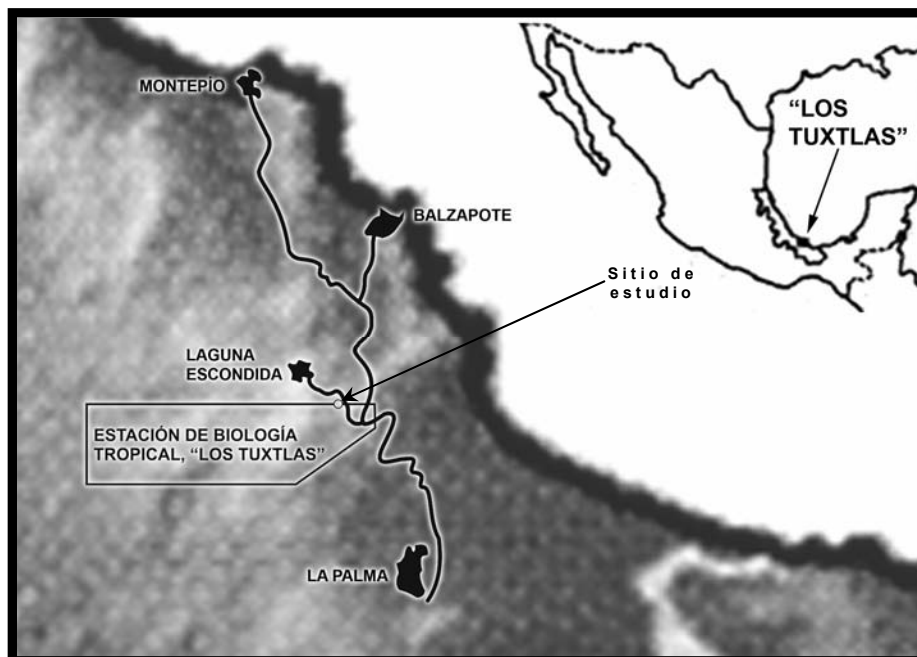


Figura 2. Mapa de la región de Los Tuxtlas. El sitio de estudio se ubica a un lado del camino a Laguna Escondida. Imagen modificada de Guevara *et al.* 1994.

4.1.2 Clima

Conforme a la clasificación de Köpen, modificada por García (1964), el clima de la región es del tipo cálido A, subgrupo semicálido A(C), y templado C para las partes de mayor altitud. El subtipo de clima cálido más común es el cálido húmedo Af(m). La temperatura media anual es de 24.6°C, con temperaturas máximas de 32.8°C y mínimas de 16.4°C. La precipitación media anual es de 4639 mm, con una época corta de secas entre marzo y mayo, con medias mensuales de 112 mm, y una época de lluvias entre junio y febrero, con medias mensuales mayores a los 400 mm. Entre los meses de noviembre y febrero, la zona es afectada por “nortes”, vientos con velocidades de 80-100 km/h, acompañados del aumento de la precipitación y de descensos rápidos en la temperatura.

4.1.3 Suelo

Los suelos son derivados de material volcánico (basalto y andesitas con cenizas volcánicas). Son comunes los Andosoles, Cambisoles, Regosoles, Lixisoles y Gleysoles, los cuales presentan una zonación altitudinal que va de los 550 msnm a los 200 msnm de mayor a menor, respectivamente. El balance de nutrimentos es adecuado pero existen problemas con el P disponible (Sommer-Cervantes *et al.* 2003)

4.1.4 Vegetación

La vegetación es selva alta perennifolia (Miranda y Hernández X. 1963) o bosque tropical perennifolio (Rzedowski 1978). La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas cuenta con 940 especies, 543 géneros y 137 familias. La vegetación está dominada por especies poco frecuentes, donde las especies secundarias representan el 14.1% de las especies y el 6.6% de los individuos (Bongers *et al.* 1988, Ibarra-Manríquez y Sinaca 1995, Heider 2001).

La familia con mayor diversidad es Orchidaceae con 108 especies, seguida por Polypodiaceae (62), Asteraceae (60), Fabaceae (58) y Rubiaceae (39). Los géneros con mayor número de especies son *Epidendrum* (16), *Ficus* (15), *Piper* (13), *Eupatorium* (11) y *Psychotria* (11) (Ibarra-Manríquez y Sinaca 1995).

Aunque no existe una estratificación clara en este tipo de vegetación, se puede hablar de los árboles emergentes, el subdosel y el sotobosque. Los árboles emergentes se caracterizan por la presencia de árboles con alturas de los 30 a los 35 m y con diámetros a la altura del pecho (dap) de 40 a 80 cm. Tienen densidades menores a dos individuos por hectárea y representan el 1.5% de los individuos (Bongers *et al.* 1988). Dominan las especies de los géneros *Nectandra*, *Lonchocarpus* y *Ficus*, además de *Cynometra retusa*, *Dialium guianense*, *Brosimum alicastrum*, *Poulsenia armata*, *Ceiba pentandra*, *Omphalea oleífera* y *Ampelocera hottlei*, entre otras (Castillo-Campos y Laborde 2004, Pennington y Sarukhán 1998).

El estrato medio está compuesto por árboles de menos de 20 m de altura; destacan *Peudolmedia oxyphyllaria*, *Cymbopetalum baillonii*, *Pleuranthodendron lindenii*, *Croton schiedeanus*, *Cojoba arborea* y *Nectandra salicifolia*, entre otras. (Castillo-Campos y Laborde 2004, Pennington y Sarukhán 1998). En el sotobosque se ubica el 75% de los individuos. Dominan las arecaceae, particularmente *Astrocaryum mexicanum*, *Bactris mexicana* y varias especies del género *Chamaedorea* (Bongers *et al.* 1988). También destacan árboles del género *Psychotria* y las especies *Faramea occidentalis*, *Amphitecna tuxtensis* y *Hampea nutricia*, entre otras (Castillo-Campos y Laborde 2004, Pennington y Sarukhán 1998). Otras formas de vida características son las especies herbáceas con 286 especies, epífitas (157), lianas (91), trepadoras (81), arbustos (23) y parásitas con 4 especies (Ibarra-Manríquez y Sinaca 1995).

4.2 Los potreros

Se conoce como potreros a los diferentes pastizales inducidos o sembrados para fines ganaderos. Los potreros tienen una gran riqueza de especies, su gran extensión, la cercanía con otros elementos del paisaje (selva, bosque, acahual o cultivo), la influencia de los árboles remanentes, las prácticas en el manejo del potrero y el tipo de pasto inducido (grama o estrella), favorecen esta condición (Castillo-Campos y Laborde 2004).

Las familias con más especies son Asteraceae (26), Poaceae (24), Euphorbiaceae (16) y Rubiaceae (10). Las especies más frecuentes son *Hyptis atrorubens* (Lamiaceae), *Phyllanthus urinaria* (Euphorbiaceae), *Paspalum conjugatum*, *Axonopus compressus-affinis*, *Cynodon plectostachyus*, *Setaria geniculata* y *Digitaria bicornis* (Poaceae), *Mimosa pudica* y *Desmodium incanum* (Fabaceae), y *Borreira laveis* (Rubiaceae) (Castillo-Campos y Laborde 2004).

De acuerdo con el manejo que dan los ganaderos a los potreros, estos se dividen en grama (con inducción de *Paspalum conjugatum*) y estrella (con inducción de *Cynodon plectostachyus*), aún cuando en el paisaje no existe separación ni diferencia entre ellos (Lira 2003). Su estructura y composición florística es muy heterogénea y está estrechamente relacionada con la frecuencia y abundancia de los árboles remanentes.

La identidad y la densidad de árboles remanentes obedecen a los criterios selectivos del ganadero, a partir de la composición y densidad de la selva original. Sus densidades promedio varían de dos a seis árboles por hectárea (Guevara *et al.* 1998). Se han registrado 102 especies y 35 familias. Las familias con más especies son Fabaceae (17), Moraceae (12), Sapotaceae (9), Lauraceae (6) y Euphorbiaceae (4) (Guevara *et al.* 1994, Guevara *et al.* 1997).

5. MÉTODOS

5.1 Muestreo

El muestreo se realizó en la época de lluvias, entre el 15 de agosto y el 29 de octubre del 2003, y en la época de secas, en el periodo comprendido del 15 de abril al 25 de mayo del 2004, en una hectárea del límite norte de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, colindante con tierras de uso ganadero.

El potrero cuenta con una extensión aproximada de 1 ha, con una altitud de 245 msnm y pendientes que van de los 10 a los 30°. Fue establecido en 1976 y se suspendió su manejo en abril del 2003. La colindancia con la selva está limitada con cerca de púas, por lo que el ganado no penetra en esta zona.

En el sitio se establecieron dos transectos de 120 x 10 m, perpendiculares al límite selva-potrero, con una distancia de 30 m entre uno y otro. Cada transecto se dividió en cuadros de 10 x 10 m; siete cuadros se establecieron en el interior de la selva y cinco en el potrero (Fig. 3). Se registró la vegetación arbórea con un diámetro a la altura del pecho (dap) > 1 cm y con altura > 1.5 m. De igual forma, las palmas fueron incluidas por su gran abundancia. A cada individuo se le midió la altura y el diámetro mayor de la copa (D_1) y su perpendicular (D_2).

La altura de los árboles < 5 m se midió con el uso de un flexómetro, los árboles con alturas superiores se midieron con la ayuda de un distanciómetro "CST/berger". El dap se midió con vernier convencional, en el caso de árboles de tallas mayores se midió su perímetro con cinta métrica y los datos fueron transformados a diámetro. Los diámetros de las copas se midieron de la proyección perpendicular de su sombra.

En una de las esquinas de cada cuadro se estableció un subcuadro de 2 x 2 m, donde se registró el número de plántulas por especie arbórea y la cobertura, en porcentaje, de las especies herbáceas (Fig. 3).

En el centro de cada uno de los cuadros, de los 50 a -50m, se tomaron dos fotografías hemisféricas, con dirección al norte, para la estimación del porcentaje de la apertura del dosel y de la radiación solar total.

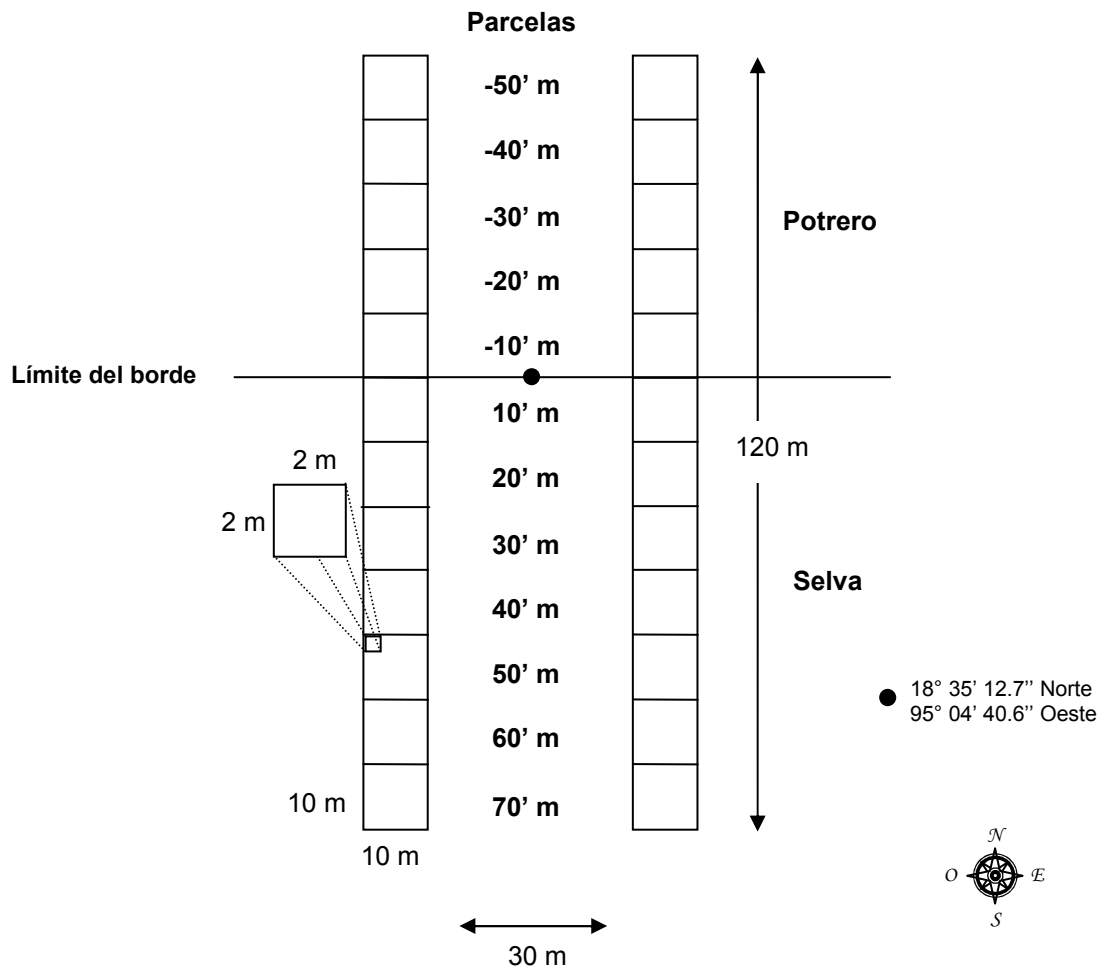


Figura 3. Esquema de los dos transectos de 120 x 10 m establecidos en el interior de la selva y el potrero.

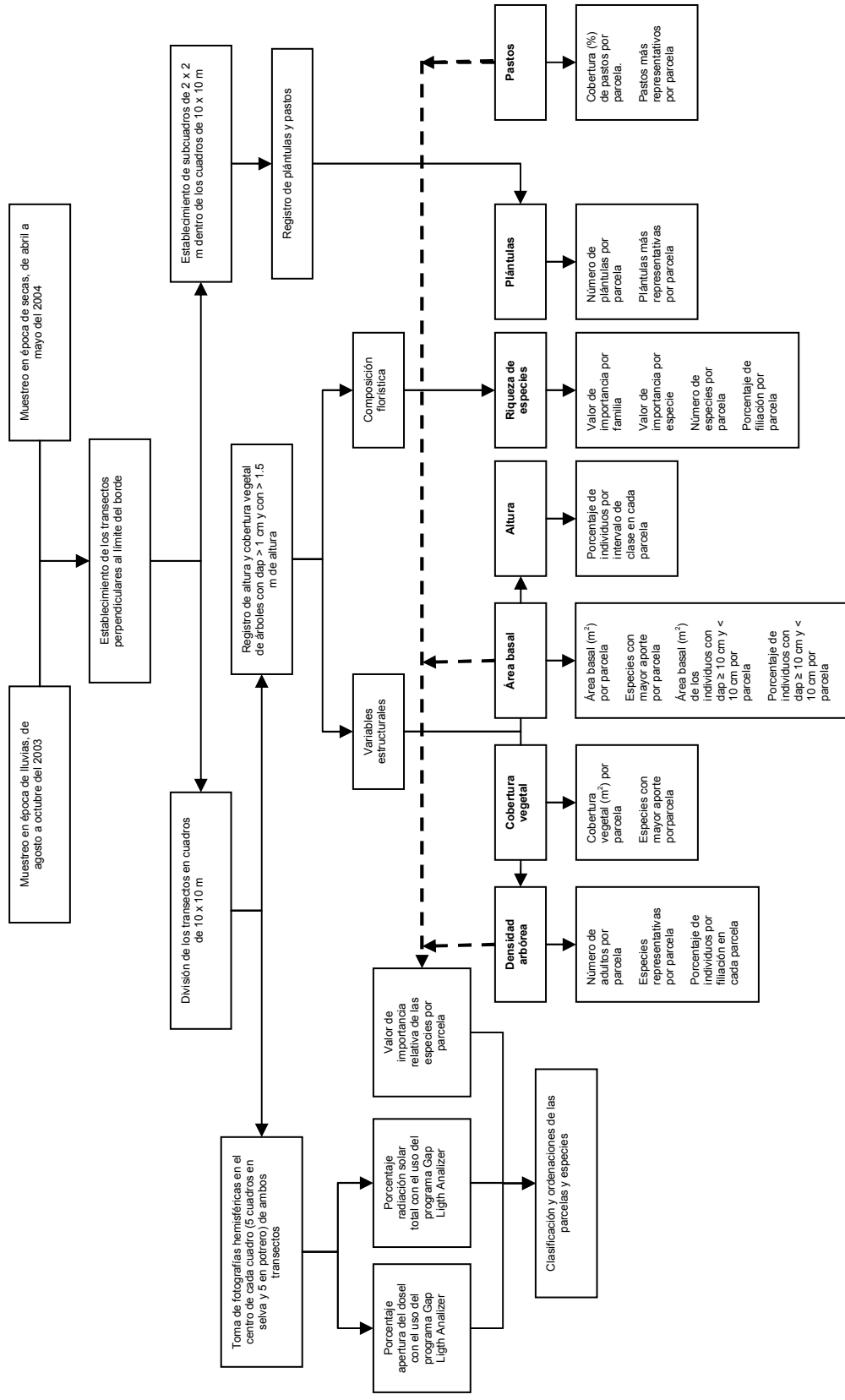


Figura 4. Diagrama de flujo del método seguido durante la elaboración de la tesis.

5.2 Análisis de datos

Los resultados de riqueza de especies, densidad arbórea, cobertura vegetal, área basal, alturas, plántulas, cobertura de pastos e índice de similitud, se analizaron por distancias para conocer su variación a lo largo del gradiente selva-borde-potrero. Con esto se pretende reconocer la zona de borde, el interior de la selva y el potrero, además de las especies dominantes en cada zona.

Los cuadros de ambos transectos situados a la misma distancia del límite de borde fueron considerados como una misma unidad de análisis. Cada unidad de análisis fue referida como “parcela” seguida de su ubicación con respecto al límite del borde (Fig. 3). Las gráficas presentaran la suma total de cada una de las variables por parcela.

5.2.1 Apertura del dosel y radiación solar

La estimación de la apertura del dosel y de la cantidad de radiación solar, en cada cuadro, se realizó con el uso del programa Gap Light Analyzer (GLA 2.0), el cual incorpora la topografía y patrones estacionales y de nubosidad a su modelo de radiación solar (Frazer *et al.* 1999). Los valores obtenidos para la apertura del dosel y el porcentaje de radiación solar fueron promediados para cada parcela junto con su error estándar.

5.2.2 Variables estructurales

Los individuos muestreados fueron identificados en campo y ejemplares de cada especie fueron colectados para confirmar su determinación en el Herbario Nacional de México.

El área basal (AB) de cada individuo se calculó con la fórmula del área para un círculo:

$$AB = \pi r^2$$

La cobertura (C) de la copa se calculó con la fórmula del área de para una elipse:

$$C = 0.25 (D_1 D_2 \pi)$$

donde: D_1 es el diámetro mayor de la copa y

D_2 es el diámetro perpendicular a D_1 .

La frecuencia (F) de cada especie se expresó como el porcentaje del número de parcelas en los que apareció dicha especie:

$$F = (\text{No. parcelas en los que ocurre una especie} / \text{Total de parcelas}) 100.$$

La densidad (D) se expresó como el número promedio de individuos encontrados en cada parcela:

$$D = \text{Total de individuos de una especie en todas las parcelas} / \text{Total de parcelas}.$$

El valor de importancia de las especies se calculó mediante la suma de la frecuencia, la densidad y el área basal.

Para el análisis de la estructura vertical, las alturas fueron agrupadas en intervalos de 1.5-10 m, 10-20 m y > 20 m, correspondientes a la estratificación en este tipo de selvas, mientras que la distribución de las clases diamétricas se analizó en dos intervalos de clase: ≥ 10 cm y < 10 cm.

5.2.3 Índice de similitud

Para estimar el porcentaje de especies compartidas entre parcelas se utilizó el índice de similitud de Morisita-Horn (Magurran 1988):

$$IM = (2 \sum (D_{ni} E_{ni})) / ((da+db) (aN bN))$$

donde: aN es el número de individuos en la parcela A,

bN el número de Individuos en la parcela B,

D_{ni} el número de individuos de la i-ésima especie en la parcela A,

E_{ni} es el número de individuos de la i-ésima especie en la parcela B,

$$da = (\sum D_{ni}^2) / aN^2 \text{ y}$$

$$db = (\sum E_{ni}^2) / bN^2.$$

5.2.4 Análisis multivariados

Clasificación

La clasificación relaciona los sitios o muestras discontinuos que comparten atributos similares y los separa de muestras pertenecientes a otros grupos (Zavala 1986). El análisis de especies indicadoras de dos vías (TWINSpan) clasifica las muestras (parcelas) y los atributos (especies) e identifica las especies indicadoras que caracterizan a cada grupo, permitiendo generar hipótesis de la relación que existe entre ambos (Hill 1979^a, Jongman *et al.* 1995). Se usó el programa PC-ORD 4.0 (McCune y Mefford 1999), con el criterio de tres niveles de corte, para definir los intervalos de dominancia de las especies.

Ordenación indirecta

La ordenación indirecta acomoda sitios o muestras continuas a lo largo de ejes con base en datos de la composición de especies (Zavala 1986). El resultado de la ordenación es un sistema coordinado de dos o más dimensiones, donde los sitios son representados por puntos en el espacio; mientras más cerca se encuentren los puntos, más similar es su composición de especies (Hill 1979^b, Jongman *et al.* 1995). Para la ordenación indirecta se usó el análisis de correspondencia corregido (DECORANA) del programa PC-ORD 4.0 (McCune y Mefford 1999).

Ordenación directa

Se realizó una ordenación directa con los datos de estructura vegetal, radiación solar y humedad relativa, para detectar gradientes de factores ambientales en relación con las especies presentes. Los datos de humedad relativa fueron tomados del trabajo paralelo de Núñez (en preparación). Se usó el análisis canónico de correspondencias (CCA) del programa PC-ORD 4.0 (McCune y Mefford 1999), que coloca las especies, los sitios y los factores ambientales, en un sistema coordinado. Las especies se ubican de acuerdo con su incidencia en los sitios, y los factores ambientales se ubican por sus correlaciones vectoriales con los ejes principales. Se utilizó el método de Hill (1979) para la estandarización de los ejes, y la prueba de Monte Carlo para saber si las correlaciones fueron significativas.

Para TWINSpan y DECORANA se realizaron matrices de parcelas (renglones) por especies (columnas) en cada época del año. Se usó un valor de importancia modificado para cada parcela que se calculó mediante la fórmula:

$Dr_{i-x} + Abr_{i-x}$, para especies arbóreas

donde: Dr_{i-x} es la densidad relativa de la especie i en la distancia x y

Abr_{i-x} es el área basal relativa de la especie i en la distancia x

$Dr_{i-x} + C_{i-x}$, para especies herbáceas

donde C_{i-x} es la cobertura relativa de la especie i en la distancia x .

Para el CCA se realizó, además, una matriz que contenía los valores promedio de las variables ambientales (radiación solar y humedad) en cada parcela.

6. RESULTADOS

Dada las similitudes en la estructura de la vegetación entre las distintas épocas del año, sólo se muestran los resultados obtenidos durante la época de lluvias. Únicamente se describen los resultados de secas cuando existió variación entre las épocas. En el Apéndice I se muestran los resultados de la época de secas.

6.1 Apertura del dosel y radiación solar

El análisis de las fotografías hemisféricas mostró valores de apertura del dosel de 4.1 a 6.9%, en selva, y de 9.4 a 34.7%, en el potrero, mientras que los porcentajes de radiación solar total oscilaron del 4.8 al 6.3%, en selva, y del 9.2 al 41.2%, en el potrero (Fig. 5).

En la selva no se detectaron diferencias en los valores de la apertura del dosel y de la radiación solar total. En contraste, en el potrero se elevaron considerablemente conforme aumentó la distancia al límite del borde. Los valores más bajos del potrero se registraron en las parcelas de los -10' y -20' m, con el 9.4 y 11.7% de apertura del dosel, y con el 9.2 y 12% de radiación solar respectivamente. La parcela de los -50' m presentó los porcentajes máximos de apertura del dosel y de radiación solar total, con el 34.7 y 41.2% respectivamente.

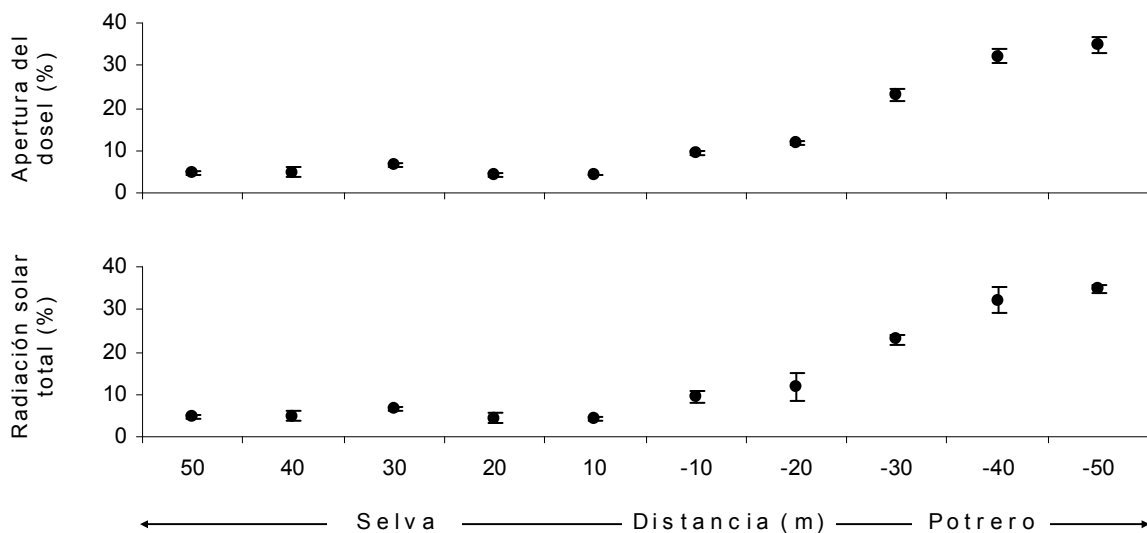


Figura 5. Apertura del dosel y radiación solar total (%) a lo largo del gradiente selva-borde-potrero. Las barras representan \pm dos veces el valor del error estándar.

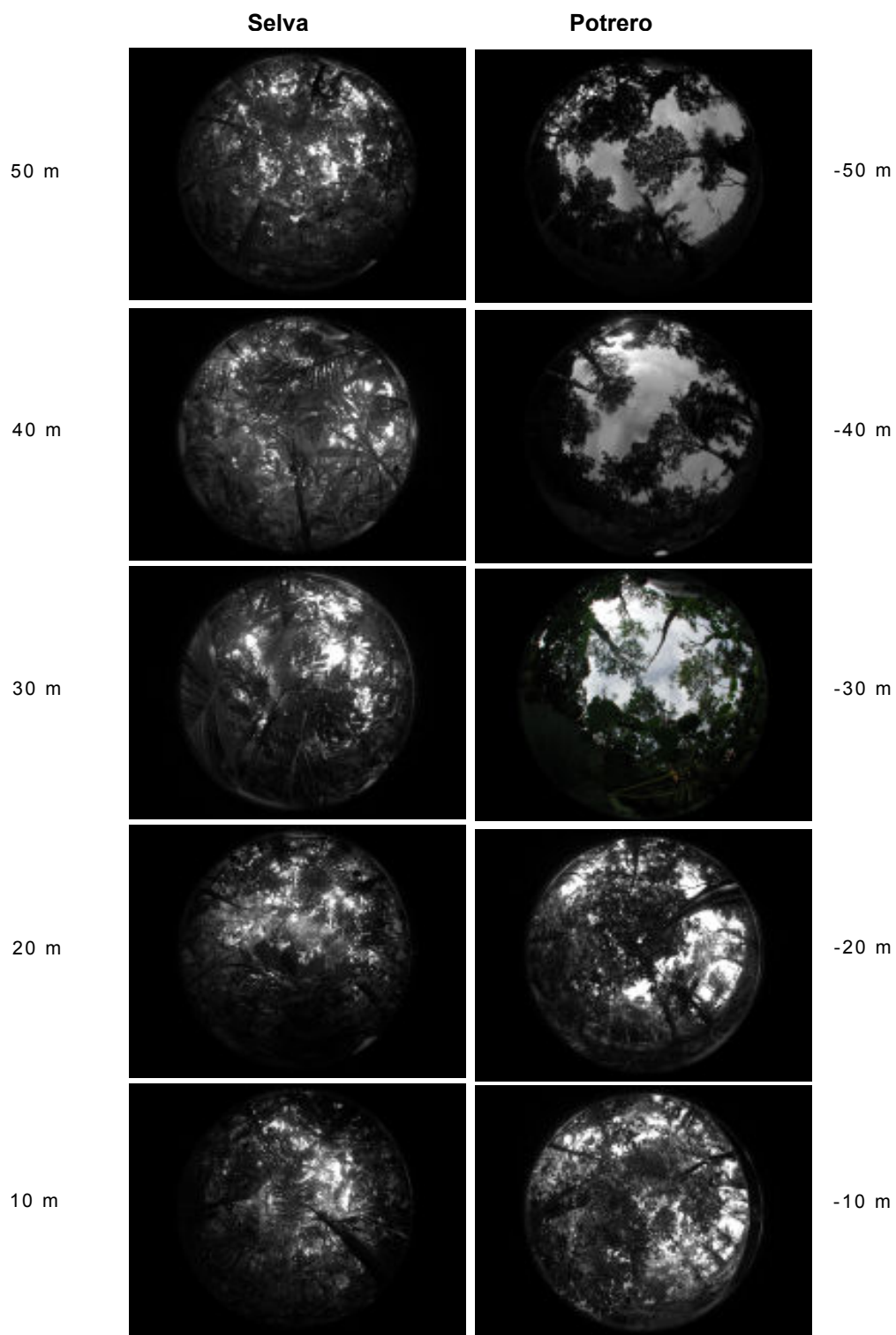


Figura 6. Fotografías hemisféricas a lo largo del gradiente selva-borde-potrero. Se muestran las diferencias en la apertura del dosel en el interior de la selva y en el potrero.

6.2 Composición florística

Se registraron 98 especies pertenecientes a 74 géneros de 42 familias, de las cuales, dos familias y ocho especies se registraron únicamente como plántulas. El 50% de las especies se encontró exclusivamente en selva y el 19% exclusivamente en potrero. De acuerdo a su afiliación, dos especies son cultivadas, 77 son primarias y 20 son especies secundarias; de éstas últimas, 10 especies pueden establecerse en claros de la selva de acuerdo a los reportes de Guevara *et al.* (1994) (Apéndice II).

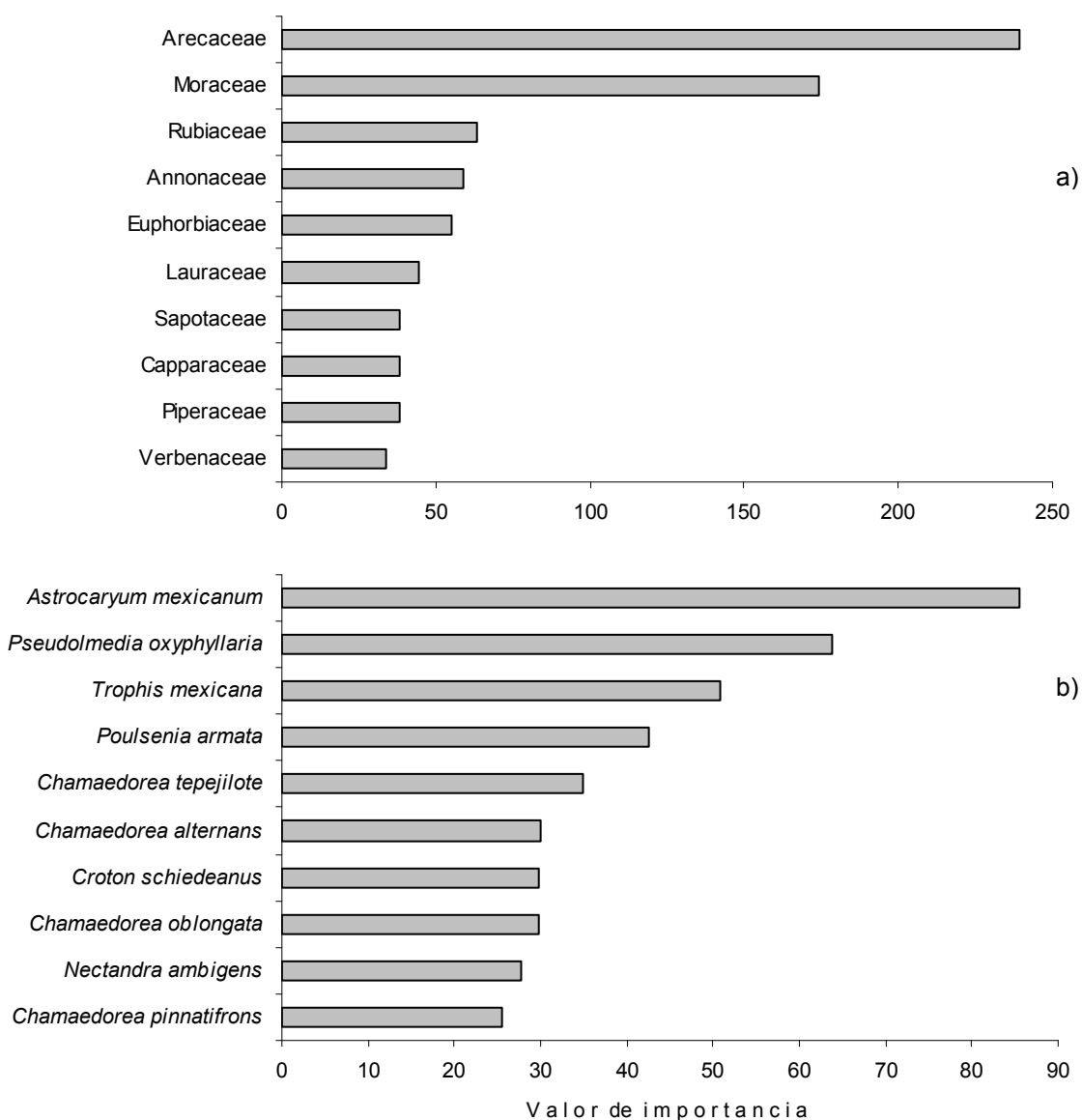


Figura 7. a) Familias y b) especies con mayor valor de importancia en la zona de estudio.

Las familias con más especies fueron *Arecaceae*, con ocho, y *Lauraceae*, *Moraceae* y *Rubiaceae*, con cinco especies cada una. Los géneros mejor representados fueron *Chamaedorea* (*Arecaceae*) con 6 especies, seguido de *Nectandra* (*Lauraceae*), *Piper* (*Piperaceae*), *Psychotria* (*Rubiaceae*) y *Pouteria* (*Sapotacea*) con 3 especies cada uno.

Las familias con mayor valor de importancia fueron *Arecaceae*, *Moraceae*, *Rubiaceae*, *Annonaceae* y *Euphorbiaceae* (Fig. 6). Las especies con mayor valor de importancia fueron *Astrocaryum mexicanum* y *Pseudolmedia oxyphyllaria*, distribuidas a lo largo de casi todo el gradiente. Les siguieron *Trophis mexicana* y *Poulsenia armata*. *Nectandra ambigens* se distinguió por su alto valor de importancia a pesar de contar con tan sólo seis individuos (Fig. 7).

Las especies de la familia *Poaceae* estuvieron distribuidas sólo en la parte del potrero. *Paspalum conjugatum*, único pasto encontrado a lo largo de todo el gradiente de potrero, alcanzó un porcentaje de cobertura mayor al 60%. Le siguieron *Panicum* sp. y *Oplismenus hirtellus*, quienes se distribuyeron en la zona interior del potrero principalmente (Fig. 8).

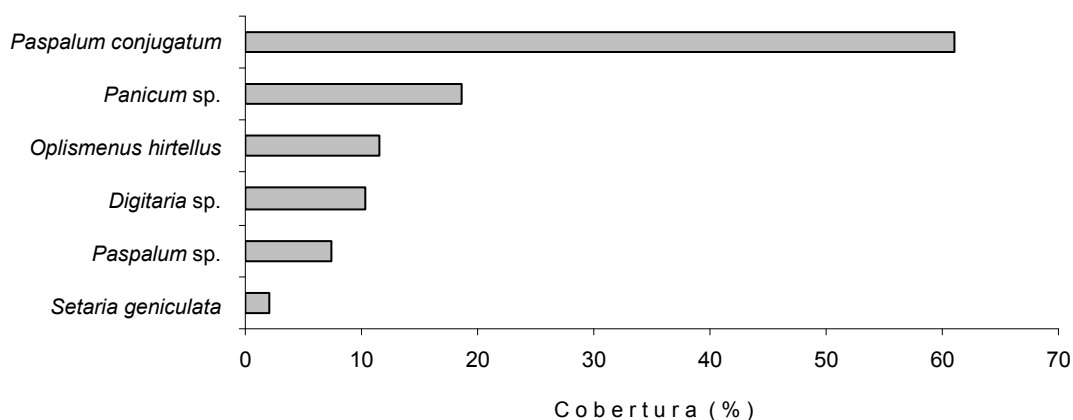


Figura 8. Cobertura (%) de los pastos encontrados en el potrero de la zona de estudio.

Las familias con mayor número de plántulas fueron Rubiaceae, Moraceae, Arecaceae y Piperaceae. Las plántulas de Rubiaceae dominaron en la época de lluvias (18%), mientras que las plántulas de Arecaceae dominaron en la época de secas (15%) (Fig. 9).

Al nivel de especie, *Psychotria chiapensis*, *Piper hispidum* y *Trophis mexicana* tuvieron una mayor densidad de plántulas. *P. chiapensis* y *T. mexicana* dominaron en época de lluvias, mientras que *P. hispidum* lo hizo en época de secas (Fig. 9).

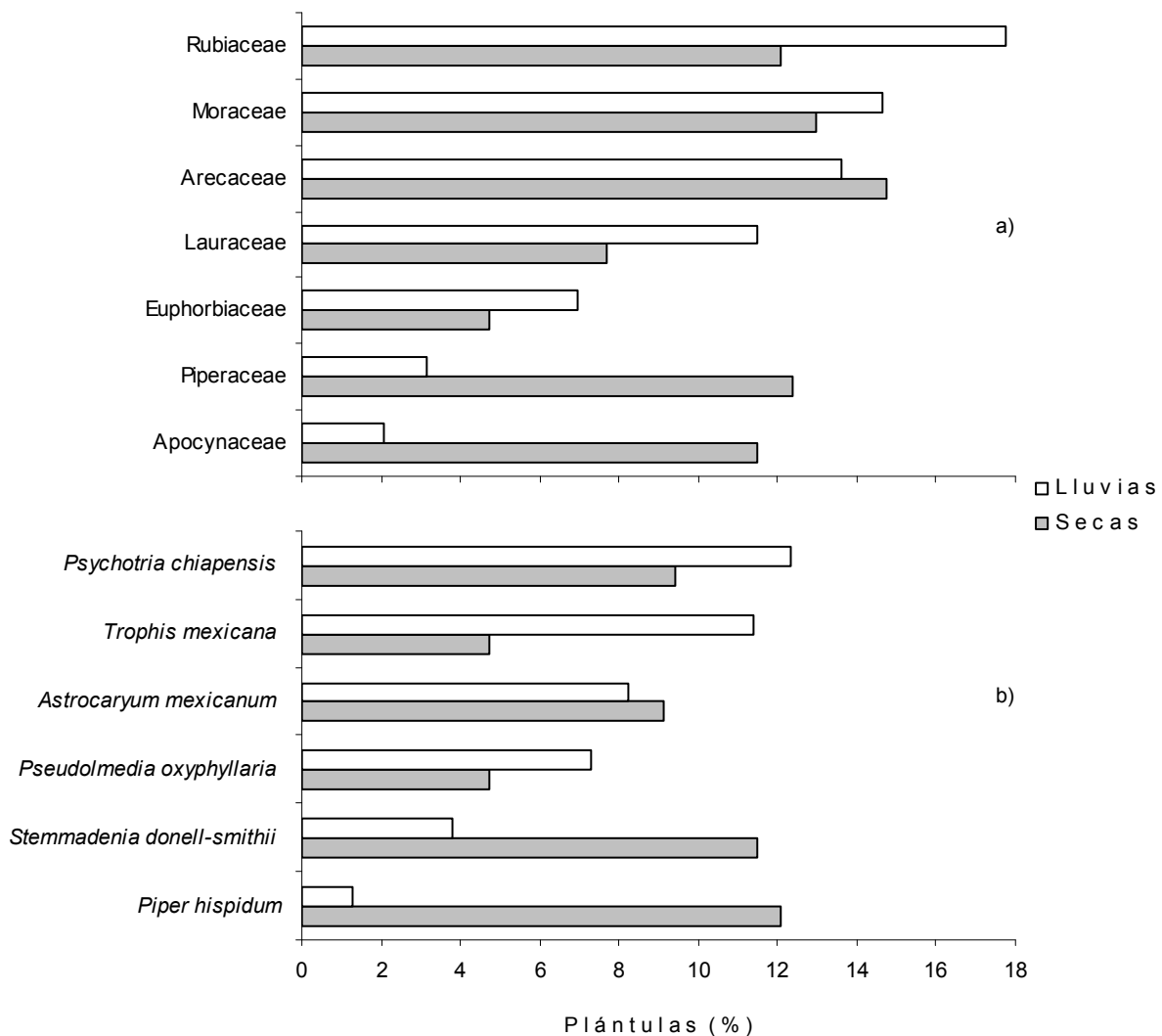


Figura 9. Porcentajes más altos de plántulas por a) familias y b) especies en ambas épocas del año.

6.2.1 Riqueza de especies

La mayor riqueza de especies se presentó en la parte de selva, principalmente en las parcelas de los 20' (36), 50' (32) y 10' m (28). En el potrero, la parcela de -10' m presentó 25 especies, a partir de este punto la riqueza disminuyó gradualmente hasta alcanzar su valor mínimo en la parcela de los -50' m (5) (Fig. 10).

El mayor número de especies secundarias se presentó en las parcelas más cercanas al borde, es decir en los 20' (5), 10' (4), -10' (3) y -20' m (4). En selva, la mayor proporción de especies secundarias se observó en las parcelas de los 10' y 20' m, con el 16 y 14.3% respectivamente. En el potrero, esta proporción fue mayor en las parcelas de los -20' y -30' m, con el 23.5 y 28.6% respectivamente (Fig. 11)

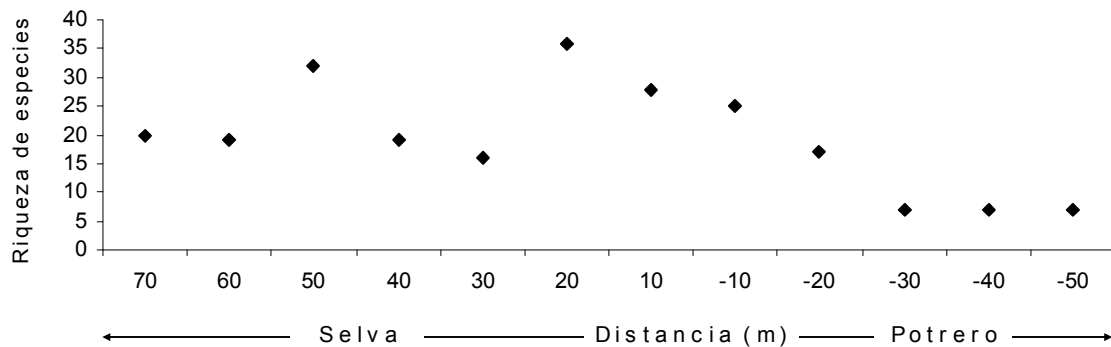


Figura 10. Número total de especies por parcela a lo largo del gradiente selva-borde-potrero.

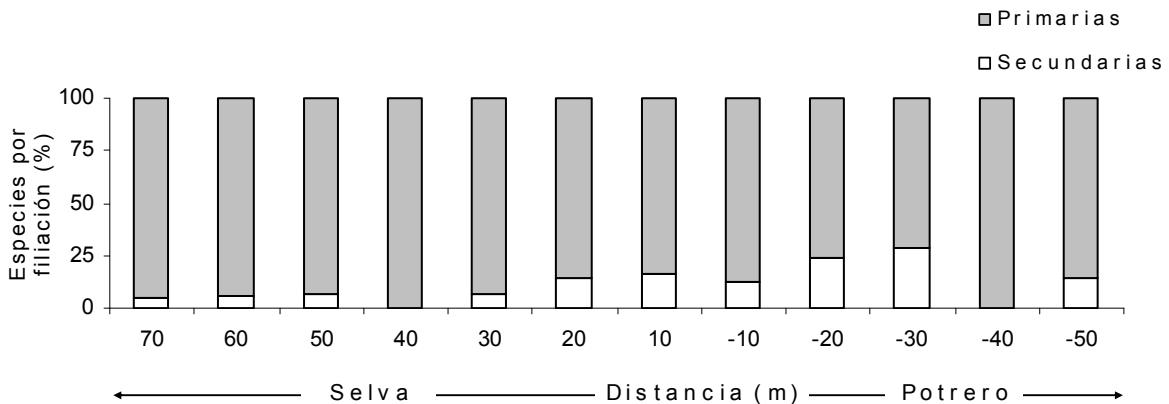


Figura 11. Porcentaje de especies de filiación primaria y secundaria a lo largo del gradiente selva-borde-potrero.

6.3 Análisis multivariados

6.3.1 Clasificación de las parcelas

El análisis clasifica las parcelas en tres grupos después de 3 niveles de división. El grupo 1 está formado por las parcelas de los 70', 50', 40' y 10' m, el grupo 2 está formado por las parcelas de los 30', 20', y -10 m, y el grupo 3 está formado por las parcelas de los -30', -40' y -50' m. La parcela de los 60' m fue separada del grupo 1, mientras que la parcela de los -20' m fue separada del grupo 3 (Fig. 12).

El primer nivel de división separó las parcelas de la selva (de los 70 a los -10 m) de las del potrero (de los -20 a -50 m) (Fig. 12). En esta primer división la gramínea *Paspalum* sp. se distinguió como especie indicadora para las parcelas del potrero (Apéndice IV).

El segundo nivel de división agrupó las parcelas del interior de la selva (70', 50', 40' y 60' m) con la parcela de los 10' m, y las separó de las parcelas próximas al límite del borde (30', 20' y -10' m). Las parcelas del interior de la selva tuvieron como especies indicadoras a *Bactris mexicana* y *Capparis baducca*, y las parcelas próximas al límite del borde a *Ampelocera hottlei*, *Poulsenia armata* y *Pouteria rhynchocarpa* (Apéndice III). En este mismo nivel de división se formó el grupo 3 y se separó a la parcela de los -20' m, con *Bursera simaruba* como especie indicadora (Fig. 12).

Finalmente, el tercer nivel de división formó el grupo 1 y separó la parcela de los 60' m de las parcelas del interior de la selva, con *Couepia polyandra* como especie indicadora (Fig. 12).

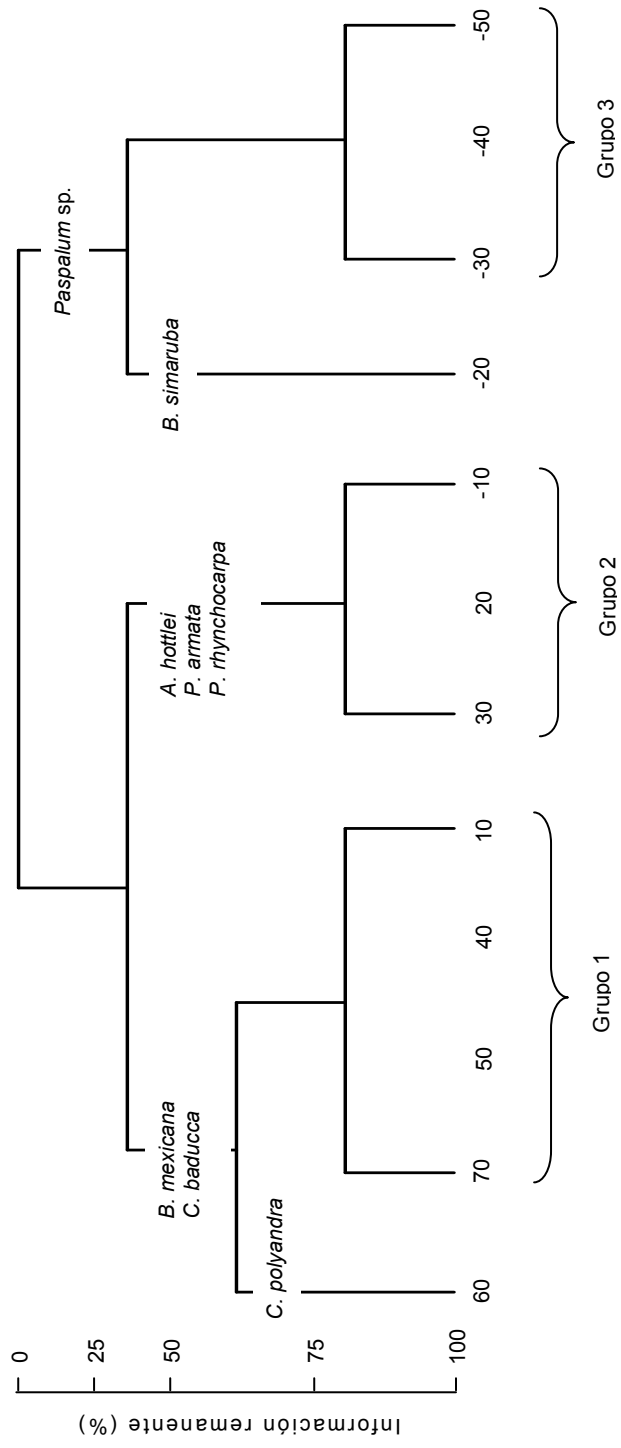


Figura 12. Clasificación de los grupos obtenidos por el análisis de especies indicadoras de dos vías (TWINSpan).

6.3.2 Ordenación indirecta de las parcelas y especies

La ordenación indirecta de las parcelas presentó una raíz característica en el primer eje de 0.81 y en el segundo eje de 0.42. Para las especies, el primer eje presentó una raíz característica de 0.78 y el segundo eje de 0.35, lo que muestra que en el primer eje se explica la mayor parte de la variación. El eje 1 puede estar relacionado con la variación originada con la distancia al borde, a lo largo del gradiente selva-borde-potrero; mientras que el eje 2 puede estar dado por la similitud en la composición de especies (Fig. 13).

Las parcelas de los -50' a -20' m se ubicaron en el extremo izquierdo del eje 1, junto con las especies que se establecen preferentemente en el potrero, como el caso de *Croton schiedeanus*, *Turpinia occidentalis*, *Bursera simaruba*, *Rollinia mucosa* y las especies de la familia Poaceae (Fig 13).

Las parcelas de los -10' y 20' m se localizan en la parte media del eje 1. En esta parte se ubicaron las especies que prevalecen en la zona de borde, destacando *Ampelocera hottlei*, *Poulsenia armata*, *Pouteria rhynchocarpa*, *Orthion oblaceolatum*, *Pleuranthodendron lindenii*, *Siparuna andina*, *Urera caracasana* y *Cymbopetalum baillonii*. También se agrupan aquí especies de amplia distribución, como *Astrocaryum mexicanum* y *Pseudolmedia oxyphyllaria* (Fig. 13).

Las parcelas de los 70', 50', 30' y 10' m se localizan en el extremo inferior derecho del eje 1, acompañadas de las especies que se establecen preferentemente en el interior de la selva, como *Capparis baducca*, *Bactris mexicana* y *Faramea occidentalis*, y por especies que son pobremente distribuidas, pero que tienen los mayores aportes de área basal y cobertura vegetal en el interior de la selva, como *Nectandra ambigens*, *Styphnolobium parviflorum* y *Couepia polyandra*. Las últimas dos, presentes únicamente en la parcela de los 60' m. En la parte superior derecha destacan las especies que se distribuyen en la parte de selva (tanto en la zona de borde como en el interior de la selva), como *Poulsenia armata*, *Trophis mexicana* y especies de la familia Arecaceae. También están las especies presentes únicamente en la parcela de los 40' m, como *Hamelia longipes*, *Oerstedianthus brevipes*, *Sapium nitidum*, *Bunchosia lindeniana*, *Pouteria reticulata* y *Stemmadenia donnell-smithii* (Fig. 13).

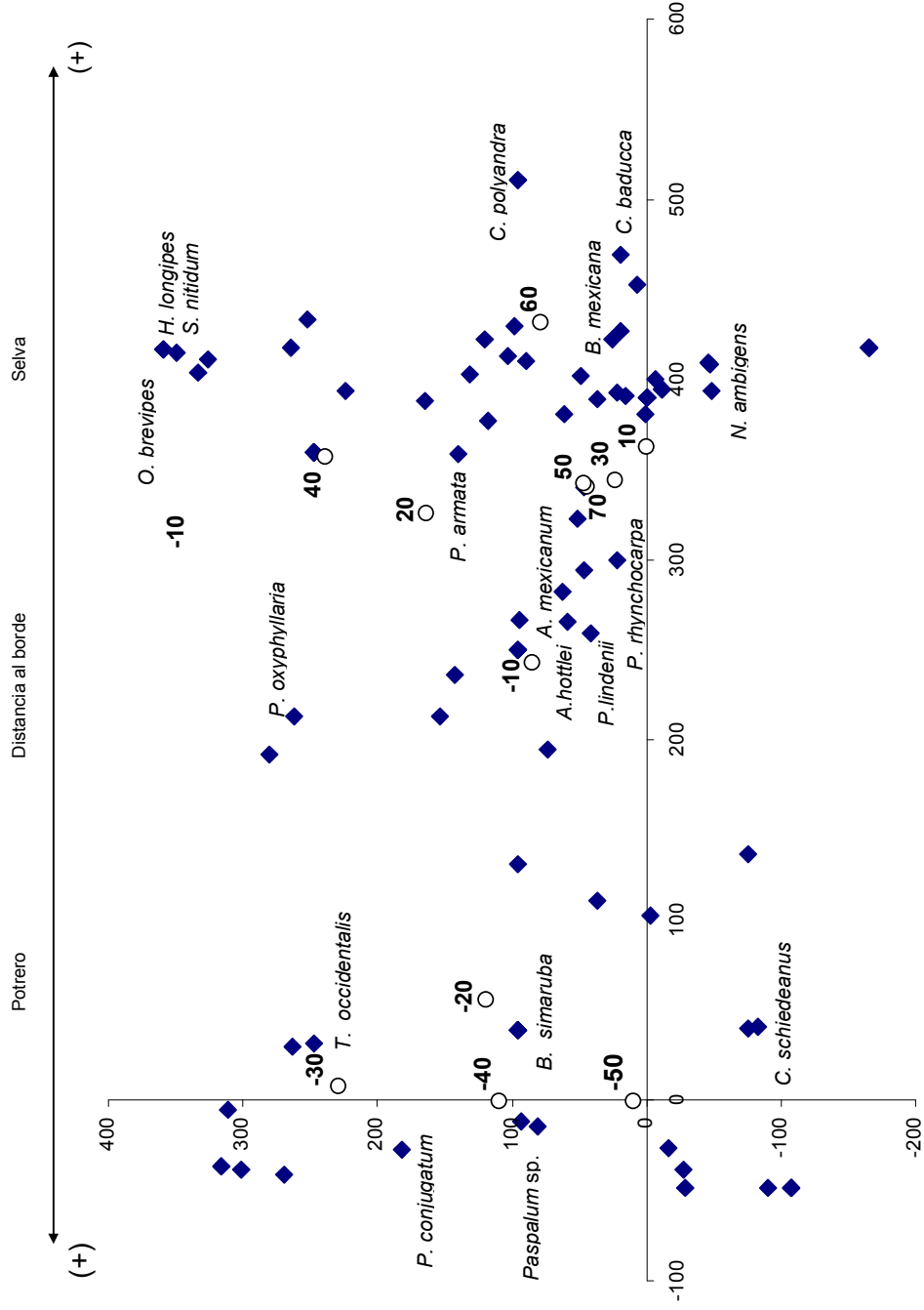


Figura 13. Ordenación indirecta de las parcelas y especies obtenida del análisis de correspondencia corregido (DECORANA).

6.3.3 Análisis canónico de correspondencias

El análisis canónico de correspondencia mostró un gradiente entre las parcelas y las especies asociado a las variaciones de radiación y humedad. La raíz característica del eje 1 tuvo un valor de 0.77 y la del eje 2 de 0.46. La correlación entre las variables ambientales y las especies fue significativa para los tres ejes, registrándose una varianza acumulada del 32%.

La ordenación muestra a la mayoría de las parcelas del potrero en la parte negativa del eje 1, junto con *Croton schiedeanus*, *Turpinia occidentalis*, *Rollinia mucosa* y las especies de la familia Poaceae. El establecimiento de las especies en esta zona mantiene una alta correlación con la radiación solar (Fig. 14).

Las parcelas de la zona de borde se muestran en la parte positiva del eje 1 y la negativa del eje 2. Las especies *Urera caracasana*, *Siparuna andina*, *Cymbopetalum baillonii*, *Pouteria rhynchocarpa* y *Ampelocera hottlei* se distribuyen en esta zona. La humedad es la variable que más explica su establecimiento en la zona de borde (Fig. 14).

Las parcelas del interior de la selva se muestran en la parte positiva de ambos ejes, acompañadas de las especies *Guamia* sp., *Capparis baducca* y *Bactris mexicana*. El establecimiento de las especies en esta zona es explicado principalmente por la humedad.

Tanto la clasificación como las ordenaciones reconocieron tres zonas distintas. La primera puede ser definida como el interior de la selva, de los 70 a 30 m, la segunda como zona de borde, de los 30 a -10 m, y la tercera como potrero, de los -10 a -50m.

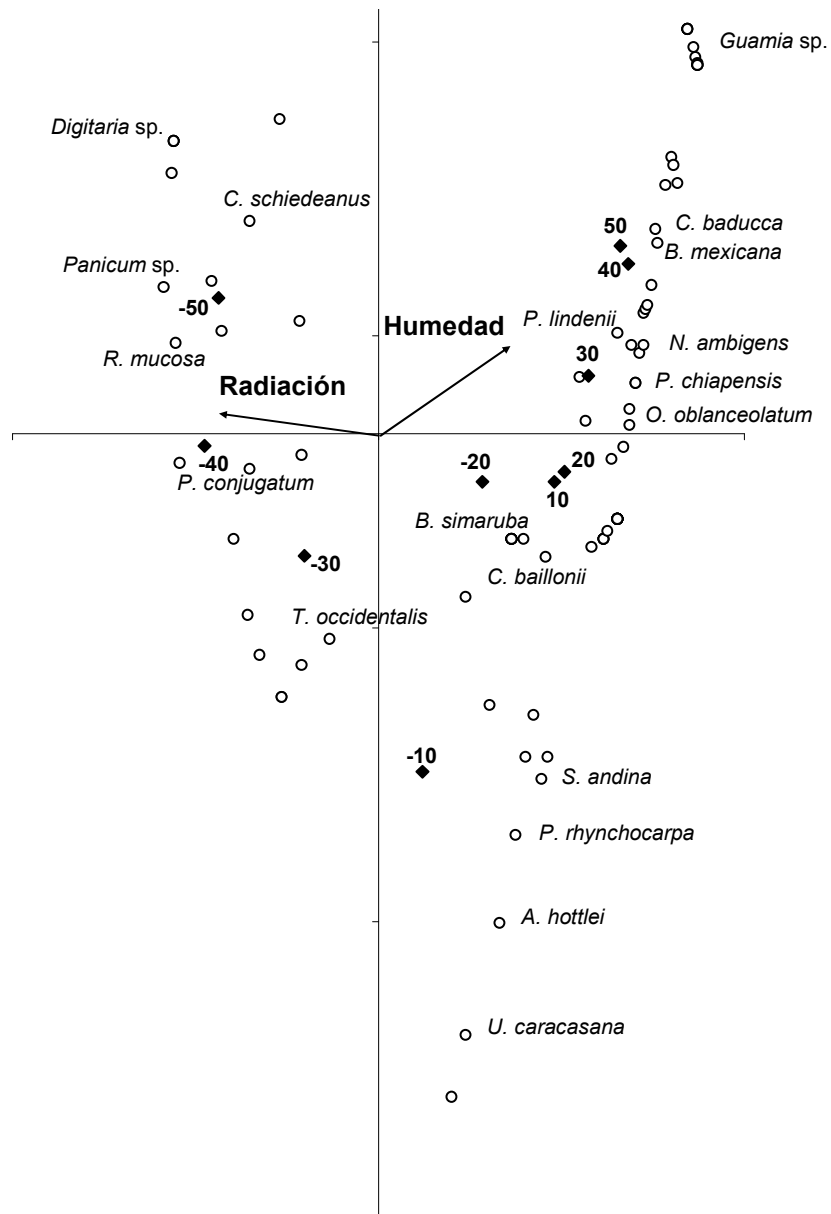


Figura 14. Ordenación directa de las especies obtenida del análisis canónico de correspondencia (CCA). Los rombos representan las parcelas y los círculos las especies.

6.4 Variables estructurales

6.4.1 Densidad arbórea

La mayor cantidad de individuos adultos se presentó en la parte de selva, en la parcela de los 20' m, con 122 individuos. A partir de este punto la densidad arbórea decrece gradualmente hacia el interior de la selva y hacia el potrero (Fig. 15). En el potrero, la densidad arbórea fue mayor en la parcela de los -10' m, donde se registraron 37 individuos (Fig.15).

Los individuos de especies secundarias se presentaron mayormente en las parcelas de los 20', 10' y -20' m, con 9, 8 y 5 individuos respectivamente. La mayor proporción de especies secundarias se observó en las parcelas de los -30' m, con el 30%. En la selva, esta proporción fue mayor en las parcelas de los 10' y 20' m, con el 14 y 14.3% respectivamente (Fig. 16).

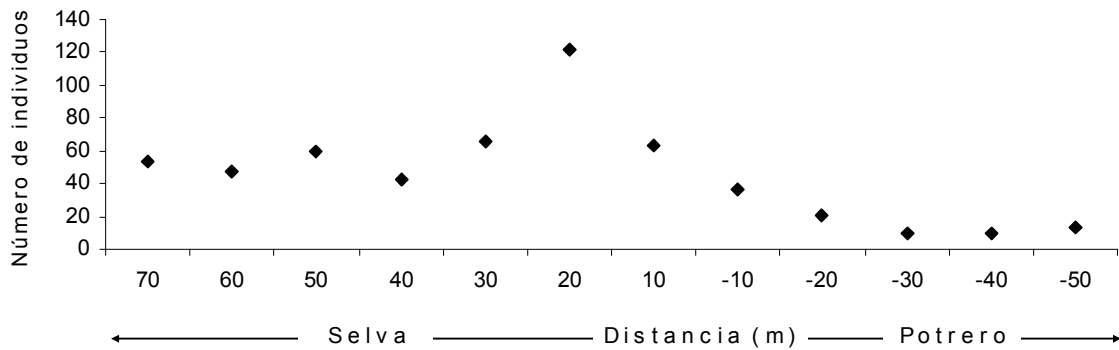


Figura 15. Variación del número de individuos adultos a lo largo del gradiente selva-borde-potrero.

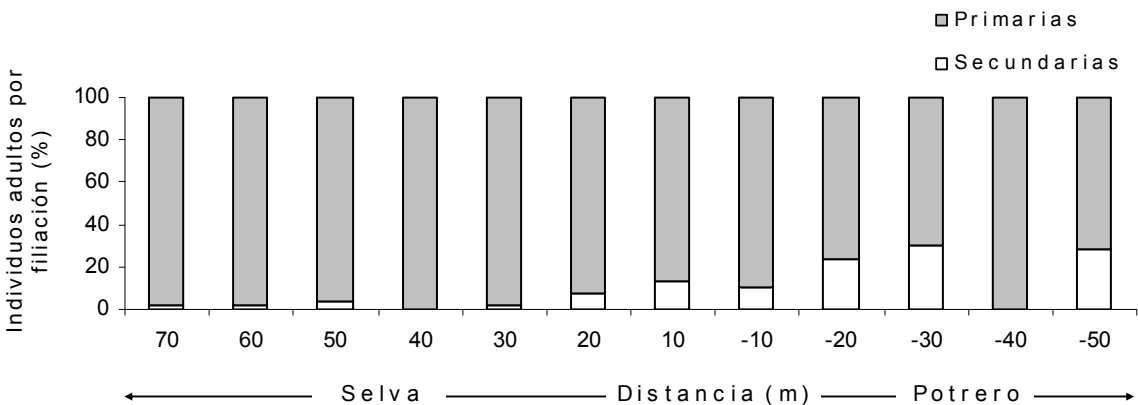


Figura 16. Porcentaje de los individuos adultos de filiación primaria y secundaria a lo largo del gradiente selva-borde-potrero.

Las especies con alto valor de importancia se distribuyeron a lo largo de todo el gradiente, principalmente en la parte de selva. La mayor parte de sus individuos se registraron en las proximidades con el límite del borde, en las parcelas de los 30', 20' y 10' m, disminuyendo hacia el interior de la selva y hacia el potrero (Fig. 17) (Apéndice III).

Guamia sp., *Capparis baducca*, *Famea occidentalis* y *Pouteria reticulata* se distribuyeron preferentemente en el interior de la selva. La mayor parte de sus individuos se registraron en las parcelas de los 70' a los 30' m, disminuyendo hacia el límite del borde y desapareciendo en la zona de potrero. *Orthion oblanceolatum*, *Psychotria chiapensis*, *Siparuna andina* y las palmas del género *Chamaedorea* estuvieron distribuidas principalmente en las proximidades al límite del borde, en las parcelas de los 30', 20' y 10' m. En el potrero, *Rollinia mucosa*, *Turpinia occidentalis* y *Croton schiedeanus* fueron las especies con más individuos; su distribución en la parte de selva fue baja (Fig. 17).

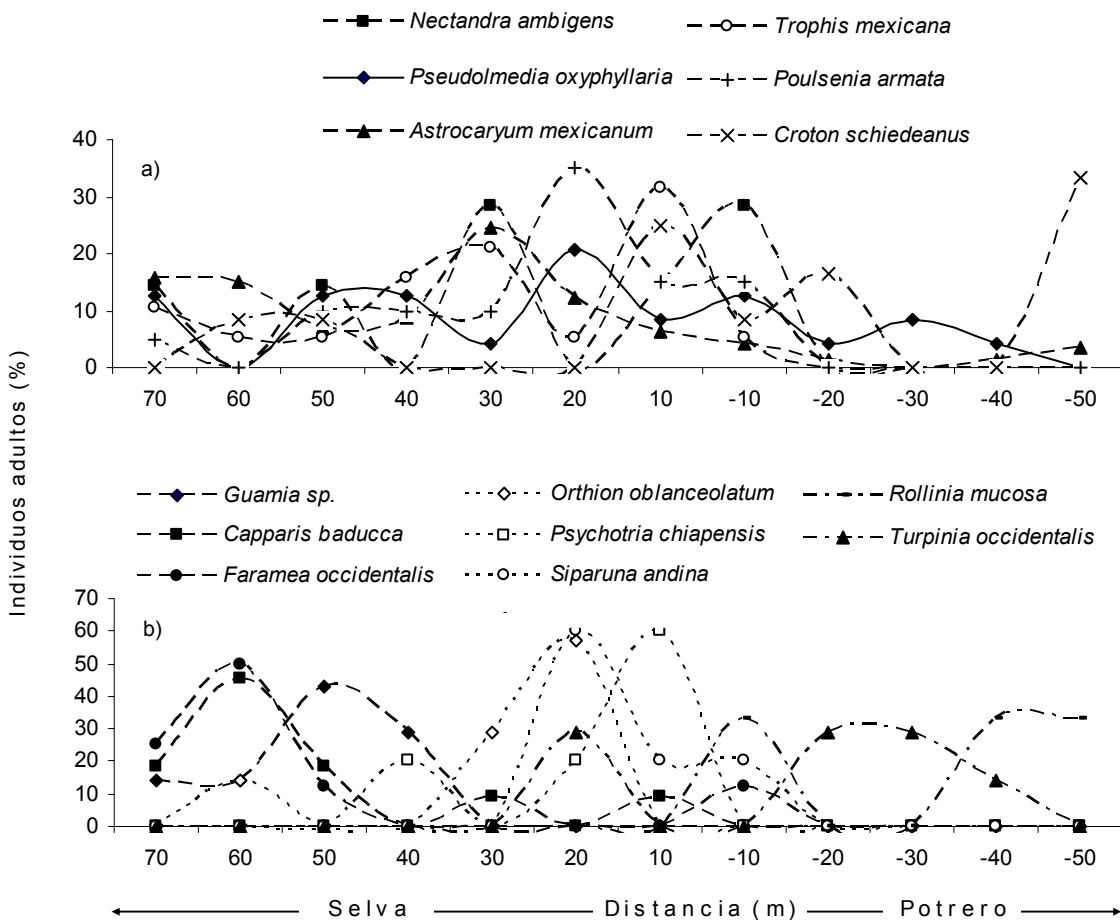


Figura 17. Distribución de los individuos (%) de las especies con mayor valor de importancia a) y de las especies restringidas a un intervalo del gradiente selva-borde-potrero.

6.4.2 Cobertura vegetal

Las parcelas de los 30' y 20' m presentaron los valores de cobertura vegetal más altos, a partir de estos puntos los valores decrecieron gradualmente hacia la zona de potrero. En el interior de la selva, la cobertura vegetal alcanzó los niveles más bajos en la parcela de los 40' m, y aumentó gradualmente hasta los 70 m (Fig.18).

Guamia sp., *Capparis baducca*, *Famea occidentalis*, *Styphnolobium parviflorum* y *Couepia polyandra* fueron las especies restringidas al interior de la selva con mayor aporte de cobertura vegetal. En las proximidades al límite del borde destacaron las especies *Orthion oblanceolatum*, *Pleuranthodendron lindenii* y *Siparuna andina*. En la zona de potrero, las especies con mayor aporte de cobertura vegetal fueron *Turpinia occidentalis* y *Dendropanax arboreus* (Fig. 19) (Apéndice IV).

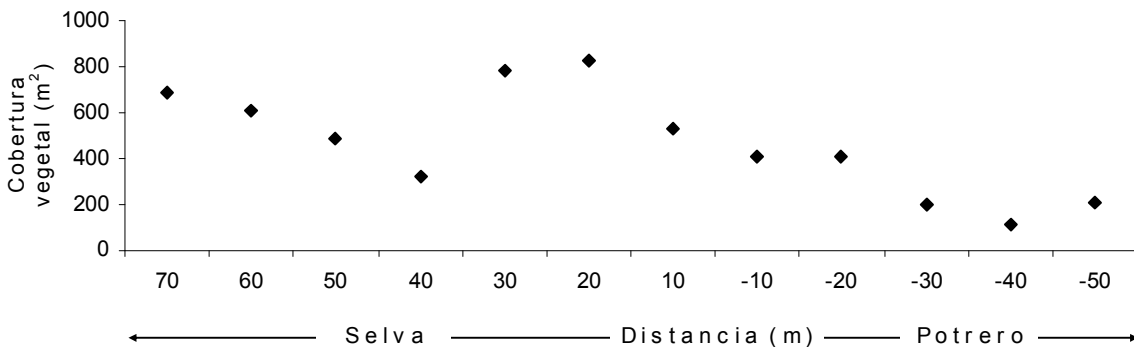


Figura 18. Variación de la cobertura vegetal (m²) a lo largo del gradiente selva-borde-potrero

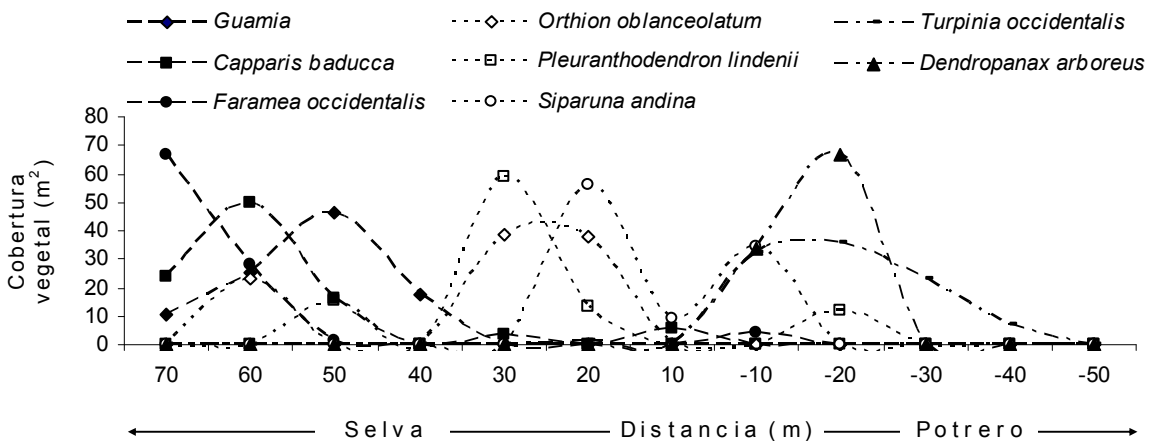


Figura 19. Variación de la cobertura vegetal (%) de las especies con mayor valor de importancia a) y de las especies restringidas a un intervalo del gradiente selva-borde-potrero.

6.4.3 Área basal

El mayor aporte de área basal se registró en la parcela de los 60' m, donde un individuo de *Styphnolobium parviflorum* presentó un dap cercano a los 4 m. Le siguieron las parcelas de los 30', 10' y 20' m, que presentaron valores de 0.85 a 1.6 m². La zona de potrero registró los valores de área basal más bajos, con valores de 0.19 a 0.44 m² (Fig. 20).

Las especies con mayor área basal en el intervalo de los 70 a 30 m fueron *Styphnolobium parviflorum*, *Couepia polyandra*, *Guamia* sp., *Capparis baducca* y *Faramea occidentalis*. En el intervalo de los 30 a 0 m fueron *Orthion oblanceolatum*, *Pleuranthodendron lindenii*, *Siparuna andina*, *Sapium nitidum*, *Dialium guianense* y *Trichilia martiana*, mientras que *Turpinia occidentalis* y *Dendropanax arboreus* lo fueron para la zona de potrero (Fig. 21) (Apéndice IV).

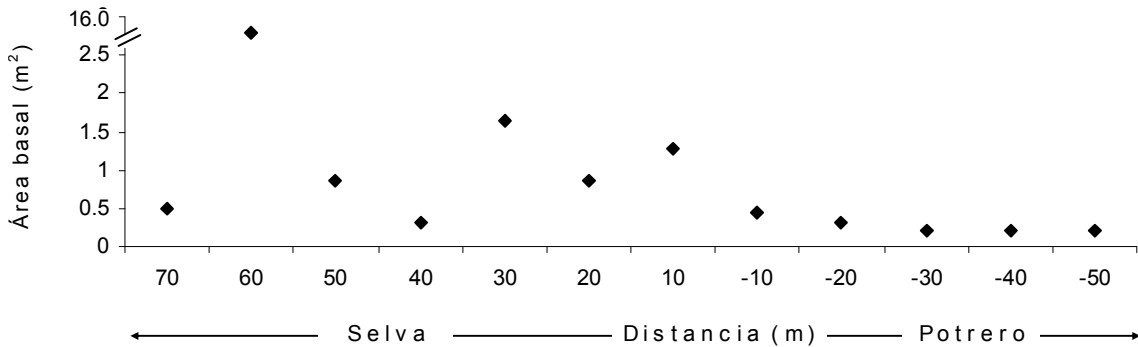


Figura 20. Variación del área basal (m²) a lo largo del gradiente selva-borde-potrero en ambas épocas del año. El valor de la parcela de los 60' m alcanza los 16 m².

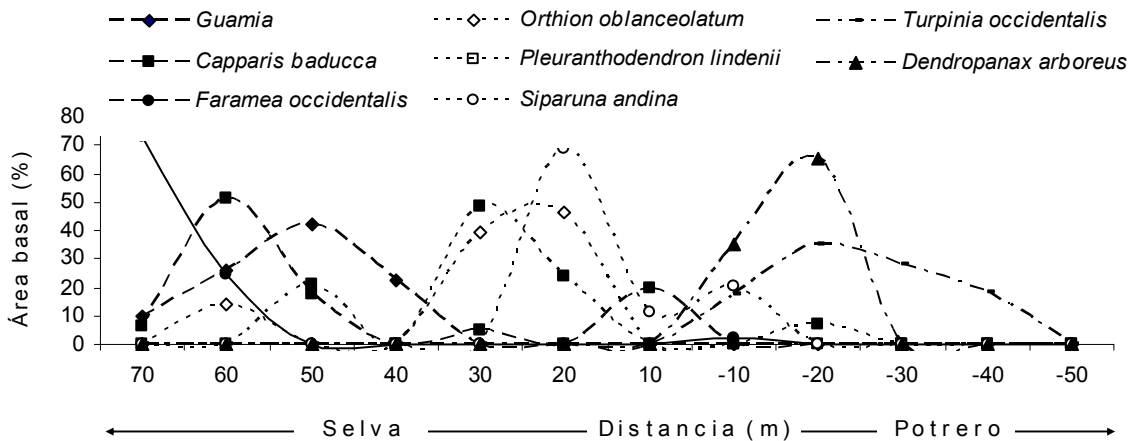


Figura 21. Área basal (%) de las especies con afinidad a la zona del interior de la selva, zona de borde y zona de potrero.

6.4.4 Área basal por clases diamétricas

El aporte de área basal de los individuos con $dap < 10$ cm fue mayor en las parcelas de los 10', 20' y 30' m, con valores de 0.11 a 0.12 m^2 . Los individuos con $dap > 10$ cm tuvieron su valor máximo en la parcela de los 60' m, con 16.17 m^2 ; sin embargo, las parcelas de los 10', 20', y 30' m, concentraron los aportes más altos de área basal de esta categoría de clase (Fig. 22).

El mayor porcentaje de individuos con $dap \geq 10$ cm se registró en el potrero, principalmente en las parcelas de -40' y -30' m, con valores de 80 y 70% respectivamente (8 y 7 individuos). En selva, los menores porcentajes de individuos con $dap \geq 10$ cm se presentaron en las parcelas de los 40' y 20' m, mientras que los mayores porcentajes se presentaron en las parcelas de los 10', 30' y 50' m, con valores del 15 al 16.6% (de 9 a 11 individuos) (Fig. 23).

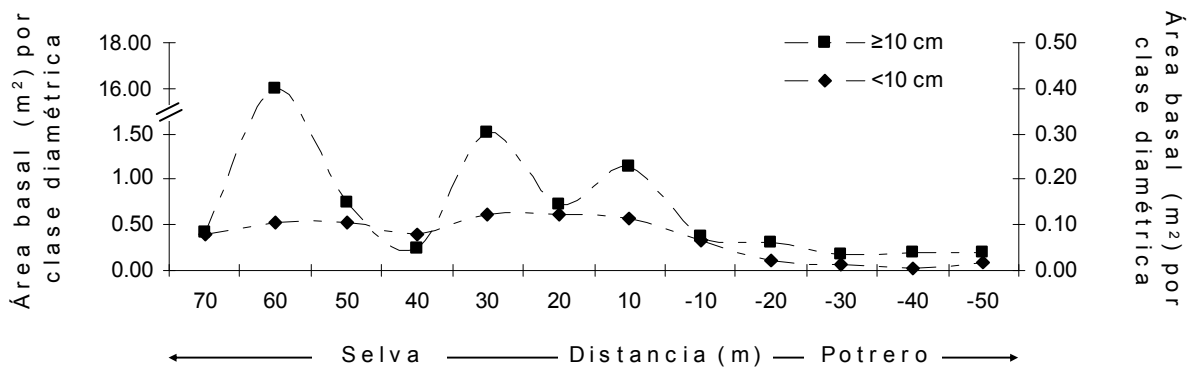


Figura 22. Área basal (m^2) de los individuos con $dap \geq 10$ cm y < 10 cm, a lo largo del gradiente selva-borde-potrero.

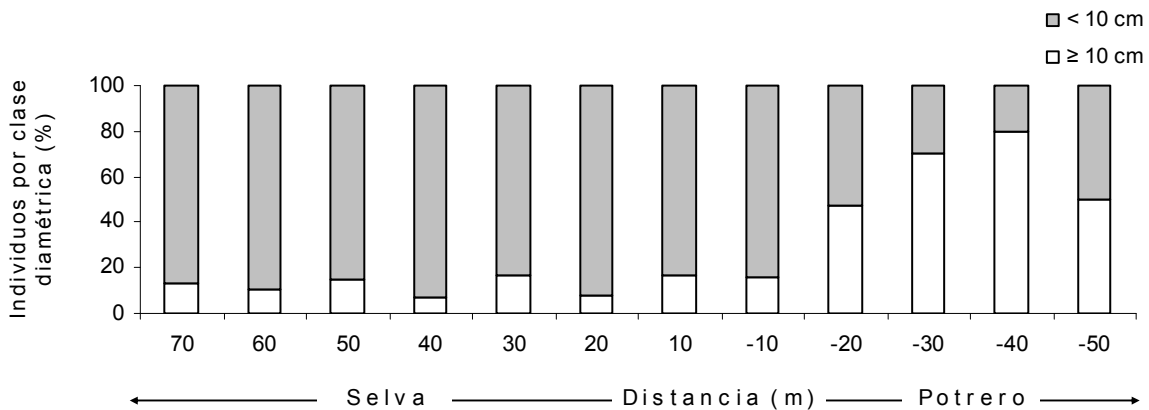


Figura 23. Porcentaje de individuos con $dap \geq 10$ cm y < 10 cm, a lo largo del gradiente selva-borde-potrero.

6.4.5 Alturas por intervalo de clases

El mayor porcentaje de individuos de 0-10 m de altura se presentó en las parcelas de los 10', 20' y 60' m con valores superiores al 94% (Fig. 24). La proporción de árboles de 10-20 m de altura fue mayor en la parte de potrero, aunque no sobrepasaron de 4 individuos por parcela. En selva, este porcentaje fue mayor en los 50' m, con un valor del 10% (6 individuos). Los árboles > 20 m se presentaron en mayor porcentaje en potrero; sin embargo, el promedio a lo largo del gradiente no pasó de los 2 individuos por parcela. En selva, este intervalo de clases fue mayor en las parcelas de los 60' y 70' m, con el 4.17 y 3.77% respectivamente.

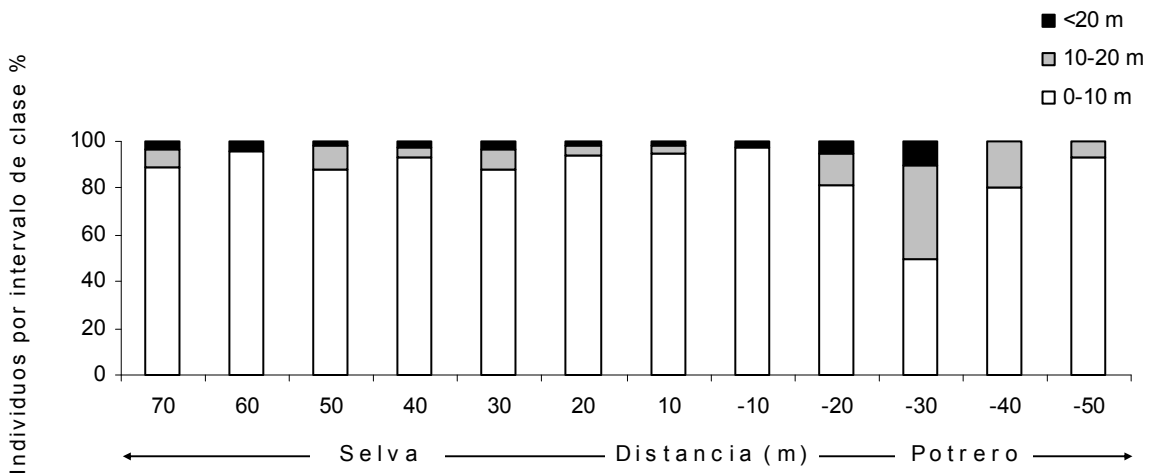


Figura 24. Porcentaje de individuos con alturas de 1.5-10 m, 10-20 m y > 20 m.

6.4.6 Plántulas

El número de plántulas cambió de la época de lluvias a la época de secas, principalmente en las partes distantes al límite de borde. Sin embargo, tanto en lluvias como en secas, hubo un menor número de plántulas en las parcelas de los 30' m, en el interior de la selva, y hasta los -20' m, en el potrero. El mayor número de plántulas se registró en la parcela de los 40' m, en la selva, y en la parcela de los -30' m, en el potrero (Fig. 25).

En la época de lluvias, *Aegiphila costaricensis* fue la especie con el mayor número de plántulas en las parcelas de los 70' a 40' m. *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Nectandra ambigens*, *Cymbopetalum baillonii*, *Chamaedorea alternans* y *Pouteria durlandii* fueron las especies con más individuos en las parcelas de los 30' a 10' m y, *Psychotria chiapensis*, *Bursera simaruba*, *Lonchocarpus guatemalensis* y *Croton schiedeanus* fueron las especies con mayor número de plántulas en el potrero.

En época de secas *P. oxyphyllaria*, *N. ambigens*, *C. baillonii* y *Stemmadenia donnell-smithii* fueron las especies con el mayor número de plántulas en las parcelas de los 70' m a 40' m. *C. alternans* y *C. schiedeanus* fueron las especies con mayor número de plántulas en las parcelas de los 30' m a 10' m y, *Piper hispidum*, *P. chiapensis* y *Siparuna andina* fueron las especies con el mayor número de plántulas en el potrero.

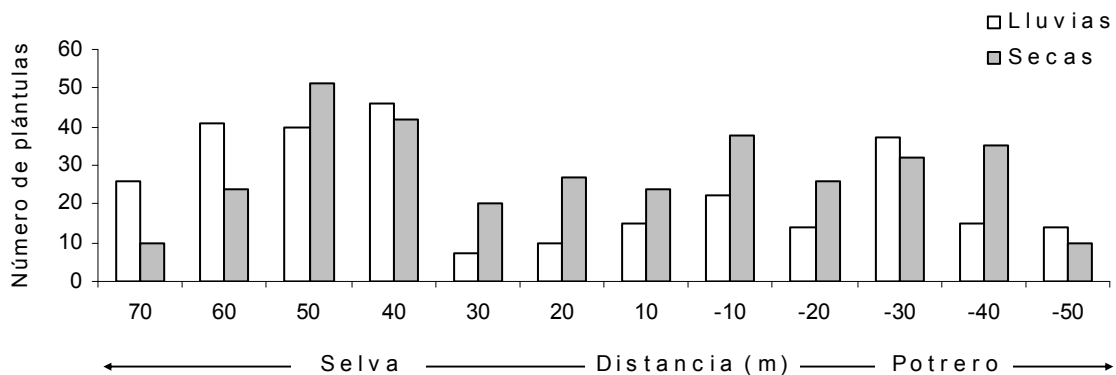


Figura 25. Variación del número de plántulas a lo largo del gradiente selva-borde-potrero en ambas épocas del año.

El mayor número de plántulas de especies secundarias se presentó en la parcela de -50' m, en época de lluvias (11), y en la parcela de los -20' m, en época de secas (13). El porcentaje de especies secundarias fue mayor en la parte de potrero, donde la parcela de -50' m tuvo valores de 78.6% en época de lluvias, y de 60% en época de secas. En selva, los porcentajes más altos de plántulas secundarias ocurrieron en las parcelas de los 10' y 20' m en época de lluvias, con el 20 y 10% respectivamente, y en las parcelas de los 20' y 30' m en época de secas con el 11.1 y 10% respectivamente (Fig. 26).

La proporción de especies secundarias fue mayor en las parcelas de los -40' m en época de lluvias, con el 42.9%, y en la parcela de los -50' m en época de secas, con el 75%. En selva, el mayor porcentaje de especies secundarias se observó en las parcelas de los 10' y 20' m en época de lluvias, con el 12.5% y 14.3% respectivamente, y en las parcelas de los 20' y 30' m en época de secas, con el 21.4% y 16.7% respectivamente (Fig. 26).

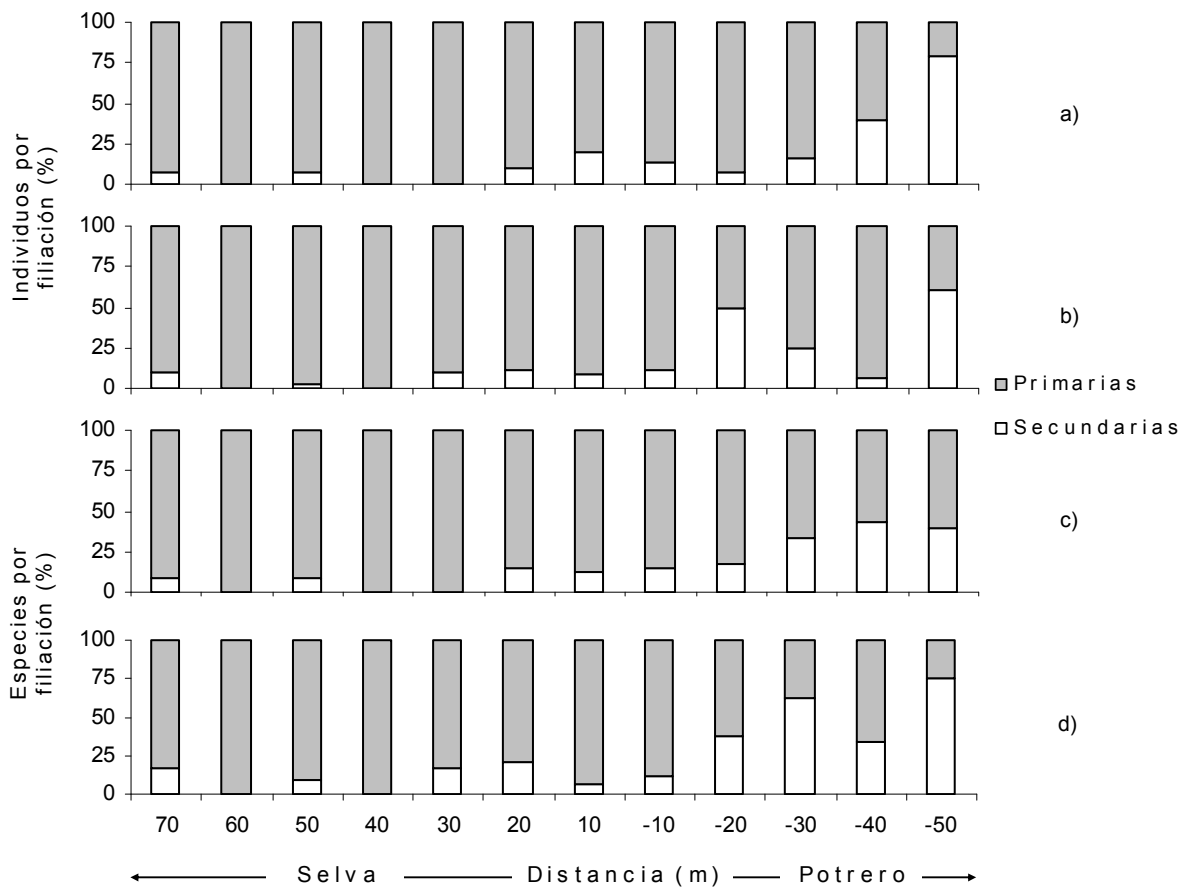


Figura 26. Porcentaje de plántulas por filiación en época de lluvias a) y en época de secas b), y porcentaje de especies por filiación en época de lluvias c) y época de secas d), a lo largo del gradiente selva-borde-potrero.

6.4.7 Pastos

En el potrero fueron reconocidas seis especies de la familia Poaceae, *Digitaria* sp., *Oplismenus hirtellus*, *Panicum* sp., *Paspalum conjugatum*, *Paspalum* sp. y *Setaria geniculata*. *P. conjugatum* (grama) dominó en todas las parcelas del potrero, con coberturas mayores a 60%, aunque en las parcelas de los -10' y -20' m presentó los porcentajes más bajos de cobertura, con 3.1 y 42.5% respectivamente (Tabla 1). En época de lluvias fue la única poaceae en la parcela de los -10' m, mientras que en secas estuvo acompañada por una muy baja cobertura de *Panicum* sp.

Panicum sp. fue la segunda especie con mayor porcentaje de cobertura, con el 93.125%, seguida de *O. hirtellus*, en época de lluvias, con el 57.5%, y de *Digitaria* sp., en época de secas, con el 46.2% (Tabla 1). Las parcelas más lejanas al límite del borde, -40' y -50' m, presentaron un mayor número de pastos (las 6 especies) y una mayor cobertura total (mayor al 100% en ambos casos). Las especies *O. hirtellus* y *Digitaria* sp. estuvieron ausentes en las parcelas de los -10' y -20' m (Tabla 1).

Tabla 1. Porcentaje de cobertura de las especies de la familia Poaceae en las parcelas del potrero. Destacan los altos porcentajes de *P. conjugatum* y de *Panicum* sp. para época de lluvias y época de secas.

Distancias	<i>Paspalum conjugatum</i>	<i>Paspalum</i> sp.	<i>Panicum</i> sp.	<i>Oplismenus hirtellus</i>	<i>Setaria geniculata</i>	<i>Digitaria</i> sp.	Total (%)
Lluvias							
-10	3.125	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	3.125
-20	42.500	13.750	9.375	0.000	0.000	0.000	65.625
-30	90.000	3.125	6.875	0.000	8.750	0.000	108.750
-40	94.375	13.750	16.875	26.250	1.875	5.000	158.125
-50	75.000	6.250	60.000	31.250	0.000	46.875	219.375
Total (%)	305.000	36.875	93.125	57.500	10.625	51.875	
Secas							
-10	3.125	0.000	0.625	0.000	5.000	0.000	8.750
-20	12.500	18.750	45.000	0.000	0.000	0.000	76.250
-30	62.500	1.875	4.375	7.500	2.500	0.000	78.750
-40	75.625	5.625	30.625	1.875	1.250	4.375	119.375
-50	46.875	7.500	15.000	1.250	2.500	41.875	115.000
Total (%)	200.625	33.750	95.625	10.625	11.250	46.250	

6.5 Índice de similitud

Las similitudes florísticas encontradas entre las parcelas de los 70' a 30' m son mayores a las encontradas entre las parcelas restantes, lo que evidencia que es en esta zona donde se comparte un mayor número de especies. Las parcelas de los 20' a -10' m mostraron valores cercanos al 50% con respecto a las demás parcelas, lo que indica que estas parcelas presentan componentes florísticos tanto del interior de la selva como del potrero. Las parcelas de los -20' a -50' m presentan los valores más bajos de similitud entre sí, reflejando una gran variabilidad de especies en el potrero (Tabla 2).

Tabla 2. Índice de similitud de Morisita-Horn entre parcelas. Los valores indican el porcentaje de similitud de especies entre parcelas. Los números en negritas muestran los valores más altos de similitud. Los números en itálicas muestran los valores en la zona de borde, en su mayoría próximos al 50% de similitud. Los números sombreados muestran la similitud entre parcelas de pastizal, menores al 50% a pesar de su proximidad entre si.

Lluvias	70' m	60' m	50' m	40' m	30' m	20' m	10' m	-10' m	-20' m	-30' m	-40' m	-50' m
70' m	-											
60' m	93.3	-										
50' m	62.3	59.9	-									
40' m	83.2	79.2	77.4	-								
30' m	93.9	92.7	54.0	79.2	-							
20' m	46.4	45.5	73.3	59.1	44.3	-						
10' m	52.2	51.1	72.1	66.5	46.9	61.6	-					
-10' m	59.5	52.9	64.9	65.1	52.3	48.1	63.1	-				
-20' m	33.2	30.2	41.3	35.6	29.0	26.5	34.4	44.3	-			
-30' m	6.1	0.0	10.7	9.7	1.3	10.2	7.2	21.9	33.7	-		
-40' m	48.3	44.1	33.7	43.9	44.9	30.6	32.8	40.2	31.0	29.4	-	
-50' m	71.5	72.1	45.7	59.7	71.2	31.2	44.4	46.8	43.0	0.0	41.3	-

7. DISCUSIÓN

7.1 Apertura del dosel y radiación solar

La apertura del dosel y la radiación solar total, próximas al límite del borde, no presentaron diferencias con respecto al interior de la selva, no obstante, el trabajo realizado paralelamente por Núñez (en prensa) muestra que la radiación solar a 1 m del suelo es mayor en la zona de borde, y que la humedad relativa, a pesar de tener condiciones muy similares en la parte de selva, alcanza sus valores máximos en el límite del borde.

Distintos autores coinciden en que los cambios en las condiciones ambientales penetraron hasta los 15 ó 45 m, en el interior de la selva, dependiendo principalmente del tiempo transcurrido desde la formación del borde y del posterior desarrollo de la vegetación (Lovejoy *et al.* 1986, Kapos 1989, Williams-Linera 1990b, Camargo y Kapos 1995). En este caso, el proceso de sucesión, iniciado hace más de 20 años con la formación del borde, ha permitido la recuperación de la cobertura vegetal, actuando como barrera y atenuando los cambios ambientales hacia el interior del fragmento.

7.2 Composición florística

Cerca del 45% de las especies fue representada únicamente por uno o dos individuos, lo que indica que las especies raras son un componente importante en el sitio. Heider (2001) describe para un sitio de 0.76 ha que el 46% de las especies del dosel (≥ 10 cm de dap) son representadas por un sólo individuo, mientras que Richards (1996) reporta que las especies más abundantes del dosel son representadas por menos del 15% de la densidad total.

La gran abundancia de la familia Arecaceae y la amplia distribución de *A. mexicanum* en la zona de estudio coinciden con lo descrito por Bongers *et al.* (1988) en una hectárea de Los Tuxtlas. Ellos reconocen a la familia como una de las más importantes del sotobosque y definen a *A. mexicanum* como una especie de amplia distribución que mantiene aportes elevados de cobertura vegetal.

Este mismo comportamiento lo presentó *P. oxyphyllaria*, quien fue la segunda especie mejor distribuida y la principal en el aporte de cobertura vegetal. Caso distinto es el de *N. ambigens* (Lauraceae), *S. parviflorum* (Fabaceae) y *C. polyandra* (Chrysobalanaceae) quienes mostraron una menor distribución en la zona de estudio, pero con un alto aporte de cobertura vegetal. Bongers *et al.* (1988) las describen como especies del dosel o subdosel que se desarrollan en grandes claros y que presentan altos valores de cobertura a pesar de estar pobremente distribuidas.

El elevado porcentaje de plántulas de las familias Rubiaceae, Moraceae, Arecaceae y Euphorbiaceae es reflejo del alto número de individuos adultos de estas familias; especies como *A. mexicanum* y *P. oxyphyllaria*, de abundante distribución en la zona de estudio, también tienen una importante presencia como plántulas. Familias como Lauraceae, Piperaceae y Apocynaceae, a pesar de no contar con una gran distribución en la zona de estudio, presentaron un elevado porcentaje de plántulas. Esto puede deberse a que las especies de estas familias (excepto Piperaceae) se caracterizan por tener grandes coberturas, debajo de las cuales forman extensos bancos de plántulas.

7.3 Análisis multivariados

Tanto la ordenación como la clasificación reconocen diferencias estructurales y florísticas entre parcelas y señalan tres grupos importantes: las parcelas del interior de la selva, de la zona de borde y del potrero.

El TWINSpan reconoce como especies indicadoras del interior de la selva a *B. mexicana*, *C. baducca* y *A. tuxtensis*, mientras que en el DECORANA, las dos primeras, son cercanas a las parcelas del interior de la selva. Estas son especies primarias características del sotobosque, con una gran capacidad para crecer por períodos largos en condiciones de sombra. Por lo general, las especies con rasgos de historia de vida que les permiten adaptarse a estas condiciones, son las menos diversas y las de mayor dominancia estructural, en términos de homogeneidad de distribución y número de individuos por especie (Martínez-Ramos 1985).

Como especies características del borde, el TWINSpan reconoce a *A. hottlei*, *P. rhynchocarpa* y *P. armata*. Sólo las dos primeras son próximas a las parcelas de la zona de borde en el DECORANA. Estas son especies primarias del dosel que requieren de claros para su desarrollo y que tienen escasos individuos de tallas intermedias. Los individuos adultos están rodeados por camadas de plántulas y juveniles que disminuyen su crecimiento en sombra, incrementándolo notablemente con la apertura de claros.

Las especies indicadoras del potrero son *R. mucosa* y *B. simaruba*. Su establecimiento en la parte del potrero depende más del manejo del ganadero que de la afinidad de las especies por esta zona. *R. mucosa* se caracteriza por ser una especie con una tasa de crecimiento muy alta que es favorecida por la presencia de claros, su fruto es muy apreciado y quizá sea la razón por la que es dejada como árbol remanente. *B. simaruba* es una especie secundaria que es reclutada únicamente en claros y que tiene una gran capacidad regenerativa, por lo que es usada para la formación de cercas vivas.

La ordenación directa sugiere que el establecimiento de los individuos en el potrero está mayormente relacionado con la radiación solar, y que los individuos de la selva, lo están con la humedad relativa. Este resultado es consistente con lo encontrado por Williams-Linera *et al.* (1998). En su trabajo, los individuos del pastizal están influenciados mayormente por el porcentaje en la apertura del dosel, y por la temperatura del aire y del suelo, mientras que el establecimiento de los individuos de la selva está más relacionado con los porcentajes de humedad relativa.

7.4 Estructura vegetal

El aumento en el número de especies, diversidad y densidad arbórea, junto con la disminución de plántulas en las parcelas de los 30', 20' y 10' m, sugiere que el efecto de borde para estas variables es perceptible hasta los 30 m en el interior de la selva. El incremento en la cobertura vegetal, la presencia de individuos de todos los estratos y la escasa presencia de especies secundarias en este intervalo puede explicarse si se toma en cuenta la longevidad del borde (mayor a los 20 años) y la poca cantidad de disturbios en el suelo por parte del ganado, lo que ha permitido el establecimiento y la permanencia de las especies primarias sobre las especies secundarias (Williams-Linera 1990a y b, Fox *et al.* 1997, Sizer y Tanner 1999).

Estos resultados coinciden con el índice de similitud, en donde se aprecian diferencias entre las parcelas del interior de la selva, de los 70' a los 30' m, con las próximas al borde, de los 20' a -10' m, y con las del interior del potrero, de los -20' a -50' m. Por otro lado, las diferencias encontradas por los análisis multivariados distinguen a la zona de borde de los 20' a -10' m, en el caso de la ordenación, y de los 30' a -10' m en el caso de la clasificación, lo que también concuerda con los resultados de las variables estructurales y del índice de similitud.

A continuación se discuten las diferencias presentadas por cada variable estructural y se mencionan las estrategias de vida de las especies más dominantes de cada zona.

Riqueza de especies

El mayor número de especies se encuentra en las parcelas de los 20' a -10' m, fuera de este intervalo la riqueza de especies decrece gradualmente hacia el potrero y más abruptamente hacia la selva. Ranney *et al.* (1981) y Matlack (1993), encontraron diferencias en la riqueza de especies en los primeros 15 m que van del límite del borde al interior de la selva, debidas principalmente al establecimiento de especies secundarias, que aprovechan los altos valores lumínicos en la zona de borde para su desarrollo. En la zona de estudio son pocas las especies secundarias; sin embargo, el porcentaje de especies secundarias es superior en las parcelas de los 20' a los -10' m y puede explicar en parte el aumento en el número de especies en esta zona.

Densidad arbórea

El número de individuos tanto en selva como en potrero se incrementa con la proximidad al límite del borde, a partir de los 30 m en selva y de los -20 m en el potrero; no obstante, el mayor número de individuos se presenta en el intervalo de los 30 a 0 m. Williams-Linera (1998) describe, para fragmentos mayores a 15 años, un aumento en la densidad arbórea de los 0 a 20 m en el interior del fragmento. En la zona de borde se registraron pocos individuos de especies secundarias, Williams-Linera (1990b) y Williams-Linera *et al.* (1998) describen resultados similares, aún cuando la mayoría de los autores (Lovejoy *et al.* 1986, Laurence 1991, Williams-Linera 1993) sugieren que hay un incremento en el número de individuos de especies secundarias en esta zona.

El bajo número de estos individuos indica que, además del incremento de la luz, las especies secundarias tienen más requerimientos para su germinación y establecimiento, como lo son la calidad de luz y el disturbio del suelo (Vázquez-Yanes y Smith 1982, Williams-Linera 1990, Fox *et al.* 1997).

La zona de borde fue dominada por las especies de la familia Arecaceae, caracterizadas por ser tolerantes a la sombra y por aprovechar los claros para acelerar su crecimiento (Martínez-Ramos 1985). *P. armata*, cuarta especie más abundante en esta zona, presenta rasgos adaptativos distintos, necesita de claros para pasar del estado juvenil al reproductivo y concentra sus plántulas en claros de sucesión activa (Martínez-Ramos 1985). De una u otra forma, ambos grupos son favorecidos con la formación de claros, cuyas condiciones son muy parecidas a las que prevalecen en la zona de borde.

En la parte del potrero están presentes una gran cantidad de individuos de *A. mexicanum* y *P. oxyphyllaria*. Aproximadamente el 50% de los individuos de esta última especie ($dap \geq 10$ cm) han sido dejados en pie como sombra para el ganado. Las semillas de esta especie caen por gravedad, sólo una pequeña fracción es dispersada por animales y sus plántulas se concentran en claros de sucesión activa (Martínez-Ramos 1985), lo que explica la presencia de individuos con $dap < 10$ cm en esta zona. *C. schiedeana* también es parte importante en la zona de potrero. Es una especie secundaria con una notable regeneración en claros (Martínez-Ramos 1985); sus tallas > 16 cm de dap podrían sugerir que son árboles remanentes; sin embargo, las especies secundarias presentan tasas de crecimiento aceleradas, ganando de 1 a 5 m de altura por año y de 2 a 3 cm de diámetro troncal en el mismo lapso de tiempo (Bazzaz y Pickett 1980, Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1980)

La cantidad de árboles remanentes en el potrero es mucho mayor a la reportada para otros potreros de la región. Guevara *et al.* (1998) reportaron un promedio de dos a seis árboles por hectárea y registraron a 102 especies en 13 potreros, mientras que Barrera (2003) menciona para 20 potreros a 141 especies pertenecientes a árboles aislados, cercas vivas y vegetación ribereña. En el sitio de estudio fueron encontrados 91 individuos de los cuales 38 cuentan con un $dap \geq 10$ cm, y se registraron 41 especies de las cuales 31 son de árboles con un $dap \geq 10$ cm. Este gran número de árboles se debe en mucho a su colindancia con La Estación de Biología y al manejo que tiene el ganadero sobre el potrero.

Cobertura vegetal

A pesar de su proximidad con el límite del borde, el intervalo de los 30 a 0 m presentó el valor máximo de cobertura vegetal aportada principalmente por *A. mexicanum* y *P. oxyphyllaria*, especies de amplia distribución a lo largo de los transectos, por *D. guianense*, *T. martiana*, *N. ambigens* y *P. lindenii*, especies del dosel pobremente distribuidas, y por *S. radlkoferi*, especie primaria reclutada principalmente en claros. Estos resultados son contrarios a lo que se esperaría en una zona de borde recién formada, donde la pérdida de los estratos arbóreos se traduce en una disminución de la cobertura vegetal y viceversa, a pesar de que se registre un aumento de individuos de tallas juveniles. En este caso, el tiempo transcurrido desde la formación del borde y el escaso disturbio por parte del ganado han permitido el desarrollo de la vegetación en la zona de borde.

T. occidentalis, *D. arboreus* y *C. schiedeana* son las especies con mayor cobertura en la zona de potrero. *T. occidentalis* y *C. schiedeana* están ampliamente distribuida de los 0 a -50 m y en su mayoría son individuos con $dap \geq 17$ cm. Por el contrario, *D. arboreus* es pobremente distribuida, aunque todos sus individuos tienen un $dap \geq 19$ cm y cuentan con una importante cobertura vegetal. Esta especie concentra sus plántulas en claros de sucesión activa (Martínez-Ramos 1985) y puede ser abundante en la vegetación secundaria (Pennington y Sarhukán 1998).

Área basal

Con excepción de la parcela de los 60' m, el intervalo de 30 a 0 m registró los valores de área basal más altos. Las especies con mayor aporte en esta zona fueron *N. ambigens*, *T. martiana*, *S. radkolferi* y *D. guianense*, especies de pobre distribución pero con individuos de tallas grandes.

El aporte de área basal fue mayor por parte de los árboles con $dap \geq 10$ cm, aunque existe una gran heterogeneidad de tallas en selva, tanto en el interior como en la zona de borde. Los individuos con $dap \geq 10$ cm en el intervalo de los 30 a 0 m tienen un aporte mayor al que se presenta en el interior de la selva, Williams-Linera *et al.* (1998) reportan resultados similares para bordes con más de 15 años en la región de Los Tuxtlas, que presentan un aumento en la densidad de árboles con dap de 10 a 20 cm en los primeros 20 m al interior de la selva.

En el potrero los valores de área basal fueron menores a los de la selva; sin embargo, la presencia de los árboles remanentes mantuvo elevados promedios de área basal por individuo. Los individuos < 10 cm fueron pocos, por lo que existe una mayor homogeneidad de tallas en esta zona.

Plántulas

El menor número de plántulas se registró en el intervalo de 30 a 0 m. Las especies *A. mexicanum* y *C. alternans*, con importante número de individuos adultos en esta zona, también presentaron un alto número de plántulas. Por el contrario, el bajo número de individuos adultos de *N. ambigens* contrasta con su aporte de plántulas. La baja dispersión de sus semillas restringe el establecimiento de sus plántulas debajo de su copa, esperando la apertura de un claro para disparar su crecimiento (Martínez-Ramos 1985); este comportamiento como parte de la regeneración de avanzada explica la presencia de sus plántulas a lo largo de los transectos en el interior de la selva y principalmente en el intervalo de los 30 a 0 m donde el establecimiento de plántulas de otras especies es pobre.

Otra especie de importancia en esta zona es *P. durlandii*, que si bien no forma banco de plántulas debajo de su copa, si suelen concentrarse en los claros de sucesión activa (Martínez-Ramos 1985). En este caso la presencia de un individuo adulto dentro de los primeros 10 m del límite del borde explica el alto número de plántulas en este intervalo. *C. schiedeana* también tiene un aporte importante de plántulas, sobre todo en época de secas, la especie está representada por tres individuos con dap < 5 cm en los primeros 10 m del límite del borde, que a pesar de ser individuos de tallas pequeñas, se caracterizan por presentar eventos reproductivos desde muy temprana edad como la mayoría de las especies secundarias (Martínez-Ramos 1985).

En la parte del potrero las especies con mayor número de plántulas fueron *P. hispidum*, *S. andina*, *B. simaruba* y *P. chiapensis*. Aún cuando *P. hispidum* no cuenta con individuos adultos en la zona del potrero, es la especie con mayor número de plántulas en esta zona. Esta especie es colonizadora de claros, generalmente sus frutos son ampliamente dispersados por aves o murciélagos y sus semillas son abundantes en el banco de semillas debajo de la copa de los árboles remanentes (Purata 1986 en Guevara *et al.* 2004). El resto de las especies estaba presente con uno o más individuos adultos en el potrero, por lo que la presencia de sus plántulas es entendible.

El mayor número de plántulas y el aumento en el porcentaje de especies secundarias en época de secas, principalmente en la parte de potrero, puede explicarse por el aumento de la luminosidad en esta época del año lo que dispara la germinación de semillas, sobre todo de las especies secundarias cuya germinación ocurre sólo en condiciones de alta iluminación, con valores elevados del cociente rojo/rojo lejano, y/o altas temperaturas que prevalecen por largos períodos durante el día (Vázquez-Yanes y Smith 1982, Martínez-Ramos 1985).

7.5 Potrero

La dominancia de *P. conjugatum* y la ausencia de *C. plectostachyus* muestran que el potrero es del tipo grama que junto con la gran cantidad de árboles remanentes explican la gran cantidad de plántulas encontradas en el potrero. Guevara *et al.* (1994) y Lira (2003) reportan una mayor riqueza de especies en pastos grama, incluidas plántulas de especies leñosas. Como se mencionó anteriormente, los pastos nativos que dominan los pastizales de grama son considerados como especies ruderales o de sucesión temprana que favorecen el establecimiento y crecimiento de otras especies (Beetle 1973, Lira 2003).

7.6 Índice de similitud

El índice de similitud muestra diferencias entre las parcelas del interior de la selva (de los 70 a 30 m), con las próximas al límite del borde (de los 20 a -10 m), y con las del potrero (de los -20 a -50 m). Los valores de similitud entre las parcelas del interior de la selva muestran que es en ésta zona donde se comparte un mayor número de especies, a diferencia de los valores entre las parcelas del potrero que muestran una gran variabilidad de especies entre sí, debido a la elevada diversidad y riqueza de especies que contrasta con su bajo número de individuos. Las parcelas próximas al límite de borde presentan valores intermedios del 50%, entre sí y con las del interior de la selva, lo que releja una disminución en los valores de similitud a medida que las parcelas se alejan del interior de la selva.

Solamente las parcelas del interior de la selva muestran similitudes entre sí, lo que sugiere que son muy pocas las especies exclusivas en la zona de borde o en el potrero y que son las especies del interior de la selva las que se distribuyen a lo largo de este gradiente, la heterogeneidad del paisaje que ofrece distintas características físicas y químicas para el establecimiento de las especies vegetales, y la gran movilidad de las especies de animales de las cuales depende su polinización y dispersión favorecen este comportamiento (Guevara *et al.* 2004).

8. CONCLUSIONES

La apertura del dosel determinada a través de las fotos hemisféricas, no tuvo mayores cambios a lo largo del gradiente de selva; sin embargo, sí hubo diferencias claras entre la selva y el potrero.

La clasificación, ordenaciones, variables estructurales y el índice de similitud permitieron definir la zona del interior de la selva de los 70 a 30m, la zona de borde de los 30 a -10 m, y el potrero de los -10 a -50 m.

El establecimiento de las especies en la zona del potrero estuvo relacionado con la radiación solar total.

Las especies con mayor valor de importancia, *Astrocaryum mexicanum*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Trophis mexicana* y *Poulsenia armata*, tuvieron una amplia distribución a lo largo del gradiente. Estas especies formaron un grupo claramente identificable a través de los análisis multivariados, formado fundamentalmente por especies de filiación primaria, que aunque se presentaron a todo lo largo del gradiente, concentraron su distribución en la zona de borde.

Guamia sp., *Capparis baducca* y *Faramea occidentalis*, se establecieron preferentemente en el interior de la selva. Los análisis de estructura permitieron separar claramente a través de ellas al interior de la selva de los otros ambientes.

La zona de borde se caracterizó por el aumento en el número de especies, en la diversidad y en la densidad arbórea. *Orthion oblanceolatum*, *Psychotria chiapensis*, *Siparuna andina* y *Pleuranthodendron lindenii* tuvieron una distribución preferencial en esta zona.

9. LITERATURA CITADA

- Augspurger, C. K. 1984. Light requirements of Neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* 72: 777-795.
- Bazzaz, F. A. y S. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 287-310.
- Beetle, A. A. 1973. Sour *Paspalum* – Tropical weed or forage? *Journal of Range Management* 27: 347-349.
- Benítez-Malvido, J. 2003. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a Tropical Rain Forest. *Conservation Biology* 12(2): 380-389.
- Bongers, F., J. Popma, J. Meave del Castillo y J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74:55-80.
- Brooks, T. M., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. Fonseca, A. B. da, Rylands, W. R. Konstant, P. Flick, J. Pilgrim, S. Oldfield, G. Magin y C Hilton-Taylor 2002. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology* 16: 909-923.
- Brothers, T. S. y A. Springarn. 1992. Forest fragmentation and alien plant invasion of central Indiana old-growth forests. *Conservation Biology* 6: 91-100.
- Brown, S. y A. E. Lugo. 1994. Rehabilitation of tropical lands: A key to sustaining development. *Restoration Ecology* 2: 97-111.
- Cadenasso, M. L. y S. T. A. Pickett. 2001. Effect of edge structure on the flux of species into forest interiors. *Conservation Biology* 15: 91-97.
- Camargo, J. L. C. y V. Kapos. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 11: 205-221.
- Castillo-Campos, G. y J. Laborde. 2004. La vegetación. **En:** Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez (eds.). Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra. Instituto de Ecología, A. C. México D. F. pp. 231-270.

- Chen, J., J. F. Franklin y T. A. Spies. 1992. Vegetation responses to edge environments in old-growth Douglas-fir forests. *Ecological Applications* 2: 387-396.
- Cincotta, R. P., J. Winsnewski, y R. Egelman. 2000. Human population in the biodiversity hotspots. *Nature* 404: 990-991.
- Didham, R. K. y J. H. Lawton. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* 31: 17-30.
- Dirzo, R. y M. C. García. 1991. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* 6: 84-90.
- Duelli, P., M. Studer, I. Marchand, y S. Jakob. 1990. Population movements of arthropods between natural and cultivated areas. *Biological Conservation* 54: 193-207.
- Fagan, W. F., R. S. Cantrell y C. Cosner. 1999. How habitat edges change species interactions? *The American Naturalist* 153: 165-182.
- Fox, B. J., J. E. Taylor, M. D. Fox y C. Williams. 1997. Vegetation changes across edges of rainforest remnants. *Biological Conservation* 82: 1-13.
- Frazer, G. W., C. D. Canham y K. P. Lertzman. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystems Studies, Millbrook, Nueva York, E. U. A.
- Gómez-Pompa, A. y C. Vazquez-Yanes. 1981. Sucesional Studies of a rain forest in México. *Forest Sucesion Concepts and Application* (eds. West, D. C., H.H.Shugart and D.B.Butkin), 246-266. Springer-Verlag. Nueva York.
- Guevara, S., J. Meave del Castillo, P. Moreno-Casasola, J. Laborde y S. Castillo. 1994. Vegetación y flora de potreros en la sierra de Los Tuxtlas, México. *Acta Botánica Mexicana* 28: 1-27.
- Guevara, S., J. Laborde, D. Liesenfeld y O. Barrera. 1997. Potreros y ganadería. **En:** González-Soriano, E., R. Dirzo y R. Vogt (eds). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM-CONABIO, México D. F. pp. 43-58.

- Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez. 1998. Are isolated remnant trees in pastures a fragmented canopy? *Selbyana* 19: 34-43.
- Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez (eds.). 2004. Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra. Instituto de Ecología, A. C. México D. F. 287 pp.
- Harper, K. A. y S. E. Macdonald. 2002. Structure and composition of edges next to regenerating clear-cuts in mixed-wood boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 13: 535-546.
- Heider, C. 2001. Landscape-Level Patterns in Biodiversity: Plant species and Biomass Structure. Master of Science Thesis. Oregon State University. 138 pp.
- Hill, M. O. 1979^a. TWINSpan. A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Section of ecology and Systematics Cornell University Ithaca. Nueva York, E. U. A. 90 pp.
- Hill, M. O. 1979^b. DECORANA. A FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Section of ecology and Systematics Cornell University Ithaca. Nueva York, E. U. A. 90 pp.
- Houghton, R. A., D. L. Skole, D. S. Lefkowitz. 1991. Changes in landscape of Latin America between 1850 and 1985, II: Net release of CO₂ to the atmosphere. *Forest ecology and management* 38: 173-199.
- Ibarra-Manríquez, G. y Sinaca C. S. 1995. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 43: 75-115.
- Jongman, R. H. G., C. J. F. Ter Braak y O. F. R. Van Tongeren. 1995. Data analysis in Community and Landscape Ecology. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido. 299 pp.
- Jose, S., A. R. Gillespie, S. J. George y B. M. Kumar. 1996. Vegetation responses along edge-to-interior gradients in a high altitude tropical forest in peninsular India. *Forest Ecology and Management* 87: 51-62.
- Kapos, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5: 173-185.
- Laurence, W. F. 1991. Edge effects in tropical forest fragments: application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation* 57:205-219.

- Laurence, W. F. 2002. Hyperdynamism in fragmented habitats. *Journal of Vegetation Science* 13: 595-602.
- Lidicker, W. Z. J. 1999. Responses of mammals to habitat edges: an overview. *Landscape Ecology* 14: 333-343.
- Lira, N. A. 2003. La vegetación de los potreros del norte de la sierra de Los Tuxtlas. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 98 pp.
- López de Casenave, J., J. P. Pelotto y J. Protomastro. 1995. Edge-interior differences in vegetation structure and composition in a Chaco semi-arid forest, Argentina. *Forest Ecology and Management* 72: 61-69.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro. **En:** Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes, S. del Amo y A. Butanda (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. CECSA, México, D.F. pp. 31-53.
- Lovejoy, T. E., R. O. Bierregaard, A. Rylands, J. Malcolm, C. Quintela, L. Harper, K. Brown, A. Powell, H. Schubart y M. Hays. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts 584 pp.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. New Jersey, Princeton University Press. pp. 179.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. **En:** Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes, S. del Amo y A. Butanda (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. CECSA, México, D.F. pp. 191-239.
- Masera, O. R. 1996. Deforestación y degradación forestal en México. Documentos de trabajo núm. 19. GIRA A. C. Pátzcuaro, México. 13 pp.
- Matlack, G. R. 1993. Microenvironmental variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biology Conservation* 66: 185-194.
- Matteucci, S. D. y A. Colma. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*, Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington D. C. 163 pp.

- McCune, B. y M. J. Mefford. 1999. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological Data (Versión .4.0). MjM Software Design. Gleneden Beach, Oregon.
- Mesquita, R.C.G., P. Delamonica y W. F. Laurance. 1999. Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 91: 129-134.
- Miranda, F. y X. E. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:29-179.
- Murcia, C. 1985. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- Newmark, W. D. 2001. Tanzanian forest edge microclimatic gradients: Dynamic patterns. *Biotropica* 33: 2-11.
- Nuñez, C. O. 2006 (en prensa). Efecto de borde en una selva húmeda tropical: implicaciones en las comunidades de hongos micorrizógenos arbusculares. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Oosterhoorn, M. y M. Kapelle. 2000. Vegetation structure and composition along an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. *Forest Ecology and Management* 126: 291-307.
- Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 1998. Árboles tropicales de México. 2ª ed. Fondo de Cultura Económica. México D. F. 521 pp.
- Putz, F. E. 1983. Trefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 64: 1069-1074.
- Ranney, J. W., M. C. Bruner y J. B. Levenson. 1981. The importance of edge in the structure and dynamics of forest islands. **En:** Burgess R. I. y D. M. Sharpe (Eds.) *Forest island dynamics in man-dominated landscapes*. Ecological studies. Springer-Verlag. Nueva York, EUA. 41: 67-95.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México D.F. 432 pp.

- SARH. 1984. Comisión del Plan Nacional Hidráulico 1984: Desarrollo Rural Integral de la Selva Lacandona, México. México, D. F. 137 pp.
- Sizer, N. E. y V. J. Tanner. 1999. Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland tropical rainforest, Amazonia. *Biological Conservation* 91: 135-142.
- Sommer-Cervantes, I., L. Flores-Delgadillo y M. Gutiérrez-Ruiz. 2003. Caracterización de los suelos de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. **En:** Álvarez-Sánchez J. y E. Naranjo-García (eds.). *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*. Instituto de Ecología, A. C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa, México. pp. 17-67.
- Vázquez-Yanes, C. 1980. Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. *Tropical Ecology* 21: 103-111.
- Vázquez-Yanes, C. y H. Smith. 1982. Phytochrome control of seed germination in the rain forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. *The New Phytologist* 92: 477-485.
- Velásquez, A., J. F. Mas, J. R. Díaz-Gallegos, R. Mayorga-Saucedo, P. C. Alcántara, R. Castro, T. Fernández, G. Bocco, E. Ezcurra, y J. L. Palacio. Patrones y tasas de cambio de uso del suelo en México. *Gaceta Ecológica* 62: 21-37.
- Whitmore, T. C. 1983. Secondary succession from seed in tropical rain forests. *Forestry Abstract* 44: 767-779.
- Williams-Linera, G. 1990a. Origin and early development of forest edge vegetation in Panama. *Biotropica* 22: 235-241.
- Williams-Linera, G. 1990b. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology* 78: 356-373.
- Williams-Linera, G. 1993. Vegetación de bordes de un bosque nublado en el Parque Ecológico Clavijero, Xalapa, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 41: 443-453.

- Williams-Linera, G., V. Domínguez-Gastelú y M. E. García-Zurita. 1998. Microenvironment and floristics of different edges in a fragmented tropical rain forest. *Conservation Biology* 12: 1091-1102.
- Wright, S. J., y D. R. van Schaik. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist* 143: 192-199.
- Zavala, J. A. 1986. Introducción al enfoque multivariado en estudios de vegetación. INIREB. Cuadernos de Divulgación INIREB. Xalapa, México. 57 pp.

10. APÉNDICES

APÉNDICE I

Tabla resumen de los resultados obtenidos en la época de secas

Parámetros	Riqueza de especies	Individuos adultos	Cobertura vegetal (m ²)	Área basal (m ²)		Plántulas	Cobertura de pastos (%)
				< 10 cm	≥ 10 cm		
Parcela							
70' m	20	43	692.40	0.083	0.491	15	0
60' m	19	43	461.67	0.088	14.363	26	0
50' m	32	43	483.09	0.071	1.061	15	0
40' m	19	38	305.56	0.065	0.268	62	0
30' m	16	55	606.00	0.098	1.644	20	0
20' m	36	98	927.72	0.111	1.020	31	0
10' m	28	41	418.36	0.077	1.065	20	0
-10' m	25	31	404.60	0.051	0.383	44	8.75
-20' m	17	20	475.16	0.023	0.550	25	76.25
-30' m	7	11	138.62	0.016	0.188	72	78.75
-40' m	7	10	108.97	0.004	0.190	35	119.38
-50' m	7	12	195.75	0.029	0.172	10	115.00

APÉNDICE II

Listado de las especies, ubicación (selva SI, potrero Po), su filiación (primarias P, secundarias S y secundarias que pueden establecerse en claros de la selva S+) y estadio (adultos y plántulas).

Familia	Especie	Ubicación	Filiación	Estadio	
				adulto	plántula
ANACARDIACEAE	<i>Spondias radlkoferi</i> Donn. Smith	SI-Pz	S+	x	x
	<i>Tapirira mexicana</i> Marchand		P		x
ANNONACEAE	<i>Cymbopetalum baillonii</i> R. E. Fries	SI-Pz	P	x	x
	<i>Guamia</i> sp.	SI	P	x	x
	<i>Rollinia mucosa</i> (Jacq.) Baill.	Pz	P	x	
APOCYNACEAE	<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Muell. Arg.	SI	P	x	
	<i>Stemmadenia donnell-smithii</i> (Rose) Woodson	SI	P	x	x
ARALIACEAE	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. et Planchon	Pz	P	x	x
ARECACEAE	<i>Astrocaryum mexicanum</i> Liebm. ex Mart	SI-Pz	P	x	x
	<i>Bactris mexicana</i> Mart.	SI	P	x	
	<i>Chamaedorea alternans</i> H. Wendl.	SI-Pz	P	x	
	<i>Chamaedorea elatior</i> Mart.	SI	P	x	
	<i>Chamaedorea ernesti-augusti</i> H. Wendl.	SI	P	x	x
	<i>Chamaedorea oblongata</i> Mart.	SI	P		
	<i>Chamaedorea pinnatifrons</i> (Jacq.) Oerst.	SI	P	x	x
	<i>Chamaedorea tepejilote</i> Liebm. in Mart.	SI	P	x	
ASTERACEAE	<i>Eupatorium galeottii</i> B. L. Rob	Pz	P	x	x
	<i>Vernonia patens</i> Kunth		S		x
BIGNONIACEAE	<i>Amphitecna tuxtliensis</i> A. H. Gentry	SI	P	x	x
BOMBACACEAE	<i>Ceiba pentandra</i> (L) Gaertn.		P		x
	<i>Quararibea funebris</i> (La Llave) Vischer	SI	P	x	x
	<i>Quararibea yunckeri</i> Standl. subsp. <i>sessiliflora</i> Miranda ex W. S. Alverson	SI	P	x	x
BORAGINACEAE	<i>Cordia stellifera</i> I. M. Johnston	Pz	P	x	
BURSERACEAE	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Pz	S+	x	x

Continuación

Familia	Especie	Ubicación	Filiación	Estadio	
				adulto	plántula
CAESALPINIACEAE	<i>Dialium guianense</i> (Aublet) Sandwith	SI	P	x	
	<i>Senna multijuga</i> (Rich.) Irwin et Barneby subsp. <i>doylei</i> (Britton et Rose)		P		x
CAPPARACEAE	<i>Capparis baducca</i> L.	SI	P	x	
	<i>Crataeva tapia</i> L.	SI-Pz	P	x	
CARICACEAE	<i>Carica papaya</i> L.	SI	C	x	
CECROPIACEAE	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	SI	S+	x	x
CHRYSOBALANACEAE	<i>Couepia polyandra</i> (Kunth) Rose	SI	P	x	x
CLUSIACEAE	<i>Rheedia edulis</i> (Seem.) Triana et Planch.	SI	P	x	x
EBENACEAE	<i>Diospyros digyna</i> Jacq.		P		x
EUPHORBIACEAE	<i>Croton schiedeanus</i> Schldl.	SI-Pz	S+	x	x
	<i>Omphalea oleifera</i> Hemsley	SI-Pz	P	x	x
	<i>Sapium nitidum</i> (Monach.) Lundell	SI	S	x	x
	<i>Tetrorchidium rotundatum</i> Standley	Pz	S	x	
FABACEAE	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth.	Pz	P	x	x
	<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	Pz	P	x	x
	<i>Styphnolobium parviflorum</i> M. Sousa et Rudd	SI	P	x	
FLACOURTIACEAE	<i>Lunania mexicana</i> Brandegee		P		x
	<i>Pleuranthodendron lindenii</i> (Turcz.) Sleumer	SI-Pz	P	x	x
LAURACEAE	<i>Licaria velutina</i> van der Werff	SI	P	x	x
	<i>Nectandra ambigens</i> (S. F. Blake) C. K. Allen	SI-Pz	P	x	x
	<i>Nectandra lundellii</i> C. K. Allen	SI-Pz	P	x	
	<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth)	SI	P	x	x
	<i>Ocotea</i> sp.	SI	P	x	x
MALPIGHIACEAE	<i>Bunchosia lindeniana</i> A. Juss.	SI	P	x	x
MALVACEAE	<i>Hampea nutricia</i> Fryxell	SI	S+	x	
	<i>Robinsonella mirandae</i> Gómez Pompa	SI-Pz	S	x	
MELIACEAE	<i>Guarea glabra</i> Vahl ("raza" <i>glabra</i> , sensu Penington 1981)	SI	P	x	x
	<i>Guarea grandifolia</i> A. D. C.	SI	P	x	x
	<i>Trichilia breviflora</i> S. F. Blake ex Standl.	SI-Pz	P	x	
	<i>Trichilia martiana</i> C. D. C.	SI	P	x	
MENISPERMACEAE	<i>Hyperbaena mexicana</i> Miers	Pz	P	x	

Continuación

Familia	Especie	Ubicación	Filiación	Estadio	
				adulto	plántula
MIMOSACEAE	<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton et Rose	SI	P	x	
	<i>Inga aestuariorum</i> Pittier	Pz	P	x	
	<i>Inga sinacae</i> M. Sousa et Ibarra-Manríquez		P		x
MONIMIACEAE	<i>Mollinedia viridiflora</i> Tul	Pz	P	x	
	<i>Siparuna andina</i> (Tul.) A. D. C.	SI-Pz	S+	x	x
MORACEAE	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	SI	P	x	x
	<i>Ficus petenensis</i> Lundell	Pz	P	x	x
	<i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl.	SI-Pz	P	x	x
	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn. Sm.	SI-Pz	P	x	x
	<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau	SI-Pz	P	x	x
MYRSINACEAE	<i>Oerstedianthus brevipes</i> (Lundell) Lundell	SI	P	x	
MYRTACEAE	<i>Eugenia colipensis</i> O. Berg	SI	P	x	
	<i>Eugenia mexicana</i> Steud	SI	P	x	x
NYCTAGINACEAE	<i>Neea psychotrioides</i> Donn. Sm.	SI	P	x	x
PIPERACEAE	<i>Piper aequale</i> Vahl	SI-Pz	P	x	
	<i>Piper amalago</i> L.	SI-Pz	P	x	x
	<i>Piper hispidum</i> Sw.	SI	P	x	x
POACEAE	<i>Digitaria</i> sp.	Pz	S	x	
	<i>Oplismenus hirtellus</i> (L.) Beauv.	Pz	S	x	
	<i>Panicum</i> sp.	Pz	S	x	
	<i>Paspalum conjugatum</i> Bergius	Pz	S	x	
	<i>Paspalum</i> sp.	Pz	S	x	
	<i>Setaria geniculata</i> (Lam.) P. Beauv.	Pz	S	x	
PLATANACEAE	<i>Platanus</i>	SI	C	x	
RUBIACEAE	<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich.	SI-Pz	P	x	x
	<i>Hamelia longipes</i> Standl.	SI	P	x	
	<i>Psychotria chiapensis</i> Standl.	SI	P	x	x
	<i>Psychotria faxlucens</i> Lorence et Dwyer	SI	P	x	
	<i>Psychotria flava</i> Oerst. ex Standl.		P		x
	<i>Psychotria simiarum</i> Standl.	SI	P	x	x
RUTACEAE	<i>Zanthoxylum procerum</i> Donn. Sm.	Pz	S+	x	
SAPINDACEAE	<i>Cupania glabra</i> Sw.		P		x

Continuación

Familia	Especie	Ubicación	Filiación	Estadio	
				adulto	plántula
SAPOTACEAE	<i>Pouteria durlandii</i> (Standl.) Baehni subsp. <i>durlandii</i>	SI	P	x	
	<i>Pouteria</i> aff. <i>reticulata</i> (Engl.) Eyma subsp. <i>reticulata</i>	SI	P	x	x
	<i>Pouteria rhynchocarpa</i> T. D. Penn.	SI-Pz	P	x	
SOLANACEAE	<i>Lycianthes heteroclita</i> (Sendtner) Bitter	SI	S+	x	
STAPHYLEACEAE	<i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) G. Don subsp. <i>breviflora</i> Croat	SI-Pz	P	x	
TILIACEAE	<i>Mortoniiodendron guatemalense</i> Standl. et Steyerl.	SI-Pz	P	x	
ULMACEAE	<i>Ampelocera hottlei</i> (Standl.) Standl.	SI-Pz	P	x	
URTICACEAE	<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Griseb.	SI-Pz	S+	x	x
	<i>Urera elata</i> (Sw.) Griseb.	SI	S+	x	
VERBENACEAE	<i>Aegiphila costaricensis</i> Moldenke	SI-Pz	P	x	
	<i>Citharexylum affine</i> D. Don	SI-Pz	P	x	
VIOLACEAE	<i>Orthion oblanceolatum</i> Lundell	SI	P	x	x
	<i>Rinorea hummelii</i> Sprague	SI-Pz	P	x	x

APÉNDICE III

Tabla con la clasificación de las especies por TWINSpan en época de lluvias. Se muestran los valores de importancia promedio (VIRp) de las especies de cada grupo. Los valores sombreados representan a las especies indicadoras de cada grupo.

Grupo Parcelas	1		2		3	4	5					
	70	50	40	10	30	20	-10	60	-20	-30	-40	-50
Especies												
<i>Amphitecna tuxtlensis</i>	0.93				1.05							
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	0.26											
<i>Bactris mexicana</i>	1.55				1.04							
<i>Brosimum alicastrum</i>	0.27		0.27		1.07							
<i>Bunchosia lindeniana</i>	1.01											
<i>Capparis baducca</i>	1.31		0.28		5.26							
<i>Cecropia obtusifolia</i>	0.97											
<i>Couepia polyandra</i>					11.75							
<i>Chamaedorea alternans</i>	2.93		1.95		1.06							
<i>Chamaedorea tepejilote</i>	2.43		3.81		1.04							
<i>Faramea occidentalis</i>	1.64		0.50		4.21							
<i>Guamia</i> sp.	1.80				1.06							
<i>Guarea glabra</i>	0.36		0.21									
<i>Hamelia longipes</i>	0.32											
<i>Hampea nutricia</i>	0.74											
<i>Licaria velutina</i>	0.28											
<i>Neea psychotrioides</i>	0.39											
<i>Oerstedianthus brevipes</i>	0.50											
<i>Platanus</i> sp.	3.21											
<i>Pouteria durlandii</i>	5.02				1.06							
<i>Pouteria aff. reticulata</i>	6.69											
<i>Psychotria chiapensis</i>	1.00		0.14									
<i>Psychotria faxlucens</i>	0.21		0.16		2.11							
<i>Psychotria simiarum</i>	1.23											
<i>Quararibea funebris</i>	0.29		0.18									
<i>Rheedia edulis</i>	0.30		0.44		1.12							
<i>Sapium nitidum</i>	3.02											
<i>Styphnolobium parviflorum</i>					39.88							
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	0.32		0.15									
<i>Ampelocera hottlei</i>			8.33									
<i>Chamaedorea oblongata</i>	1.38		1.50									
<i>Chamaedorea pinnatifrons</i>	0.85		1.27		1.04							
<i>Dialium guianense</i>			4.01									
<i>Eugenia colipensis</i>	0.23		0.47									
<i>Eugenia mexicana</i>			0.83									
<i>Hyperbaena mexicana</i>			2.08									
<i>Mollinedia viridiflora</i>			0.50									
<i>Nectandra ambigens</i>	20.52		12.98									
<i>Orthion oblanceolatum</i>			1.60		1.06							
<i>Poulsenia armata</i>	2.17		3.51									

Continuación

Grupo Parcelas	1		2		3	4	5					
	70	50	40	10	30	20	-10	60	-20	-30	-40	-50
Especies												
<i>Pouteria rhynchocarpa</i>												
<i>Pterocarpus rohrii</i>												
<i>Quararibea yunckeri</i>	0.58											
<i>Rinorea hummelii</i>	0.48											
<i>Siparuna andina</i>	0.21											
<i>Trichilia breviflora</i>	0.23							1.05				
<i>Trichilia martiana</i>												
<i>Trophis mexicana</i>	3.26							1.07				
<i>Urera caracasana</i>	0.25											
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	1.04									3.78		
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	16.00							23.04		5.53		10.36
<i>Mortoniendendron guatemalense</i>	1.79									4.51		
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	6.69									2.85		7.64
<i>Croton schiedeianus</i>	1.10							1.04		4.86		14.20
<i>Piper aequale</i>	0.34									2.50		
<i>Turpinia occidentalis</i>										12.14		10.27
<i>Aegiphila costaricensis</i>	1.17									2.43		4.54
<i>Bursera simaruba</i>										3.65		
<i>Citharexylum affine</i>	0.21											5.39
<i>Cordia stellifera</i>										2.79		
<i>Crataeva tapia</i>	0.60											1.77
<i>Eupatorium galeottii</i>										3.00		
<i>Ficus petenensis</i>										14.01		
<i>Inga aestuariorum</i>										5.95		
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>												2.10
<i>Nectandra salicifolia</i>												1.30
<i>Omphalea oleifera</i>	0.21											12.25
<i>Piper amalago</i>	0.21											5.21
<i>Robinsonella mirandae</i>	0.22									5.59		
<i>Rollinia mucosa</i>												11.02
<i>Tetrorchidium rotundatum</i>												4.67
<i>Zanthoxylum procerum</i>												5.44
<i>Paspalum conjugatum</i>												1.04
<i>Paspalum sp.</i>												42.50
<i>Panicum sp.</i>												9.38
<i>Setaria geniculata</i>												27.92
<i>Digitaria sp.</i>												3.54
<i>Oplismenus hirtellus</i>												17.29
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	0.59											19.17
<i>Dendropanax arboreus</i>												4.81
<i>Spondias radlkoferi</i>												19.19
												4.40
												2.42
												3.83

APÉNDICE IV

Tabla con los valores por parcela y totales de las especies de amplia distribución y de las representativas de cada zona

Especie	Variable	70' m	60' m	50' m	40' m	30' m	20' m	10' m	-10' m	-20' m	-30' m	-40' m	-50' m	Total
<i>Astrocarium mexicanum</i>	Individuos	23.00	22.00	10.00	13.00	36.00	18.00	9.00	6.00	2.00	0.00	2.00	5.00	146.00
	Cobertura vegetal (m ²)	206.64	189.41	83.18	112.87	213.63	161.93	103.31	54.12	13.08	0.00	16.64	15.98	1170.79
	Área basal (m ²)	0.04	0.04	0.03	0.03	0.09	0.03	0.03	0.02	0.02	0.005	0.00	0.004	0.01
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	Individuos	3.00	0.00	3.00	3.00	1.00	5.00	2.00	3.00	1.00	2.00	1.00	0.00	24.00
	Cobertura vegetal (m ²)	84.27	0.00	23.09	35.23	15.46	66.50	24.11	21.00	7.85	24.20	4.76	0.00	306.48
	Área basal (m ²)	0.08	0.00	0.01	0.04	0.01	0.04	0.03	0.01	0.003	0.02	0.01	0.00	0.26
<i>Trophis mexicana</i>	Individuos	2.00	1.00	1.00	3.00	4.00	1.00	6.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	19.00
	Cobertura vegetal (m ²)	6.36	25.54	7.79	8.75	30.24	4.42	34.11	8.30	0.00	0.00	0.00	0.00	125.51
	Área basal (m ²)	0.004	0.01	0.002	0.01	0.02	0.001	0.01	0.002	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05
<i>Poulsenia armata</i>	Individuos	1.00	0.00	2.00	2.00	2.00	7.00	3.00	3.00	0.00	0.00	0.00	0.00	20.00
	Cobertura vegetal (m ²)	15.55	0.00	3.15	6.12	2.95	40.27	17.49	7.09	0.00	0.00	0.00	0.00	92.62
	Área basal (m ²)	0.01	0.00	0.001	0.001	0.001	0.04	0.01	0.002	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06
<i>Nectandra ambigens</i>	Individuos	1.00	0.00	1.00	0.00	2.00	0.00	1.00	2.00	0.00	0.00	0.00	0.00	7.00
	Cobertura vegetal (m ²)	102.61	0.00	57.36	0.00	154.44	0.00	134.34	17.10	0.00	0.00	0.00	0.00	465.84
	Área basal (m ²)	0.19	0.00	0.55	0.00	0.97	0.00	0.70	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	2.46
<i>Croton schiedeanus</i>	Individuos	0.00	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00	3.00	1.00	2.00	0.00	0.00	4.00	12.00
	Cobertura vegetal (m ²)	0.00	0.93	13.85	0.00	0.00	0.00	9.13	3.34	3.82	0.00	0.00	97.11	128.20
	Área basal (m ²)	0.00	0.0002	0.02	0.00	0.00	0.00	0.002	0.001	0.001	0.00	0.00	0.12	0.14
<i>Guamia sp.</i>	Individuos	1.00	1.00	3.00	2.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	7.00
	Cobertura vegetal (m ²)	8.81	20.59	38.06	14.63	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	82.09
	Área basal (m ²)	0.002	0.01	0.01	0.005	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02
<i>Capparis baduca</i>	Individuos	2.00	5.00	2.00	0.00	1.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	11.00
	Cobertura vegetal (m ²)	16.68	34.56	11.15	0.00	2.65	0.00	4.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	69.13
	Área basal (m ²)	0.002	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03
<i>Faramea occidentalis</i>	Individuos	2.00	4.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	8.00
	Cobertura vegetal (m ²)	72.15	30.13	1.39	0.00	0.00	0.00	0.00	4.85	0.00	0.00	0.00	0.00	108.51
	Área basal (m ²)	0.04	0.01	0.0001	0.00	0.00	0.00	0.00	0.001	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05

Continuación

Especie	Variable	70' m	60' m	50' m	40' m	30' m	20' m	10' m	-10' m	-20' m	-30' m	-40' m	-50' m	Total
<i>Orthion oblanceolatum</i>	Individuos	0.00	1.00	0.00	0.00	2.00	4.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	7.00
	Cobertura vegetal (m ²)	0.00	12.79	0.00	0.00	21.19	20.69	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	54.67
	Área basal (m ²)	0.00	0.01	0.00	0.00	0.02	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05
<i>Psychotria chiapensis</i>	Individuos	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	1.00	3.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	5.00
	Cobertura vegetal (m ²)	0.00	0.00	0.00	5.02	0.00	0.47	9.59	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	15.08
	Área basal (m ²)	0.00	0.00	0.00	0.002	0.00	0.0001	0.003	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.005
<i>Siparuna andina</i>	Individuos	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.00	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	5.00
	Cobertura vegetal (m ²)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	11.38	1.88	6.98	0.00	0.00	0.00	0.00	20.25
	Área basal (m ²)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.003	0.0005	0.0009	0.00	0.00	0.00	0.00	0.005
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	Individuos	0.00	0.00	3.00	0.00	2.00	4.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	10.00
	Cobertura vegetal (m ²)	0.00	0.00	26.47	0.00	102.40	23.62	0.00	0.00	20.57	0.00	0.00	0.00	173.06
	Área basal (m ²)	0.00	0.00	0.03	0.00	0.07	0.03	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.13
<i>Rollinia mucosa</i>	Individuos	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	3.00
	Cobertura vegetal (m ²)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4.61	0.00	0.00	29.43	69.89	103.93
	Área basal (m ²)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.002	0.00	0.00	0.05	0.05	0.11
<i>Turpinia occidentalis</i>	Individuos	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.00	0.00	1.00	2.00	2.00	1.00	0.00	8.00
	Cobertura vegetal (m ²)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.79	0.00	52.13	58.61	37.86	11.54	0.00	162.93
	Área basal (m ²)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0005	0.00	0.02	0.05	0.04	0.02	0.00	0.14
<i>Dendropanax arboreus</i>	Individuos	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	2.00	0.00	0.00	0.00	3.00
	Cobertura vegetal (m ²)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	46.64	93.13	0.00	0.00	0.00	139.76
	Área basal (m ²)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.09	0.00	0.00	0.00	0.14