



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

# Posgrado en Ciencias Biológicas

Instituto de Ecología

Restauración de la conectividad del  
paisaje: Manejo de los árboles aislados en  
potreros de los Tuxtlas, Veracruz.

## TESIS

PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
**(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A  
MARYLIN BEJARANO CASTILLO

DIRECTOR DE TESIS: DR. SERGIO GUEVARA SADA

MÉXICO D.F

DICIEMBRE, 2008



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.

Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 22 de Septiembre de 2008, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL) de la alumna MARYLIN BEJARANO CASTILLO con número de cuenta 507451491 con la tesis titulada "Restauración de la conectividad del paisaje: Manejo de los árboles aislados en potreros de los Tuxtlas, Veracruz", realizada bajo la dirección del DR. SERGIO ANTONIO GUEVARA SADA:

Presidente: DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ  
Vocal: DR. GUILLERMO IBARRA MANRIQUEZ  
Secretario: DR. SERGIO ANTONIO GUEVARA SADA  
Suplente: M. EN C. IRENE PISANTY BARUCH  
Suplente: DR. DIEGO RAFAEL PÉREZ SALICRUP

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 6 de Noviembre de 2008.

  
Dr. Juan Núñez Farfán  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente de la interesada.

## AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por la formación académica y por el apoyo institucional otorgado a lo largo de mis estudios de maestría.

Al Dr. Sergio Guevara Sada por haberme brindado la oportunidad de trabajar bajo su asesoría; por su apoyo, su tiempo y su confianza que me permitieron culminar con el proyecto satisfactoriamente.

A los integrantes del jurado: M. En Ciencias Irene Pisanthy Baruch, Dr. Guillermo IbarraManríquez, Dr. Diego Pérez Salicrup, Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez por sus valiosos aportes y sugerencias durante las distintas etapas de construcción del documento.

A la Fundación Packard por la beca de sostenimiento y la financiación de parte del trabajo de campo.

Al Instituto de Ecología A.C INECOL, por el apoyo institucional y el financiamiento del resto de la fase de campo.

## AGRADECIMIENTOS PERSONALES

- A los Drs. Sergio Guevara Sada, Guillermo Ibarra Manríquez y Diego Pérez Salicrup por sus sugerencias, correcciones y aportes para que el proyecto se estructurara de la mejor manera.
- Al subcomite de la Maestría en Ciencias Biológicas (Biología ambiental) con orientación en Restauración Ecológica por ofrecerme multiples facilidades logísticas durante el transcurso de la maestría.
- A los Drs. Roger Guevara, Javier Laborde y a las M. En C. Rosario Landgrave y Leticia Ochoa, por las sugerencias y colaboración durante el análisis de los datos.
- Al Herbario Nacional Mexicano (UNAM) y al Herbario de Xalapa (INECOL) por las facilidades prestadas para la determinación del material botánico y a los Drs. Guillermo Ibarra Manriquez, Gonzálo Castillo Campos, el M. En C. Mario Sousa y Santiago Sinaca, por la colaboración en la determinación del material botánico.
- A Georgina García Méndez, Luz María Aranda de la UNAM y a Kere Hernández en el INECOL por todas las facilidades y apoyo logístico durante la maestría. Gracias chicas, sin su colaboración nada hubiera sido tan fácil.
- Al Dr. Antonio Lot, a Pedro Ramírez y a los chicos del laboratorio por hacer del laboratorio un espacio agradable de trabajo durante mis semestres en el D.F.
- A Antonio Azuela por las facilidades logísticas, la agradables charlas y su desinteresada colaboración durante la fase de campo del proyecto.
- A Anadir Melchor, Miguel Contretas, Ismael Paredes, Rodrigo y Esteban por la asistencia en la fase de campo. Gracias muchachos por soportar las jornadas de trabajo y hacerlo siempre con la mejor disposición. Sin ustedes aún estaría en los potreros...¡aj!
- A Miguel Contreras por ser mi apoyo incondicional en gran parte de la maestría. Gracias Miguelon por alivianarme en los momentos más exigentes del proyecto y de las materias. Estaré siempre en deuda por tu compañía y apoyo.
- A las chicas de la Maestría Wolke, Caro, Yani, Pachi por el aprendizaje colectivo durante estos dos años. Que suerte habérmelas cruzado en el camino¡. A los amigos de Colombia y de México con los que compartí mi proceso de aprendizaje y aguantaron vara con los árboles aislados: Angélica Martínez, Carla Flores, Cesar Moreno, Ivon Bolívar y Luza Hernández.
- A mi familia por el apoyo incondicional a todos los niveles. Gracias por todo su cariño y comprensión, a pesar de la distancia siempre los sentí cerca.

*Dedico esta tesis a:*

*Mi madre,  
por su amor y enorme cariño.  
Estos dos años no hubieran sido posibles  
sin tu apoyo. Para ti todo mi amor.*

*y*

*A Don Antonio Azuela, quien con su narraciones me permitió conocer  
Los Tuxtlas antes de que toda la transformación comenzará y  
a quien admiro por su compromiso con los árboles y la gente de la Sierra.  
Gracias Don Toño por las enseñanzas y los árboles que nos hereda.*

## TABLA DE CONTENIDO

	Página
<b>INTRODUCCIÓN</b>	1
Objetivos	6
La Sierra de Los Tuxtlas	7
<i>Sitio de estudio</i>	8
<b>CAPÍTULO 1: INFLUENCIA DE LAS ESPECIES DE ÁRBOLES AISLADOS Y DE SU ENTORNO SOBRE LA CONECTIVIDAD DEL PAISAJE</b>	
Introducción	10
Metodología	12
<i>Riqueza bajo la sombra de árboles aislados y en potreros</i>	13
<i>Comparación entre los cuadros realizados bajo la copa de árboles aislados y en el potrero</i>	15
<i>Comparación entre especies de árboles aislados</i>	15
<i>Arquitectura de árboles aislados</i>	15
<i>Características del entorno de los individuos estudiados</i>	16
<i>Modelos lineales generalizados</i>	16
Resultados	
<i>Riqueza bajo la sombra de árboles aislados y en potreros</i>	17
<i>Comparación entre muestreos realizados bajo de la copa de árboles aislados y en potrero</i>	19
<i>Efecto de la especie y del tipo de síndrome de dispersión de árbol aislado</i>	21
<i>Arquitectura de los árboles aislados estudiados</i>	22
<i>Caracterización del entorno de los individuos de los árboles aislados</i>	23
MODELOS LINEALES GENERALIZADOS	26
<i>Riqueza total de especies</i>	26
<i>Riqueza de especies leñosas</i>	27
<i>Riqueza de especies quiroptero-ornitócoras</i>	28
Discusión	
<i>Comparación de los cuadros bajo la copa de árboles aislados y en potrero</i>	29
PREDICCIÓN DE LOS MODELOS LINEALES GENERALIZADOS	32
<i>Riqueza total</i>	32
<i>Riqueza de especies leñosas y quiroptero-ornitócoras</i>	33
Consideraciones finales	35

## **CAPÍTULO 2: CARACTERIZACIÓN DE LOS ATRIBUTOS DE LOS ÁRBOLES AISLADOS QUE ATRAEN A FRUGÍVOROS**

Introducción	37
Metodología	38
<i>Ordenamiento de las especies</i>	39
Resultados	41
<i>Atributos que influyen en la atracción a frugívoros por especies de árboles aislados</i>	41
<i>Ordenamiento de las especies</i>	43
Discusión	45
Consideraciones finales	47

## **CAPÍTULO 3. EL MANEJO DE LOS POTREROS A TRAVÉS DE ÁRBOLES AISLADOS**

Introducción	48
Metodología	50
<i>Manejo de los datos</i>	50
Resultados	
<i>Características socio-económicas de los informantes</i>	51
<i>Características de los potreros y sus prácticas de manejo</i>	52
<i>Presencia de árboles aislados en los potreros y percepción de los ejidatarios en torno a éstos</i>	54
<i>Criterios de selección de árboles aislados</i>	55
Discusión	56
<i>Legislación para el aprovechamiento de árboles aislados en potreros</i>	58
<i>Opciones económicas para el aprovechamiento de árboles aislados</i>	59
<i>Bases ecológicas para el manejo de árboles aislados en potreros</i>	61
Consideraciones finales	61

<b>SÍNTESIS: LINEAMIENTOS PARA UNA ESTRATEGIA DE MANEJO DE LOS ÁRBOLES AISLADOS EN POTREROS DE LOS TUXTLAS</b>	63
--	----

<b>APÉNDICES</b>	70
------------------	----

<b>BIBLIOGRAFIA</b>	90
---------------------	----

**CAPÍTULO 1**

**Página**

<b>Tabla 1.1.</b> Atributos de las especies de árboles aislados estudiadas	13
<b>Tabla 1.2.</b> Descripción de las categorías de régimen de manejo de los potreros en los que se estudiaron los individuos de árboles aislados	16
<b>Tabla 1.3.</b> Resumen de los promedios y desviación estándar de las variables asociadas a la arquitectura del los árboles aislados estudiados	23
<b>Tabla 1.4.</b> Comparación entre las variables asociadas a los elementos conectivos vecinos para cada una de las especies de árboles aislados estudiados y el total general	25
<b>Tabla 1.5.</b> Resumen de las variables que predicen la riqueza por metro cuadrado de los cuadros ubicados bajo la copa de árboles aislados	27
<b>Tabla 1.6.</b> Resumen de las variables que predicen la riqueza de leñosas por metro cuadrado de los cuadros ubicados bajo la copa de árboles aislados	28
<b>Tabla 1.7.</b> Resumen de las variables que predicen la riqueza de especies con síndrome de dispersión quiroptero-ornitócora de los cuadros realizados bajo la copa de árboles aislados	29
<b>Tabla 1.8.</b> Comparación de las principales variables respuesta entre estudios con metodologías similares a la seguida en este trabajo	31

**CAPÍTULO 2**

<b>Tabla 2.1.</b> Importancia de los atributos que inciden en la atracción de fauna frugívora por parte de los elementos conectivos y respectivo ordenamiento	40
<b>Tabla 2.2.</b> Categorías utilizadas para caracterizar los atributos que inciden en su capacidad de atracción a frugívoros de especies de árboles aislados en potreros	41

**CAPÍTULO 3**

<b>Tabla 3.1.</b> Promedio y desviación estándar de las variables asociadas al terreno y a su uso para la ganadería para cada uno de los ejidos estudiados	52
<b>Tabla 3.2.</b> Porcentajes de ejidatarios de acuerdo con las frecuencias temporales de las prácticas de manejo realizadas en sus terrenos	54
<b>Tabla 3.3.</b> Resumen de los tramites necesarios para el aprovechamiento de árboles aislado en los potreros de acuerdo a su pertenencia o no a la RB Los Tuxtlas	59
<b>Tabla 3.4.</b> Especies que fueron listadas por los ejidatarios cuyos nombres comunes se pudieron asociar a una especie o familia. La columna de mercado potencial señala a las especies que son comercializadas actualmente o tienen características que le confieren potencialidad para ésto según Ibarra-Manríquez y Ricker (1997)	60

**SÍNTESIS**

<b>Tabla 4.1.</b> Coordenadas de las especies en el ordenamiento realizado para una baja densidad de árboles aislados (Dim.1 y Dim. 2)	65
<b>Tabla 4.2.</b> Coordenadas de las especies en el ordenamiento realizado para una baja densidad de árboles aislados (Dim. 1 y Dim.2).	66

INTRODUCCIÓN

Página

**Figura 1.** a. Localización geográfica de la Sierra de Los Tuxtlas en el Golfo de México b. Sitio de estudio a mayor escala, los puntos señalan la ubicación de los potreros estudiados 9

CAPÍTULO 1

**Figura 1.1.** a. Familias con el mayor número de especies en los muestreos bajo la copa de los árboles aislados y en sus potreros adyacentes. b. Familias más frecuentes en la totalidad de los cuadros 18

**Figura 1.2.** Número de especies para las categorías de las especies registradas en el total de cuadrantes 19

**Figura 1.3.** Agrupación de los cuadros del análisis TWINSpan. Los grupos se dividieron con base al valor asignado a las cuatro categorías de cobertura 20

**Figura 1.4.** Promedio de especies por metro cuadrado para los cuadros de copa y de potrero de acuerdo con a. Tipo sucesional, b. Síndrome de dispersión y c. Forma de vida 21

**Figura 1.5.** Probabilidad de encontrar especies a. quiroptero-ornitócoras y b. leñosas bajo la copa de los árboles estudiados 22

**Figura 1.6.** Cobertura de gramíneas y cyperáceas en los cuadros muestreados 23

**Figura 1.7.** Ubicación de los individuos de árboles aislados estudiados de acuerdo con su especie 24

**Figura 1.8.** Porcentaje de cuadros realizados en cada una de las combinaciones entre la intensidad de manejo y el origen del pasto dominante para cada una de las especies de árboles aislados estudiadas 25

**Figura 1.9.** Valores predichos para la riqueza por metro cuadrado bajo la copa de árboles aislados 27

**Figura 1.10.** Valores predichos para la riqueza de leñosas por metro cuadrado bajo la copa por cada una de las especies estudiadas 28

**Figura 1.11** Valores predichos para la riqueza de especies quiroptero-ornitócoras por metro cuadrado bajo la copa para cada una de las especies estudiadas 29

CAPÍTULO 2

**Figura 2.1.** Datos asociados a la dispersión de las especies registradas por Guevara *et al.* (1998)  
a. Porcentaje de las especies de acuerdo a las categorías de duración de la época de fructificación.  
b. Porcentaje de las especies en cada una de las categorías de dispersión 42

**Figura 2.2.** Especies para las que se amplió la duración de la época de producción de frutos de acuerdo con la información colectada por la revisión de ejemplares de herbario 43

**Figura 2.3.** Ordenamiento de las especies de acuerdo con la importancia de sus atributos de atracción a frugívoros en un paisaje con baja densidad de árboles aislados 44

**Figura 2.4.** Ordenamiento de las especies de acuerdo con la importancia de sus atributos de atracción a frugívoros en un paisaje con alta densidad de árboles aislados 45

### CAPÍTULO 3

<b>Figura 3.1.</b> Porcentaje de ejidatarios dedicados a una productividad económica dada, los resultados se agrupan por ejido	51
<b>Figura 3.2.</b> Porcentaje de potreros cuya cobertura es dominada por una especie de pasto o una agrupación de especies	53
<b>Figura 3.3.</b> Porcentaje de las especies por las que los ejidatarios cambiarían la especie de pasto dominante de sus potreros	54
<b>Figura 3.4.</b> Criterios tomados en cuenta por los ejidatarios para la elección de especie de árbol aislado que sembrarían en sus potreros	55

### SÍNTESIS

<b>Figura 4.1</b> Esquema de los factores que influyen en la riqueza total, de plantas leñosas y con dispersión quiroptero-ornitócora bajo la copa de árboles aislados (Aa), según los resultados de los modelos lineales generalizados y su análisis (Capítulo 1)	63
<b>Figura 4.2.</b> Adaptación del modelo de Castillo (2003) que integra los lineamientos generales que deben ser considerados para la formulación de una propuesta del plan de manejo de especies de árboles aislados en potreros de los ejidos Benito Juárez, Tebanca y Las Margaritas.	69

## ÍNDICE DE APÉNDICES

	Página
<b>Apéndice 1.</b> Síntesis de las características morfológicas que influyen sobre el tipo de dispersión semillas o frutos	70
<b>Apéndice 2.</b> Síndrome de dispersión, etapa sucesional, forma de vida y porcentaje de presencia de las especies registradas en los cuadros	71
<b>Apéndice 3.</b> Atributos de las especies de árboles aislados estudiadas	78
<b>Apéndice 4.</b> Información contenida en la entrevista realizada a los ejidatarios acerca de la percepción y criterios de selección en torno a los árboles aislados	81
<b>Apéndice 5.</b> Especies de árboles aislados en los terrenos de los ejidatarios y su frecuencia por ejido	82
<b>Apéndice 6.</b> Especies arbóreas seleccionadas por los ejidatarios para su uso como árboles aislados	85
<b>Apéndice 7.</b> Ordenamiento de las especies de acuerdo con la importancia de sus atributos de atracción a frugívoros en un paisaje con baja densidad de árboles aislados	88
<b>Apéndice 8.</b> Ordenamiento de las especies de acuerdo con la importancia de sus atributos de atracción a frugívoros en un paisaje con alta densidad de árboles aislados	89

## RESUMEN

La selva húmeda tropical en México se encuentra ocupada por áreas utilizadas para la ganadería. La conservación de las poblaciones que habitan los remanentes de vegetación natural, depende del desarrollo de estrategias que incrementen la conectividad ecológica. En los potreros, los árboles aislados (Aa) funcionan como nodos que facilitan el movimiento entre remanentes; al ser visitados por frugívoros voladores, reducen sus distancias de desplazamiento y son importantes elementos que permiten la conexión ecológica entre fragmentos. El presente trabajo se realizó en potreros de La Sierra de Los Tuxtlas (Veracruz) y seleccionó a un grupo de especies Aa reportados previamente a la zona de acuerdo a criterios ecológicos y sociales que las hacen interesantes para el enriquecimiento de los potreros utilizados para ganadería actualmente.

En el capítulo uno se estudió el efecto que tienen las características de las especies de Aa y la densidad de árboles en su entorno sobre la riqueza de plantas establecida bajo sus copas. Los modelos lineales generalizados predijeron una mayor riqueza de plantas leñosas y dispersadas por frugívoros bajo la copa de Aa con síndrome de dispersión quiroptero-ornitócoro que anemócoro. Cuando el entorno de las especies registró la misma densidad de Aa, las anémocoras acumularon menor riqueza bajo su copa que las quiroptero-ornitócoras. Acciones de manejo en potreros que controlen la densidad de Aa de acuerdo a su síndrome de dispersión, aumentarán la conectividad ecológica del paisaje.

En el capítulo dos, se ordenaron las especies de árboles aislados documentadas por Guevara *et al.* (1998) en una localidad de Los Tuxtlas de acuerdo a su capacidad para incrementar la conectividad ecológica de los potreros, en términos de los siguientes criterios: (1) los resultados obtenidos en el capítulo uno, (2) el conocimiento previamente existente acerca de los atributos que influyen en la atracción a frugívoros por árboles aislados y (3) en la presencia de características que influyen en su uso comercial y posible valor económico. Como resultado se generaron dos ordenamientos de las especies de acuerdo dos escenarios hipotéticos con densidad de árboles contrastantes, según los resultados del capítulo uno.

En el tercer capítulo se investigó la percepción que los dueños de potreros tienen acerca de la influencia de los árboles aislados en la actividad ganadera y se identificaron las especies con los que los pobladores incrementarían la densidad de árboles dentro de sus potreros. Los resultados de esta sección indican que una buena proporción de los ejidatarios encuestados perciben un beneficio por la presencia de árboles aislados sobre la actividad ganadera.

Finalmente, se proponen lineamientos para la construcción de un plan de manejo de los árboles aislados en potreros utilizados para ganadería con base en la concordancia de los criterios sociales de elección de árboles aislados y de los atributos ecológicos que los hacen importantes conectores ecológicos del paisaje. Adicionalmente se exponen los vacíos de conocimiento que son necesarios resolver para la construcción de un plan de manejo de árboles aislados en los potreros y se presentan recientes enfoques metodológicos que podrán consolidar una propuesta futura.

## ABSTRACT

Mexican rain forest areas are actually covered with livestock pastures. Conservation of the populations that inhabit forests remnants depends on the development of connectivity strategies. In pastures, isolated trees function as cores that facilitate fauna translation between remnants, because when frugivorous visit isolated trees they reduce displacement distance through the matrix. This research was developed in pasture areas in La Sierra de Los Tuxtlas (Veracruz). There we selected a species group of isolated trees that were reported previously as present in the study area as potential species for pasture restoration strategies because of their ecological and economic importance.

Chapter one reports the effect of the species density and characteristics over seedlings' richness above isolated trees canopy. Through generalized lineal models it was possible to predict the presence of highest seedlings richness of wooden plants with zoochorous syndrome of dispersion above the canopies of the isolated trees. When species natural environment registered the same density that isolated trees, species with anemochorous syndrome registered less richness above their canopy than zoochorous species. This study suggests that management strategies in pastures should include trees density management according to species dispersion syndrome, to increase landscape connectivity.

Chapter two reports the priority of potential of the isolated trees species identified by Guevara *et al.* (1998) according to its capacity of increase remnants connectivity in pastures, following these criteria: (1) chapter one results, (2) existing knowledge about characteristics that determine frugivorous attraction to isolated trees, and (3) characteristics for its commercial use and economic value. As result we present two lists of priority according to two different hypothetical settings with contrasting density of trees.

Chapter three shows the results of the pasture owners' perception about the effect of isolated trees in livestock activities. There were identified species of interest for these owners and their willingness to increase isolated trees density in pastures. Results show that pasture owners recognize benefits provided by the isolated trees presence in pastures for livestock activities.

As conclusion, this study suggests guidelines for the development of a management plan for isolated trees in livestock pastures, based on the potential of identified species that can contribute to improve connectivity of remnants and also have social importance. Additionally, the study identifies needs of knowledge required to complete the management plan proposed, and identifies the need of the development of a new methodological focus for this kind of research.

## INTRODUCCIÓN

La fragmentación de los ecosistemas resume el cambio de los paisajes tropicales en las últimas décadas. Un escenario fragmentado en el trópico húmedo, puede describirse como un mosaico que contiene remanentes de vegetación de diferentes tamaños y etapas sucesionales, campos dedicados a la ganadería y a la agricultura y, árboles aislados o agrupados como cercas vivas, corredores riparios y barreras rompeviento (Guevara *et al.* 2004a, Harvey *et al.* 2004). En estos paisajes predominan remanentes de vegetación de pequeño tamaño, que se ubican en terrenos poco inclinados (Guevara *et al.* 2004b, Mendoza *et al.* 2005). Los escasos remanentes de vegetación con mayor área se encuentran en lugares con pendientes pronunciadas y/o con escasas vías de acceso que han limitado su deforestación (Dirzo y García 1992, Guevara *et al.* 2004a).

La fragmentación, producida por la expansión de campos ganaderos y agrícolas, genera una serie de modificaciones ambientales y biológicas que alteran fuertemente los procesos y funciones de los ecosistemas (Andren 1994, Fahrig 1997, Taberalli *et al.* 1999, Wiegand *et al.* 2005). Biológicamente la fragmentación causa la pérdida de especies por la reducción y aislamiento de sus hábitats (Turner 1996). Estos factores generan la reducción de las tasas de intercambio de individuos entre poblaciones, el efecto de borde, modificación en la estructura de la comunidad y la colonización de especies introducidas (Saunders *et al.* 1991, Fahrig 2003).

Un concepto que ha permitido estimar la fragmentación del paisaje es la conectividad ecológica, que es definida como el grado en que la estructura del paisaje facilita o impide los movimientos de organismos entre los parches de recursos, la cual puede ser analizada desde una perspectiva funcional o estructural (Baguette y Van Dyck 2007).

La conectividad funcional es determinada a partir del comportamiento de dispersión de los organismos y de cómo éste es influido por la distribución de los elementos que componen el paisaje (Goodwin y Fahrig 1999). En un escenario fragmentado las características de las especies determinan el grado en que la fragmentación afecta su dinámica poblacional. Por ejemplo, se han registrado una mayor vulnerabilidad diferencial de gremios de aves al aislamiento de sus recursos dentro de los remanentes (Turner 1996). En este mismo sentido se ha encontrado que los organismos grandes, con distribución esparcida o agrupada, muy especializados e intolerantes a las condiciones ambientales del borde o matriz, tienen una mayor probabilidad de extinción (Goodwin y Fahrig 1999).

Por otra parte, la conectividad estructural, depende de la configuración espacial de los elementos del paisaje dentro de la matriz ambiental (Goodwin y Fahrig 1999). En el trópico húmedo, la conectividad estructural se incrementa por los elementos arbóreos que se encuentran esparcidos en los campos ganaderos y agrícolas. Laborde *et al.* (2008) ejemplificaron este fenómeno a partir de la estimación del porcentaje del área abarcada por tres agrupaciones de distintos tipos de coberturas arbóreas en un área fragmentada de México. Sus resultados demuestran que cuando se consideran los remanentes de vegetación, 43% del área del estudio contiene remanentes conectados por menos de 100 m de distancia entre sí; este porcentaje incrementa a 61% cuando se

considera la cobertura de los corredores riparios y es de 94% cuando se incluye la cobertura de los árboles aislados que se encuentran en los potreros.

La función ecológica de los árboles dispersos en los campos productivos radica en que éstos son visitados por una importante cantidad de aves y murciélagos (Guevara *et al.* 1998, Medellín y Gaona 1999, Estrada *et al.* 2000, Harvey *et al.* 2006). Los árboles ofrecen alimento, protección contra la depredación y en el caso de algunas especies de aves, lugares para sus nidos (Guevara y Laborde 1993). En este sentido, la densidad y riqueza de árboles en campos agrícolas, ha sido asociada positivamente con la riqueza de frugívoros voladores (Montagnini 2001, Harvey *et al.* 2006).

Las semillas depositadas por la fauna que visita a los árboles dispersos en campos agrícolas, influye positivamente sobre la capacidad de regeneración natural de los ecosistemas. Se ha reportado que el 94.5% de las semillas depositadas bajo de la copa de árboles aislados en potreros son dispersadas por aves y que estas semillas representan en igual proporción a especies que caracterizan comunidades vegetales sucesionales diferentes (Carriere *et al.* 2002). En otros estudios se han reportado resultados similares (Guevara y Laborde 1993, Galindo-González *et al.* 2000, Slocum y Horvitz 2000). Los árboles aislados influyen positivamente sobre la dispersión de las especies de los fragmentos; sin su presencia la distancia de dispersión de los frutos transportados por animales dentro de los potreros no rebasa a los 20 m (Cardoso da Silva *et al.* 1996, Holl 1999, Martínez-Garza y González-Montagut 2002).

La sombra de los árboles aislados favorecen la germinación de las semillas depositadas por los frugívoros que los visitan y su posterior supervivencia, porque modifican los valores de temperatura, humedad, luz y viento que limitan el establecimiento de estas especies en los potreros y, adicionalmente inciden positivamente en las características físico-químicas del suelo (Belsky *et al.* 1989, Rhoades *et al.* 1998). Los cambios microambientales provocados por la sombra de la copa de los árboles aislados disminuyen la cobertura de los pastos por su baja resistencia a las nuevas condiciones ambientales (Somarriba 1988, Meli 2004). Adicionalmente durante el establecimiento entre las diferentes especies se seleccionan las semillas de mayor tamaño (Laborde *et al.* 2008), rasgo asociado a especies de etapas sucesionales avanzadas (Ibarra-Manríquez y Oyama 1992).

Las funciones ecológicas de los árboles aislados en los potreros y la aceptación de su presencia en los sistemas actuales de producción ganadera, permiten que su manejo se integre a los nuevos enfoques de la restauración ecológica, especialmente en torno a la restauración de los procesos ecológicos y de especies que son valoradas por la sociedad. Para entender la implicación de estos nuevos enfoques, es necesario referir las bases conceptuales que dieron origen a la restauración ecológica, éstas son discutidas a continuación.

Por medio de la restauración ecológica se "asiste al restablecimiento de ecosistemas que han sido degradados, dañados o destruidos"<sup>1</sup>. Inicialmente, la restauración se fundamentó en la teoría de la sucesión

---

<sup>1</sup> SER 2002. The SER primer on ecological restoration. Disponible en [www.ser.org](http://www.ser.org). Página 2.

vegetal desarrollada por Clements (1936), quien consideró a la sucesión vegetal como un proceso unidireccional y determinístico, que concluía con una comunidad en estado de equilibrio denominada comunidad clímax. Posteriormente Margalef (1963) y Odum (Odum, 1969) desarrollaron la idea de Clements argumentando que los ecosistemas se desarrollaban en una serie de etapas que tendían hacia su auto-organización. En este contexto, se consideró que las comunidades y ecosistemas mejor conservados eran los estados clímax o los más auto-organizados y en consecuencia, los proyectos de restauración fijaron a éstas comunidades como los sistemas de referencia a ser reconstruidos.

Sin embargo, la síntesis actuales han determinado la existencia de comunidades alternativas, generadas porque los factores bióticos y abióticos sobrepasan diferentes umbrales ecológicos. En consecuencia, las comunidades anteriormente consideradas clímax, actualmente son entendidas como una de las posibles comunidades alternativas (Suding *et al.* 2004). Adicionalmente nuevas investigaciones, documentan que las trayectorias sucesionales son impredecibles (Zedler 1996, Zedler y Callaway 1999) y que en algunos casos, la pérdida de especies claves o la adición de especies invasoras impiden restaurar comunidades biológicas existentes anteriormente (Choi 2004).

En este sentido Choi *et al.* (2008) plantean que los objetivos de la restauración han de desarrollarse teniendo en cuenta sistemas de referencia funcionales en el escenario actual de continuo uso e influencia de las actividades humanas sobre los ecosistemas. La restauración de la función ecológica más que de la composición es un punto central a ser desarrollado porque un ecosistema funcional garantiza el sostenimiento de su dinámica (Jentsch 2007).

Hasta el momento, la restauración de las funciones de las comunidades terrestres, ha sido un tema abordado pobremente. La mayoría de las investigaciones (70%) se enfocan en la restauración de la composición biológica (de la riqueza o de una especie en particular), mientras que pocos se centran en la restauración de la estructura (10%) o en la función de los ecosistemas (15%) (Weiher 2007). Sin embargo, restaurar la función de los ecosistemas genera ventajas metodológicas. Los resultados de los estudios de las variables asociadas a la función de las comunidades pueden convertirse en criterios que permitan la selección del sistema de referencia con base a los mayores o mejores valores o pueden servir como parámetros para el monitoreo de los proyectos de restauración a largo plazo (Brinson y Rheinhardt 1996).

La conectividad biológica entre remanentes es una de las funciones ecológicas que pueden mantenerse e incrementarse en potreros dedicados a la ganadería, el enriquecimiento de los potreros con mayores densidades y riqueza de árboles aislados, aumentará el número de visitas de frugívoros voladores a los potreros, lo que a su vez influye positivamente sobre la depositación de semillas de especies que difícilmente serían dispersadas dentro de los potreros sin árboles.

Como complemento a su función ecológica, los árboles aislados aportan al sistema ganadero sombra para el ganado y la producción de follaje o frutos para su consumo (Harvey y Haber 1999, Barrera-Láez 2003). Además pueden ser importantes como fuente de madera o leña para la venta en los mercados locales (Barrera-

Láez 2003). Estos usos generan oportunidades para aumentar las ganancias económicas de los dueños de los potreros y en este sentido, incrementar el valor que la sociedad adjudica a estos elementos del paisaje. Esto es de especial importancia en el contexto actual en que la aceptación de los proyectos de restauración por la sociedad se ve disminuida éstos suelen disminuir las ganancias económicas de los pobladores locales al limitar el acceso a los recursos (Temperton 2007).

Aunque existen suficientes evidencias acerca del importante papel conectivo de los árboles aislados en paisajes fragmentados como consecuencia de su uso por frugívoros (Laborde 1996, Otero-Arnaiz *et al.* 1999, Zahawi y Augspurger 1999, Slocum y Horvitz 2000, Slocum 2001, Laborde *et al.* 2008). Se ha propuesto que entre los atributos importantes se encuentran el síndrome de dispersión, el tamaño de la diáspora, la duración y la época de producción de frutos, la altura de las especies y, el volumen y la cobertura de la copa (Cardoso da Silva *et al.* 1996, Laborde 1996, Duncan y Chapman 1999, Slocum y Horvitz 2000). Otros autores han mencionado que la importancia de estos atributos puede ser función de la estructura del paisaje en el que se encuentran insertos (Laborde 1996, Harvey 2000, Slocum y Horvitz 2000, Carriere *et al.* 2002), hasta el momento esta relación no ha sido estudiada. Sin embargo hasta el momento no se han encontrado evidencias directas de si todas las especies que se encuentran como árboles aislados tienen el mismo potencial de atraer frugívoros o si la atracción es mayor para algunas especies y en este sentido, esta mayor atracción pueda ser explicada en función de algunos atributos que caracterizan a tales especies.

En el capítulo uno del presente estudio investigamos si la riqueza de plantas bajo la copa de árboles aislados se encuentra determinada por (1) la especie de árbol aislado, (2) algunos de los atributos de las especies (i.e. síndrome de dispersión, cobertura, altura, entre otros) y (3) la densidad de árboles aislados o vecinos agrupados alrededor de los individuos y (4) la interacción entre los dos anteriores. Los factores que influyeron en mayor medida el establecimiento de plantas bajo las copas de árboles aislados fueron la especie de árbol asociado al síndrome de dispersión, la densidad de árboles próximos y las prácticas de uso del potrero. Específicamente, las especies de árboles aislados que ofrecen frutos a los frugívoros voladores durante una temporada de 4 meses o más, se asocian a una mayor riqueza de plantas leñosas y con síndrome de dispersión quiroptero-ornitocoras. Adicionalmente, en términos de las características del paisaje, las distancias menores a árboles aislados o agrupados vecinos incrementan la riqueza de especies leñosas o con síndrome de dispersión quiroptero-ornitócora bajo la copa de las especies estudiadas.

En el capítulo dos, se ordenaron las especies de árboles aislados documentadas por Guevara *et al.* (1998) en una localidad de Los Tuxtlas de acuerdo a su capacidad para incrementar la conectividad ecológica de los potreros, en términos de los siguientes criterios: (1) los resultados obtenidos en el capítulo uno, (2) el conocimiento previamente existente acerca de los atributos que influyen en la atracción a frugívoros por árboles aislados y (3) en la presencia de características que influyen en su uso comercial y posible valor económico. Como resultado se generaron dos ordenamientos de las especies de acuerdo dos escenarios hipotéticos con densidad de árboles contrastantes, según los resultados del capítulo uno. En el escenario con una mayor

densidad de árboles el atributo de mayor importancia fue la altura de las especies y en el de menor densidad fue el síndrome de dispersión de las mismas.

Para documentar los criterios sociales que influyen positivamente sobre la valoración de los árboles aislados por los pobladores locales, en el tercer capítulo se investigó la percepción que los dueños de potreros tienen acerca de la influencia de los árboles aislados en la actividad ganadera y se identificaron las especies con los que los pobladores incrementarían la densidad de árboles dentro de sus potreros. Los resultados de esta sección indican que una buena proporción de los ejidatarios encuestados perciben un beneficio por la presencia de árboles aislados sobre la actividad ganadera. No obstante, los criterios de selección de las especies que probablemente sembrarían son los asociados con una ganancia económica directa, dentro de éstos la producción de madera para la venta es el más importante. Adicionalmente una revisión de la legislación existente para el aprovechamiento de los árboles en la Reserva de Biosfera de Los Tuxtlas y en su área de influencia evidencia que los trámites exigidos pueden ser unos de los mayores limitantes para que los ejidatarios no enriquezcan sus potreros con árboles aislados.

Finalmente en el capítulo de síntesis, se proponen lineamientos para la construcción de un plan de manejo de los árboles aislados en potreros utilizados para ganadería con base en la concordancia de los criterios sociales de elección de árboles aislados y de los atributos ecológicos que los hacen importantes conectores ecológicos del paisaje. En este sentido los ordenamientos de las especies, realizados en el capítulo dos, sirven de base para estructurar dos posibles escenarios de manejo. El primero de éstos tiene una mayor densidad de árboles aislados con una mayor riqueza de especies maderables caracterizadas por tener síndrome de dispersión anemócoro. El segundo tiene una menor densidad de árboles aislados con mayor representación de especies con síndrome dispersión quiroptero-ornitócoro. Estos escenarios pueden ser el punto de partida para incrementar la conectividad ecológica del paisaje. Adicionalmente se exponen los vacíos de conocimiento que son necesarios resolver para la construcción de un plan de manejo de árboles aislados en los potreros y se presentan recientes enfoques metodológicos que podrán consolidar una propuesta futura.

## OBJETIVOS

### General

Generar lineamientos para restaurar la conectividad ecológica del paisaje y mantener la capacidad de regeneración de la selva utilizando árboles aislados en potreros.

### Particular

Identificar los atributos asociados a la especie de árbol aislado y a su posición en el paisaje, que favorecen la acumulación de semillas y especies bajo los árboles aislados.

Caracterizar los atributos que atraen a los frugívoros voladores a un grupo de especies de árboles aislados.

Identificar las percepciones sociales en torno a los árboles aislados y los criterios actuales de selección de especies por los ejidatarios.

Analizar la información de los anteriores puntos para formular posibles distribuciones y agrupaciones de especies que en conjunto incrementen la conectividad de los potreros y sean valoradas socialmente.

## LA SIERRA DE LOS TUXTLAS

La sierra de los Tuxtlas se localiza en la planicie costera del Golfo de México, se encuentra ubicada entre los 18°05'-18°43' latitud norte y los 94°35'-95°25' longitud occidental, entre el nivel del mar y los 1.700 msnm. Tiene un área total de 3.299 km<sup>2</sup> (Geissert 2004). Los factores que influyen en mayor proporción en el clima de la Sierra son la configuración del terreno, la altitud y la exposición con respecto a los vientos húmedos provenientes del Golfo de México que, en conjunto, determinan gradientes de humedad y de temperatura a lo largo de la región. Según la clasificación de Köppen, en la zona se encuentran representados el tipo climático cálido, el semicálido y el templado, siendo el primero el mejor representado (Soto 2004).

La sierra de Los Tuxtlas se originó a finales del Terciario por actividad volcánica. Está conformada por lomeríos y cráteres pequeños. Su sustrato está principalmente constituido por rocas ígneas, principalmente basalto y andesitas, mezclado con cenizas volcánicas depositadas por los volcanes San Martín Tuxtla, Santa Marta y San Martín Pajapan (Campos 2004). Los diferentes eventos de depositación de material y su depositación sobre sustratos originados por las transgresiones marinas generan un mosaico de diferentes materiales con variación en la antigüedad y en la topografía. Éstas últimas, más las variaciones climáticas han determinado que en la región se registren 18 tipos de suelos (Campos 2004).

Según la clasificación de Miranda y Hernández (1963) Sousa (1968) determinó la vegetación potencial de la Sierra de acuerdo a sus variaciones climáticas, topográficas y edáficas, encontrando nueve tipos de vegetación: selva alta perennifolia, manglar y vegetación de esteros, selva baja perennifolia, selva mediana subcaducifolia, sabana, bosque caducifolio, encinar, pinar y vegetación costera. Para la región se han descrito 3 356 especies de plantas vasculares (Castillo-Campos y Laborde 2004).

Florísticamente, el área mejor estudiada de la sierra es el terreno de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBITROLOTU), dependencia del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, que se encuentra ubicada en la vertiente occidental del volcán San Martín Tuxtla. En ella se han colectado 943 especies de plantas vasculares pertenecientes a 137 familias, las más importantes son Orchidaceae, Polypodiaceae, Asteraceae, Leguminosae y Rubiaceae (Ibarra-Manríquez, 1985). Fisionómicamente, la selva de la EBITROLOTU tiene un mayor porcentaje de árboles y arbustos (68% y 18%, respectivamente). No es clara la estratificación de comunidad, aunque se observan un estrato entre los 7-8 m, dominado por rubiáceas y palmas, y otro mayor a 25 m, dominado por especies de las familias Lauraceae, Leguminosae y Moraceae (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997).

En la comunidad vegetal de la EBITROLOTU, se presentan flores durante todo el año. De acuerdo a la duración y época reproductiva, los árboles de la región pueden pertenecer a tres grupos: los de ciclo anual, los de ciclo supraanual y los que presentan baja frecuencia de individuos en estado reproductivo a lo largo de todo el año. En términos generales, la floración ocurre en la época seca, mientras que la fructificación y la caída de semillas se presenta durante el inicio de la época de lluvias y durante la época de nortes (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997). El síndrome de dispersión para 364 especies de lianas y árboles, determinó que 71.7% de las especies

tienen síndrome de dispersión zoócoro, 18.7% balócoro y 9.6% anemócoro. (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997). Carabias-Lilo (1985) reportó un porcentaje similar de especies de plantas con síndrome de dispersión zoócoro.

La sierra de Los Tuxtlas es un escenario ideal para estudiar el papel de los árboles aislados en el proceso conectivo de los paisajes fragmentados, debido al rico acervo de conocimiento biológico recopilado por investigaciones en sus selvas y, la persistencia de una alta densidad y riqueza de árboles aislados en sus potreros (Guevara *et al.* 1998). Otro razón que la hace un interesante lugar de estudio y de formulación de estrategias de manejo a partir de las investigaciones, es que a pesar de que se han implementado programas para la conservación en localidades de la región de Los Tuxtlas desde 1937, esta sierra es una de las áreas con mayor tasa de deforestación del trópico húmedo mexicano (Guevara *et al.* 2004b).

En Los Tuxtlas, la cobertura de vegetación existente en 1993 correspondía al 52% de la registrada en 1972. La deforestación causó una severa modificación del paisaje en términos de un aumento en la proporción de potreros y la creación de pequeños y aislados fragmentos de selva. En 1998 se inició una nueva estrategia para conservar, restaurar y manejar sustentablemente la región, cuando se decretó la Reserva de Biosfera. Ésta se encuentra integrada por tres zonas núcleo: el Volcán San Martín Pajapan, el Volcán Santa Marta y el Volcán San Martín Tuxtla con 1 883, 18 031 y 9 805 ha., respectivamente, y una zona de amortiguamiento de 125 403 ha (Laborde 2004)

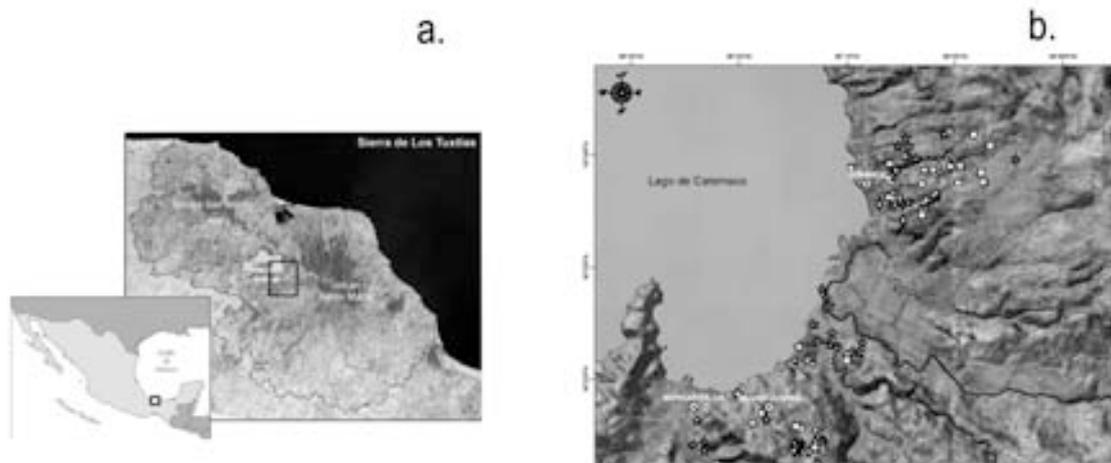
### **Sitio de estudio**

Este estudio se realizó en las estribaciones occidentales del volcán Santa Marta, en los Ejidos de Tebanca, Las Margaritas, Benito Juárez y en propiedades privadas adyacentes al sureste del Lago de Catemaco, entre los 230 y 660 msnm (Figura 1). A excepción de Las Margaritas, los terrenos son parte del área de amortiguamiento de la Reserva de Biosfera de Los Tuxtlas. El área se caracteriza por la presencia de andosoles molicos (Campos 2004) y un clima cálido húmedo con porcentaje de precipitación invernal del 5-10% con respecto al total anual (Soto 2004).

Gran parte del área de estudio está cubierta por potreros dedicados a la ganadería, dentro de éstos destaca la presencia de árboles aislados, corredores riparios, pequeñas agrupaciones de árboles y cercas vivas. Las especies dominantes en estas últimas son *Bursera simaruba* y *Gliricidia sepium*, y en algunos casos se encuentran individuos de especies sucesionales tempranas como *Stemmadenia donnell-smithii*.

Los potreros más representativos en el área son los dominados por pastos introducidos como *Cynodon plectostachyus* y *Brachiaria aff. reptans* y, los nativos inducidos por prácticas agropecuarias como *Paspalum conjugatum* y *Axonopus compressus*. Los potreros de pastos nativos son llamados localmente "gramas" que son generadas por prácticas de manejo en parcelas donde el maíz ha sido cosechado. En éstas, los campesinos introducen vacas que promueven el crecimiento de los pastos como consecuencia de su pisoteo y forrajeo (Barrera-Láez 2003).

Los potreros son utilizados para la mantener bovinos que producen carne y de leche. (Guevara *et al.* 1997). Adicionalmente, el establecimiento y crecimiento de especies sucesionales y ruderales que compiten con las especies de pasto se controla por el corte con machete.



**Figura 1.** a. Localización geográfica de la Sierra de Los Tuxtlas en el Golfo de México, en el recuadro central se marca el sitio de estudio al sureste del Lago Catemaco b. Sitio de estudio a mayor escala, los puntos señalan la ubicación de los potreros estudiados. Los puntos agrupados al norte de la imagen corresponden a los potreros del Ejido Tebanca, los restantes presentan los potreros muestreados en los Ejidos de Las Margaritas (puntos del extremo suroccidental) y Benito Juárez (puntos del extremo suroriental). Los puntos del centro señalan los potreros de propiedad privada.

# INFLUENCIA DE LAS ESPECIES DE ÁRBOLES AISLADOS Y DE SU ENTORNO SOBRE LA CONECTIVIDAD DEL PAISAJE

## INTRODUCCIÓN

Actualmente, uno de los mayores retos para la conservación de la biodiversidad es que los fragmentos de ecosistemas naturales se encuentran aislados y rodeados por extensas áreas dedicadas a actividades productivas, denominadas matrices (Wiens *et al.* 1993). En éstas, la biodiversidad anteriormente existente ha sido remplazada por especies introducidas para la producción ganadera, causando una marcada reducción de la heterogeneidad estructural; que se define por la presencia de gradientes ambientales y de tipos de cobertura vegetal (Tscharntke *et al.* 2005). De esta manera, en los campos ganaderos el riesgo de depredación de las especies aumenta significativamente, limitando el movimiento de organismos entre los remanentes y disminuyendo la conectividad ecológica del paisaje (Slocum y Horvitz 2000).

La conectividad ecológica del paisaje ha sido estudiada por medio de dos enfoques complementarios. El primero se centra en la conectividad estructural del paisaje, que es el grado de conexión de coberturas de vegetación natural, este enfoque se valora en función de una percepción humana del paisaje (Fischer y Lindenmayer 2007). Con la conectividad funcional, el segundo de los enfoques, se estudia el movimiento de una especie o grupo de especies con rasgos en común entre los elementos del paisaje (Baguette y Van Dyck 2007). Un alto grado de conectividad estructural no necesariamente implica que el paisaje esté conectado funcionalmente para una especie, debido a que no todos los remanentes son hábitats aprovechables para todas las especies, o porque el desplazamiento hacia algunos hábitats significa riesgos más altos de depredación que hacia otros (Tischendorf y Fahrig 2000).

Tischendorf y Fahrig (2000) aclaran que la conectividad funcional debe ser valorada a partir del movimiento de los organismos que son el objeto de estudio. Sin embargo, debido a la complejidad que involucra el estudio de los movimientos de dispersión de las especies, el grado de conectividad funcional puede ser estimada por el estudio de variables que se relacionan con ésta. De esta manera, aunque con un alcance limitado por algunos grupos, la conectividad estructural parece ser un buen estimador de la conectividad funcional para aves (Guevara y Laborde 1993, Graham y Blake 2001, Harvey *et al.* 2004) y para mamíferos (Schumaker 1996, Pardini 2004).

Un enfoque para estimar la conectividad funcional en paisajes fragmentados es el estudio de la lluvia de semillas o de las plántulas establecidas bajo la copa de los árboles que se encuentran en potreros. (Guevara *et al.* 1986, 1992, Guevara y Laborde 1993, Otero-Arnaiz *et al.* 1999, Ortiz-Pulido *et al.* 2000, Slocum y Horvitz 2000, Slocum 2001, Carriere *et al.* 2002a, Carriere *et al.* 2002b, Guevara *et al.* 2004, Harvey *et al.* 2004). Durante su movimiento los frugívoros consumen semillas de otros árboles ubicados dentro de los potreros o en los remanentes de vegetación y entonces, los depositan bajo la copa de los árboles en los que perchan, de ésta manera la riqueza de semillas o de plántulas bajo la copa de árboles aislados se asocia con una mayor atracción

a frugívoros que consumen y dispersan una mayor riqueza de especies de árboles conectando el paisaje fragmentado (Galindo-Gonzalez *et al.*, 2000, Guevara y Laborde 1993, Laborde *et al.* 2008).

Bajo la copa de los árboles aislados, la composición de las especies de la lluvia de semillas cambia cuando se compara con la de las plántulas establecidas. En la Sierra de Los Tuxtlas, localidad en donde se realizó este trabajo, 28% de las semillas depositadas bajo la copa de árboles del género *Ficus* son especies típicas de comunidades primarias (Guevara y Laborde 1993), alcanzando un establecimiento exitoso con 50% de representatividad en el total de plántulas (Guevara *et al.* 2004). La principal característica por la que se selecciona las semillas establecidas bajo la copa de los árboles aislados es su tamaño (Slocum y Horvitz 2000, Laborde *et al.* 2008). Las semillas grandes (>7 mm) tienen mayor contenido de reservas, lo que les otorga ventajas competitivas sobre las especies de hierbas ruderales y de pastos (Laborde *et al.* 2008). Adicionalmente, las semillas tienen menores tasas de depredación y mayores probabilidades de establecimiento bajo la copa de los árboles aislados cuando son digeridas para ser dispersadas (Jurado *et al.* 2006).

En los anteriores párrafos se han expuesto evidencias que determinan la importancia de los árboles en potreros como elementos que permiten el flujo de organismos. De esta manera, la siguiente pregunta de investigación a realizar es si las especies de árboles difieren en su capacidad de atracción de fauna frugívora. Son pocos los estudios que han abordado esta pregunta directamente a partir del estudio de lluvia de semillas y de las plántulas establecidas bajo la copa de árboles de géneros con densidades de copa y síndromes de dispersión contrastantes (Slocum y Horvitz 2000, Slocum 2001). Estos autores encontraron que la altura del individuo y la producción de frutos consumibles por la fauna aumentan la lluvia de semillas, mientras que aquellos con copas densas funcionan como núcleos de regeneración cuando se estudia la riqueza de especies establecida.

Por su parte, la lluvia de semillas se relaciona positivamente con la altura del árbol (Duncan y Chapman 1999, Slocum 2001) y la cobertura de la copa con las plantas establecidas bajo ésta (Toh *et al.* 1999), mientras que el efecto de otros atributos sobre la capacidad de concentrar semillas o facilitar el establecimiento de especies bajo la copa de árboles aislados es poco consistente. En el estudio de Slocum y Horvitz (2000) el síndrome de dispersión de la especie de árbol aislado influye en la concentración de semillas o el establecimiento de plántulas bajo la copa, mientras que en otros estudios no encuentran diferencias significativas entre especies con síndromes de dispersión zoócoros y anemócoros para las variables de respuesta (Otero-Arnaiz *et al.* 1999, Carriere *et al.* 2002a, Carriere *et al.* 2002b).

La inconsistencia en los resultados que relacionan el síndrome de dispersión con la riqueza de semillas o plantas establecidas bajo la copa de árboles aislados, puede deberse a que los anteriores estudios se hayan desarrollado en escenarios conectivos con diferentes características, especialmente en términos de la densidad de árboles vecinos, variable que no fue caracterizada dentro de estas investigaciones. Es poco lo que se conoce acerca del efecto de la densidad arbórea adyacente y de cómo influye en la importancia relativa de los atributos asociados a las especies en su atracción a frugívoros. A este respecto, la densidad e identidad de árboles dentro

de un perímetro de 75 m en torno a individuos aislados del género *Ficus* se relacionó positiva y significativamente con la densidad de especies de la lluvia de semillas concentradas bajo sus copas (Laborde *et al.* 2008).

Otro de los factores que ha impedido hacer generalizaciones acerca de la importancia de los atributos de las especies asociados a la atracción de frugívoros por especies arbóreas en potreros, es que las metodologías utilizadas involucraron a una o dos especies de árboles aislados, compararon especies que no se diferencian drásticamente (Guevara *et al.* 1992; Guevara y Laborde 1993) o muestrearon pocos individuos de la misma especie, lo que ha impedido encontrar un patrón consistente (Carriere *et al.* 2002a, 2002b).

Este capítulo tiene como objetivo determinar la importancia que tiene la especie de árbol aislado y la densidad de árboles en el entorno próximo de los individuos estudiados sobre la riqueza de plantas que crecen bajo sus copas; esta última variable estima la capacidad de atracción a frugívoros de cada especie y en consecuencia, su aporte a la conectividad del paisaje. Para esto se compara la riqueza de las plantas establecidas bajo individuos de seis especies de árboles aislados con características de arquitectura y síndrome de dispersión contrastantes en potreros de la región de Los Tuxtlas.

## MÉTODOS

El trabajo de campo se realizó en los meses de julio y agosto del 2007. Se seleccionaron seis especies que se encuentran como árboles aislados en el sitio de estudio. Los criterios seguidos para seleccionarlas fueron sus altas densidades en los potreros y que presentaran características o valores contrastantes en su altura, el tamaño del fruto, la duración de la época de fructificación, la densidad de la copa (densa o abierta), la forma de la misma (más amplia que alta o más alta que amplia) y el tipo de síndrome de dispersión (quiroptero-ornitócoro o anemócoro). En la Tabla 1.1 se caracterizan las variables anteriores para cada una de las especies. La duración de la época de producción de frutos se determinó por medio de la revisión de los herbarios MEXU y XAL. Para alcanzar un número de individuos cercano al de las otras especies se unieron dos especies del género *L. guatemalensis* y *L. robustus*, ambas especies presentan arquitectura de copa y altura similares, aunque difieren en las épocas de floración y producción de frutos.

**Tabla 1.1.** Atributos de las especies de árboles aislados estudiadas. **N:** Número de individuos estudiados. La densidad de la copa es señalada por el relleno de la figura que representa su forma desde una vista horizontal. Las especies con relleno negro son especies con copa densa y las demás son especies con copa abierta o poco densa. El tamaño de la diáspora corresponde a los dos mayores diámetros registrados en ejemplares de herbario (dm1 y dm2).

SÍNDROME DE DISPERSION	ESPECIE	N	ALTURA $\bar{X}$ , (err.est.)	FORMA Y DENSIDAD DE LA COPA	TAMAÑO DE LA DIASPORA (dm1*dm2)(mm)	ÉPOCA DE FRUCTIFICACIÓN (Número de meses)
Anemócoro	<i>Cordia megalantha</i>	29	22.0, (5.6)		6-12*3-7	Abril a Junio (2)
	<i>Dalbergia glomerata</i>	30	16.8 (6.5)		61-32*13-7	Mayo a Diciembre (7)
	<i>Lonchocarpus</i> spp.	30	18.6 (5.2)		122-58*39-13	<i>L.robustus</i> : Marzo a julio (5) <i>L.guatemalensis</i> : Mayo a sep (5)
	<i>Ficus yoponensis</i>	30	30.0 (9.6)		10-18*7-15	Enero a Diciembre (12)
Quiroptero-ornitocoro	<i>Cupania glabra</i>	30	15.7 (4.1)		6-7*6-7	Marzo a Abril (1)
	<i>Pimenta dioica</i>	30	11.9 (3.8)		6-7*5-7	Agosto a Diciembre (4)

### Riqueza bajo la sombra de árboles aislados y en potreros

Para estudiar la vegetación bajo la copa de los árboles aislados y en el potreros donde se encontraron, se modificó la metodología de Guevara *et al.* (2004), quienes muestrearon tres cuadros de 2\*2 metros. Inicialmente los cuadros se ubicaron bajo la copa de los árboles aislados, en el límite de la misma y desde el borde de la copa a 5 metros en dirección al potrero. Debido a que en los primeros muestreos del estudio no se registraron diferencias de composición y cobertura entre los dos primeros cuadros, se eliminó el muestreo en el cuadro intermedio con el fin de aumentar el número de árboles muestreados.

Para los muestreos se eligieron individuos arbóreos que estuvieron en terrenos poco inclinados. Sin embargo, para tener un tamaño de muestra cercano a 30 individuos por especie, se incluyeron árboles ubicados en potreros inclinados hacia el norte geográfico, el objetivo fue muestrear las laderas con menor estrés hídrico causado por mayor tiempo de irradiación solar diaria. En este caso los cuadros se realizaron sobre una línea de

nivel que partía desde de la base del tronco, el objetivo fue no muestrear las plantas establecidas a partir de semillas acumuladas en el ángulo formado entre el tronco y la pendiente del terreno.

A cada especie colectada se le asignó un número de morfoespecie y un valor cualitativo de cobertura según la metodología de Guevara *et al.* (1986). Esta metodología determina la abundancia de las especies con base en la estimación de su cobertura y su asignación a diferentes categorías (1: 0-25% de cobertura, 2: 26-49%, 3: 50-74% y 4: 75-100%). Todas las especies fueron colectadas para su determinación en el Herbario Nacional de México (MEXU) con la colaboración de especialistas y el uso de claves de identificación. Las familias se denominaron de acuerdo al sistema de clasificación de Cronquist (1981) y la validez de los nombres científicos se utilizó la información concerniente a la autoría y sinonimia de las especies en la base de datos del Missouri Botanical Garden ([www.tropicos.org](http://www.tropicos.org)).

Para cada una de las especies se determinó la forma de crecimiento, la etapa sucesional a la que pertenece y el tipo de síndrome de dispersión, éste último de acuerdo a la información contenida en el Apéndice 1. Las etapas sucesionales se establecieron a partir de la observación directa, la información contenida en las etiquetas de los ejemplares de herbario y con la colaboración de expertos en la flora de la región. La adjudicación de cada especie a un grupo sucesional se hizo de acuerdo a los siguientes criterios.

- *Ruderales*: Especies cuyas tasas reproductivas aumentan bajo condiciones de disturbios frecuentes, provocados principalmente por la acción humana. Aunque estas especies forman parte de otras comunidades sucesionales alcanzan altas tasas reproductivas en los potreros estudiados. Especies que ejemplifican esta categoría: *Pavonia schideana* Steud. (Malvaceae), *Pseudolephantopus spicatus* (B. Juss. ex Aubl.) C.F. Baker (Asteraceae).
- *Pioneras*: Especies que se establecen después de disturbios naturales como los que generan claros dentro de la selva o después de disturbios causados por la acción humana no recurrentes, como la creación de bordes de la selva. Especies que ejemplifican esta categoría: *Cecropia obtusifolia* Bertol. (Moraceae), *Stemmadenia donnell-smithii* (Rose) Woodson (Apocynaceae).
- *No pioneras*: Especies que se encuentra en el interior de la selva y que se asocian a comunidades que no han sido alteradas de manera evidente por el ser humano. Especies que ejemplifican esta categoría: *Syngonium podophyllum* Schott (Araceae) y *Brosimum alicastrum* Sw. (Moraceae).
- *Cultivadas*: Especies que no crecen naturalmente en la zona o son cultivadas o que se han naturalizado después de su introducción y actualmente se propagan por sí mismas.

Las variables de respuesta fueron la riqueza total y la riqueza para cada una de las categorías de dispersión de la diáspora, de tipo sucesional y de forma de crecimiento de las especies. Los valores registrados para cada una de estas variables de respuesta no presentan una distribución normal, las transformaciones realizadas fueron ( , , seno, arcoseno, ln, log x). Se utilizaron pruebas no paramétricas que son detalladas a continuación para cada uno de los análisis de datos.

### *Comparación entre los cuadros realizados bajo la copa de árboles aislados y en el potrero*

Las diferencias estadísticas entre los cuadros realizados bajo la copa de los árboles aislados y en el potrero para cada una de las variables de respuesta (i.e. riqueza total, ver anterior apartado), se determinaron por la prueba para muestras pareadas de los rangos con signos de Wilcoxon. Adicionalmente se realizó un análisis TWINSpan (PC-ORD, versión 5) con dos divisiones y valores límites para las pseudoespecies de números entre uno y cuatro; estos números correspondieron a la categoría de cobertura adjudicada a cada una de las especies en los cuadros realizados. El objetivo de este análisis fue clasificar y caracterizar los cuadros de copa y potrero en términos de las especies comunes y sus porcentajes de cobertura.

### *Comparación entre especies de árboles aislados*

Con el fin de controlar el efecto del régimen de manejo de los potreros en donde se muestrearon los árboles aislados, las comparaciones entre las especies se realizaron a partir del cálculo de la probabilidad de cada individuo de árbol aislado de concentrar la riqueza de una variable de respuesta dada la riqueza registrada para la misma variable en el cuadro del potrero. Esta probabilidad se calculó por medio de la siguiente fórmula:

$$P_{ij} = \frac{V_x}{V_x + V_y}$$

En donde  $P_{ij}$  es la probabilidad de que el individuo  $i$  de la especie  $j$  de concentrar la riqueza para una variable de respuesta,  $V_x$  es la riqueza de la variable de respuesta dada para el cuadro de copa del individuo  $i$  y  $V_y$  es la riqueza de la variable para el cuadro de potrero del individuo  $i$ . De esta manera  $0 < P_{ij} < 1$ .

Para cada una de las variables de respuesta se detectaron las diferencias entre las seis especies por medio de la prueba  $H$  de Kruskal-Wallis. En el caso de que una variable de respuesta presentara diferencia significativa en todo el conjunto de las especies, se realizaron comparaciones pareadas entre especies con el análisis de  $U$  de Mann-Whitman. Esta última prueba también se aplicó para encontrar diferencias significativas para las variables de respuesta entre el síndrome de dispersión de las especies de árboles aislados (anemócoro versus quiroptero-ornitócoro).

### *Arquitectura de árboles aislados*

Para cada uno de los individuos estudiados ( $n=179$ ) se estimó la altura total y la altura promedio de la copa. Esta última se calculó promediando la altura de la copa a un metro de su borde y sobre el eje del tronco. Esta variable está relacionada con la cantidad y calidad de perchas disponibles para fauna que las utiliza y con condiciones microambientales que favorecen el establecimiento de especies de etapas sucesionales avanzadas bajo la copa (Guevara *et al.* 1992). Para estimar la cobertura de la copa de cada uno de los individuos se utilizó la fórmula del área de la elipse ( $C = \pi * 0.25 * d1 * d2$ ), en donde  $C$  es la cobertura total de la copa,  $d1$  corresponde al diámetro mayor de la proyección horizontal de la copa y  $d2$  al diámetro perpendicular al anterior.

Adicionalmente, se encontraron correlaciones bivariadas por medio de la prueba Rho de Spearman entre las tres variables relacionadas con la arquitectura de árboles estudiados.

#### *Características del entorno de los individuos estudiados*

Se georreferenciaron 146 individuos de árboles aislados de los estudiados en los anteriores apartados debido a que condiciones meteorológicas desfavorables impidieron la toma de datos para el total de individuos. Adicionalmente se georreferenciaron y contaron los árboles vecinos presentes en un círculo formado con el individuo estudiado en el eje y un radio de 50 m (área total de cada círculo = 7 853m<sup>2</sup>); En esta misma área se estimó el porcentaje de la cobertura de agrupaciones de árboles (de ahora en adelante CAA), como corredores riparios y cercas vivas, y se georreferenció el punto más cercano de la agrupación de árboles al individuo estudiado. Se utilizó el programa ArcMap para determinar la distancia de cada uno de los individuos con sus árboles vecinos y con la agrupaciones de árboles. Estas distancias fueron promediadas para contar con un único valor por individuo estudiado.

Para cada uno de los potreros estudiados se registraron las características del potrero circundante, en términos del pasto dominante y la intensidad de manejo actual del potrero. La primera variable fue categorizada en (1) para la dominancia de pasto nativo y (2) para la dominancia de pasto introducido, mientras que intensidad de manejo se agrupó a partir de observaciones directas y de información proporcionada por personas de la región (Tabla 1.2).

**Tabla 1.2.** Descripción de las categorías de régimen de manejo de los potreros en los que se estudiaron los individuos de árboles aislados.

REGÍMEN DE MANEJO	DESCRIPCIÓN
Intenso	Más de dos cabezas de ganado por hectárea y control de plántulas por chapeo constante.
Moderado	Una cabeza de ganado por hectárea y chapeo al menos dos veces al año.
Leve	Sin ganado ni evidencia de chapeo reciente en la época de muestreo.

#### *Modelos lineales generalizados*

Para definir cuáles covariables de predicción (definidas más adelante) influyeron significativamente sobre la riqueza total y la riqueza de leñosas y quiroptero-ornitócoras se realizaron modelos lineales generalizados (MLG) con distribución de error binomial, función de enlace logit y dos niveles de interacciones (Cowles 2002). Los valores de las variables de respuesta en los cuadros de copa se tomaron como éxitos y en los cuadros externos como fracasos.

Los modelos se anidaron en un cofactor cuando la variable a ser explicada fue significativamente diferente para éste en los análisis estadísticos previos. Adicionalmente, cuando se encontró correlación entre alguna de las variables se realizaron modelos paralelos en donde se incluía a una u otra variable y se escogió la

que mejor se ajustó a los datos. Los cofactores fueron el síndrome de dispersión y la especie de árbol aislado, la categoría de régimen de manejo y la naturaleza del pasto dominante (nativo versus exótico); mientras que las covariables fueron la altura del individuo, la altura promedio y la cobertura de su copa, el número de árboles vecinos, el promedio de sus distancias a elementos conectivos (árboles aislados o agrupados vecinos) y el porcentaje de cobertura de árboles agrupados.

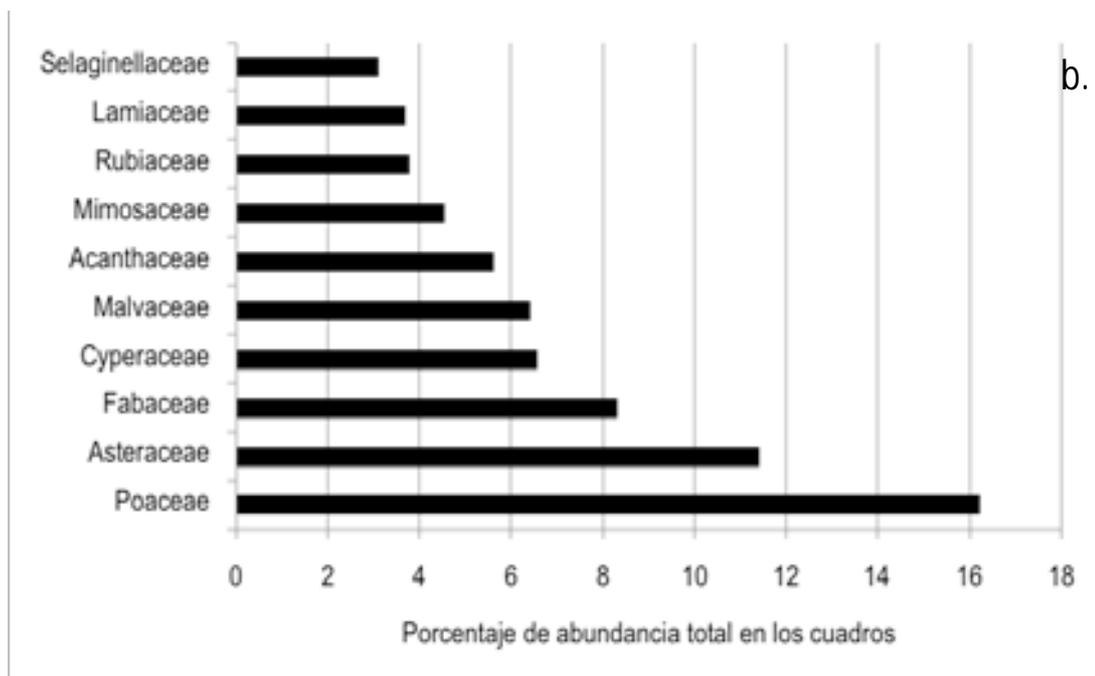
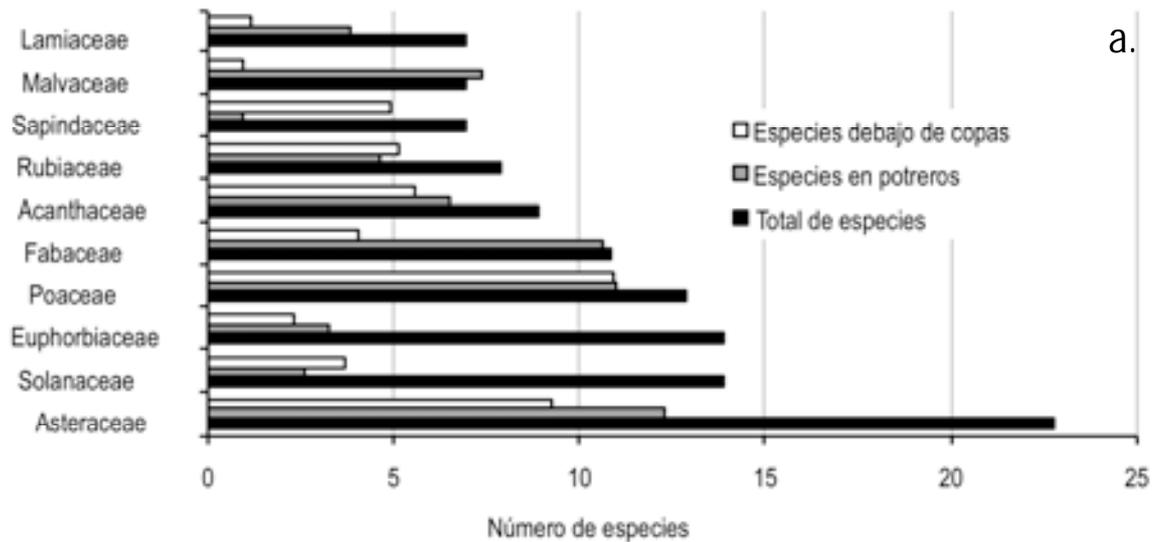
El ajuste de cada uno de los modelos se hizo encontrando el modelo con mayor AIC (Akaike Information Criterion) (Cowles 2002), a continuación éste se ajustó teniendo en cuenta la sobredispersión de los datos y por la comparación con ANOVAs entre este modelo y modelos que excluyeron cada una de las covariables o cofactores y sus posibles interacciones. Cuando el ANOVA arrojó resultados no significativos el cofactor o la covariable que se estaba probando fue excluida del modelo final. Los modelos se realizaron en el programa R Versión 2.6.2.

## RESULTADOS

### *Riqueza bajo la sombra de árboles aislados y en potreros*

En un total de 358 cuadros se registraron 260 especies (total de área muestreada 1 432m<sup>2</sup>). En el Apéndice 2 se presenta un listado con el tipo de síndrome de dispersión, la etapa sucesional, la forma de vida y la frecuencia de cada una de las especies en los cuadros de copa y potrero. Del total, 5.7% de las especies no fueron identificadas por no contar con suficiente material para ello, excluyéndose de todos los análisis, a excepción de los que contemplaron la riqueza total en los cuadros.

En la Figura 1.1a se presentan las diez familias con mayor número de especies. De éstas sólo las Sapindaceae, Solanaceae y Rubiaceae tuvieron mayor número de especies en los cuadros de potrero que en los realizados bajo las copas de los árboles aislados. Las familias más abundantes cuando se consideraron la totalidad de los cuadros se señalan en Figura 1.1b; a excepción de Selaginellaceae, Mimosaceae y Cyperaceae, las familias más abundantes se encuentran dentro de las más ricas.

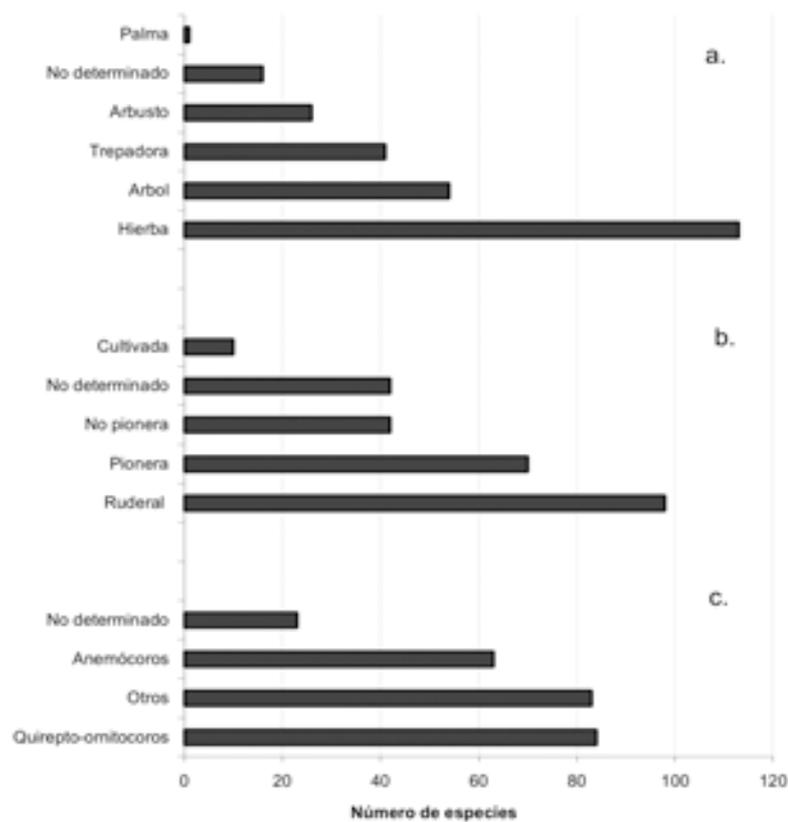


**Figura 1.1.** a. Familias con el mayor número de especies en los muestreos bajo la copa de los árboles aislados y en sus potreros adyacentes. b. Familias más frecuentes en la totalidad de los cuadros. Los porcentajes presentados expresan la abundancia de sus especies en todo el muestreo.

La categoría de hierba fue el tipo de crecimiento que más especies agrupó (Figura 1.2a). En esta categoría la especie más frecuente para ambos tipos de cuadros fue *Blechnum brownei* (62%). Entre los árboles y arbustos las especies más frecuentes fueron *Bursera simaruba* (44%) y *Acacia cornigera* (40%); estas especies fueron más comunes bajo las copas de los árboles aislados, en los que se registraron 97% y 90% respectivamente.

*Blechum brownei* fue la especie más frecuente en el grupo de ruderales, que a su vez fue la categoría de tipo sucesional con mayor número de especies (Figura 1.2b). *Selaginella* sp. y *Syngonium podophyllum* fueron las especies más frecuentes para el grupo de pioneras y no pioneras, encontrándose en 55% y 9% de los cuadros, respectivamente.

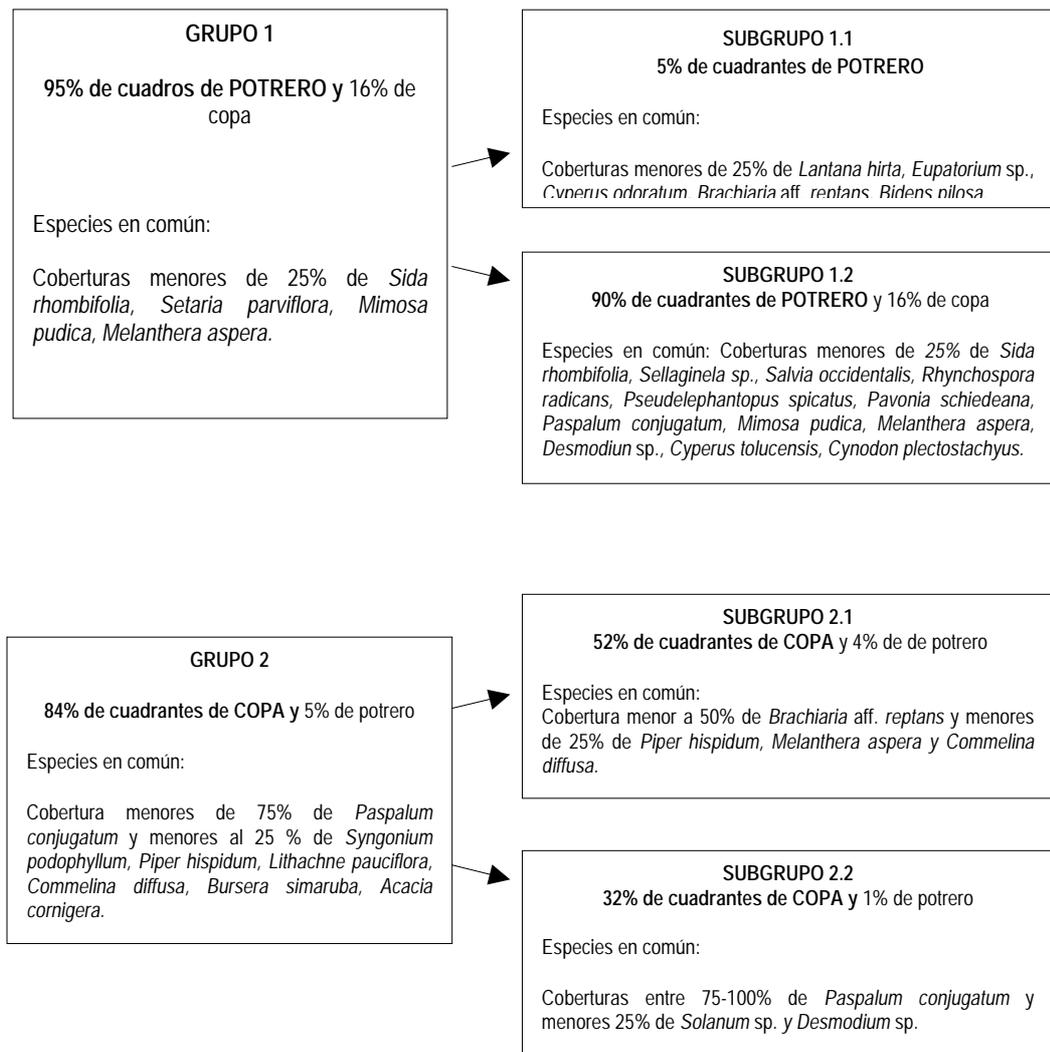
*Pseudolephantopus spicatus* fue la especie más frecuente del grupo con otro síndrome de dispersión, la categoría con mayor número de especies (Figura 1.2c). Por su parte *B. simaruba* lo fue para el grupo con dispersión quiroptero-ornitócora; sin embargo los individuos registrados fueron plántulas y nunca se observaron individuos juveniles, lo que evidencia su baja supervivencia una vez que se ha establecido.



**Figura 1.2.** Número de especies para las categorías de las especies registradas en el total de cuadros. a. formas de vida. b. etapa sucesional y c. síndrome de dispersión.

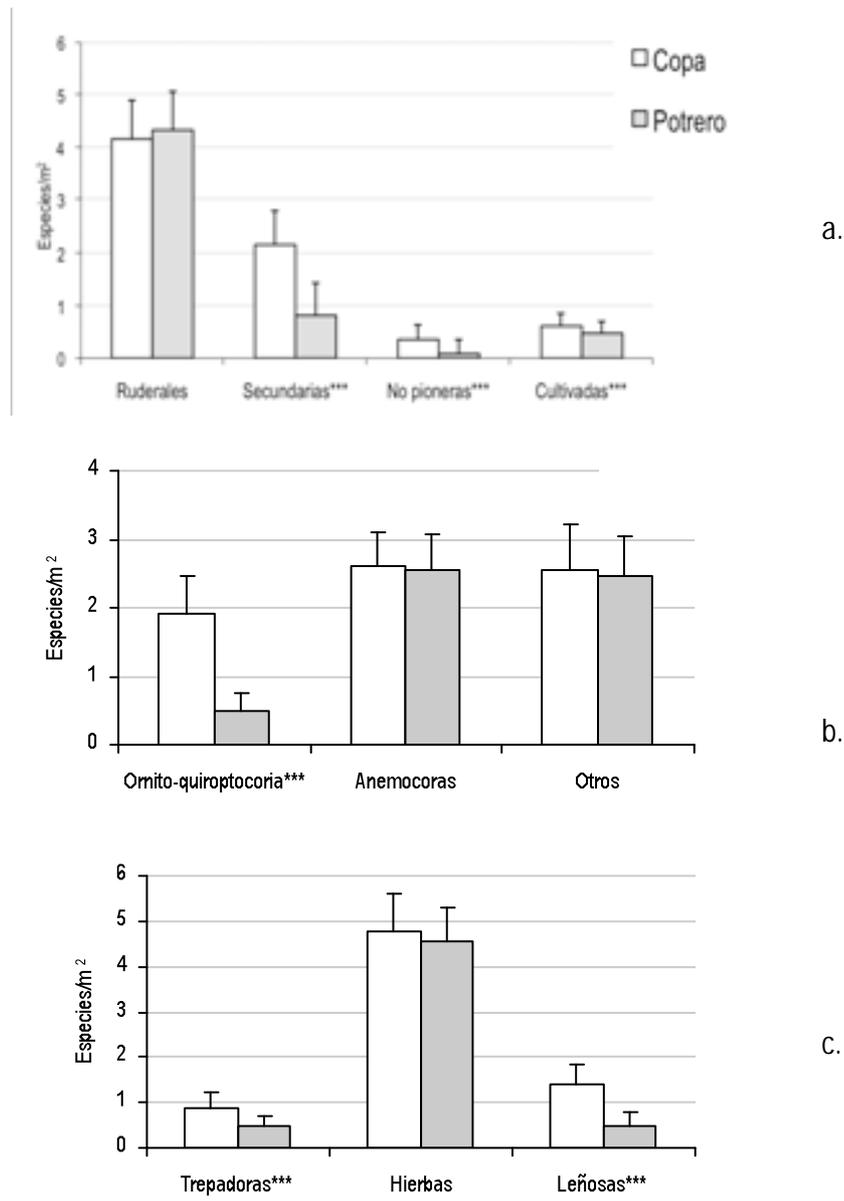
#### Comparación entre muestreos realizados bajo de la copa de árboles aislados y en potrero

La primera división del análisis TWINSpan separó, en mayor proporción, a los cuadros realizados bajo de copa y en el potrero (Figura 1.3). En el Grupo 2 los cuadros de copa se agruparon de acuerdo con la especie de pasto de mayor cobertura: *Brachiaria aff reptans* o *Paspalum conjugatum*.



**Figura 1.3.** Agrupación de los cuadros del análisis TWINSpan. Los grupos se dividieron con base al valor asignado a las cuatro categorías de cobertura. Los grupos conformados separan los cuadros realizados bajo la copa de los árboles aislados y los muestreados en los potreros. Cada grupo es definido por un conjunto de especies y valores de cobertura común.

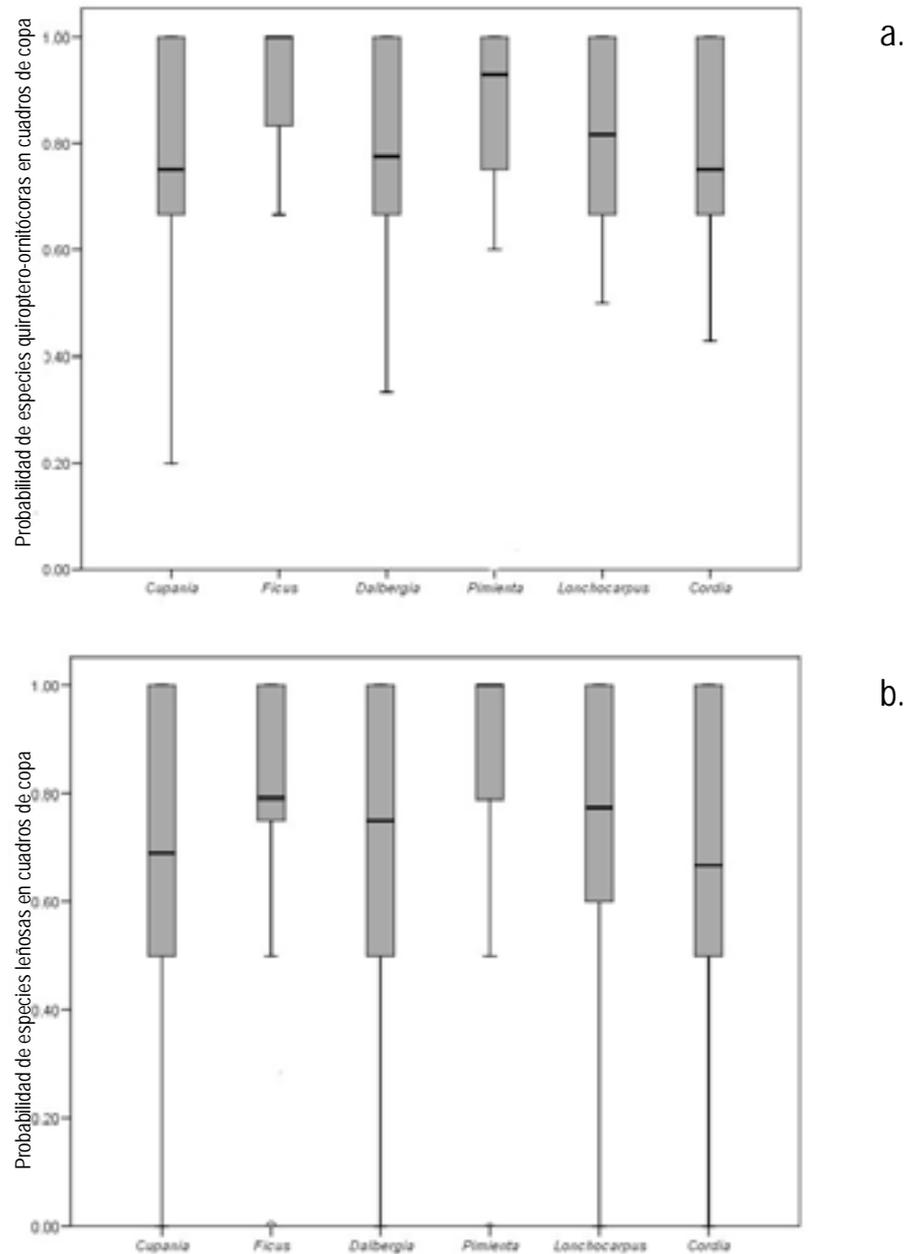
Los cuadros de copa y potrero se diferenciaron significativamente por la riqueza total ( $Z=-7.62$ ,  $P<0.001$ ), de leñosas ( $Z=-8.50$ ,  $P<0.001$ ) y trepadoras ( $Z=-5.99$ ,  $P<0.001$ ), de especies con síndrome de dispersión quiroptero-ornitócoro ( $Z=-9.80$ ,  $P<0.001$ ) y en el número de especies pioneras ( $Z=-9.01$ ,  $P<0.001$ ), no pioneras ( $Z=-6.39$ ,  $P<0.001$ ) y cultivadas ( $Z=-3.51$ ,  $P<0.001$ ); en las anteriores categorías la riqueza fue mayor en los cuadros realizados bajo las copas de los árboles aislados. Los promedios y desviación estándar para las categorías de forma de vida, tipo sucesional y síndrome de dispersión se presentan en la Figura 1.4.



**Figura 1.4.** Promedio de especies por metro cuadrado para los cuadros de copa y de potrero (+EE) de acuerdo con **a.** Tipo sucesional, **b.** Síndrome de dispersión y **c.** Forma de vida. Las categorías con asteriscos son las que presentaron algún tipo de diferencia significativa entre ambos tipos de cuadros según la prueba de rangos con signos de Wilcoxon: \*:P<0.05: diferencia marginal, \*\*:P<0.01: diferencia significativa.

*Efecto de la especie y del tipo de síndrome de dispersión de árbol aislado*

Cuando se agruparon las especies de árboles aislados por su síndrome de dispersión sólo la riqueza de especies quiroptero-ornitócoras fue significativamente diferente entre las variables de respuesta (U de Mann-Whitney= 2391.5, P<0.05), mientras que el efecto de la especie del árbol fue significativo sólo para la riqueza de leñosas ( $\chi^2= 15.962$ , g.l. 5, P<0.01) y de quiroptero-ornitócoras ( $\chi^2= 12.648$ , g.l. 5, P<0.05) entre todas las variables estudiadas (Figura 1.5).



**Figura 1.5.** Probabilidad de encontrar especies **a.** quiroptero-ornitócoras y **b.** leñosas bajo la copa de los árboles estudiados. La probabilidad fue calculada mediante la fórmula  $p=nc/(nc+np)$ , en donde  $nc$  es el número de especies para la categoría en los cuadros realizados debajo de la copa y  $np$  es el número de especies de la misma categoría en los cuadros del potrero.

#### *Arquitectura de los árboles aislados estudiados*

Las seis especies de árboles aislados son significativamente diferentes en su altura total, altura promedio de la copa y cobertura de la misma. La comparación pareada entre especies estableció que *Ficus yaponensis* es la especie más diferente del grupo (Tabla 1.3). La altura de los árboles se correlacionó positivamente con la cobertura (Rho de Sperman=0.6,  $P<0.01$ ) y la altura promedio de la copa (Rho de Sperman=0.9,  $P<0.01$ ).

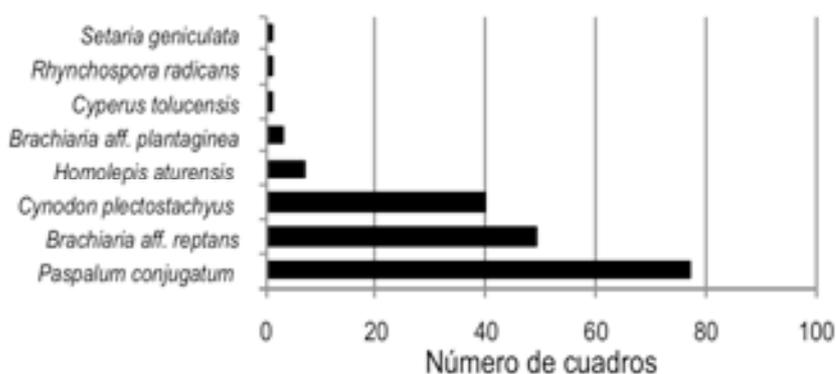
**Tabla 1.3.** Resumen de los promedios y errores estándar de las variables asociadas a la arquitectura del los árboles aislados estudiados. Las letras señalan los especies similares estadísticamente para cada una de las variables con base en el análisis H de Mann Whitman.

	<i>Ficus yoponensis</i>	<i>Cordia megalantha</i>	<i>Lonchocarpus spp.</i>	<i>Dalbergia glomerata</i>	<i>Cupania glabra</i>	<i>Pimenta dioica</i>
<b>n</b>	30	29	30	30	30	30
<b>Altura (m)</b>	30.0±9.6 a	22.0±5.6 b	18.6 ± 5.2 b	16.8±6.5 c	15.7±4.1 c	11.9±3.8 e
<b>Cobertura (m<sup>2</sup>)</b>	1236.5±587.7 a	189.0±115.6 d	366.2±172 b.	276.8±148.3 c	146.9±66.9 e	152.5±74.1 e
<b>Altura promedio de la copa (m)</b>	14.5±4.4 a	10.2±2.8 b	9.2 ±2.6 bc	8.4±3.2 cd	7.8±2.2 d	5.8±2.2 e

#### Caracterización del entorno de los individuos de los árboles aislados

Las categorías de régimen de manejo de los potreros se correlacionó con la riqueza total de plantas establecidas bajo la copa de los árboles aislados (Rho de Spearman =0.14, P<0.05). Ninguna de las variables de respuesta fue significativamente diferente entre las tres categorías de régimen de manejo.

De las cinco especies de gramíneas registradas en el presente estudio tres son introducidas: *Brachiaria aff reptans*, *Cynodon plectostachyus* y *Brachiaria aff plantaginea*. El origen de la especie de pasto con mayor cobertura en los cuadros tuvo un efecto significativo sobre la riqueza de especies trepadoras (U de Mann-Whitney= 2551, P<0.05), pero no se correlacionó estadísticamente con el régimen de manejo del potrero. Cuando se analizó la frecuencia de las gramíneas y ciperáceas dominantes en la cobertura de los cuadros, *Paspalum conjugatum* fue la especie más común (Figura 1.6).



**Figura 1.6.** Frecuencia de gramíneas y ciperáceas en los cuadros de muestreo.

Como se observa en la Figura 1.7 la distribución espacial de los individuos estudiados de árboles aislados de una sola especie tiende a ser agrupada.

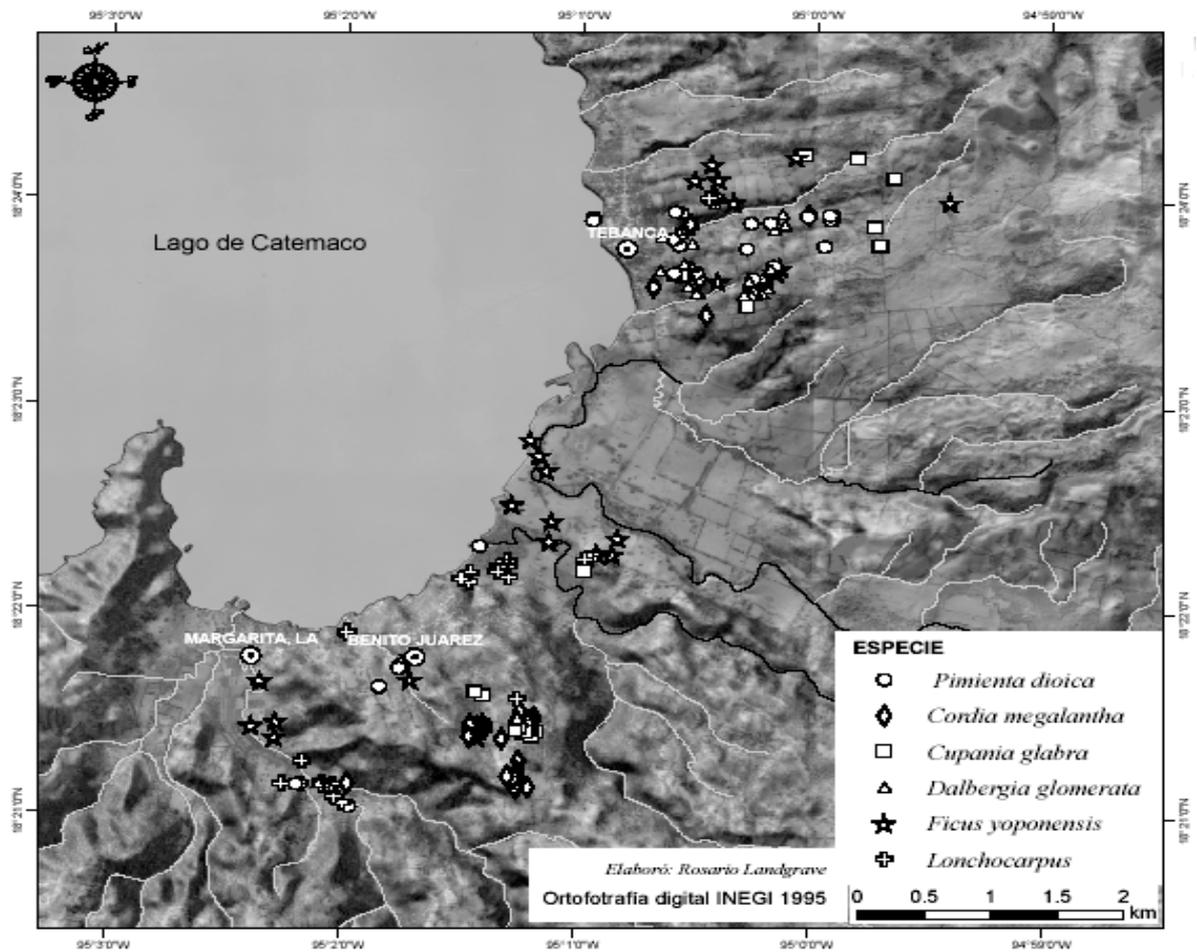
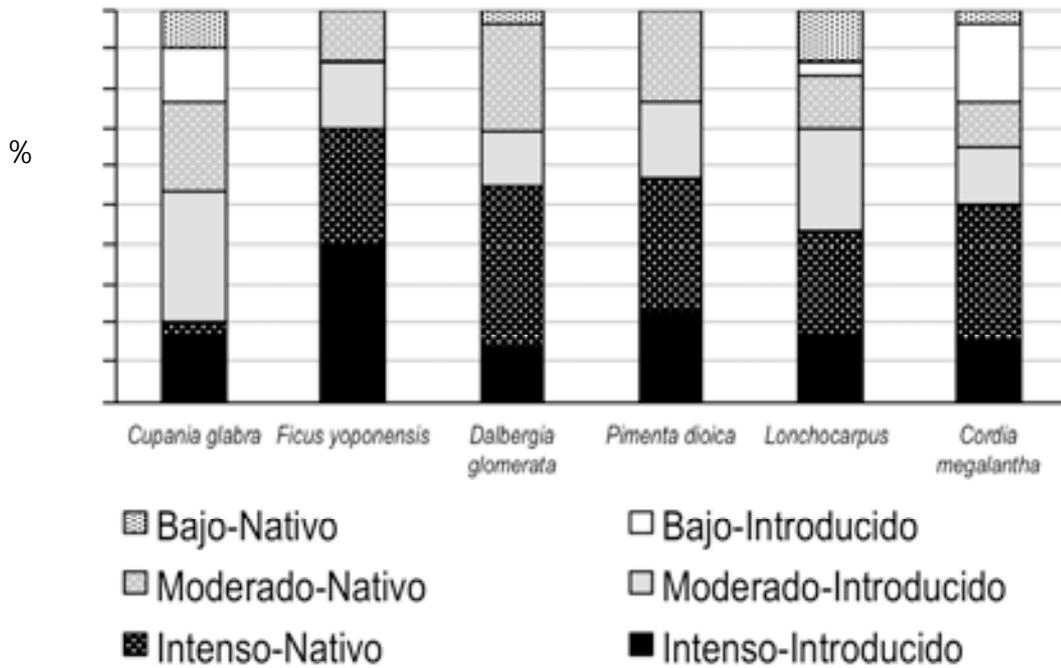


Figura 1.7. Ubicación de los individuos de árboles aislados estudiados de acuerdo con su especie. El muestreo se concentró en el Ejido de Tebanca.

El régimen intenso fue la categoría de manejo en el que mayor número de individuos de árboles aislados se estudiaron (54%). Por otra parte, *F. yoponensis* es la especie más muestreada en la combinación de pasto introducido con régimen de manejo intenso (Figura 1.8)



**Figura 1.8.** Porcentaje de cuadros realizados en cada una de las combinaciones entre la intensidad de manejo y el origen del pasto dominante para cada una de las especies de árboles aislados estudiadas. La primera categoría de combinación hace referencia al tipo de régimen de manejo del potrero: intenso, moderado o leve y la segunda al origen del pasto: introducido o nativo. En las barras, los segmentos negros representan el régimen de manejo intenso, los grises al moderado y los blancas al régimen de manejo bajo.

Cuando se agruparon los individuos estudiados por especie, las variables asociadas a la densidad de árboles en su entorno presentaron diferencias estadísticamente significativas (Tabla 1.4)

**Tabla 1.4.** Comparación entre las variables asociadas a los elementos conectivos vecinos para cada una de las especies de árboles aislados estudiados y el total general. Prueba de Kruskal-Wallis, \*\*  $P < 0.01$  diferencia significativa, \*\*\*  $P < 0.001$  diferencia altamente significativa. Las letras en superíndice indican el agrupamiento según la comparación entre especies por la prueba U de Mann-Whitney.

Especie	Número de individuos	N. de árboles aislados vecinos**	CAA*** (Cobertura de árboles agrupados)	Distancia promedio de árboles en el entorno ** (m)
<i>Cupania glabra</i>	28	11.07±8.16 <sup>b</sup>	9.89±18.14 <sup>b</sup>	9.42±6.26 <sup>c</sup>
<i>Ficus yoponensis</i>	25	8.80 ±6.68 <sup>b</sup>	6.00 ±0.80 <sup>bc</sup>	10.20±6.93 <sup>bc</sup>
<i>Pimenta dioica</i>	25	18.61±14.01 <sup>a</sup>	18.61±16.69 <sup>a</sup>	13.91±6.68 <sup>b</sup>
<i>Dalbergia glomerata</i>	18	14.88±7.09 <sup>a</sup>	21.92±24.36 <sup>a</sup>	19.92±10.01 <sup>a</sup>
<i>Lonchocarpus</i>	22	10.05±5.15 <sup>b</sup>	7.05±14.36 <sup>bc</sup>	10.77±1.59 <sup>bc</sup>
<i>Cordia megalantha</i>	22	10.82±5.86 <sup>b</sup>	10.23±18.67 <sup>a</sup>	18.11±12.98 <sup>a</sup>
<b>Total</b>	140	12.11±8.51	12.07±18.43	13.59±10.08

## *Modelos lineales generalizados*

Se puso especial atención en no incluir variables correlacionadas entre sí en los modelos, de esta manera se excluyeron de éstos a la altura promedio que se correlacionó significativamente con la cobertura y el promedio de altura de la copa (ver resultados *Arquitectura de los individuos de árboles aislados estudiados*). Por esta misma razón se excluyó de los modelos al tipo de dispersión del árbol aislado y en su lugar se trabajó con la especie.

Adicionalmente, para los modelos se creó una variable categórica denominada Cobertura-Copa que estima la radiación solar bajo la copa de un individuo de árbol aislado dado. Esta variable se generó a partir de la combinación de tres categorías de la cobertura, con tres categorías del promedio de la altura de la copa, y no se encuentra correlacionada significativamente con la especie de árbol aislado en cuestión.

Los modelos iniciales fueron los siguientes:

$$\text{Riqueza} \quad y = (\text{RG} + \text{OP} + \text{ES} + \text{CC} + \text{vec} + \text{dis} + \text{cca})^2$$

$$\text{R. leñosas} \quad y = \text{ESP} / ((\text{RG} + \text{OP} + \text{ES} + \text{CC} + \text{vec} + \text{dis} + \text{cca})^2)$$

$$\text{R. quiroptero-ornitócoras} \quad y = \text{ESP} / ((\text{RG} + \text{OP} + \text{ES} + \text{CC} + \text{vec} + \text{dis} + \text{cca})^2)$$

En donde **RG** es el régimen de manejo (intenso, moderado, bajo), **OP** es el origen del pasto dominante en el cuadro (nativo o introducido), **ESP** es la especie de árbol aislado, **CC** es la Cobertura-Copa para cada uno de los individuos estudiados, **vec** es el número de vecinos, **dis** es la distancia promedio a los árboles vecinos y a las agrupaciones de árboles (m), **caa** es la cobertura de agrupaciones de árboles (porcentaje estimado). Las covariables son señaladas por letras minúsculas y los cofactores por mayúsculas. El "/" denota anidamiento por un cofactor y "^" denota el número de interacciones entre variables que se permitieron dentro del modelo.

### *Riqueza total de especies*

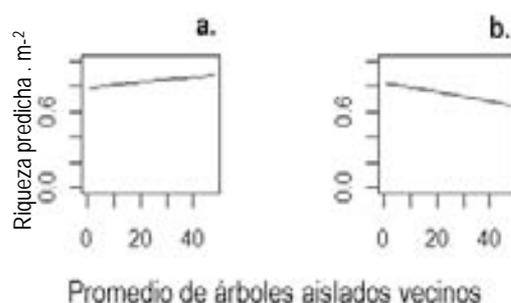
El modelo que mejor explica la riqueza de especies es el siguiente:

$$Y = \text{OP} + \text{vec} + (\text{OP}:\text{vec})$$

Este modelo explica 18% de la variación de la riqueza y su interacción más importante es entre el origen del pasto dominante en el cuadro con el promedio de árboles aislados vecinos (Tabla 1.5). En este modelo cuando los árboles aislados se encuentran en una matriz dominada por una especie de pasto nativo, éstos acumulan una mayor riqueza de especies a medida que aumenta la densidad de árboles aislados en su entorno (Figura 1.9a). La dominancia de una especie de pasto introducido tiene un efecto contrario (Figura 1.9b).

**Tabla 1.5.** Resumen de las variables que predicen la riqueza por metro cuadrado de los cuadros ubicados bajo la copa de árboles aislados. El modelo lineal generalizado explica el 18% de los datos. Mayores valores de devianza residual indican la importancia de una variable o interacción.

VARIABLE O INTERACCIÓN DE VARIABLES	DEVIANZA RESIDUAL
Origen del pasto (OP)	1.334
Promedio de árboles aislados vecinos (vec)	1.344
(OP:vec)	19.551



**Figura 1.9.** Valores predichos para la riqueza por metro cuadrado bajo la copa de árboles aislados. El modelo lineal generalizado tiene la siguiente forma:  $y = OP + vec + (OP:vec)$ , en donde *OP* es el origen del pasto, *vec* el número promedio de vecinos de árboles aislados y *(OP:vec)* es la interacción entre las anteriores variables. **a.** Interacción de las variables cuando la especie de pasto es nativa. **b.** Interacción de las variables cuando la especie de pasto es introducida.

### Riqueza de especies leñosas

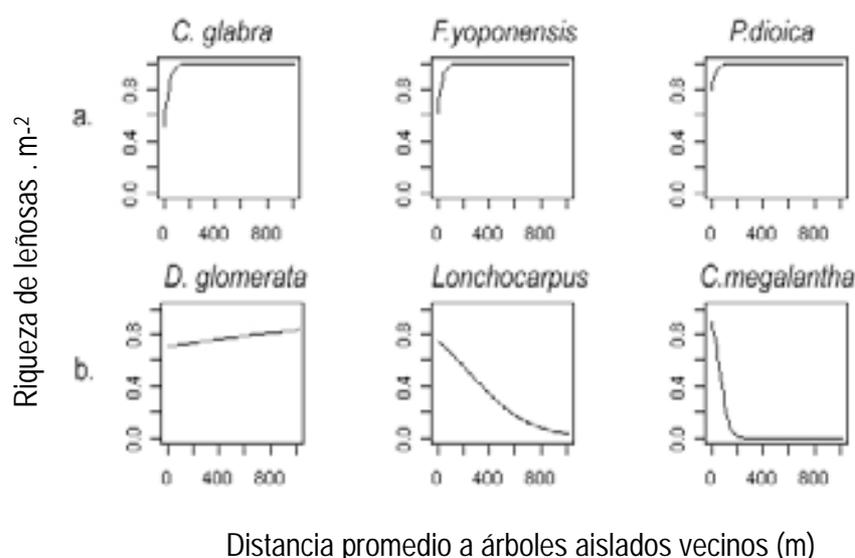
El modelo final que explica la riqueza de especies leñosas es:

$$y = ESP + ESP/dist + ESP/caa$$

El modelo explica 30% de la variación de los datos y su interacción más importante es entre la especie de árbol aislado y el promedio de la distancia a los árboles aislados o agrupados vecinos (Tabla 1.6). Aunque no se encontró una diferencia significativa entre el síndrome de dispersión de la especie de árbol aislado y la riqueza de especies leñosas bajo su sombra, ver resultados (*Efecto de la especie y del tipo de síndrome de dispersión de árbol aislado*), en los valores predichos por el modelo es claro que las especies con dispersión quiroptero-ornitócora tienen un comportamiento inverso de acumulación de especies leñosas que las anemócoras. En las primeras, la riqueza de leñosas aumenta a medida que lo hace la distancia promedio a árboles vecinos (Figura 1.10).

**Tabla 1.6.** Resumen de las variables que predicen la riqueza de especies leñosas por metro cuadrado de los cuadros ubicados bajo la copa de árboles aislados. El modelo lineal generalizado explica el 30% de los datos. Mayores valores de devianza residual indican la importancia de una variable o interacción.

VARIABLE O INTERACCIÓN DE VARIABLES	DEVIANZA RESIDUAL
Especie (ESP)	13.543
Especie/ Distancia promedio a árboles vecinos	22.682
Especie/Cobertura de árboles agrupados	15.434



**Figura 1.10.** Valores predichos para la riqueza de leñosas por metro cuadrado bajo la copa de cada una de las especies estudiadas. El modelo lineal generalizado tiene la siguiente forma  $y = ESP + ESP/dis + ESP/caa$  en donde *ESP* es el origen la especie de árbol aislado, *dis* es el promedio de distancia a árboles cercanos, *caa* es el porcentaje de cobertura de árboles agrupados y "/" denota el anidamiento de las variables. **a.** Especies de árboles aislados con dispersión quiroptero-ornitócoro y **b.** Especies de árboles aislados con síndrome de dispersión anemócoro.

#### Riqueza de especies quiroptero-ornitócoras

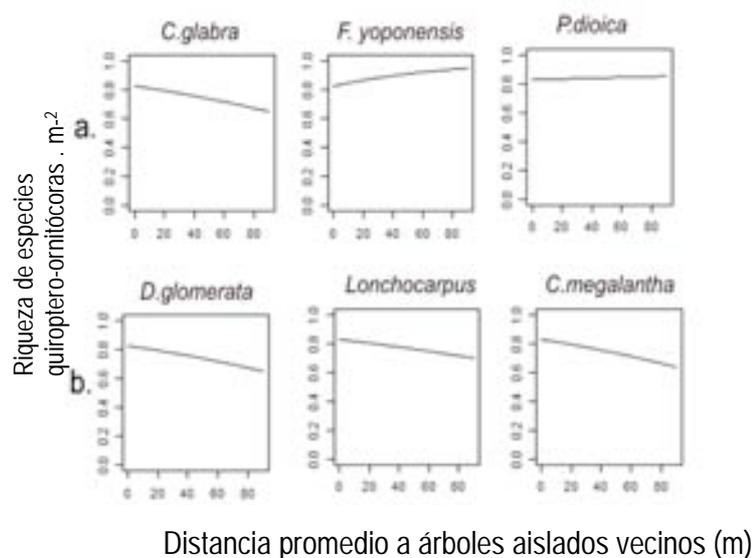
El modelo realizado para explicar la riqueza de especie quiroptero-ornitócoras que explica la mayor variabilidad de los datos (21%) es:

$$y = ESP + ESP/dis$$

En este modelo la distancia promedio a árboles agrupados o aislados anidada por la especie de árbol aislado es la variable que mejor explicó la variación de los datos (Tabla 1.7). La riqueza de leñosas aumenta con la distancia para *F.yoponensis* y *P.dioica* (Figura 1.11) y decrece para las demás especies. Este patrón es consistente con el efecto significativo que tiene el síndrome de dispersión de los árboles aislados sobre la riqueza de especies quiroptero-ornitócoras establecidas bajo sus copas (ver resultados *Efecto de la especie y del tipo de síndrome de dispersión de árbol aislado*).

**Tabla 1.7** Resumen de las variables que predicen la riqueza de especies con síndrome de dispersión quiroptero-ornitócora de los cuadros realizados bajo la copa de árboles aislados. El modelo lineal generalizado explica el 21% de los datos. Mayores valores de devianza residual indican la importancia de una variable o interacción.

VARIABLE O INTERACCION DE VARIABLES	DEVIANZA RESIDUAL
	9.563
Especie	25.678
Especie/ Distancia promedio a árboles vecinos	



**Figura 1.11** Valores predichos para la riqueza de especies quiroptero-ornitócoras por metro cuadrado bajo la copa para cada una de las especies estudiadas. El modelo tiene la siguiente forma  $y = ESP + ESP/dis$  en donde  $ESP$  es el origen la especie de árbol aislado,  $dis$  es el promedio de distancia a árboles cercanos y "/" denota el anidamiento de las variables. **a.** Especies de árboles aislados con dispersión quiroptero-ornitócoro y **b.** Especies de árboles aislados con síndrome de dispersión anemócoro.

## DISCUSIÓN

### *Comparación de los cuadros bajo la copa de árboles aislados y en potrero*

La correlación significativa entre las categorías asociadas a la intensidad del régimen de manejo y la riqueza de las especies establecidas bajo la copa de árboles aislados confirma la importancia de esta variable como un filtro que selecciona a las especies que crecen en estos sitios. En otros estudios se han encontrado resultados similares (Guevara *et al.* 1992, Otero-Arnaiz *et al.* 1999, Carriere *et al.* 2002b). En este trabajo se encuentran resultados que confirman que la persistencia de plántulas bajo la copa de árboles aislados es función de la sinergia entre sus características de dispersión, de los mecanismos de defensa al ramoneo del ganado o de su capacidad de retoñar. Estos resultados son discutidos a continuación.

En el presente estudio, los síndromes abióticos de dispersión son los que agrupan una mayor riqueza de especies y son característicos de las Asteraceae, la familia mejor representada. Lira-Noriega (2003) quien caracterizó la vegetación de potreros en la zona de estudio reportó resultados similares, al igual que Guevara *et al.* (1992, 2004) quienes muestrearon cuadros bajo la copa de árboles aislados. La mayor representación de síndromes abióticos de dispersión y de hierbas ruderales entre las especies encontradas bajo la copa de los árboles aislados estudiados, son características que corresponden a estrategias reproductivas del tipo "r", típicas de especies que tienen alta capacidad de colonización en potreros (Campbell y Grime 1992).

Adicionalmente, los miembros de la familia Solanaceae que ocupa el segundo lugar en riqueza y las especies más frecuentes como *Acacia cornigera* y *Mimosa pudica*, son impalatables para el ganado. Solanaceae es una familia reconocida por la producción de compuestos secundarios, *A.cornigera* tiene espinas y una fuerte asociación con hormigas (*Pseudomyrmex nigropilosa*) (Janzen 1967) y *M.pudica* tiene espinas, ambas estrategias evitan la depredación por parte del ganado (Lira-Noriega 2003). Adicionalmente otro rasgo que las hace exitosas, es su asociación con bacterias que fijan el nitrógeno atmosférico (Boddey *et al.* 1997), uno de los nutrientes que limita la producción primaria en los suelos de la región estudiada (Guevara y Romero 2004).

En estudios anteriores se ha determinado que la copa de los árboles aislados influye sobre la composición de la vegetación establecida bajo ella por tres razones; por la atracción de frugívoros voladores que depositan semillas debajo de su copa (Galindo-Gonzalez *et al.*, 2000, Guevara y Laborde 1993, Medellín y Gaona 1999, Slocum y Horvitz 2000, Carriere *et al.* 2002a), por la modificación de las condiciones microambientales que favorecen el establecimiento de dichas semillas (Belsky *et al.* 1993, Verdú y García-Fayos 1996) y por la disminución de la cobertura de especies de pastos y plantas ruderales del potrero (Somarriba 1988, Rhoades *et al.* 1998).

Es posible que la acción conjunta de estos tres factores explique las diferencias registradas entre los cuadros de copa y de potrero debido a una mayor riqueza total, de especies con dispersión quiroptero-ornitócora y representantes sucesionales del grupo de pioneras y no pioneras; estos resultados también son reportados en las investigaciones metodológicamente similares (Tabla 1.8).

**Tabla 1.8.** Comparación de las principales variables respuesta entre estudios con metodologías similares a la seguida en este trabajo. † Especies zoocoras, (a) Especies anemócoras, (o) Especies con otros tipos de dispersión. Los valores entre paréntesis corresponden al número de especies por metro cuadrado de la variable tratada. \* Especies muestreadas mayores a 5 cm de altura, \*\* Diferencia significativa entre cuadros de copa y potrero.

Autor	POTRERO MANEJADO (Ganado y poda)						POTREROS ABANDONADOS					
	Este estudio **		Guevara <i>et al.</i> 1992 **		Otero-Arnaiz <i>et al.</i> 1999		Guevara <i>et al.</i> 1986		Carriere 2002b ***		Guevara <i>et al.</i> 2004*	
Área (m <sup>2</sup> )	720		400		6500		28		216		135.4	
Especies de Árboles aislados	3 † y 3 (a)		2†		11 †, 5 (a), 4 (o)		5 †, 1 (a), 1(o)		1 †, 1 (a)		1 †	
n	180		50		20		7		24		5	
Ecosistema de estudio	Selva Alta Perennifolia		Selva Alta Perennifolia		Bosque Seco Estacional		Selva Alta Perennifolia		Transición Selva Subacuducifolia y LLuviosa		Selva Alta Perennifolia	
Total de especies	260 (0.36)		229 (0.57)		134 (0.02)		31 (1.17)		307 (1.42)		95* (0.70)	
	<i>Copa</i>	<i>Potrero</i>	<i>Copa</i>	<i>Potrero</i>	<i>Copa</i>	<i>Potrero</i>	<i>Copa</i>	<i>Potrero</i>	<i>Copa</i>	<i>Potrero</i>	<i>Copa</i>	
Total de especies	209 (0.58)	163 (0.45)	191 (0.95)	106 (0.53)	134 (0.02)	-	31 (1.17)	-	232 (2.14)	215 (1.99)	95 (0.70)	
Zoocoras	72 (0.2)	48 (0.13)	116 (0.58)	87 (0.43)	58 (0.01)	-	11 (0.35)	-	174 (1.16)	64 (0.24)	71 (0.52)	
Leñosas	69 (0.19)	40 (0.11)	(1.4)	81 (0.02)	81 (0.01)	-	28 (1.00)	-	-	-	79 (0.58)	

Quando se compara el número de especies por metro cuadrado entre los cuadros de copa de los estudios sintetizados en la Tabla 1.8, los resultados del presente estudio son más cercanos a los reportados por Guevara *et al.* (Guevara *et al.* 1992), debido a que este trabajo también se realizó en condiciones de manejo. Los menores valores registrados en el de Otero-Arnaiz *et al.* (Otero-Arnaiz *et al.* 1999) pueden ser explicados porque se muestreó mayor área y en este sentido, se alcanzó la asíntota de acumulación de especies.

Las diferencias estadísticas encontradas entre los cuadros realizados bajo la copa de árboles aislados, se complementan con los siguientes resultados para respaldar su importante función como concentradores de especies leñosas, zoocoras y de estadios sucesionales avanzados en los potreros. El porcentaje de leñosas en cuadros bajo la copa de los árboles aislados es el doble (31%) del valor registrado en el estudio de Lira-Noriega (2003) quien los realizó en potreros. Adicionalmente según el análisis TWISPAN en los cuadros de copa la composición de las especies comunes se registran tres especies de pioneras (*Piper hispidum*, *Bursera simaruba* y *Acacia cornigera*) y una especie no pionera (*Syngonium podophyllum*); por su parte en los cuadros típicos de potrero las especies comunes son especies ruderales. Adicionalmente, en los cuadros de copa las familias más importantes son Sapindaceae y Solanaceae, cuyas especies tienen síndrome de dispersión quiroptero-ornitócoro.

Laborde *et al.* (2008) demostraron que la dispersión de especies con semillas mayores a 7mm, bajo las copas de árboles aislados del género *Ficus*, es limitada por la presencia de individuos reproductivos en un radio de 75m a la redonda del individuo estudiado. Esto permite explicar la mayor frecuencia en los cuadros realizados bajo la copa de especies como *Bursera simaruba*, *Eugenia* sp. y *Cymbopetalum baillonii* que son dominantes en las cercas vivas y en agrupaciones de árboles que crecen en los potreros. Guevara *et al.* (Guevara *et al.* 1992, 2004) también reportaron resultados similares.

#### *Predicción de los modelos lineales generalizados*

El limitado ajuste de los datos a los modelos realizados es consecuencia de la complejidad del proceso conectivo y de la concentración de plantas bajo la copa de los árboles aislados en potreros tropicales. Es de esperar que a medida que se involucren otras variables la capacidad de predicción de los modelos aumente, al mismo tiempo que su complejidad. Dentro de las variables a considerar se encuentran la identidad de los árboles aislados, de los árboles agrupados vecinos o mayores niveles de interacciones de las variables estudiadas.

Un punto que debe ser considerado es que los datos incluidos en este estudio no reflejan las variaciones anuales de la riqueza de plantas establecidas en los cuadros estudiados, en este sentido es de esperar que el régimen climático especialmente la precipitación anual y la intensidad de la estacionalidad determinen épocas de sequía intensas y en consecuencia, afecten la supervivencia de las plantas bajo la copa de los árboles aislados o incrementen la intensidad de forrajeo sobre éstas por el ganado.

#### RIQUEZA TOTAL

Según el modelo a una misma densidad de árboles aislados vecinos el origen de pasto del potrero condiciona la riqueza de especies establecidas bajo la copa del árbol aislado muestreado. Lira-Noriega (2003) reportó la influencia que tiene el origen del pasto que domina el potrero sobre la riqueza de la vegetación, registrando una mayor riqueza de plantas en potreros con mayores coberturas de especies de pasto nativo que introducidas.

## RIQUEZA DE ESPECIES LEÑOSAS Y QUIROPTERO-ORNITOCORAS

El estudio del proceso conectivo a una mayor escala determinó que el parámetro más relacionado con la riqueza de organismos dentro de fragmentos remanentes es la complejidad de la matriz que lo rodea (Metzger 2000). En los potreros esta variable puede entenderse como la densidad de árboles que éstos contienen. Una mayor densidad de árboles aislados hace a un potrero más atractivo para la fauna frugívora, incrementando la oferta de perchas y de esta manera, la riqueza de frugívoros que las utilizan (McClanahan y Wolfe 1987), su tiempo de visita a los árboles aislados y, en consecuencia, la conectividad funcional del paisaje (Tischendorf y Fahrig 2000; Bagueette y Van Dyck 2007). Adicionalmente, una mayor disponibilidad de parches dentro del potrero disminuye el riesgo de depredación durante los eventos de dispersión de los frugívoros mientras buscan recursos (Bagueette y Van Dyck 2007).

El estudio del efecto que tiene la distancia a los remanentes de vegetación en la riqueza de las semillas depositadas o de las plántulas establecidas bajo árboles aislados, aún no arroja resultados que determinen un patrón consistente. En algunos estudios se encontró que al aumentar la distancia al borde del remanente la riqueza de plántulas o semillas decrece (Nepstad *et al.* 1990, Aide y Cavalier 1994, Holl *et al.* 2000), mientras que en otros no se encontró ningún efecto (Guevara y Laborde 1993, Holl 1998, Slocum y Horvitz 2000). En estos últimos parece que el efecto de la distancia al remanente fue camuflado por el aporte a la lluvia de semillas de los árboles vecinos (Holl 1998, Duncan y Chapman 1999, Slocum y Horvitz 2000). Sin embargo, cuando la distancia fue tomada al árbol más próximo al individuo estudiado (Harvey 2000), la importancia relativa de la distancia dependió de la densidad de árboles en el potrero o de sus especies (Barbosa y Pizo 2006).

En el presente estudio el uso del promedio de la distancia y no la distancia al remanente de vegetación más cercano impide que su efecto sobre la concentración de la lluvia de semillas, y por lo tanto de las especies establecidas bajo las copas, sea camuflado por la toma de un sólo valor de distancia. De tal manera, el promedio de la distancia de los árboles agrupados o aislados vecinos, es la variable que mejor predice la riqueza de especies leñosas y de especies con síndrome de dispersión quiroptero-ornitócoro establecidas bajo la copa de árboles aislados.

A medida que aumentó la distancia promedio a árboles vecinos del entorno, la tasa de acumulación de especies leñosas fue negativa para las especies de árboles aislados con síndrome de dispersión anemócoro (menos *Dalbergia glomerata*) y positiva para las especies quiroptero-ornitócoras. Consecuentemente a una misma distancia promedio, las especies con síndrome de dispersión quiroptero-ornitócoro tienen una riqueza y composición diferencial de especies leñosas bajo su copa. Debido a que antes de abandonar el potrero, este grupo funciona como elementos de regeneración avanzada (Slocum 2001) es posible que la diferencia en la composición entre las especies de árboles aislados con los síndromes de dispersión diferentes, determinen a la vez comunidades vegetales con trayectorias sucesionales diferentes bajo sus copas.

La respuesta atípica de *D. glomerata* en la concentración de plantas leñosas puede explicarse porque es la única especie con copa densa dentro del grupo de las especies de árboles estudiados con síndrome de

dispersión anemócoro. De esta manera, su densidad de copa incrementa las condiciones de sombra debajo de la mismas, disminuyendo la cobertura de las especies de pastos (Slocum 2001) y facilitando el establecimiento y crecimiento de nuevas especies. Adicionalmente, es de esperar que las copas densas sea una característica que aumenta la visita de frugívoros que perchan en ella, aumentando el tiempo de forrajeo de estos organismos (Guevara y Laborde 1993, Holl 1998).

En relación con la acumulación de especies quiroptero-ornitócoras, todas las especies a excepción de *F. yoponensis* y *P. dioica*, presentaron un descenso de la riqueza a medida que aumentó la distancia promedio de los árboles en su periferia. Este resultado sugiere que para *C.glabra*, *D.glomerata*, *Lonchocarpus* spp. y *C.megalantha* la presencia de otros elementos arbóreos es más importante para su función conectiva dentro del paisaje que para *F.yoponensis* y *P.dioica*. Estas últimas especies tienen características que serán discutidas a continuación.

Se ha predicho que la época de fructificación de especies de árboles aislados y otros elementos conectivos es importante para la concentración de semillas bajo sus copas, como consecuencia de que las especies con producción de frutos durante la época de baja disponibilidad son intensamente visitadas durante este periodo (Guevara *et al.* 1986, Da Silva *et al.* 1996). Esta predicción aporta elementos para explicar el funcionamiento diferencial entre *F. yoponensis* y *P.dioica* en comparación con *C.glabra*, la otra especie con síndrome de dispersión quiroptero-ornitócoro y con un comportamiento similar al de las especies anemócoras.

*Ficus yoponensis* produce frutos a lo largo de todo el año, incluyendo la época de escasez de frutos, mientras que *P.dioica* los produce en la época de abundancia de frutos de la comunidad vegetal de la región de estudio. Por su parte *C.glabra* produce frutos durante la temporada de mayor escasez en la comunidad vegetal durante un corto periodo de fructificación. Las condiciones climáticas de esta temporada, que corresponde a la época en que los valores de precipitación comienzan a descender, impiden que las semillas recalcitrantes que se concentran debajo de su copa germinen e inciden, en que las plántulas que emergen sean consumidas por el ganado ante la intensa búsqueda de alimento generada por la sequedad del pasto. Sin embargo aunque es uno de los factores que incide en la germinación de semillas ortodoxas, se esperaría que especies con este tipo de semillas que han sido concentradas bajo la copa de *C.glabra*, conformen el banco de semillas y germinen una vez que se alcancen los mayores valores de precipitación.

La función conectiva de una especie de árbol aislado en potrero depende de la estructura del paisaje cuando es una especie con síndrome de dispersión anemócoro o cuando produce frutos para frugívoros durante una corta temporada (*C. glabra*: dos meses). En contraste las especies que ofrecen frutos a frugívoros voladores durante un amplio periodo de tiempo, como es el caso de *F.yoponensis* y *P.dioica* pueden atraer a organismos que depositen semillas sin que largas distancias promedio a individuos arbóreos vecinos sea un factor que limite este proceso. Los resultados de este estudio son diferentes a los reportados por Tohl *et al.* (1999), quienes no encontraron un efecto sobre la riqueza de plantas establecidas bajo de la copa de árboles aislados con diferente duración en su época de fructificación.

La riqueza de especies quiroptero-ornitócoras fue explicada por la especie de árbol aislado, y a un mayor nivel, por el síndrome de dispersión del mismo. Estos resultados son coherentes con lo reportado anteriormente acerca del efecto positivo del síndrome de dispersión quiroptero-ornitócoro de árboles aislados, en la concentración de semillas o de plantas bajo su copa (Slocum 2001). La principal razón es que las especies con síndrome de dispersión anemócoro solo ofrecen protección a los frugívoros durante su estadía en el potrero y en este sentido, su capacidad de atracción es determinada por las características asociadas a la arquitectura de la copa de la especie.

A pesar de que los individuos de *F. yoponensis* fueron muestreados en mayor porcentaje en los potreros con régimen de manejo intenso y con mayor cobertura de pasto introducido, es evidente que es la especie más eficiente acumulando especies de plantas quiroptero-ornitócoras. *F. yoponensis* o especies del mismo género, han sido modelos de investigación en torno a su papel conectivo en la región de trabajo y en otras zonas del trópico húmedo. Esto ha permitido reconocer su importante papel en la atracción de frugívoros hacia potreros (Guevara *et al.* 1992, Guevara y Laborde 1993, Slocum y Horvitz 2000, Slocum 2001, Guevara *et al.* 2004, Laborde *et al.* 2008). Slocum y Horvitz (2000) sugieren una explicación del éxito de *Ficus* a partir su estrategia de producción de frutos durante un largo periodo del año y en pequeñas cosechas; los frugívoros visitan constantemente a los individuos de *Ficus* en búsqueda de los frutos disponibles, sugiriendo que en los potreros la atracción a frugívoros depende en mayor medida de la duración de la oferta de frutos que del tamaño de su cosecha en un instante dado.

En anteriores estudios la variable asociada a la estructura de la especie más intensamente estudiada fue la altura de los individuos de árboles aislados, para la que se registró un efecto positivo en la riqueza de la lluvia de semillas y su densidad (Guevara y Laborde 1993, Duncan y Chapman 1999, Slocum y Horvitz 2000). Sin embargo en el estudio de Slocum (2001), al igual que en el presente trabajo, no se encontró efecto de esta variable sobre la riqueza de las especies establecidas, lo que parece indicar que el efecto de la altura del árbol aislado es importante en la concentración de lluvia de semillas, pero que la fase del establecimiento de plántulas y su posterior crecimiento es influido fuertemente por la densidad de la copa de la especie del árbol aislado.

## CONSIDERACIONES FINALES

La capacidad que tiene un árbol aislado de conectar el paisaje por su atracción a frugívoros es un proceso determinado jerárquicamente por la estructura del paisaje en el que se encuentra, que se describe a partir de la distribución de otros árboles o agrupaciones de los mismo, las prácticas de manejo del potrero y las características inherentes a la especie. El número de árboles aislados vecinos y su distancia promedio al individuo estudiado y el régimen de manejo fueron las variables asociadas al entorno del árbol aislado que explicaron la riqueza de especies establecidas bajo la copa de las especies estudiadas; no obstante, el efecto de estas variables fue diferencial de acuerdo a las características de las especies.

Los resultados encontrados evidencian la importancia de la identidad de la especie sobre el proceso conectivo. A un primer nivel, la concentración de especies dispersadas por frugívoros debajo de las copas de las

especies con síndrome de dispersión anemócoro fue menos eficiente. Estas especies dependieron en mayor medida de un ambiente con alta densidad de árboles para funcionar como conectores del paisaje. Por su parte, las especies de árboles aislados quiroptero-ornitócoras pueden atraer frugívoros a sus copas a pesar de encontrarse en lugares con bajas densidades de árboles vecinos. Sin embargo a un menor nivel la capacidad conectora de las especies se encuentra influenciada positivamente por amplios periodos de fructificación y negativamente por el hecho de que ésta abarque la temporada de menor disponibilidad de recursos en la comunidad vegetal del entorno.

## CAPÍTULO 2

# CARACTERIZACIÓN DE LOS ATRIBUTOS DE LOS ÁRBOLES AISLADOS QUE ATRAEN A FRUGÍVOROS

### INTRODUCCIÓN

En los ecosistemas tropicales las interacciones entre organismos son de gran importancia porque contribuyen a mantener la dinámica de las comunidades. Se estima que el 90% de las plantas dependen de animales para su polinización y la dispersión de sus semillas (Taberalli *et al.* 1999, Murcia 2002). La fragmentación tiene un efecto negativo sobre estos procesos porque genera cambios en la abundancia de las especies y en la composición de las comunidades, afectando las interacciones entre las mismas. Por ejemplo, el entrecruzamiento de plantas que son polinizadas por insectos puede limitarse al entrecruzamiento entre individuos del mismo remanente; hecho que desencadena la pérdida de la variación genética de las poblaciones de plantas (Honnay y Jacquemyn 2007).

Los paisajes fragmentados del trópico húmedo tienen una extensa área de potreros que contienen árboles dispersos o ubicados en pequeños grupos. Diferentes autores han expuesto la importancia que tienen éstos árboles al facilitar el movimiento de organismos a través de los potreros, conectando el paisaje fragmentado (Galindo-González *et al.*, 2000, Guevara y Laborde 1993, Medellín y Gaona 1999, Otero-Arnaiz *et al.* 1999, Estrada *et al.* 2000, Harvey 2000, Slocum y Horvitz 2000, Slocum 2001, Carriere *et al.* 2002a, Carriere *et al.* 2002b, Baum *et al.* 2004, Harvey *et al.* 2004, Harvey *et al.* 2005, Harvey y Chacon 2005). La variedad en el tamaño y forma de las copas de estos árboles, añaden heterogeneidad estructural a los potreros ofreciéndoles lugares de anidamiento, percha o descanso a vertebrados frugívoros (Guevara y Laborde 1993, Medellín y Gaona 1999, Galindo-González *et al.* 2000).

Los árboles en potreros atraen fauna a sus copas, funcionando como nodos o pequeños corredores que facilitan el movimiento de la fauna por el potrero, reduciendo las distancias que los frugívoros atraviesan al desplazarse por el paisaje fragmentado y disminuyendo su riesgo de depredación (Tischendorf y Fahrig 2000). Un buen estimador de la capacidad conectiva de los árboles en los potreros es el monitoreo de la fauna que los visita. En la Sierra de Los Tuxtlas, lugar en donde se realizó este trabajo, 45% de las especies de murciélagos (Galindo-González *et al.*, 2000) y 30% de las especies de aves (Guevara y Laborde 1993), utilizan recursos de los árboles aislados en potreros.

La atracción de frugívoros a los árboles ubicados en potreros depende de las características del paisaje y de los atributos de sus especies. Dentro de las primeras se encuentran el grado de conexión física del hábitat (Tewksbury *et al.* 2002), la densidad de otros árboles en su entorno cercano (Capítulo uno de este trabajo) y, la calidad y cantidad de oferta de recursos en lugares próximos (Cardoso da Silva *et al.* 1996). En cuanto a los atributos de las especies influyen el tipo de fruto producido y su tamaño, la estación y duración de la producción de frutos, su altura y la arquitectura de su copa.

En particular, el tipo y tamaño de diáspora se encuentran estrechamente relacionados con el síndrome de dispersión y, en este sentido, con la atracción de frugívoros por una especie dada (McDonnell y Stiles 1983, McDonnell 1986, McClanahan y Wolfe 1987, Guevara y Laborde 1993, Viera *et al.* 1994, Verdú y García-Fayos 1996, Taberalli *et al.* 1999); de esta manera, un potrero es más atractivo para la fauna frugívora sí en él existen árboles o arbustos que produzcan frutos zoócoros (Cardoso da Silva *et al.* 1996; Capítulo uno de este trabajo). Adicionalmente, como los frugívoros que hacen uso de los potreros tienen pequeñas tallas corporales, sus movimientos se orientan hacia especies que ofrecen frutos pequeños que pueden consumir (Cardoso da Silva *et al.* 1996, Nepstad *et al.* 1996, Barbosa y Pizo 2006). Las semillas transportadas en el tracto digestivo de los frugívoros tienen mayor probabilidad de ser dispersadas a través de largas distancias (Laborde *et al.* 2008).

La lluvia de semillas en potreros depende de la duración y época de la estación de producción de frutos de las especies zoócoras que se encuentran en éstos. Consecuentemente, entre más extensa sea la época de fructificación de los árboles, se registra una mayor tasa de visitas (Nepstad *et al.* 1990, Viera *et al.* 1994, Cardoso da Silva *et al.* 1996), o de riqueza de las plantas establecidas bajo sus copas (Ortiz-Pulido *et al.* 2000; capítulo uno de este trabajo). Por otra parte se ha encontrado una relación positiva entre la altura del árbol y la densidad de lluvias de semillas (Duncan y Chapman 1999, Slocum y Horvitz 2000).

En este capítulo se caracterizan los atributos de 92 especies de árboles aislados registradas previamente por Guevara *et al.* (1998) en la Sierra de Los Tuxtlas, en términos de sus síndromes de dispersión, el tamaño de sus diásporas, su duración y época de producción de frutos y su altura. De acuerdo a los resultados obtenidos en el capítulo previo, en el que se encontró que las especies de árboles aislados con síndrome de dispersión quiroptero-ornitócoro concentran mayor riqueza de especies dispersadas por frugívoros que las especies anemócoras a una misma distancia promedio de separación de sus árboles vecinos; se generaron ordenamientos de las especies de acuerdo a dos escenarios con densidades contrastantes de árboles en los que los atributos de las especies (síndrome de dispersión, entre otros) tienen diferente importancia. Adicionalmente se discute de qué manera, en los ordenamientos generados de las especies, la posición de una especie puede servir como un criterio que permita conocer su capacidad de atracción a frugívoros en los potreros de Los Tuxtlas.

## MÉTODOS

### *Caracterización de los atributos que influyen en la atracción de frugívoros*

Por medio de la captura de datos de ejemplares de los herbarios MEXU y XAL, se caracterizó a un grupo de especies (Guevara *et al.* 1998) de acuerdo a los atributos que inciden en su capacidad de atracción de fauna frugívora en un paisaje fragmentado. Los atributos fueron la altura promedio de la especie, el tamaño de su diáspora, la duración de la época de fructificación, la importancia de esta época de acuerdo a si los frutos se producen en el periodo de menor o mayor disponibilidad de frutos dentro de la comunidad vegetal y el síndrome de dispersión. Los

ejemplares analizados fueron los colectados en los municipios que forman parte de la Reserva de Biosfera Los Tuxtlas.

El objetivo al incorporar nuevas localidades pertenecientes a la Reserva de Biosfera fue revisar si los periodos de fructificación cambian para individuos colectados en la Estación de Biología de la UNAM en relación con otras localidades, dado que la fenología reproductiva de los individuos de una misma especie puede cambiar por las características climáticas del lugar donde se localizan (Ibarra-Manríquez y Oyama 1992) y en este sentido, el sitio de estudio presenta mayor porcentaje de precipitación en invierno que la Estación de Biología de la UNAM, (Soto 2004). El periodo de fructificación se determinó revisando la información registrada en el trabajo de Ibarra-Manríquez y Sinaca (1995, 1996a, 1996b) y en las etiquetas de los ejemplares revisados en los herbarios. Cuando el 20% de los ejemplares de una especie fueron colectados con frutos por fuera de época listada por Ibarra y Sinaca (1995, 1996a, 1996b), se amplió el periodo de fructificación incorporando los nuevos meses de registros. En los casos que los nuevos meses no fueran anteriores o posteriores al periodo determinado por Ibarra-Manríquez y Sinaca (1995, 1996a, 1996b), éstos se registraron como temporadas complementarias de fructificación.

El estimador del tamaño de la diáspora fue el promedio de los dos diámetros mayores de los ejemplares de herbario que presentaron rasgos que indicaban su madurez, como el desarrollo de tejidos de reserva para las semillas o frutos carnosos (ej: *Faramea occidentalis*, *Trichilia martiana*) y por la apertura de sus valvas para los frutos secos dehiscentes. En el caso de especies con frutos no dehiscentes, sin características específicas que indicaran su madurez, se consideraron maduros los ejemplares que presentaran el mismo tamaño de fruto que el valor registrado por Ibarra-Manríquez y Sinaca (1995, 1996a, 1996b). Para las especies cuyas diásporas son consumidas por desprendimiento en porciones (e. gr. *Cecropia obtusifolia*) su tamaño se fijó a 1cm.

Para la determinación del síndrome de dispersión se siguieron las características expuestas en el Apéndice 2. Los síndromes resultantes fueron revisados con la ayuda de especialistas en el tema y la consulta en la base de datos de La Selva del Smithsonian Tropical Research Institute en donde se realizó una búsqueda de la especie o especies del mismo género con diásporas de características afines. Adicionalmente, se creó una variable dicotómica llamada *Importancia de la época de fructificación (IEF)*, con la finalidad de diferenciar a las especies con mayor aportación de producción de frutos durante los meses de mayor escasez de la comunidad vegetal de Los Tuxtlas.

#### *Ordenamiento de las especies*

En el capítulo 1 de este estudio se encontró que la importancia de los atributos de las especies cambia de acuerdo a la densidad de árboles en los potreros estudiados. De esta manera, la concentración de especies quiroptero-ornitócoras bajo la copa de árboles aislados es función de la interacción de dos factores: el síndrome de dispersión del árbol aislado y la densidad de árboles vecinos al individuo estudiado.

En este capítulo se generaron dos ordenamientos de las especies registradas por Guevara *et al.* (1998) como árboles aislados en una localidad de la Sierra de Los Tuxtlas. Los ordenamientos se realizaron otorgándole

importancia diferencial a algunos atributos que influyen en la atracción a frugívoros de las especies de acuerdo a escenarios hipotéticos con densidades de árboles contrastantes. En la Tabla 2.1 se resumen los atributos de las especies y las referencias bibliográficas que respaldan la elección de su importancia en cada uno de los ordenamientos.

**Tabla 2.1.** Importancia de los atributos que inciden en la atracción de fauna frugívora por parte de los elementos conectivos y su respectivo ordenamiento.

ORDENAMIENTO	IMPORTANCIA DE LOS ATRIBUTOS
a. Escenario con baja densidad de árboles aislados	Doble peso a <i>Síndrome de dispersión</i> y <i>Duración de época de fructificación</i> , igual peso a las restantes. Las especies importantes son las que presentan síndrome quiropetero-ornitócoro y épocas de fructificación largas (Cardoso da Silva <i>et al.</i> , 1996, Capítulo 1).
b. Escenario con mayor densidad de árboles aislados	Doble peso a <i>Altura</i> , igual peso a los restantes atributos (Duncan y Chapman 1999, Slocum y Horvitz 2000). A una mayor densidad de árboles aislados aumenta la conectividad estructural del paisaje (Schumaker 1996) y en este orden de ideas, es posible predecir que los frugívoros son menos exigentes en la selección de especies de árboles aislados utilizados como perchas. En éste caso sólo permanecerían los criterios de selección que influyen en un menor riesgo de depredación como la altura y los asociados a la oferta de frutos con síndrome quiropetero-ornitócoro.

Para generar los ordenamientos, las especies se agruparon de acuerdo con sus disimilitudes por medio del escalamiento multidimensional no métrico (EMNM)(SPSS Versión 13). Debido a que éste tipo de análisis sólo acepta en su procedimiento variables de la misma naturaleza, ya sean continuas o categóricas y dada la existencia de dos de éstas últimas dentro de los datos (Síndrome de dispersión e IEF), las variables continuas fueron convertidas a ordinales según los intervalos presentados en la Tabla 2.2. El escalamiento multidimensional es una técnica de exploración de datos que representa las proximidades entre un conjunto de objetos como distancias en un espacio de baja dimensionalidad y, al contrario de otras técnicas, genera resultados similares cuando valores métricos se convierten a escalas categóricas debido a que la representación espacial impone restricciones entre el número de posibles soluciones (Flores y Jiménez, 2001).

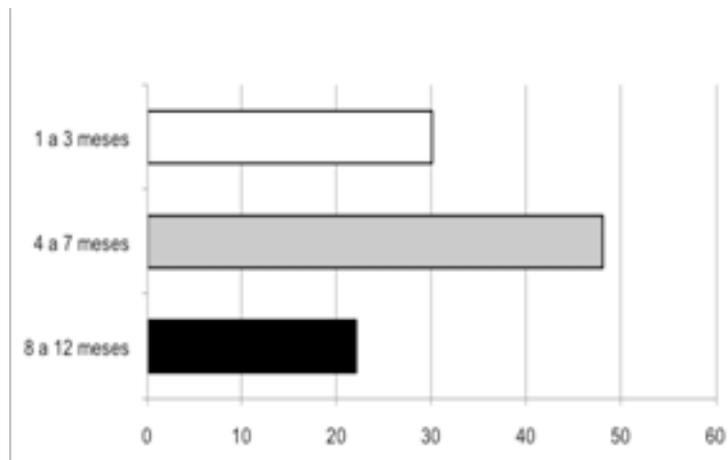
**Tabla 2.2.** Categorías utilizadas para caracterizar los atributos que inciden en la capacidad de atracción a frugívoros de especies de árboles aislados en potreros. La conversión de las variables continuas a categoriales fue realizada para generar los ordenamientos de las especies por medio del análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico.

VARIABLE	CATEGORÍA	VALOR
Altura total de la especie (m)	Alta	18.04-25.40
	Mediana	10.57-17.94
	Baja	3-10.47
Tamaño de la diáspora (mm)	Grande	35.60-100.40
	Mediana	10.10-35.50
	Pequeña	1.00-10.00
Período de fructificación (meses)	Largo	8-12
	Mediano	4-7
	Corto	1-3
Importancia de la época de Fructificación (IEF)	Menor disponibilidad de frutos	Más de dos meses de fructificación en el periodo seco correspondiente a los meses de Marzo a Mayo.
	Mayor disponibilidad de frutos	Jul-Sep, Nov-Feb
Síndrome de dispersión	Aves y murciélagos	Ver Apéndice 2
	Mamíferos arborícolas	
	Otros	

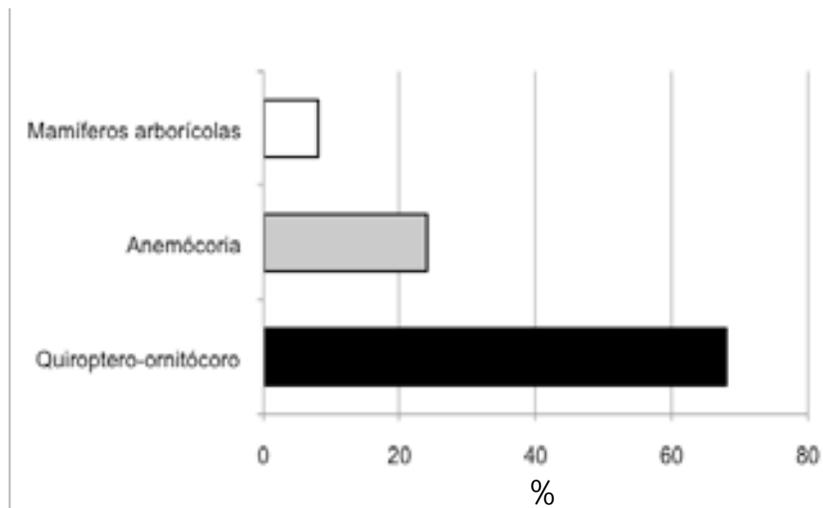
## RESULTADOS

### *Atributos que influyen en la atracción a frugívoros por especies de árboles aislados*

De las 95 especies reportadas por Guevara *et al.* (1998), *Nectandra reticulata*, *Guarea glabra* y *Eugenia* sp. se excluyeron por falta de información acerca de los atributos estudiados o por confusiones de índole taxonómica que no hacían los resultados confiables. Se revisaron 1903 especímenes, 36% de éstos habían sido incluidos en el trabajo de Ibarra-Manríquez y Sinaca (1995, 1996a, 1996b). Los atributos caracterizados para cada una de las especies se registran en el Apéndice 3 y el porcentaje de duración de la época de fructificación y el tipo de dispersión de las especies se presentan en la Figura 2.1



a.



b.

**Figura 2.1.** Datos asociados a la dispersión de las especies registradas por Guevara *et al.* (1998) **a.** Porcentaje de las especies de acuerdo a las categorías de duración de la época de fructificación. **b.** Porcentaje de las especies en cada una de las categorías de dispersión.

A 29% de las especies se les amplió el periodo de fructificación (Figura 2.2) de acuerdo a la información consignada en las etiquetas de los ejemplares, el 76% de los ejemplares que aportaron datos que sustentan la ampliación fueron colectados en el municipio de Catemaco, donde se localizó la zona de estudio del primer capítulo.

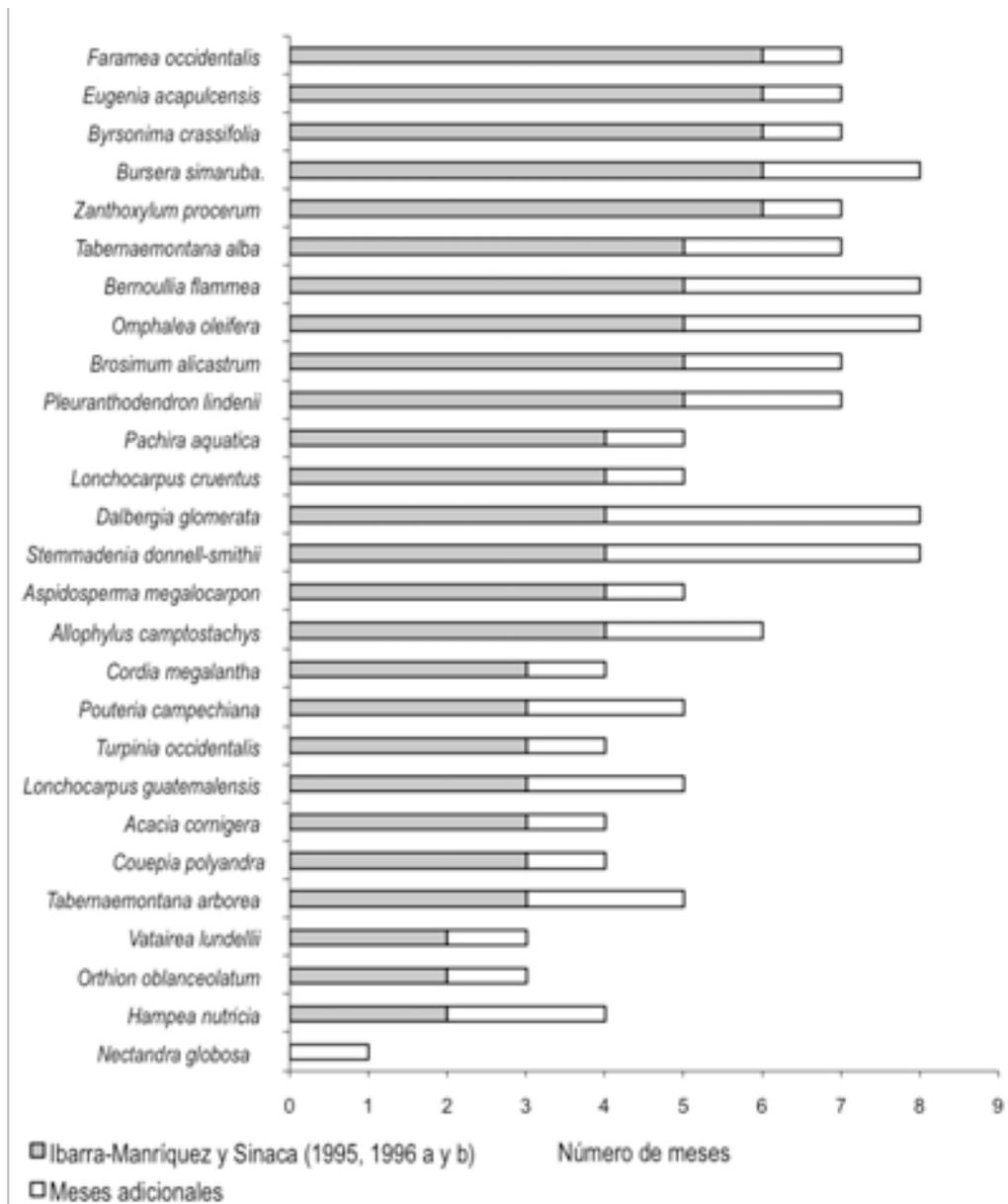
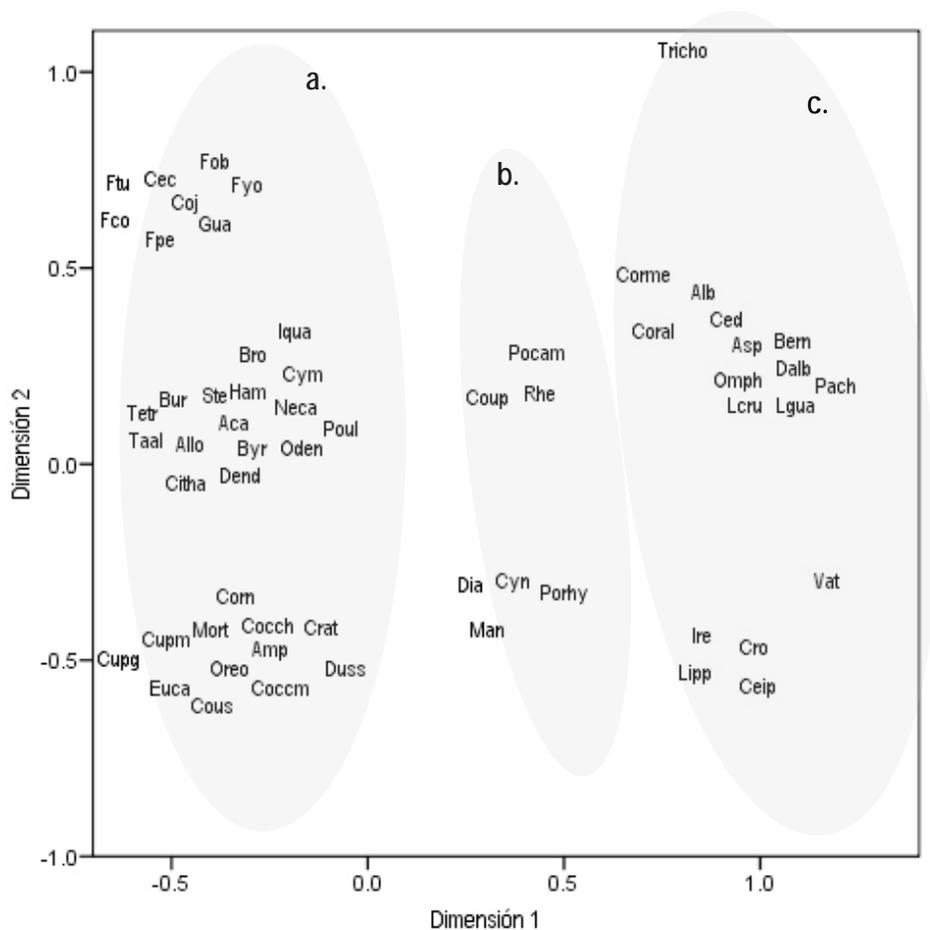


Figura 2.2. Especies para las que se amplió la duración de la época de producción de frutos de acuerdo con la información colectada por la revisión de ejemplares de herbario. Los meses representados por las barras grises hacen referencia al número reportado por Ibarra-Manríquez y Sinaca (1995, 1996 a, b), los meses señalados en blanco son los adicionales.

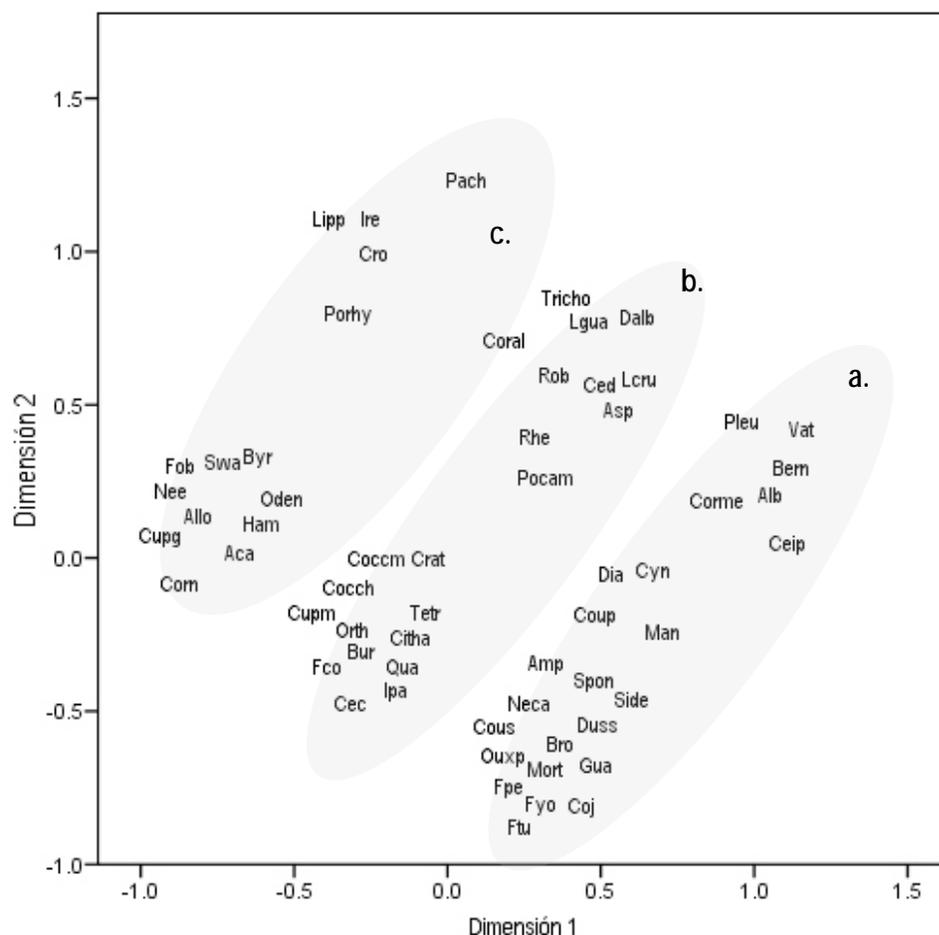
### Ordenamiento de las especies

El ordenamiento de las especies realizado para los potreros con menor densidad de árboles se presenta en la Figura 2.3, en éste ordenamiento los grupos formados por la agrupación de especies en la dimensión uno corresponden a las tres categorías de síndrome dispersión y los formados en la dimensión dos son constituidos de acuerdo a la duración de la época de fructificación. En la figura se señalan la agrupación de especies de acuerdo al síndrome de dispersión dado que es es atributo en torno al cuál se realizarán posteriores análisis (ver capítulo de síntesis).



**Figura 2.3.** Ordenamiento de las especies de acuerdo con la importancia de sus atributos de atracción a frugívoros en un paisaje con baja densidad de árboles aislados. *Estrés: 0.0989*. Las letras agrupan a las especies de acuerdo con su síndrome de dispersión. Las abreviaturas de las especies se encuentran consignadas en el Apéndice 3. **a.** Quiroptero-ornitócoro. **b.** Por mamíferos arborícolas. **c.** Otros tipo de dispersión.

El ordenamiento para el escenario con potreros que tienen más densidad de árboles aislados se presenta en la Figura 2.4. Los mayores grupos se conforman por la interacción entre la altura y el síndrome de dispersión, los grupos sombreados son los conformados por variaciones en la altura promedio de las especies y que esta variable es el atributo de mayor importancia que determina la atracción de la especie en escenarios con baja densidad de árboles aislados.



**Figura 2.4.** Ordenamiento de las especies de acuerdo con la importancia de sus atributos de atracción a frugívoros en un paisaje con alta densidad de árboles aislados. *Estres: 0.0103*. Las abreviaturas de las especies se presentan en el Apéndice 3. Los conjuntos sobreadados agrupan a las especies de acuerdo al promedio de su altura total **a.** alta **b.** mediana y **c.** bajas. Los subgrupos, dentro de cada clase de altura, se forman de acuerdo al tipo de dispersión. Las especies ubicadas hacia la izquierda de la figura tienen síndrome quiroptero-ornitócoro.

## DISCUSIÓN

Anteriores investigaciones de árboles aislados en la zona de estudio, trabajaron con un pequeño grupo de especies con altas densidades (Guevara *et al.* 1986, Guevara *et al.* 1992, Guevara y Laborde 1993, Guevara *et al.* 1998, Guevara *et al.* 2004, Laborde *et al.* 2008), lo que metodológicamente significaba la búsqueda de individuos pertenecientes a las especies mejor representadas en los potreros, conllevando a que la toma de datos se realizara en potreros con diferentes densidad de árboles y composición de vegetación que no fueron caracterizados dado el compromiso del tiempo empleado en la búsqueda de los individuos.

La información recopilada en éste capítulo brinda la oportunidad de realizar análisis multivariados que, utilizando la caracterización de los atributos para cada una de las especies, pueda enfocarse en el proceso conectivo

en un área específica, aumentando la riqueza de árboles aislados estudiados y disminuyendo el tiempo empleado en la búsqueda de individuos de una especie determinada. Trabajar en un área específica, permitirá determinar el efecto de la estructura y el tipo de comunidades de vegetación cercanas o, a una menor escala, el efecto de la composición de la vegetación sobre la capacidad de atracción de frugívoros de árboles aislados en potreros. Un estudio pionero que trata este tema es el de Laborde *et al.* (2008), quienes investigaron la concentración de semillas bajo la copa de individuos de árboles aislados del género *Ficus*.

En anteriores estudios, Guevara *et al.* (2005) y Laborde *et al.* (2008) han planteado como estrategias de manejo el reemplazamiento de los individuos de árboles aislados que mueren, por alguno de los individuos establecidos bajo sus copas y, de esta manera, mantener la densidad actual de árboles aislados en la región de estudio. Aunque esta es una interesante propuesta, la información recopilada en este capítulo conjugada con los resultados del capítulo uno, genera la opción de formular estrategias de manejo que aumente la función conectiva de los potreros.

Una estrategia a evaluar es el enriquecimiento de los potreros por la propagación y siembra de individuos arbóreos aislados a la densidad arbórea que el dueño del terreno quiera manejar, en este sentido desde una perspectiva ecológica la densidad determinará la identidad de las especies que incrementará la conectividad de los potreros. En este mismo sentido, se ha desarrollado un nuevo método para la propagación de especies arbóreas en potreros tropicales (Zahawi 2008), para éste se reportan altas tasas de supervivencia al sembrar estacas mayores a 3 m de altura de *Ficus pertusa*, *Bursera simaruba* y *Erythrina poeppigiana*. Las ventajas de utilizar este tipo de estacas en potreros sometidos al pastoreo del ganado, es que su altura permite evadir el ramoneo de los retoños y la competencia con la matriz de pasto circundante.

No obstante, cualquier estrategia de manejo que implique aumentar la densidad de árboles aislados en los potreros ganaderos, necesariamente debe fundamentarse en la participación comunitaria desde su planteamiento inicial. En este sentido las especies elegidas, además de ser ecológicamente importantes por incrementar la conectividad de los potreros, deben generar los suficientes beneficios económicos que incentiven el cambio de prácticas de manejo de los potreros, el cuidado inicial de los individuos propagados y las pérdidas económicas asociadas a el incremento de la densidad de árboles sobre la producción ganadera.

Los ordenamientos de las especies, presentados en este capítulo son herramientas teóricas que permiten seleccionar a las especies que ejercen mayor atracción sobre los frugívoros para su propagación en potreros con diferente densidad de árboles. Debido a que en el anterior capítulo se estableció que *F.yoponensis* es la especie más eficiente como elemento conectivo, es de esperar que las especies cercanas a *F.yoponensis* en los ordenamientos, ejerzan mayor atracción a frugívoros que las especies más alejadas de la misma.

Aunque algunas de las especies de árboles aislados caracterizadas en este capítulo han sido propagadas en vivero a partir de la colecta de plántulas o semillas en el campo (ver capítulo 3), la mayor limitación para que las

especies seleccionadas por los ordenamientos sean empleadas para el enriquecimiento de potreros es que éstas tengan altas tasas de supervivencia una vez son sembradas en potreros. En este sentido, los ordenamientos deben entenderse como instrumentos que permiten seleccionar entre un grupo de posibles especies, a las que presenten altas tasas de supervivencia en potreros registradas en otros estudios.

## **CONSIDERACIONES FINALES**

Las implicaciones prácticas de la información recopilada en este capítulo es que ésta permite plantear nuevas estrategias del manejo de los árboles aislados en potreros por parte de sus dueños o usuarios. En estas estrategias, el número de especies a ser seleccionadas incrementa al mismo tiempo que lo hace la densidad de árboles aislados a ser manejados dentro de un potrero. En este sentido es posible aumentar la conectividad del paisaje en paralelo con el uso ganadero en sus terrenos, a partir de diferentes opciones de densidades y de agrupamiento de las especies. Este trabajo se presenta como el acercamiento inicial a la aplicabilidad del conocimiento ecológico en torno a los árboles aislados; sin embargo es importante avanzar en investigaciones que resuelvan cuál es la densidad óptima de árboles aislados para cada uno de las estructuras del paisaje propuestas.

## CAPÍTULO 3

### EL MANEJO DE LOS POTREROS A TRAVÉS DE ÁRBOLES AISLADOS

#### INTRODUCCIÓN

En el trópico húmedo la expansión de las actividades productivas y el inadecuado manejo de los recursos naturales han causado un severo deterioro ambiental. Ante esto la creación de Áreas Naturales Protegidas (ANP) es uno de los instrumentos de protección de la biodiversidad más utilizado. En México, entre los objetivos de las ANP's se encuentran preservar los ambientes naturales representativos de las diferentes regiones biogeográficas y ecológicas, para asegurar el equilibrio y la continuidad de los procesos evolutivos y ecológicos y, el aprovechamiento sustentable de los ecosistemas y sus elementos (DOF 2000).

Para alcanzar su objetivo las ANP's son organizadas de acuerdo a las características ambientales, sociales y a su grado de conservación en zona núcleo y de amortiguamiento. La primera abarca fragmentos de vegetación conservados en donde el objetivo principal es la protección de la biodiversidad. Consecuentemente no es permitido ningún uso productivo. En la zona de amortiguamiento, que contiene un gradiente bastante variable de riqueza biológica, se permiten usos sostenibles que complementen las acciones de conservación de las áreas núcleos (CONABIO 2006).

En México el 14% de la superficie original de las selvas altas y medianas perennifolias se encuentran protegidas bajo la figura de ANP's (Mas y Pérez-Vega 2005). Entre ellas, la Reserva de Biosfera (RB) de Los Tuxtlas, ubicada en la planicie costera del Golfo de México es de especial importancia (Laborde 2004). En ésta se encuentran los remanentes de selva ubicados más al norte del continente americano, con comunidades naturales que tienen características biogeográficas únicas, ya que en ella convergen taxa de afinidades tropicales y holárticos (Dirzo y García 1992).

La zona núcleo de la RB Los Tuxtlas está constituida por tres fragmentos que abarcan 20% del su territorio y el área restante corresponde a la zona de amortiguamiento que es utilizada principalmente para la ganadería (CONANP 2006). La reducida proporción del área núcleo con respecto a la de amortiguamiento, hace necesario que esta última sea eficiente promoviendo y facilitando el movimiento de especies de flora y fauna nativas entre los remanentes de vegetación que aún se conservan (Guevara y Laborde 2008). En el área de amortiguamiento, la cobertura de vegetación arboréa compuesta por cercas vivas, árboles aislados y corredores riparios, ocupa el 26% del total de la RB (CONANP 2006), cumpliendo un importante papel ecológico al incrementar la conectividad biológica del paisaje (Harvey et al. 2004, Guevara 2005, Harvey et al. 2005).

La composición de los árboles en potreros se encuentra fuertemente condicionada por la composición florística que existió en la zona antes de su uso productivo (Guevara et al. 1998) y por criterios sociales que seleccionaron a las especies durante su deforestación (Barrera-Laez 2003). En el trópico húmedo es frecuente que

las especies de árboles aislados sean típicas de la selva, 56% de las especies en Costa Rica (Harvey y Haber 1999) y 78% en la región de estudio (Guevara et al. 1998). Por su presencia en los potreros, los árboles aislados se encuentran relacionados con la producción ganadera, brindan protección al ganado y en algunas ocasiones, son una fuente de forraje en la época de menor disponibilidad de pasto (Harvey y Haber 1999). En la Sierra de Los Tuxtlas, lugar en donde se desarrolló este estudio, el 40% de las especies son utilizadas a pesar de que 68% tienen algún uso reportado (Barrera-Láez 2003).

El uso de los árboles aislados surge como una opción para diversificar la producción de los potreros, mediante un manejo agroforestal que aumente su riqueza florística, su heterogeneidad estructural (Sánchez et al. 2004). De acuerdo a la identidad de las especies empleadas, se puede acceder a una rica variedad de productos, entre los principales se encuentran el forraje para el ganado, madera, leña y frutos comestibles para el ganado o para la población, entre otros (Sánchez et al. 2004, Schlawin y Zahawi 2008).

Adicionalmente, los árboles en sistemas agroforestales cumplen importantes funciones ecológicas, capturando carbono atmosférico, concentrando nutrientes en el suelo, excluyendo con su sombra pastos bajo su copa y ofreciendo recursos y perchas de descanso a la fauna que se moviliza a través de los potreros (Zihkham y Mercer 1997, Wise y Cacho 2005, Mcadam et al. 2007, Mmlotsi et al. 2008). Una de las virtudes del manejo agroforestal es que permite al usuario manejar la composición de especies y su arreglo espacial (Harvey y Haber 1999) y controlar la secuencia temporal de aprovechamiento de sus productos. Adicionalmente desde un enfoque ecológico es posible favorecer las interacciones biológicas que se generan entre los organismos que se encuentran o frecuentan los potreros.

A pesar de la función económica y ecológica de los árboles aislados, no se han planteado estrategias para incrementar su densidad y riqueza, e influir positivamente sobre la conectividad de los potreros y los beneficios económicos obtenidos del mismo. En la literatura sólo se registra un estudio que estudia la supervivencia de tres especies distribuidas como árboles aislados a partir de su propagación por la siembra de estacas con tamaños superiores a los tres metros (Zahawi 2008) y desde un enfoque social se han registrado cuáles son las percepciones sociales en torno a estos elementos arbóreos en potreros de Costa Rica o sus usos asociados en la región de estudio (Barrera-Láez 2003).

Uno de los mayores vacíos de información para desarrollar planes de manejo de árboles aislados en los potreros, es el desconocimiento de la percepción social en torno a éstos y de los criterios de elección de especies a ser sembradas, especialmente bajo las condiciones socio-económicas actuales que determinan su uso futuro. Se ha propuesto que el principal criterio es la factibilidad de aprovechamiento económico. Para un propietario la decisión de adoptar el manejo agroforestal sus potreros, depende de que los ingresos percibidos por tal uso sean mayores a los generados por otras alternativas de aprovechamiento del territorio (Alavalapati et al. 2004). Adicionalmente, en tal decisión también interfieren los valores personales, sociales y culturales del propietario (Montambault y Alavalapati 2005).

En este capítulo se describen algunas prácticas de manejo de los potreros y de la percepción de sus dueños de los potreros entorno a los árboles aislados, especialmente en relación al sistema de producción ganadera en tres ejidos de la región de Los Tuxtlas. Adicionalmente se presentan los criterios que los ejidatarios tendrían en cuenta para elegir especies para el enriquecimiento de sus potreros con especies dispersas como árboles aislados, se analiza que factores determinan esta selección y la factibilidad de aprovechamiento en términos de las normas que legislan el aprovechamiento maderable de los árboles de acuerdo a la ubicación de los ejidos con respecto a la RB Los Tuxtlas.

## METODOLOGÍA

Se realizaron encuestas semiestructuradas a ejidatarios propietarios de potreros. Las encuestas semiestructuradas se realizan teniendo como base un cuestionario corto que se puede desarrollar con cierta libertad de acuerdo a la información dada por el informante en búsqueda de la más importante para el estudio ( para mayor información consultar Martín 2000). Los tópicos de la encuesta se presentan en el Apéndice 4. En la entrevista participaron ejidatarios propietarios de potreros de los ejidos de Benito Juárez, Tebanca y Las Margaritas, los dos primeros se encuentran en el área de amortiguamiento de la RB Los Tuxtlas y el último en su área de influencia. Se entrevistaron a los ejidatarios que aceptaron participar en el estudio, éstos representaron 23.2, 24.3 y 14.2% del total de ejidatarios de Tebanca, Las Margaritas y Benito Juárez, respectivamente.

Las variables socio-económicas de la encuesta son: sexo, actividad económica principal, número de personas en el núcleo familiar, edad y antigüedad en el ejido, superficie total de su terreno y la superficie de éste utilizado como potrero. Los datos asociados al manejo del potrero son el número de cabezas de ganado, el tipo de pasto dominante y en caso de realizarse, frecuencia de la época de chapeo y de aspersión con herbicidas durante un ciclo anual.

### *Manejo de los datos*

Para conocer cuales especies le interesaría tener a los ejidatarios en su potrero (sección *Acerca de los árboles aislados de la encuesta*), se pidió a cada informante que enlistara 10 especies y que adjudicará a cada una un número de 1 a 10 de acuerdo a su importancia (1 la especie más valorada por el informante y 10 la menos). El índice de importancia se calculó siguiendo la siguiente formula:

$$I_e = (C_e * X_e) / C_e$$

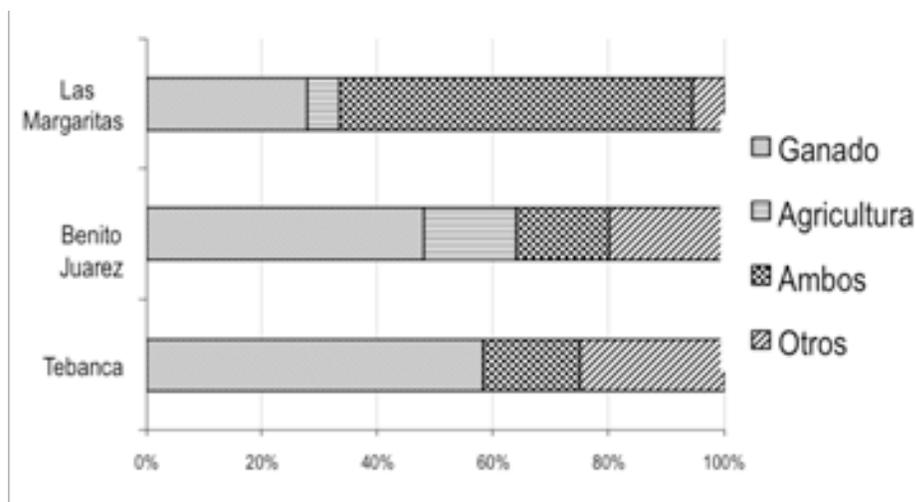
$I_e$  es el índice de importancia de la especie  $e$ ,  $C_e$  es el número de veces que la especie fue citada por un informante y  $X_e$  la posición promedio ocupada por la especie en las encuestas en que fue listada. Adicionalmente el (los) uso(s) de cada una de las especies citadas por los informantes fue(ron) registrado(s), al igual que las especies más frecuentes en los potreros de los ejidatarios encuestados.

Para las variables socio-económicas se determinaron las diferencias existentes entre ejidos por medio de la prueba no paramétrica H de Kruskall-Wallis. Adicionalmente, para saber si alguna variable socio-económica del informante incide en las especies que enlistó y en el orden en el que lo hizo, se realizó un análisis TWINSpan con el programa PC-ORD versión 5.12 restringiendo la clasificación final a 4 grupos. Las agrupaciones de los informantes arrojadas por el análisis TWINSpan se correlacionaron con cada una de las características socio-económicas; éste análisis se realizó con los estadísticos de Rho de Spearman. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el Programa SPSS Versión 15.

## RESULTADOS

### *Características socio-económicas de los informantes*

La edad de los encuestados varió entre los 25 y 60 años ( $\bar{x}=41.21$ ;  $n=58$ ), de éstos 93% son hombres. El 94.9% de los ejidatarios encuestados han vivido toda su vida en su ejido. El porcentaje de ejidatarios agrupados por ejido dedicados a una actividad productiva dada se presenta en la Figura 3.1.



**Figura 3.1.** Porcentaje de ejidatarios dedicados a una actividad económica dada, los resultados se agrupan por ejido. En la categoría de otros se incluyeron a los ejidatarios que trabajan en los cascos urbanos de la región.

Las variables asociadas al tamaño del terreno y al número de cabezas de ganado en los tres ejidos son similares estadísticamente. En la Tabla 3.1 están los valores promedio y el error estándar para cada una de las variables por ejido.

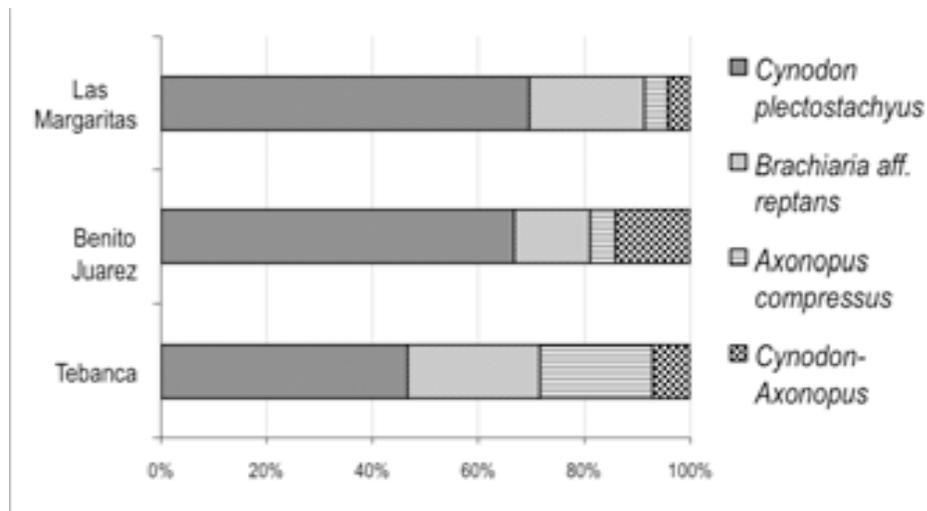
**Tabla 3.1.** Promedio y desviación estándar de las variables asociadas al terreno y a su uso para la ganadería para cada uno de los ejidos estudiados.

VARIABLES	EJIDO		
	Benito Juárez $\bar{X} \pm E.E.$	Las Margaritas $\bar{X} \pm E.E.$	Tebanca $\bar{X} \pm E.E.$
Superficie total del terreno (ha)	10.4±4.5	14.2±7.8	9.5±3.9
Superficie del potrero (ha)	8.2±3.0	9.9±7.2	7.3±3.2
Superficie potrero/ Superficie total	0.8±0.1	0.7±0.2	0.8±0.2
Número de cabezas de ganado	13.3±9.1	12.8±9.6	12.2±7.9
Cabezas/ha	1.7±1.1	1.6±1.2	1.9±1.4
Número de ejidatarios encuestados	20	18	20

### *Características de los potreros y sus prácticas de manejo*

Para seleccionar la especie de pasto de los potreros, los ejidatarios consideran diferentes aspectos, el incremento de peso de los animales, la capacidad de exclusión de especies ruderales y sucesionales, la velocidad para rebrotar y la resistencia a la sequía. El pasto preferido por los ejidatarios es el pasto Estrella de África (*Cynodon plectostachyus*) (Figura 3.2). Esta especie es frecuente porque su alto valor nutritivo, incrementa el peso del animal, la producción de leche y consecuentemente, aumenta las ganancias percibidas por el ejidatario. Sin embargo, el pasto Estrella de África no excluye eficientemente a las plantas ruderales o establecidas por regeneración natural como lo hace el pasto Insurgente (*Brachiaria aff. reptans*), especie que también es originaria de África y que en los ejidos se comenzó a introducir hace 10 años. La limitada competitividad de Estrella de África, exige al ejidatario programar jornadas de chapeo para el control de las especies establecidas y si las posibilidades económicas lo permiten, la aplicación de herbicidas.

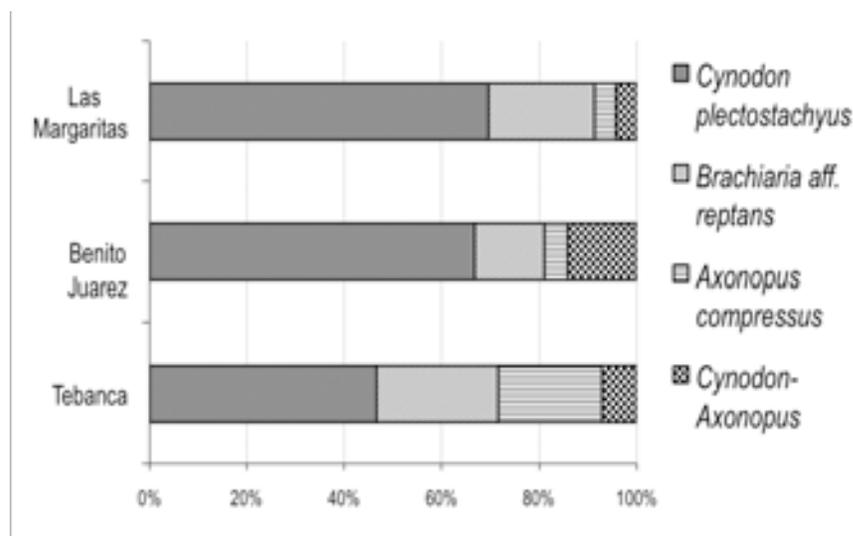
En algunos casos el pasto Estrella de África se encuentra coexistiendo con el grama, denominación local para un complejo de pastos nativos que por lo general tiene un alto valor de cobertura de *Axonopus compressus*. El establecimiento del grama es favorecido por la introducción del ganado a terrenos agrícolas para su conversión a potreros. El grama es la cobertura de gramíneas menos usada debido a su baja productividad y limitada competencia con especies ruderales o sucesionales.



**Figura 3.2.** Porcentaje de potreros cuya cobertura es dominada por una especie de pasto o una agrupación de especies. Los datos son agrupados para cada uno de los ejidos estudiados.

El pasto Insurgente fue la especie más nombrada por los ejidatarios cuando se les preguntó por que pasto remplazarían a la especie de su potrero (Figura 3.3). La principal razón es su tolerancia a la mosca pinta o "salivazo" (*Aneolamia postica* y/o *Prosapia* spp, Homolpera, Cercopidae), que en la época de lluvias consume el forraje disponible para el ganado. Adicionalmente el pasto Insurgente es más resistente a la sequía que los otros pastos y tiene mayor biomasa radical, siendo utilizado en los terrenos inclinados porque disminuye el deslave del suelo que es causado por el sobrepastoreo.

Las desventajas asociadas al uso del pasto Insurgente es que genera menos ingresos en comparación con el Estrella de África, hecho que los ejidatarios asocian con una menor concentración de nutrientes. Adicionalmente, algunos ejidatarios han observado árboles aislados secos en los potreros en donde este pasto fue introducido inicialmente, este fenómeno aún no ha sido estudiado. A pesar de estas desventajas, el principal limitante para la propagación del pasto Insurgente es la inversión económica necesaria para comprar su semilla. Con el suficiente tiempo para reunir el dinero, es posible que los ejidatarios lo introduzcan paulatinamente y que se convierta en la especie dominante en los potreros de la región.



**Figura 3.3.** Porcentaje de las especies por las que los ejidatarios cambiarían la especie de pasto dominante de sus potreros.

Una práctica común entre los ejidatarios es la rotación del ganado entre las parcelas en las que se dividen los terrenos (81% de los encuestados). La frecuencia anual de las diferentes prácticas de manejo se presentan en la Tabla 3.2. No hay diferencias estadísticas significativas entre ejidos para las anteriores variables.

**Tabla 3.2.** Porcentajes de ejidatarios de acuerdo con las frecuencias temporales de las prácticas de manejo realizadas en sus terrenos.

Variable	Frecuencia	Porcentaje
Rotación de ganado	Menos de 1 mes	57.9
	Más de 1 mes	33.3
	No rotan	8.8
Chapeo	1/año	28.1
	2/año	66.7
	Constantemente	5.3
Aspersión con herbicidas	1/año	22.8
	No hacen aspersión	73.7

#### Árboles aislados en los potreros y su percepción por los ejidatarios

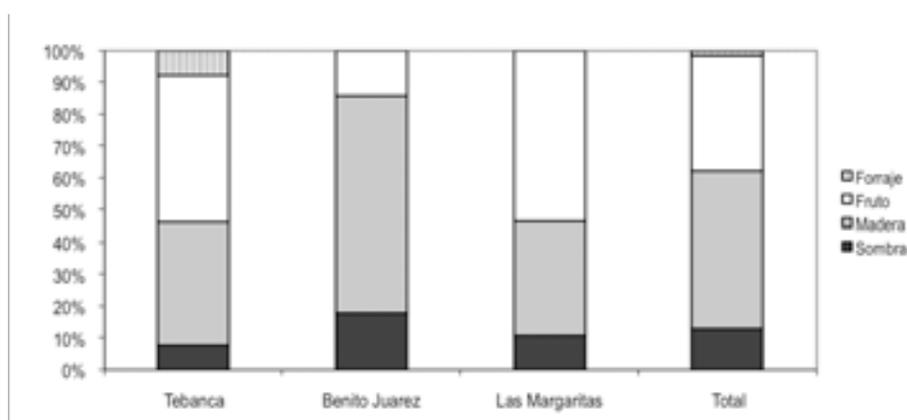
El 98% de los ejidatarios encuestados tienen árboles aislados en sus potreros y el 77% toleró el crecimiento de los que llegaron por eventos de dispersión natural o los dejaron al desmontar el terreno, mientras que el 33% los sembró. Las especies que más frecuentemente se siembran son *Citrus sinensis*, *Pimenta dioica*, *Cedrela odorata*, *Persea schiedeana*, *P.americana* y varias especies de laureles (i.e. familia Lauraceae, géneros *Nectandra*, *Ocotea*, etc).

La percepción de 86% de los ejidatarios es que los árboles aislados en los potreros benefician a la ganadería, el 90% citan ventajas directas como la sombra para el ganado, la protección contra las lluvias y los “nortes”, o porque una vez que el pasto se ha agotado, su follaje puede ser consumido por el ganado. El 10% restante aduce razones indirectas, como el aumento de la calidad del suelo, el mantenimiento del nivel de los cursos de agua o porque los árboles aislados forman islas en las que el pasto no se seca durante la época de menor precipitación.

El 8% de la población encuestada considera que conservar árboles aislados en campos dedicados a la producción pecuaria disminuye las ganancias económicas generadas por potreros. La razón más común es que la sombra de sus copas facilita el crecimiento de maleza y se debe dedicar más tiempo y dinero a su control. Finalmente, el 5% de los encuestados no perciben ningún efecto de la presencia de los árboles aislados. En el Apéndice 5 se registran las especies de árboles aislados más frecuentes en los potreros en cada uno de los ejidos.

#### Criterios de selección de árboles aislados

El 75.8% de los ejidatarios encuestados sembrarían árboles aislados dentro de sus potreros si significaran un aumento en los beneficios económicos obtenidos de los mismos. La frecuencia de los criterios para elegir la especie se presentan en la Figura 3.4. De un total de 58 especies, el uso más comúnmente mencionado fue el maderable (37.3%), seguido por las especies que ofrecen frutos comestibles (22.6%). El listado completo está en el Apéndice 6, con sus valores de *Índice de importancia* (*Ie*) y sus usos. Las especies con mayores *Ie* ( $Ie=1.00$ ) fueron *Cordia megalantha*, laureles (especies de *Nectandra* y *Ocotea*), *Cedrela odorata*, *Citrus sinensis*, *Pimenta dioica*, *Swietenia macrophylla*, *Tabebuia guayacan* y *Ficus spp.*



**Figura 3.4.** Criterios tomados en cuenta por los ejidatarios para la elección de especie de árbol aislado que sembrarían en sus potreros. El porcentaje de cada uno de los criterios se presenta agrupado por ejido.

Los cuatro grupos de informantes, conformados de acuerdo a la similitud de especies que enlistaron y sus posiciones de importancia (ver sección *Manejo de datos*), se correlacionaron con la pertenencia a un ejido dado ( $Rho$  de Spearman= 0.25) y con la actividad económica principal ( $Rho$  de Spearman= 0.28) de los informantes.

Entre los ejidatarios que expresaron no tener interés en sembrar árboles aislados en sus potreros, 48.3% lo justificaron porque piensan que ya tienen los suficientes. El porcentaje restante, manifestó que les gustaría sembrar especies con uso maderable, pero debido a que los ejidos están en la zona de amortiguamiento o de influencia de la RB de Los Tuxtlas, el corte de cualquier árbol debe contar con un permiso que implica trámites largos y complicados; por lo tanto sembrar o tolerar el crecimiento de un árbol aislado dentro de sus potreros incrementa el trabajo de los ejidatarios de dos maneras: exige mayor tiempo de dedicación al control de malezas bajo sus copas y requiere mayor inversión en tiempo y dinero durante los trámites necesarios para aprovecharlos legalmente.

## DISCUSIÓN

Para los ejidatarios encuestados, al igual que para los propietarios de terrenos en la región de Los Tuxtlas, la principal razón que explica el uso de sus tierras para la ganadería es su seguridad económica, para un pequeño productor como un ejidatario, ésta significa tener ingresos económicos constantes por la venta de leche o de animales (CONANP 2006). Las prácticas de manejo de los potreros, obedecen a criterios económicos, dentro de los cuáles se encuentra un mínimo de inversión en jornales para el control de las plantas que se establecen en los potreros. En este sentido, la densidad de árboles aislados en un potrero, es función de los beneficios directos de su presencia sobre el ganado y los costos asociados a las prácticas de manejo que requieren su presencia, como el chapeo y aspersión con herbicidas bajo sus copas o, la poda de sus ramas para controlar el tamaño de su sombra.

Para la mayoría de los ejidatarios la presencia de árboles aislados en los potreros beneficia al ganado directamente, especialmente en los periodos climáticos extremos (sequía, lluvia). En sus terrenos la época de sequía se prolonga hasta por tres meses y causa un descenso en la producción ganadera. De acuerdo con CONANP (2006), durante abril la biomasa de las especies de pasto se reduce a menos de la mitad de la disponible en septiembre, mes de mayor precipitación. Los árboles aislados, operan como zonas de refugio para el ganado, su sombra impide que el pasto se seque bajo su copa y cuando sus ramas son accesibles y palatables, sirven como forraje alternativo.

Los beneficios directos de la presencia de árboles aislados sobre la producción ganadera de los potreros disminuyen cuando se considera el aumento de las prácticas de manejo que son necesarias para controlar la constante colonización de plantas bajo sus copas. La inversión en las prácticas de manejo disminuyen el ingreso neto generado por los potreros, razón que justifica que los ejidatarios prefieran tener baja densidad de árboles aislados. De esta manera se vuelven populares las alternativas de manejo que permiten afrontar el déficit de follaje durante la época seca, como la rotación de los animales entre diferentes terrenos y la propagación de especies de pasto más resistentes a la sequía, como el pasto Insurgente.

Aunque para la mayoría de los ejidatarios los árboles aislados en los potreros benefician al ganado, un factor que limita su uso actual es la ausencia de un ingreso económico directo que les permita valorar estos beneficios, mientras que los gastos que ocasionan el chapeo y la aspersión con herbicidas si son percibidos directamente. Esto explica porque 75,8% de los ejidatarios encuestados enriquecerían sus potreros sembrando

especies que puedan ser aprovechadas económicamente y, que entre éstas, las categorías más frecuentemente listadas sean las maderables y las productoras de frutos. Harvey y Harber (1999) encontraron resultados similares en Costa Rica, en donde la sombra para el ganado y la cosecha futura de madera son las dos razones principales para que los campesinos permitan crecer a los árboles aislados dentro de sus potreros.

Las correlaciones encontradas entre las agrupaciones de ejidatarios resultantes del análisis TWINSpan con la actividad económica principal del ejidatario (ver en resultados el apartado de *Criterio de selección de árboles*), pueden ser originadas porque en los tres ejidos existe un acceso diferencial a empleos de entidades gubernamentales. En Tebanca se concentran los centros de servicios administrados por el estado y por lo tanto, los empleos que éstos generan son ocupados por sus ejidatarios. Al tener ingresos fijos y una mayor capital de inversión por las ganancias combinadas de la ganadería y el trabajo en estas plazas, los ejidatarios de Tebanca pueden contratar a personas que administren sus propiedades. Esta situación genera que los ejidatarios tengan poco contacto con las labores diarias en los potreros y, por lo tanto, que el número de especies listadas en las encuestas sea bajo. Por su parte, los ejidatarios de Benito Juárez y Las Margaritas, en ausencia de ofertas de empleo locales, se dedican en mayor proporción a combinar la ganadería con la agricultura; una mayor inversión de tiempo en las actividades productivas en sus potreros influye en que conozcan un mayor número de especies de árboles.

Por otra parte la correlación entre los grupos formados por los ejidatarios según las especies de árboles aislados que sembrarían en su potrero y el orden en que las listaron (ver en resultados el apartado de *Criterio de selección de árboles*), es explicada por la participación diferencial de los ejidatarios en los proyectos de los viveros que difunden y promocionan la propagación y reforestación con especies nativas en la zona de estudio. El vivero más próximo a los tres ejidos es el Vivero de Tebanca "El Maduro" A.C., que se especializa en propagar una amplia variedad de especies nativas. Esta asociación civil reforesta los nacimientos de agua en la región de estudio. Los ejidatarios que se encuentran vinculados a estos proyectos son en mayor medida de Benito Juárez y son ellos precisamente quienes conocen un mayor número de especies nativas. Por su parte los ejidatarios de Tebanca y Las Margaritas, reconocen menor número de especies y dentro de sus opciones siempre se encuentran las propagadas en el vivero de Pozolapan. Este vivero pertenece al Gobierno del Estado de Veracruz y propaga un reducido número de especies maderables finas y de maderas tropicales.

El aprovechamiento de árboles dentro de potreros, es una estrategia de manejo agroforestal que cumple con una doble función. Influye positivamente en la conectividad ecológica del paisaje por el aumento en la densidad de árboles y de hábitats disponibles que atraen fauna y con ella la dispersión de semillas hacia los potreros (Guevara y Laborde 1993, Galindo-González et al. 2000) y genera que los ejidatarios puedan tener un beneficio económico directo de la presencia del arbolado, además del indirecto sobre la producción ganadera, discutido en la primera parte de esta sección. Sin embargo es necesario que la factibilidad de aprovechamiento de los árboles aislados en los potreros sea analizada a partir de tres ejes: el normativo, el económico y el ecológico. En las siguientes secciones se analizará cada uno de éstos.

### *Legislación para el aprovechamiento de árboles aislados en potreros*

En los ejidos en los que se realizó este , el aprovechamiento de árboles aislados es regulado por diferentes normas dependiendo de si el potrero pertenece a la zona de amortiguamiento de la RB-Los Tuxtlas o a su área de influencia. En el área de amortiguamiento, el aprovechamiento es regulado por la federación a través de la Ley General para el Desarrollo Forestal Sustentable y exige una gran cantidad de trámites, dentro de éstos la Manifestación de Impacto Ambiental puede ser el más difícil de obtener por los ejidatarios interesados en aprovechar los árboles. Por su parte en la zona de influencia, tal aprovechamiento es regulado por la Ley de Desarrollo Forestal Sustentable para el estado de Veracruz. En la Tabla 3.3 se hace un resumen de las entidades ante las cuales se deben realizar los trámites y los requisitos y/o documentos que el ejidatario debe presentar de acuerdo a la ubicación de su potrero en la zona de amortiguamiento o influencia de la RB Los Tuxtlas.

Solicitar el permiso de aprovechamiento para un ejidatario puede ser complicado por la complejidad de los trámites requeridos y porque éstos implican inversión de tiempo y dinero para su obtención. Es necesario desarrollar estrategias que garanticen una mayor acceso a la información y brinden apoyo logístico a los ejidatarios. En este sentido una eficiente organización ejidal puede disminuir los costos de los trámites o desarrollar mecanismos que permitan la obtención de fondos para los mismos. Un buen ejemplo para financiar los costos iniciales de establecer mecanismos de manejo agroforestal en Costa Rica es la integración de árboles aislados a esquema de pago por servicios ambientales<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup>Proyecto disponible en:

[http://www.catie.ac.cr/BancoConocimiento/G/ganaderia\\_proyectos\\_research/ganaderia\\_proyectos\\_research.asp?TxtSiglaTema=&Viene=1&NomSeccion=&NomMagazin=&CodIdioma=ESP&CodSeccion=156&CodMagazin=36](http://www.catie.ac.cr/BancoConocimiento/G/ganaderia_proyectos_research/ganaderia_proyectos_research.asp?TxtSiglaTema=&Viene=1&NomSeccion=&NomMagazin=&CodIdioma=ESP&CodSeccion=156&CodMagazin=36)

**Tabla 3.3.** Resumen de los tramites necesarios para el aprovechamiento de árboles aislado en los potreros de acuerdo a su pertenencia o no a la RB Los Tuxtlas. (1) Las zonas y actividades permitidas en el área de amortiguamiento de la RB son estipuladas por el artículo 47BIS II b de la Ley General Del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente (LGEEPA) (DOF 2000). (2) La pertenencia de un ejido a una o varias zonas es determinada por el Programa de Conservación y Manejo de la Reserva de Biosfera Los Tuxtlas (CONANP 2006).

UBICACIÓN DEL POTRERO	ZONA(1)	EJIDO (2)	ENTIDAD ENCARGADA DEL TRAMITE Y DURACION	DOCUMENTOS REQUERIDOS
<b>ZONA DE AMORTIGUAMIENTO:</b> REGLA 43 PMCMR-Los Tuxtlas.  Ley General para el Desarrollo Forestal Sustentable (LGDFS) (DOF 2003), Artículo 76	<b>Uso tradicional:</b>	Benito Juárez		<ul style="list-style-type: none"> <li>• Manifestación de impacto ambiental (Sección V LGEEPA).</li> <li>• Documentos listados en el artículo 74 (LGDFS), incluyendo un Plan de Manejo Forestal.</li> </ul>
	Agroforestería Silvicultura Aprovechamiento forestal			
	<b>Aprovechamiento Sustentable:</b>	Tebanca	SEMARNAT, Delegación Veracruz.	
	Agroforestería Silvicultura Ganadería		60 días.	
<b>ZONA DE INFLUENCIA</b>  Ley de Desarrollo Forestal Sustentable para el Estado de Veracruz (LDFS-Veracruz).	<b>Aprovechamiento especial:</b>	Tebanca		<ul style="list-style-type: none"> <li>• Título del propiedad del predio.</li> <li>• Credencial para votar vigente</li> <li>• Comprobante actualizado del pago del predial.</li> <li>• Plano georreferenciado del predio.</li> <li>• Documento descriptivo de los recursos forestales y estimación de volúmenes.</li> <li>• Constancia que especifica la actividad primordial del predio.</li> <li>• Constancia del Municipio con la que se señala que los productos forestales no se encuentran en las márgenes de espejos o nacimientos de agua, manantiales o ríos y que el predio no tiene una pendiente mayor a cuarenta y cinco grados.</li> </ul>
	Agroforestería Silvicultura Ganadería Aprovechamiento forestal		Dirección General de Desarrollo Forestal del Gobierno del Estado de Veracruz.	
		Las Margaritas		
			30 días	

### *Opciones económicas para el aprovechamiento de árboles aislados*

Son varios los puntos que generan un escenario positivo para el aprovechamiento de las especies de árboles aislados. El mercado de especies maderables en Catemaco, el centro de acopio al sitio de estudio, es dominado por especies nativas (74.7%) (INEGI 2007). Adicionalmente 50% de las especies listadas por los ejidatarios son comercializadas actualmente en mercados nacionales, locales o internacionales y 5% de éstas presentan características que las hacen potencialmente comerciables (Ibarra-Manríquez et al. 1997). Nueve de las especies que son comercializadas se encuentran en más de dos mercados, de éstas *Manilkara zapota* y *Pouteria sapota* son las más importantes (Ibarra-Manríquez et al. 1997) (Tabla 3.4).

**Tabla 3.4** Especies que fueron listadas por los ejidatarios cuyos nombres comunes se pudieron asociar a una especie o familia. La columna de mercado potencial señala a las especies que son comercializadas actualmente o tienen características que le confieren potencialidad para esto según Ibarra-Manriquez y Ricker (1997). L1:En mercado local de Los Tuxtlas, L2: En mercado local en otras partes de México, N1:mercado nacional, M:ampliamente comercializadas, P:mercado potencial. Los géneros señalados con asterisco pueden tener varias especies comercializables, sin embargo los nombres locales no se asociaron a una especie determinada. Se presenta el tipo de síndrome de dispersión de las especies, el criterio de ecológico de selección de especies (ver siguiente apartado), Z: quiroptero-ornitócoro, m: mamíferos arborícolas y O: otros síndromes de dispersión.

Nombre común	Especies	Mercado potencial	Síndrome Dispersión
Suchil	<i>Cordia megalantha</i>	L1	O
Laurel	<i>Ocotea o Persea</i>	L1*	Z
Cedro	<i>Cedrela odorata</i>	L1, N1	O
Naranja	<i>Citrus sinensis</i>	-	O
Pimienta	<i>Pimenta dioica</i>	L1, N1	Z
Caoba	<i>Swietenia macrophylla</i>	L1	O
Primavera	<i>Tabebuia guayacan</i>	L1, 2	Z
Amate	<i>Ficus spp.</i>	P*	Z
Cocuite	<i>Gliricidia sepium</i>	-	O
Ojoche	<i>Brosimum alicastrum</i>	L1, L2	Z
Roble	<i>Quercus skinneri</i>	L1	O
Palo blanco	<i>Hirtella triandra</i>	L1	Z
Mango	<i>Mangifera indica</i>	-	O
Castaña	<i>Artocarpus altifilis</i>	-	M
Chicozapote	<i>Manilkara zapota</i>	M	M
Melina	<i>Gmelina arborea</i>	-	Z
Chagane	<i>Dalbergia glomerata</i>	L1	O
Amate blanco	<i>Sapium nitidum</i>	-	Z
Tomatillo	<i>Coccoloba hondurensis</i>	P	Z
Mulato	<i>Bursera simaruba</i>	N1, P	Z
Palo verde	<i>Ilex valerioi</i>	-	Z
Solerillo	<i>Cordia alliodora</i>	L1, N1	O
Aguacate	<i>Persea americana</i>	-	M
Apompo	<i>Pachira aquatica</i>	-	O
Chancarro	<i>Cecropia obtusifolia</i>	P	Z
Mandarina	<i>Citrus reticulata</i>	-	M
Chinini	<i>Persea schiedeana</i>	L1, P	M
Limon	<i>Citrus limon</i>	-	M
Palo colorado	<i>Cupania macrophylla</i>	P	Z
Rabo de lagarto	<i>Zanthoxylum procerum</i>	P, L1	Z
Isote	<i>Yucca</i>	-	Z
Nanche	<i>Byrsonima crassifolia</i>	N1	Z
Tepemacaya	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	L2, L1	Z
Pionchi	<i>Sideroxylon portoricense subsp. minutiflorum</i>	L1, P	Z
Cañamazo	<i>Cojoba arborea</i>	L1	Z
Pino oacarpa	<i>Pinus oacarpa</i>	-	O
Rosa Morada	<i>Lonchocarpus</i>	L1, L1	O
Uvero	<i>Inga paterno</i>	L1	Z
Zapote mamey	<i>Pouteria sapota</i>	M	M
Amate cajonero	<i>Tetrorchidium rotundatum</i>	L1	Z
Cedro.nogal	<i>Juglans olanchana</i>	P	M
Chagalapoli	<i>Parathesis psycotroides</i>	L1	M
Ceiba	<i>Ceiba pentandra</i>	N1	O
Injerto de naranja	<i>Citrus x</i>	-	M
Macadamia	<i>Macadamia sp.</i>	-	M

### *Bases ecológicas para el manejo de árboles aislados en potreros*

Se ha documentado que los árboles aislados cumplen una importante función conectiva del paisaje fragmentado (Guevara 2005). Esta función depende del grado en que estos elementos arbóreos son capaces de atraer organismos a los potreros donde se encuentran y facilitar su movimiento a través de los mismos, al disminuir las distancias entre los parches de vegetación (Guevara y Laborde 1993). En el capítulo anterior se encontró que la capacidad de un árbol aislado de atraer frugívoros por un árbol aislado depende de la presencia de más árboles en su entorno cercano y de las características propias de su especie, entre éstas últimas la más importante es su síndrome de dispersión. En este sentido, especie con síndrome de dispersión quiroptero-ornitócoro pueden atraer a más frugívoros en un escenario con baja densidad de árboles que las especies que tienen síndromes de dispersión mediados por factores abióticos.

Cuando se revisa el síndrome de dispersión de las especies listadas por los ejidatarios, se encuentra que 47% de las especies tienen síndrome quiroptero-ornitócoro y el restante porcentaje de especies tienen otros tipos de dispersión (Tabla 3.4). La existencia de esta proporción en el grupo de las especies seleccionadas por los ejidatarios, implica que, teniendo en cuenta los criterios de selección de especies arbóreas para enriquecer los potreros, las alternativas de manejo pueden enfocarse en ensambles en donde se combinen especies ecológica y socialmente útiles.

## **CONSIDERACIONES FINALES**

Para un ejidatario, el criterio principal de selección de especies arbóreas para enriquecer los potreros es obtener algún beneficio económico directo. Entre los usos los más citados se encuentran el maderable y la producción de frutos. Según la estadística de comercialización de las especies maderable en el sitio de investigación y el estudio de mercado potencial de especies arbóreas de Los Tuxtlas, el aprovechamiento de los árboles aislados en los tres ejidos estudiados es una alternativa económicamente viable.

Sin embargo, para que el aprovechamiento incremente la conectividad ecológica de los potreros en las zonas de amortiguamiento y de influencia de la RB de Los Tuxtlas, es necesario que adicionalmente a los objetivos económicos se incluyan criterios ecológicos. En este sentido, entre las especies listadas por los ejidatarios se presenta diferentes síndromes de dispersión y por lo tanto grados diferenciales de atracción a frugívoros voladores. Esto hace posible que los ejidatarios puedan seleccionar las especies de acuerdo a la densidad que quieran manejar en sus potreros, pues las altas densidades con especies anemócoras o bajas con especies que tienen síndrome de dispersión quiroptero-ornitócoro.

El aprovechamiento de las especies dependerá de que los ejidatarios conozcan los potenciales económicos del manejo agroforestal y de que se desarrollen estrategias de manejo que fortalezcan su capacidad organizativa para disminuir la inversión en tiempo y dinero durante la obtención del permiso de aprovechamiento. Adicionalmente

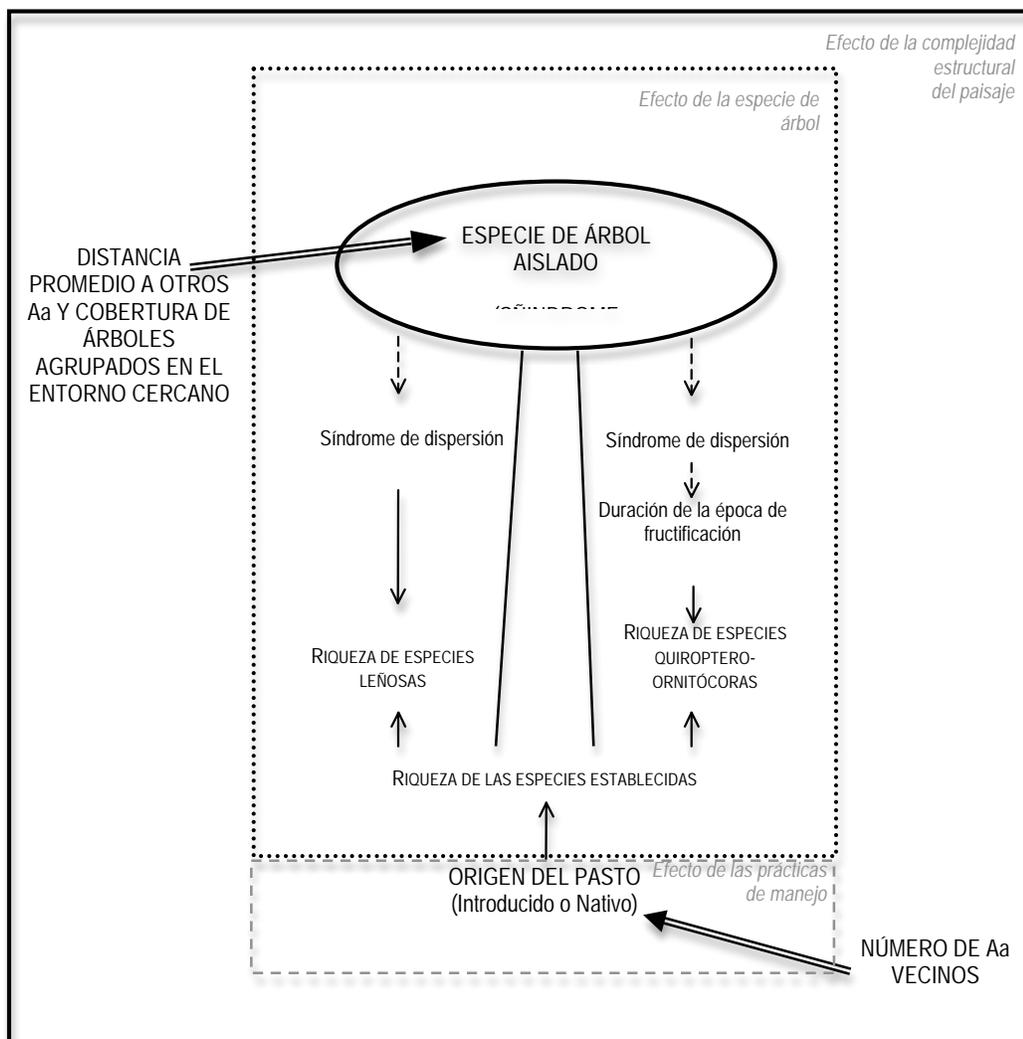
la ejecución de proyectos ambientales en la región, específicamente los desarrollados por los viveros, tiene un efecto que incrementa el conocimiento de las especies nativas por los ejidatarios.

# SÍNTESIS: LINEAMIENTOS PARA UNA ESTRATEGIA DE MANEJO DE LOS ÁRBOLES AISLADOS

## EN POTREROS DE LOS TUXTLAS

En este estudio establecimiento de plantas bajo la copa de árboles aislados depende de factores que se encuentran asociados a tres aspectos: la complejidad estructural del paisaje, las características de la especie del árbol aislado y las prácticas de manejo de los potreros en donde éstos se encuentran. En la figura 4.1 se esquematizan estos factores, junto con las interacciones existentes entre los diferentes aspectos estudiados y las variables de respuesta registradas.

**Figura 4.1** Esquema de los factores que influyen en la riqueza total, de plantas leñosas y con dispersión quiroptero-ornitócora bajo la copa de árboles aislados (Aa), según los resultados de los modelos lineales generalizados y su análisis (Capítulo 1). Los factores son señalados con letras en mayúscula y pueden pertenecer a tres niveles: al de complejidad estructural del paisaje, al de los atributos de la especie del árbol y a las prácticas de manejo. Los dos últimos se encuentran anidados dentro del primero, lo que es señalado en la figura por los recuadros con líneas punteadas. Las flechas dobles indican la interacción entre factores a diferentes niveles. Las flechas punteadas indican el efecto de una característica específica dentro de un factor. Las flechas con líneas continuas señalan el efecto sobre una variable de respuesta dada.



Aunque en este estudio se considera una densidad alta o baja de árboles aislados, es necesario definir el intervalo de valores (árboles/ha) para cada una de estas categorías en la región de estudio. A este respecto, en potreros de Costa Rica se encontró que a una densidad arbórea de 30% alcanza un equilibrio entre la producción ganadera y la riqueza de aves en potreros (Ibrahim *et al.* 2007). El método empleado en este trabajo puede ser útil para encontrar el valor de densidad arbórea umbral en los potreros de Los Tuxtlas.

Una vez definida la densidad de árboles que se quiere sembrar, el siguiente paso es seleccionar las especies con las que se enriquecerán los potreros. En el capítulo 2 se presentaron ordenamientos de las especies de acuerdo a su capacidad de concentrar semillas dispersadas por frugívoros en dos escenarios con densidad de árboles aislados contrastantes. En este capítulo la codificación de las especies, además de incluir las abreviaturas de los nombres (Apéndice 3) incorpora datos de su presencia en diversos mercados, según el trabajo de Ibarra-Manríquez *et al.* (1997), los criterios utilizados por los ejidatarios para la selección de las especies (Capítulo 3) y sus antecedentes de propagación en un vivero local<sup>1</sup>. El primer dígito de las especies (de 1 a 4) indica el número de mercados en los que esta ha sido registradas, el número uno como segundo dígito señala que la especie cumple con criterios considerados por los ejidatarios en el capítulo 3 (maderable y producción de frutos) y la (P) indica que la especie ha sido propagada exitosamente en el vivero local.

Teniendo en cuenta que la principal función ecológica de la zona de amortiguamiento y de influencia de la RB de Los Tuxtlas es facilitar la conexión biológica entre los remanentes de vegetación y que el principal interés de los ejidatarios al enriquecer sus potreros con los árboles aislados es económico; se propone que el ensamble final de especies debe incluir a tres subgrupos de éstas: las que tienen en mayor medida valor ecológico (E), las que tienen valor ecológico y comercial (EC) y las que tienen valor comercial (C). La proporción de éstos subgrupos variará de acuerdo a la densidad elegida por el ejidatario. Como se expuso anteriormente, en potreros con menor densidad las especies más frecuentes deben ser las ecológicamente importantes (ensamble 2(E):2(EC):1(C)), mientras que en los densos la proporción a seguir debe favorecer en mayor medida a las especiales comerciales (propuesto 1(E):2(EC):2(C)).

Entonces, la selección de especies se realizará utilizando el ordenamiento que corresponda a la densidad de árboles aislados deseada y posteriormente, el ejidatario podrá elegir las especies mejor calificadas a partir del ensamble de especies recomendado para cada uno de las densidades ordenamientos. En la representación gráfica de los ordenamientos para cada una de las densidades, se registran sólo algunas especies debido a que la cercanía entre especies no permite una lectura clara de la gráfica (para densidad

---

<sup>1</sup> Vivero de Tebanca El Maduro, A.C.

baja de árboles aislados Apéndice 7 y para alta Apéndice 8). De esta manera, se presenta una tabla que resume la información asociada a las especies y sus coordenadas dentro del ordenamiento con baja densidad de árboles (Tabla 4.1) y con alta densidad de árboles (Tabla 4.2).

**Tabla 4.1.** Coordenadas de las especies en el ordenamiento realizado para una baja densidad de árboles aislados (Dim.1 y Dim. 2). Las abreviaturas de las especies se presentan en el Apéndice 3. Entre más a la izquierda se encuentre el grupo contiene especies más importantes para la atracción de frugívoros en potreros. Dentro de los grupos las especies con el mismo tipo de letra (normal o itálica) son ecológicamente similares y las especies en letra cursiva tienen menor valor ecológico que las codificadas en letra normal. La selección dentro de éstos subgrupos o grupos debe realizarse de acuerdo a los criterios económicos, sociales y de antecedentes de propagación. El primer dígito de las especies (de 1 a 4) indica el número de mercados en los que ésta ha sido registrada, un uno como segundo dígito señala que la especie cumple con criterios considerados por los ejidatarios en el capítulo 3 (maderable y producción de frutos) y la (P) indica que la especie ha sido propagada exitosamente en el vivero local.

+ Valor ecológico de la especie -											
GRUPO	Dim.	Dim.2	GRUPO 2	Dim.1	Dim.2	GRUPO 3	Dim.1	Dim.2	GRUPO 4	Dim.1	Dim.2
FtuP	0.638	0.629	Cupm11P	0.341	0.510	ManP	0.273	0.395	Tricho1	0.697	1.016
Cec1P	0.638	0.630	Cupg2P	0.341	0.510	Cyn2P	0.342	0.292	Corne21P	0.757	0.479
FcoP	0.637	0.630	OrthP	0.341	0.510	Dia21P	0.342	0.292	AlbP	0.759	0.435
FpeP	0.636	0.631	Necg	0.341	0.510	Rhe21	0.343	0.260	Coral31P	0.759	0.435
FobP	0.474	0.688	Tab2P	0.341	0.510	Pocam21	0.343	0.260	Ced31P	0.857	0.295
Qua2P	0.474	0.688	Saur	0.341	0.510	Porhy1P	0.453	0.377	Lipp	0.901	0.457
SwaP	0.474	0.688	Euca21P	0.341	0.510				Ire	0.902	0.456
Fyo1P	0.473	0.689	Cous	0.341	0.510				Ceip2P	0.926	0.459
lpa21P	0.473	0.689	OverP	0.310	0.516				RobP	0.926	0.458
Coj21P	0.473	0.689	CocchP	0.310	0.516				Cro2P	0.927	0.455
Gua11P	0.473	0.689	Mort	0.310	0.516				Bern1P	1.044	0.265
<i>SteP</i>	<i>0.419</i>	<i>0.089</i>	Ouxp21	0.310	0.516				Asp31	1.044	0.264
<i>Bur21</i>	<i>0.419</i>	<i>0.089</i>	CornP	0.310	0.516				Omph	1.044	0.263
<i>TaalP</i>	<i>0.419</i>	<i>0.089</i>	Oreo	0.310	0.516				Lgua31P	1.059	0.206
<i>Tetr2P</i>	<i>0.419</i>	<i>0.089</i>	Bro41	0.283	0.132				Lcru31P	1.059	0.206
<i>Zank1P</i>	<i>0.409</i>	<i>0.080</i>	Iqua	0.283	0.132				VochP	1.059	0.205
<i>Euac1P</i>	<i>0.409</i>	<i>0.080</i>	CymP	0.283	0.132				Pte21P	1.059	0.204
<i>Pla31P</i>	<i>0.409</i>	<i>0.080</i>	HamP	0.283	0.132				Pleu1P	1.059	0.203
<i>Citha</i>	<i>0.409</i>	<i>0.080</i>	Poul41P	0.262	0.117				Pach	1.060	0.202
<i>Zanp2P</i>	<i>0.409</i>	<i>0.080</i>	Roll	0.262	0.117				Dalb2P	1.060	0.201
<i>Aca</i>	<i>0.409</i>	<i>0.080</i>	Neca21P	0.262	0.117				Vat2P	1.155	0.357
<i>Dend3P</i>	<i>0.409</i>	<i>0.080</i>	Turp	0.262	0.117						
<i>Pim41P</i>	<i>0.409</i>	<i>0.080</i>	OdenP	0.262	0.117						
<i>Ery1P</i>	<i>0.409</i>	<i>0.080</i>	Byr2	0.262	0.117						
<i>Allo1</i>	<i>0.409</i>	<i>0.080</i>	Duss1P	0.212	0.490						
<i>FaraP</i>	<i>0.409</i>	<i>0.080</i>	NeeP	0.212	0.490						
<i>SapnP</i>	<i>0.409</i>	<i>0.080</i>	SideP	0.212	0.490						
<i>Taar</i>	<i>0.409</i>	<i>0.080</i>	Amp21P	0.212	0.490						
<i>Trich1</i>	<i>0.409</i>	<i>0.080</i>	Pse31P	0.212	0.490						
			Spon1P	0.212	0.490						
			CratP	0.212	0.490						
			TapiP	0.212	0.490						
			Coccm1	0.209	0.483						
			Coup21	0.247	0.126						

**Tabla 4.2.** Coordenadas de las especies en el ordenamiento realizado para una baja densidad de árboles aislados (Dim. 1 y Dim.2). Las abreviaturas de las especies se presentan en el Apéndice 3. Entre más a la izquierda se encuentre el grupo contiene especies más importantes para la atracción de frugívoros en potreros. Dentro de los grupos las especies con el mismo tipo de letra (normal o itálica) son ecológicamente similares y las especies en letra cursiva tienen menor valor ecológico que las codificadas en letra normal. La selección dentro de éstos subgrupos o grupos debe realizarse de acuerdo a los criterios económicos, sociales y de antecedentes de propagación. El primer dígito de las especies (de 1 a 4) indica el número de mercados en los que ésta ha sido registrada, un uno como segundo dígito señala que la especie cumple con criterios considerados por los ejidatarios en el capítulo 3 (maderable y producción de frutos) y la (P) indica que la especie ha sido propagada exitosamente en el vivero local.

+ Valor ecológico de la especie -



GRUPO 1	Dim. 1	Dim. 2	GRUPO 2	Dim. 1	Dim. 2	GRUPO 3	Dim.1	Dim.2
FpeP	0.177	-0.802	Cec1P	-0.300	-0.406	Cupg2P	-0.806	-0.004
FtuP	0.177	-0.802	FcoP	-0.300	-0.406	Euca21P	-0.806	-0.004
Pocam21	0.200	0.322	Cupm11P	-0.269	-0.257	Saur	-0.806	-0.004
Rhe21	0.200	0.322	OrthP	-0.269	-0.257	CornP	-0.794	0.066
Coral31P	0.264	0.634	CocchP	-0.246	-0.165	Oreo	-0.794	0.066
RobP	0.266	0.701	Bur21	-0.219	-0.275	OverP	-0.794	0.066
Cous	0.276	-0.622	Tetr2P	-0.219	-0.275	SteP	-0.771	0.024
Necg	0.276	-0.622	Citha	-0.218	-0.215	TaalP	-0.771	0.024
Tab2P	0.276	-0.622	Dend3P	-0.218	-0.215	FobP	-0.765	0.269
Tricho1	0.307	0.781	Ery1P	-0.218	-0.215	SwaP	-0.765	0.269
Mort	0.317	-0.590	Euac1P	-0.218	-0.215	Allo1	-0.729	0.056
Ouxp21	0.317	-0.590	Pim41P	-0.218	-0.215	FaraP	-0.729	0.056
Bro41	0.347	-0.539	SapnP	-0.218	-0.215	Pla31P	-0.729	0.056
Coj21P	0.354	-0.722	Taar	-0.218	-0.215	Aca	-0.729	0.056
Fyo1P	0.354	-0.722	Trich1	-0.218	-0.215	HamP	-0.684	0.177
Gua11P	0.354	-0.722	Zank1P	-0.218	-0.215	NeeP	-0.678	0.226
Neca21P	0.379	-0.485	Zanp2P	-0.218	-0.215	Byr2	-0.677	0.194
Poul41P	0.379	-0.485	CratP	-0.124	-0.065	OdenP	-0.677	0.194
Ced31P	0.402	0.628	Pse31P	-0.124	-0.065	<i>Porhy1P</i>	-0.388	0.727
Amp21P	0.418	-0.472	CymP	-0.122	-0.151	<i>Cro2P</i>	-0.328	1.043
Duss1P	0.418	-0.472	lqua	-0.122	-0.151	<i>Ire</i>	-0.313	1.041
SideP	0.418	-0.472	Roll	-0.122	-0.117	<i>Pach</i>	-0.023	1.140
Spon1P	0.418	-0.472	Turp	-0.122	-0.117	<i>Lipp</i>	-0.313	1.041
TapiP	0.418	-0.472	lpa21P	-0.119	-0.330			
<i>Coup21</i>	<i>0.551</i>	<i>-0.074</i>	Qua2P	-0.119	-0.330			
<i>Cyn2P</i>	<i>0.605</i>	<i>-0.119</i>	Coccm1	-0.100	-0.032			
<i>Dia21P</i>	<i>0.605</i>	<i>-0.119</i>	<i>Pocam21</i>	<i>0.200</i>	<i>0.322</i>			
<i>ManP</i>	<i>0.631</i>	<i>-0.207</i>	<i>Rhe21</i>	<i>0.200</i>	<i>0.322</i>			
			<i>Coral31P</i>	<i>0.264</i>	<i>0.634</i>			
			<i>RobP</i>	<i>0.266</i>	<i>0.701</i>			
			<i>Tricho1</i>	<i>0.307</i>	<i>0.781</i>			

Una estrategia que debe ser explorada es el éxito de la inoculación de los propágulos con hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), debido a que investigaciones previas han reportado que pueden ser utilizados en la restauración de especies de selva alta perennifolia en ambientes perturbados como pastizales (Pareliussen *et al.* 2006). En general se ha registrado una mayor tasa de crecimiento en potreros o

condiciones de borde de especies sucesionales tempranas y tardías típicas de estas selvas (Peña-Becerril 2005, Quiroz-Ayala 2006, Patterson 2007).

Una vez sembradas las especies es imprescindible realizar un monitoreo para establecer las tasas de supervivencia y crecimiento de las mismas, de esta manera, después del primer aprovechamiento se contará con información que permita incluir estos criterios dentro de la selección de las especies que conformarán el ensamble de especies en los siguientes aprovechamientos. Este monitoreo generará información valiosa para el manejo adaptativo de los árboles aislados en potreros. La mayor bondad de este tipo de manejo es que permite ajustar las estrategias de manejo a condiciones más eficientes a medida que se incorporan nuevos datos e información de la dinámica del sistema estudiado (Stankey *et al.* 2003).

Un punto central que debe ser aclarado en futuras investigaciones es determinar si las diferencias en la tasa de acumulación de especies leñosas y dispersadas por frugívoros bajo la copa de especies de árboles aislados con síndrome de dispersión anemócoro y quiroptero-ornitócoro encontradas en el capítulo 1, se mantienen una vez que los potreros son abandonados. La hipótesis a probar es si la variación en la composición de la vegetación establecida bajo la copa de árboles con diferente síndrome de dispersión determina trayectorias sucesionales diferentes. Si esta hipótesis es verificada en campo, después de la etapa inicial de enriquecimiento y el abandono de los potreros, se debe favorecer el establecimiento de especies con síndromes de dispersión diferentes al quiroptero-ornitócoro que fue favorecido inicialmente para que la riqueza del sistema restaurado acumule especies dispersadas por otros medios.

Para que las estrategias de manejo puedan ser implementadas en los potreros ubicados dentro del área de amortiguamiento y de influencia de la RB Los Tuxtlas, es necesario que su planeación se fundamenten en un trabajo previo de divulgación que contenga tres ejes principales: su papel ecológico como áreas que permitan la conexión biológica entre los remanentes de vegetación natural, sus usos posibles, en especial el agroforestal y, la normatividad que regula el aprovechamiento de los árboles en potreros. Adicionalmente es necesario que la información ecológica y socio-económica presentada en este trabajo, sea complementada con un estudio de proyecciones económicas que determinen los costos y ganancias percibidas durante todas las etapas del manejo hasta el aprovechamiento de los árboles.

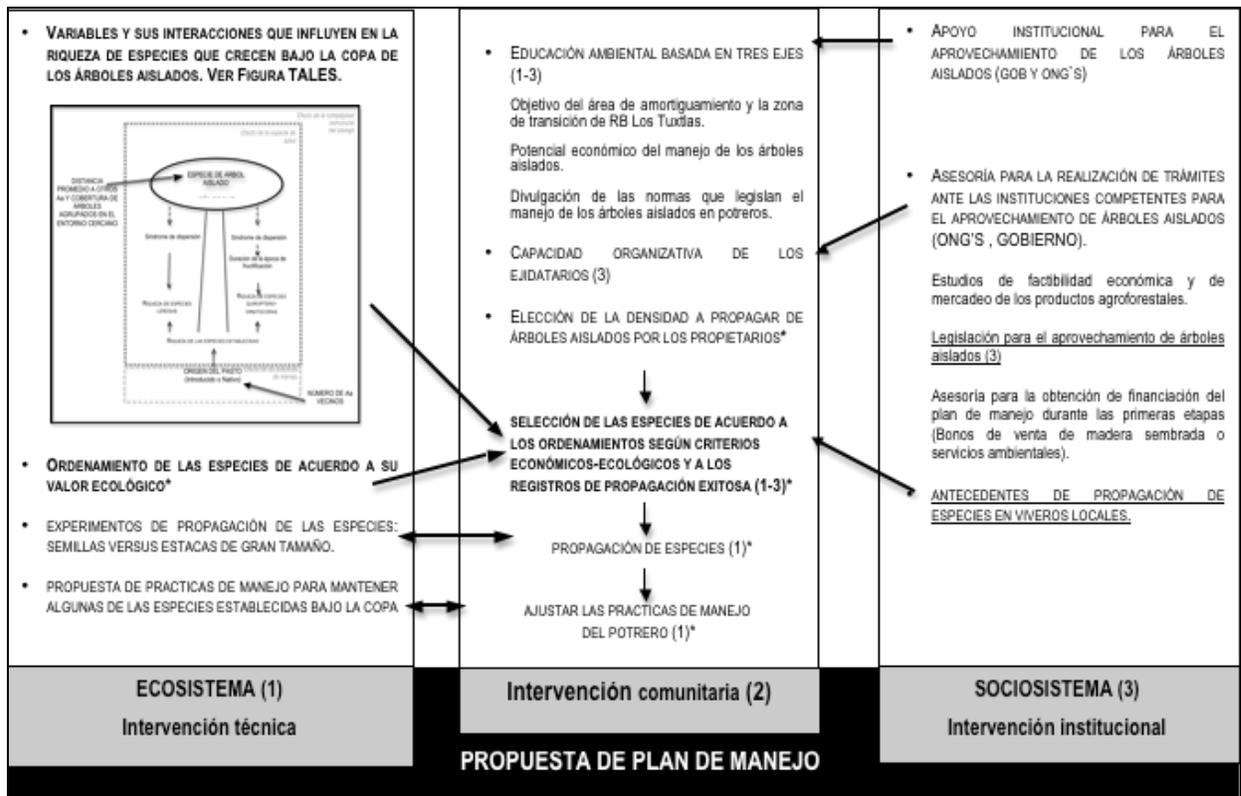
Actualmente se reconoce que la planeación de las estrategias que permiten un uso sustentable de los recursos naturales deben abarcar la dimensión ecológica y social del territorio a ser manejado. A continuación la información registrada en esta tesis y la discusión que ha sido consolidada en este capítulo se integra al modelo para el manejo integral de ecosistemas planteado por Castillo (2003). El uso de este modelo permite definir los actores, las necesidades comunicativas entre los mismos y las estrategias de acción ha desarrollar por cada uno de éstos y en asociación.

En este modelo la dimensión social se encuentra integrada por los manejadores de los recursos y las instituciones externas que regulan y/o facilitan el manejo. La intervención comunitaria es realizada por los manejadores de los recursos, es decir las personas que tienen derecho de propiedad y capacidad de decisión sobre el uso del territorio. Por otra parte, las instituciones externas son las que interfieren en los procesos de diagnóstico, aplicación o regulación de tal manejo, como por ejemplo las instancias gubernamentales en donde se legisla el uso del territorio o las ONG's, sus acciones son consideradas intervenciones institucionales. La dimensión ecológica, cuyos actores son las instituciones académicas, gracias a sus intervenciones técnicas formulan actividades, prácticas y/o generan recomendaciones dirigidas a manipular los elementos del ecosistema (Castillo 2003).

Estudios exploratorios realizados con base en este sistema han demostrado la incomunicación existente entre la investigación ecológica en México y sectores no científicos de la sociedad, como los productores rurales y las ONG's (Castillo 2000) y señalan que aunque en la práctica los diferentes actores sociales desempeñan papeles fundamentales, éstos no se encuentran vinculados unos con otros, repercutiendo en las formas como se toman las decisiones para plantear las estrategias de manejo.

Finalmente, los lineamientos contruidos con base en la información recopilada a lo largo de este estudio, se resumen adaptando el modelo de Castillo (Castillo 2003) (Figura 4.2). Haciendo énfasis en las intervenciones comunicativas que son necesarias incentivar para que la construcción del plan de manejo para el enriquecimiento de potreros con especies dispuestas como árboles aislados se ajuste a las condiciones actuales de cada uno de sus componentes.

**Figura 4.2.** Adaptación del modelo de Castillo (2003) que integra los lineamientos generales que deben ser considerados para la formulación de una propuesta del plan de manejo de especies de árboles aislados en potreros de los ejidos Benito Juárez, Tebanca y Las Margaritas. El sistema se encuentra integrado por tres subsistemas (1) Ecosistema, (2) Intervención comunitaria y (3) Sociosistema. En cada uno de los subsistemas se enumeran los puntos que son necesarios desarrollar al interior de cada uno de éstos. Los puntos señalados en letra negrilla son los que han sido desarrollados a profundidad en el presente trabajo, los resaltados con una línea son los puntos para los cuales se ha recopilado información previa en este trabajo, los demás puntos son los que necesitan ser desarrollados en investigaciones o proyectos futuros. Los puntos señaladas con un asterisco son los que deben ser desarrollados bajo una estrategia de manejo adaptativo. Los subsistemas se encuentran relacionados por intervenciones comunicativas, estas intervenciones son representadas por flechas entre cada uno de los subsistemas, mientras que los números señalan a cuál subsistema o a cuál interacción entre subsistemas corresponde cada punto a desarrollar.



**Apéndice 1.** Síntesis de las características morfológicas que influyen sobre el tipo de dispersión de semillas o frutos.

Autor y Año	Ornitocoro (Endozoocoria)	Quiroptocoro (Murciélagos)	Mamíferos (excluyendo murciélagos)	Otros tipos de síndrome
L. Van der Pijl, 1972	Frutos con atractivas partes comestibles, sin olor, con protección interna de la semilla contra la digestión, expuestas y presentan corteza dura. Frutos carnosos como bayas o drupas y con colores contrastantes.	Frutos en posición expuesta, con olores rancios y agrios emitidos en la noche, colores poco llamativos.  Diáspora larga, jugosa, débilmente protegida, de fácil digestión..	Frutos con pericarpo duro, olor agradable, colores poco llamativos, de gran tamaño y con evidente protección a la semilla contra daño mecánico.	<b>Anemocoria:</b> Con diásporas de bajo peso o con adaptaciones morfológicas como plumas, alas o testas delgadas que las engloban y están llenas de aire.
Fleming, 1993	Frutos carnosos, poco olorosos, brillantes, coloreados, comestibles, con semillas duras y resistentes.  Frutos dehiscentes con semillas llamativas o con arilo de color contrastante,	Frutos normalmente largos, olorosos, drupas. En el caso de consumir las semillas éstas son ariladas.	Olor distintivo.	<b>Ectozoocoria:</b> Común en vegetación abierta, estructuras especiales en los frutos.
Estrada, <i>et al.</i> 1993  Modificado de Howe (1986)	Frutos dispersados por un frugívoro obligado: Drupas o semillas ariladas grandes, Semillas mayores a 10 mm, poco olorosas, ricas en lípidos y proteínas. Negras, azules, verdes, púrpuras y rojas.  Frutos dispersados por oportunistas: Bayas, drupas o semillas ariladas de medianas a pequeñas, menores de 10 mm, sin olor, ricas en lípidos y proteínas, azúcar o almidón. Negras, azules, naranjas, rojas y blancas.	Frutos compuestos, arilados, aromáticos, ricos en proteínas, azúcar o almidón. Cafés, verdes, naranjas, amarillos y blancos.	Largos o pequeños, olor a almizcle. A menudo ricos en almidón o lípidos. Verdes, amarillos, blancos o blanquecinos. A menudo péndulos.	
Willson 1993	Indicada por la presencia de pulpa carnosa o un arilo. Las semillas pueden ser regurgitadas o defecadas.			<b>Inasistida:</b> No es obvia ninguna adaptación para la dispersión.  <b>Anemocoria:</b> indicada por la presencia de alas, plumas o pelos que incrementan la resistencia al aire y una baja velocidad de descenso.  <b>Balocoria:</b> La diáspora es lanzada explosivamente desde la vaina de la semilla.  <b>Ectozoocoria:</b> Indicada por la presencia de ganchos, barbas, o sustancias adhesivas que se pegan a pelo o a las plumas.

**Apéndice 2.** Síndrome de dispersión, etapa sucesional, forma de vida y porcentaje de presencia de las especies registradas en los cuadros. **Abreviaturas.** Síndrome de dispersión. O-Q: ornitopterócoro, A: anemócoro, O: otros. **Etapa sucesional.** R: ruderal, S: sucesional, S+: sucesional y en claros del bosque, P: primaria, C: cultivada. **Forma de vida.** H: hierba, TH: hierba trepadora, A: árbol, AB: arbusto, P: palma, T: trepadora.

	SÍNDROME	ETAPA SUCESIONAL	FORMA DE VIDA	PORCENTAJE DE APARICION EN CUADROS
<b>PTERIDOPHYTA</b>				
<b>ADIANTACEAE</b>				
<i>Adiantum</i> sp.	O	N	H	0.28
<b>DENNSTAEDTIACEAE</b>				
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	O	R	H	1.96
<b>POLYPODIACEAE</b>				
<i>Polypodium polipodioides</i>	O	P	H	0.28
<i>Polypodium</i> sp.	O	N	H	2.23
<b>PTERIDACEAE</b>				
<i>Hemionitis palmata</i> L.	O	P	H	0.28
<b>SCHIZAEACEAE</b>				
<i>Lygodium heterodoxum</i> Kunze	O	P	H	0.28
<b>SELAGINELLACEAE</b>				
<i>Selaginella</i> sp.	O	S	H	0.28
<b>INDETERMINADAS</b>				
Indeterminada 1	O	N	H	4.19
Indeterminada 2	O	N	H	0.56
Indeterminada 3	O	N	H	1.96
Indeterminado 4	O	N	H	0.28
Indeterminada 5	O	N	H	5.31
<b>MAGNOLIOPHYTA</b>				
<b>MONOCOTILEDONEAS</b>				
<b>ARACEAE</b>				
<i>Anthurium pentaphyllum</i> (Aubl.) G. Don	O-Q	P	TH	0.28
<i>Chamaedorea</i> sp.	O-Q	P	P	7.82
<i>Philodendron guttiferum</i> Kunth	O-Q	P	TH	0.28
<i>Philodendron hederaceum</i> (Jacq.) Schott	O-Q	P	TH	0.56
<i>Syngonium podophyllum</i> Schott	O-Q	P	TH	0.84
<b>CYPERACEAE</b>				
<i>Cyperus odoratum</i> L.	A	R	H	1.12
<i>Cyperus toluensis</i> Kunth	A	R	H	13.69
<i>Rhynchospora radicans</i> (Schltdl. & Cham.) H. Duff	A	R	H	0.84
<i>Scleria melaleuca</i> Rchb. ex Schltdl. & Cham.	O-Q	R	H	0.56
<b>DIOSCORACEAE</b>				
<i>Dioscorea mexicana</i> Scheidw.	A	S	T	1.96
<b>IRIDACEAE</b>				
<i>Eleutherine latifolia</i> (Standl. & L.O. Williams) Ravenna	O	S	H	44.13
<b>POACEAE</b>				
<i>Agrostis perennans</i> = <i>Agrostis macrothyrsa</i> Hack.	A	R	H	1.40
<i>Axonopus compressus</i> (Sw.) P. Beauv.	A	R	H	1.68

<i>Brachiaria aff. plantaginea</i> (Link) Hitchc.	A	C	H	10.61
<i>Brachiaria aff. reptans</i>	A	C	H	1.12
<i>Cynodon plectostachyus</i> (K. Schum.) Pilg.	A	R	H	0.28
<i>Homolepis aturensis</i> (Kunth) Chase	A	R	H	8.66
<i>Lithachne pauciflora</i> (Sw.) P. Beauv.	A	C	H	0.84
<i>Panicum laxum</i> Sw.	A	R	H	0.84
<i>Panicum pilosum</i> Sw.	A	R	H	23.18
<i>Paspalum conjugatum</i> P.J. Bergius	A	R	H	6.98
<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguelen	A	R	H	0.28
Indeterminada 1	N	N	H	0.28
Indeterminada 2	N	N	H	0.28
<b>SMILACACEAE</b>				
<i>Smilax regelii</i> Killip & C.V. Morton	O-Q	S	TH	49.44
<b>ZINGIBERACEAE</b>				
<i>Hedychium coronarium</i> J. König	O-Q	S	H	1.40
<b>MAGNOLIOPHYTA</b>				
<b>DICOTILEDONEAS</b>				
<b>ACANTHACEAE</b>				
<i>Blechnum pyramidatum</i> (Lam.) Urb.	O	R	H	0.84
<i>Justicia comata</i> (L.) Lam.	O	R	H	0.28
<i>Justicia spicigera</i> Schltld.	O	R	H	0.56
<i>Odontonema callistachyum</i> (Schltld. & Cham.) Kuntze	O	S	H	0.28
<i>Thunbergia</i> sp.	O	R	TH	0.56
Indeterminada 1	N	N	N	0.28
Indeterminada 2	N	N	N	6.98
Indeterminada 3	N	N	N	0.56
Indeterminada 4	N	N	N	7.82
<b>AMARANTHACEAE</b>				
<i>Achyranthes aspera</i> L.	O	R	H	0.28
<i>Amaranthus spinosus</i> L.	O	R	H	0.28
<i>Iresine diffusa</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	A	R	H	0.28
<b>ANACARDIACEAE</b>				
<i>Spondias radlkoferi</i> Donn. Sm.	O-Q	S+	A	3.35
<b>APIACEAE</b>				
<i>Eryngium foetidum</i> L.	O	R	H	2.79
<i>Hydrocotyle bonariensis</i> Comm. ex Lam.	O	S	H	7.82
<b>APOCYNACEAE</b>				
<i>Prestonia</i> sp.	A	R	TH	29.61
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i> (Rose) Woodson	O-Q	S	A	3.07
<i>Stemmadenia galeottiana</i> (A. Rich.) Miers	O-Q	P	A	2.79
<i>Tabernaemontana alba</i> Mill.	O-Q	S	A	0.28
<b>AQUIFOLIACEAE</b>				
<i>Ilex valerii</i> Standl.	O-Q	P	A	2.79
<b>ASCLEPIADACEAE</b>				
<i>Asclepias curassavica</i> L.	A	R	H	0.28
<b>ASTERACEAE</b>				
<i>Acmella oppositifolia</i> (Lam.) R.K. Jansen	A	R	H	0.28
<i>Baccharis trinervis</i> Pers.	A	R	T	0.28

<i>Bidens pilosa</i> L.	A	R	H	1.68
<i>Chaptalia nutans</i> (L.) Pol.	A	R	H	0.28
<i>Conyza apurensis</i> Kunth	A	R	H	0.56
<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist	A	R	H	0.56
<i>Conyza</i> sp.	A	R	H	0.28
<i>Eupatorium</i> sp	A	S	H	24.58
<i>Melampodium divaricatum</i> (Rich.) DC.	A	R	H	19.83
<i>Melanthera aspera</i> (Jacq.) Steud. ex Small	A	R	H	1.12
<i>Melanthera nivea</i> (L.) Small	A	R	H	1.12
<i>Mikania cordifolia</i> (L. f.) Willd.	A	S	TH	8.38
<i>Mikania micrantha</i> Kunth	A	S	TH	15.92
<i>Pseudelephantopus</i> sp.	A	R	H	0.56
<i>Pseudelephantopus spicatus</i> (B. Juss. ex Aubl.) C. F. Baker	A	R	H	0.84
<i>Verbesina</i> sp.1	A	N	AB	18.16
<i>Verbesina turbacensis</i>	A	P	AB	0.28
<i>Vernonanthura patens</i> (Kunth) H. Rob.	A	S	A	0.28
<i>Wedelia acapulcensis</i> Kunth	A	R	H	1.96
Indeterminada 1	A	R	AB	1.12
Indeterminada 2	A	R	H	6.70
Indeterminada 3	A	R	H	3.07
Indeterminada 4	A	R	H	0.28
Indeterminada 5	A	R	H	12.85
Indeterminada 6	A	R	H	0.28
Indeterminada 7	A	R	H	9.22
<b>BEGONIACEAE</b>				
<i>Begonia fischeri</i> Schrank	A	P	H	9.78
<i>Begonia heracleifolia</i> Schlttdl. & Cham.	A	P	H	0.56
<b>BIGNONIACEAE</b>				
<i>Amphilophium</i> aff. <i>paniculatum</i> (L.) Kunth	A	P	T	0.56
<i>Arrabidaea</i> aff. <i>florida</i> A. DC.	A	P	T	0.56
<i>Macfadyena unguis-cati</i> (L.) A.H. Gentry	A	P	T	0.28
Indeterminada	N	N		1.68
<b>BORAGINACEAE</b>				
<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	A	S	A	1.12
<i>Cordia spinescens</i> L.	O-Q	R	AB	2.79
<i>Cordia stellifera</i> I.M. Johnst.	O-Q	S	A	11.45
<i>Tournefortia</i> aff. <i>hirsutissima</i> L.	O-Q	R	T	39.94
<b>BURSERACEAE</b>				
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	O-Q	S+	A	0.56
<b>CAESALPINIACEAE</b>				
<i>Senna cobanensis</i> (Britton) H.S. Irwin & Barneby	O	S	H	1.40
<i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S. Irwin & Barneby	O	S	A	15.92
<i>Senna</i> sp.1	N	N	H	53.63
<i>Senna</i> sp.2	N	N	N	3.35
<i>Senna</i> sp.3	N	N	N	0.56
<b>CAPPARACEAE</b>				
<i>Crateva tapia</i> L.	O	P	A	0.28
<b>CARYOPHYLLACEAE</b>				
<i>Arenaria lanuginosa</i> (Michx.) Rohrb.	O	R	H	0.56

<i>Stellaria ovata</i> Willd. ex Schldl.	O	R	H	0.28
<b>CECROPIACEAE</b>				
<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	O-Q	S+	A	1.40
<b>CELASTRACEAE</b>				
<i>Crossopetalum parviflorum</i> (Hemsl.) Lundell	O-Q	S	A	16.76
<b>CHRYSOBALANACEAE</b>				
<i>Hirtella</i> sp.	O-Q	P	A	0.28
<b>CLUSIACEAE</b>				
<i>Rheedia edulis</i> (Seem.) Planch. & Triana	O	P	A	10.89
<b>COMMELINACEAE</b>				
<i>Commelina diffusa</i> Burm. f.	A	R	H	0.56
<b>CONVOLVULACEAE</b>				
<i>Evolvulus</i> sp.	N	N	TH	3.07
Indeterminada 1	N	N		0.28
<i>Ipomoea batatas</i> (L.) Lam.	O	R	TH	0.28
<i>Merremia umbellata</i> (L.) Hallier f.	O	R	TH	2.51
<b>CUCURBITACEAE</b>				
<i>Cionosicyos macranthus</i> (Pittier) C. Jeffrey	O-Q	S	TH	0.84
<i>Melothria pendula</i> L.	O-Q	R	TH	0.56
<b>EUPHORBIACEAE</b>				
<i>Acalypha</i> sp.1	O	S	H	0.56
<i>Acalypha arvensis</i> Poepp. & Endl.	O	S	H	1.12
<i>Acalypha</i> sp.2	O	S	H	1.12
<i>Adelia barbinervis</i> Schldl. & Cham.	O	P	AB	11.45
<i>Chamaesyce hirta</i> (L.) Millsp.	O	R	H	39.11
<i>Cnidoscolus multilobus</i> (Pax) I.M. Johnst.	O	S+	A	2.79
<i>Croton schiedeianus</i> Schldl.	O	P	A	9.50
<i>Croton soliman</i> Cham. & Schldl.	O	R	A	0.56
<i>Dalechampia magnistipulata</i> G.L. Webster & Armb.	O	S+	T	0.84
<i>Euphorbia heterophylla</i> L.	O	R	H	7.54
<i>Phyllanthus carolinensis</i> Walter	O	S	H	0.28
<i>Phyllanthus compressus</i> Kunth	O	S	H	4.75
<i>Ricinus communis</i> L.	O	R	AB	6.70
Indeterminada	N	N	N	0.28
<b>FABACEAE</b>				
<i>Albizia purpusii</i> Britton & Rose	A	P	A	0.28
<i>Andira galeottiana</i> Standl.	A	P	A	0.28
<i>Chamaecrista</i> sp.	N	S	H	4.75
<i>Dalbergia glomerata</i> Hemsl.	A	P	A	0.56
<i>Desmodium incanum</i> DC.	O	R	H	0.28
<i>Desmodium</i> sp.	O	R	H	0.56
<i>Erythrina</i> sp.	O	S	A	30.45
<i>Lonchocarpus cruentus</i> Lundell	A	P	A	1.12
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	A	P	A	0.84
<i>Vigna</i> sp.	O	C	TH	0.28
<i>Vigna umbellata</i> (Thunb.) Ohwi & H. Ohashi	O	C	TH	5.31
<b>FAGACEAE</b>				
<i>Quercus skinneri</i> Benth.	O	P	A	1.68
<b>FLACOURTIACEAE</b>				

<i>Xylosma</i> aff. <i>panamensis</i> Turcz.	O-Q	S	A	4.47
<b>HELICONIACEAE</b>				
<i>Heliconia</i> sp.	O-Q	S	H	0.28
<b>LAMIACEAE</b>				
<i>Hyptis</i> <i>atrorubens</i> Poit.	O	R	H	0.28
<i>Hyptis</i> <i>capitata</i> Jacq.	O	R	H	0.28
<i>Hyptis</i> <i>mutabilis</i> (Rich.) Briq.	O	R	H	0.56
<i>Hyptis</i> <i>suaveolens</i> (L.) Poit.	O	R	H	0.56
<i>Hyptis</i> <i>verticillata</i> Jacq.	O	R	H	4.47
<i>Salvia</i> <i>occidentalis</i> Sw.	O	S	H	0.28
<i>Salvia</i> <i>xalapensis</i> Benth.	O	S	H	0.56
<b>LAURACEAE</b>				
<i>Nectandra</i> <i>salicifolia</i> (Kunth) Nees	O-Q	P	A	0.28
<i>Ocotea</i> <i>rubriflora</i> Mez	O-Q	P	A	0.28
<i>Ocotea</i> <i>uxpanapana</i> Wendt & van der Werff	O-Q	P	A	0.28
<b>LOGANIACEAE</b>				
<i>Spigelia</i> <i>palmeri</i> Rose	O	S	H	0.28
<b>LYTHRACEAE</b>				
<i>Cuphea</i> <i>carthagenensis</i> (Jacq.) J.F. Macbr.	O	R	H	0.28
<b>MALPIGHIACEAE</b>				
<i>Bunchosia</i> <i>lindeniana</i> A. Juss.	O-Q	P	A	2.23
<i>Malpighia</i> <i>glabra</i> L.	O-Q	P	AB	0.28
<i>Tetrapteryx</i> <i>schiedeana</i> Schltld. & Cham.	A	R	T	0.28
<b>MALVACEAE</b>				
<i>Anoda</i> <i>cristata</i> (L.) Schltld.	O	R	H	2.51
<i>Herissantia</i> <i>crispa</i> (L.) Brizicky	O	R	H	5.59
<i>Malvaviscus</i> <i>arborescens</i> Cav.	O-Q	S	AB	0.28
<i>Pavonia</i> <i>schiedeana</i> Steud.	O	R	H	0.28
<i>Robinsonella</i> <i>mirandae</i> Gómez Pompa	A	S	A	1.12
<i>Sida</i> <i>rombifolia</i> L.	O	R	H	0.28
<i>Urena</i> <i>lobata</i> L.	O	R	A	9.22
<b>MELASTOMATACEAE</b>				
<i>Arthrostemma</i> <i>ciliatum</i> Pav. ex D. Don	O	R	H	8.10
<i>Conostegia</i> <i>xalapensis</i> (Bonpl.) D. Don ex DC.	O-Q	R	AB	1.40
<i>Tibouchina</i> <i>longifolia</i> (Vahl) Baill.	O	R	H	22.35
Indeterminada	N	N	N	1.12
<b>MELIACEAE</b>				
<i>Trichilia</i> <i>havanensis</i> Jacq.	O-Q	S	A	0.28
<b>MENISPERMACEAE</b>				
<i>Cissampelos</i> <i>tropaeolifolia</i> DC.	O-Q	R	TH	22.35
<b>MIMOSACEAE</b>				
<i>Acacia</i> <i>cornigera</i> (L.) Willd.	O-Q	S+	AB	20.11
<i>Inga</i> <i>punctata</i> Willd.	O	P	A	1.96
<i>Inga</i> sp. 1	N	N	N	0.28
<i>Inga</i> sp. 2	N	N	N	3.63
<i>Mimosa</i> <i>pudica</i> L.	A	R	H	1.40
<b>MORACEAE</b>				
<i>Brosimum</i> <i>alicastrum</i> Sw.	O-Q	P	A	0.84
<i>Dorstenia</i> <i>contrajerva</i> L.	O	S	H	0.84

<b>MYRSINACEAE</b>					
<i>Parathesis psychotrioides</i> Lundell	O-Q	P	AB		6.98
<b>MYRTACEAE</b>					
<i>Eugenia acapulcensis</i> Steud.	O-Q	P	A		0.28
<i>Eugenia capuli</i> (Schltdl. & Cham.) Hook. & Arn.	O-Q	S	A		7.26
<i>Eugenia</i> sp	O-Q	N	A		41.62
<i>Pimenta dioica</i> L.	O-Q	P	A		0.28
<i>Psidia guajava</i>	O-Q	C	A		0.28
<b>ONAGRACEAE</b>					
<i>Ludwigia leptocarpa</i> (Nutt.) H. Hara	O	R	H		0.28
<b>OXALIDACEAE</b>					
<i>Oxalis</i> sp. 1	O	R	H		1.40
<i>Oxalis</i> sp.2	O	R	H		5.03
<b>PASSIFLORACEAE</b>					
<i>Passiflora cubensis</i> Urb.	O-Q	S+	T		0.28
<i>Passiflora foetida</i> L.	O-Q	S	T		3.35
<i>Passiflora</i> sp.	N	N	TH		2.79
<b>PHYTOLACACEAE</b>					
<i>Rivina humilis</i> L.	O-Q	R	H		0.84
<i>Trichostigma octandrum</i> (L.) H. Walter	O-Q	P	T		0.56
<b>PIPERACEAE</b>					
<i>Piper auritum</i> Kunth	O-Q	S+	H		0.28
<i>Piper hispidum</i> Sw.	O-Q	S+	H		0.84
<i>Piper sanctum</i> (Miq.) Schltdl. ex C. DC.	O-Q	S+	AB		65.36
<i>Piper umbellatum</i> L.	O-Q	S	AB		0.84
<b>POLYGONACEAE</b>					
<i>Coccoloba barbadensis</i> Jacq.	O-Q	P	A		3.91
<i>Polygonum hydropiperoides</i> Michx.	O	R	H		0.56
<b>PONTEDERIACEAE</b>					
<i>Pontederia sagittata</i> C. Presl	O	N	H		4.75
<b>RANUNCULACEAE</b>					
<i>Clematis dioica</i> L.	A	R	T		0.28
<b>RHAMNACEAE</b>					
<i>Gouania lupuloides</i> (L.) Urb.	A	P	AB		3.91
<b>RUBIACEAE</b>					
<i>Spermacoce tenuior</i> L.	O	R	H		12.29
<i>Spermacoce ocymoides</i> Burm. f.	O	R	H		0.28
<i>Coffea arabica</i> L.	O-Q	C	AB		3.63
<i>Diodia maritima</i> Thonn.	O	S	H		0.56
<i>Hamelia patens</i> Jacq.	O-Q	S	AB		0.28
<i>Psychotria limonensis</i> K. Krause	O-Q	S	A		0.28
Indeterminada 1	A	N	N		0.84
Indeterminada 2	N	N	N		0.56
<b>RUTACEAE</b>					
<i>Citrus reticulata</i> Blanco	O-Q	C	A		0.28
<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck	O-Q	C	A		0.28
<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.	O-Q	S	A		0.28
<i>Zanthoxylum procerum</i> J.D.Smith	O-Q	S	A		13.69
<b>SAPINDACEAE</b>					

<i>Paullinia clavigera</i> Schltld.	O-Q	P	T	1.68
<i>Paullinia costaricensis</i> Radlk.	O-Q	P	T	9.22
<i>Paullinia costata</i> Schltld. & Cham.	O-Q	P	T	38.55
<i>Serjania goniocarpa</i> Radlk.	A	S	T	3.35
<i>Serjania mexicana</i> (L.) Willd.	A	P	T	0.56
Indeterminada 1	N	N	N	0.28
<b>SCROPHULARIACEAE</b>				
<i>Bacopa procumbens</i> (Mill.) Greenm.	O	R	H	0.56
<b>SOLANACEAE</b>				
<i>Capsicum</i> sp.	O-Q	C	AB	0.84
<i>Cestrum oblongifolium</i> Schltld.	O-Q	S	AB	59.78
<i>Cestrum racemosum</i> Ruiz & Pav.	O-Q	S	AB	28.77
<i>Lycianthes purpusii</i> (Brandege) Bitter	O-Q	S+	H	0.28
<i>Physalis gracilis</i> Miers	O-Q	R	H	5.03
<i>Solanum diphyllum</i> L.	O-Q	S	AB	0.28
<i>Solanum nudum</i> Dunal	O-Q	R	AB	1.96
<i>Solanum rudepannum</i> Dunal	O-Q	R	AB	0.28
<i>Solanum schlechtendallianum</i> Walp.	O-Q	S	A	0.28
<i>Solanum</i> sp.	O-Q	S	H	0.28
<i>Solanum</i> sp.2	O-Q	S	AB	32.12
<i>Solanum umbellatum</i> Mill.	O-Q	R	A	0.84
Indeterminada 1	N	N	N	10.89
Indeterminada 2	N	N	N	0.28
<b>STERCULIACEAE</b>				
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	O	S	A	1.68
<b>TILIACEAE</b>				
<i>Trichospermum mexicanum</i> (DC.) Baill.	A	S+	A	0.56
<b>ULMACEAE</b>				
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	A	S	A	1.12
<b>URTICACEAE</b>				
<i>Urera rzedowskii</i> V.W. Steinm.	O-Q	S	AB	0.56
Indeterminada 1	N	N	N	1.68
<b>VERBENACEAE</b>				
<i>Cornutia grandifolia</i> (Schltld. & Cham.) Schauer	O-Q	S	A	0.56
<i>Lantana camara</i> L.	O-Q	R	AB	0.28
<i>Lantana urticifolia</i> Mill.	O-Q	R	H	0.28
<i>Stachytarpheta indica</i> (L.) Vahl	O	S	H	40.78
<b>VITACEAE</b>				
<i>Cissus biformifolia</i> Standl.	O-Q	S	T	0.28
<i>Cissus erosa</i> Rich.	O-Q	S	T	0.28
<i>Cissus gossypifolia</i> Standl.	O-Q	P	T	3.07
<i>Cissus microcarpa</i> Vahl	O-Q	P	T	7.54
<i>Vitis bourgaeana</i> Planch.	O-Q	S	T	0.28
<i>Vitis tiliifolia</i> Humb. & Bonpl. ex Roem. & Schult.	O-Q	S	T	0.84

**Apéndice 3.** Atributos de las especies de árboles aislados estudiadas. **ABR.** Abreviatura. **E.R.:** Número de ejemplares revisados, **T.D.:** Tamaño de la diáspora o unidad dispersiva: **P:** Pequeña, 1-10 mm, **Me:** Mediana, 10.10-35.50 mm, **G:** Grande, 35.60-100.40. **E.F.:** Categoría de la época de fructificación: **C:** Corta, 1-3 meses, **Md:** Mediana, 4-7 meses, **L:** Larga, 8-12 meses. **I.E.:** Importancia de la época de fructificación: **E:** Importante, más de dos meses de escasez, **Ab:** Abundante. **M.D.:** Modo de dispersión: **Z:** Ornito-quiropitecoro, **M:** Mamíferos **O:** Otra. **C.A.:** Categoría de altura: **B:** Baja, entre 3-10.47m, **M:** Mediana, entre 10.57-17.94m, **A:** Alto 18.04-25.40m.

ABR.	ESPECIE	E.R	T.D.	FRUCTIFICACIÓN	E.F	I.E	M.D	C.A
Aca	<i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd.	20	Me	Oct-Ene	Md	Ab	Z	B
Alb	<i>Albizia purpusii</i> Britton & Rose	14	P	Ago-Nov	Md	Ab	O	A
Allo	<i>Allophylus camptostachys</i> Radlk.	22	P	Ago-Sep y Dic-Mar	Md	Ab	Z	B
Amp	<i>Ampelocera hottlei</i> (Standl.) Standl.	8	Me	May-Jul	C	Ab	Z	A
Asp	<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Müll. Arg.	6	G	Ene -Abr (Sep)	Md	E	O	M
Bern	<i>Bernoullia flammea</i> Oliv.	9	G	Sep - Abr	Md	E	O	A
Bro	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	20	Me	Dic -Jun	Md	E	Z	A
Bur	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	17	P	Oct -May	Md	E	Z	M
Byr	<i>Byrsonima crassifolia</i> Lunan ex Griseb.	37	Me	Jul -Dic	Md	Ab	Z	B
Cec	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	9	P	Ene- Dic	L	E	Z	M
Ced	<i>Cedrela odorata</i> L.	11	Me	Ene -Abr y Sep-Oct	Md	E	O	M
Ceip	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	2	P	Abr -Jun	C	E	O	A
Citha	<i>Citharexylum affine</i> D.Don	11	P	May -Ago	Md	Ab	Z	M
Cocch	<i>Coccoloba hondurensis</i> Lundell	9	P	Dic -Feb	C	Ab	Z	M
Coccm	<i>Coccoloba matudai</i> Lundell	1	Me	Abr-Jun	C	E	Z	M
Coj	<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton et Rose	11	Me	Ene- Dic	L	E	Z	A
Coral	<i>Cordia alliodora</i> ( Ruiz & Pav. ) Oken	13	P	Sep- Dic	Md	Ab	O	M
Corme	<i>Cordia megalantha</i> S. F. Blake	7	P	Abr-Jul	Md	E	O	A
Corn	<i>Cornutia grandifolia</i> Schauer	20	P	Ago -Sep	C	Ab	Z	B
Coup	<i>Couepia polyandra</i> (Kunth in H.B.K.) Rose	6	Me	Jun -Sep	Md	Ab	M	A
Cous	<i>Cousapoa purpusii</i> Standl.	5	P	Abr -Jun	C	E	Z	A
Crat	<i>Crataeva tapia</i> L.	11	Me	Ago -Oct	C	Ab	Z	M
Cro	<i>Croton schiedeana</i> Schldl.	35	P	Abr -May	C	E	O	B
Cupg	<i>Cupania glabra</i> Sw.	9	P	Abr -May	C	E	Z	B
Cupm	<i>Cupania macrophylla</i> A. Rich.	9	P	Abr -Jun	C	E	Z	M
Cym	<i>Cymbopetalum baillonii</i> R. E. Fr.	25	Me	Feb -May	Md	E	Z	M
Cyn	<i>Cynometra retusa</i> Britton & Rose	7	Me	Oct -Dic	C	Ab	M	A
Dalb	<i>Dalbergia glomerata</i> Hemsl.	23	G	May- Dic	Md	Ab	O	M
Dend	<i>Dendropanax arboreus</i> ( L. ) Decne. & Planch.	81	P	Sep -Feb	Md	Ab	Z	M
Dia	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith in A.C.Sm.	6	Me	May -Jun	C	Ab	M	A

Duss	<i>Dussia mexicana</i> Harms	7	Me	May- Jul	C	Ab	Z	A
Ery	<i>Erythrina folkersii</i> Krukoff & Moldenke	2	P	May -Dic	Md	Ab	Z	M
Euac	<i>Eugenia acapulcensis</i> Steud.	17	P	Sep -Mar	Md	Ab	Z	M
Euca	<i>Eugenia capuli</i> (Schltdl. & Cham.) O. Berg	16	P	Mar -Abr	C	E	Z	B
Fara	<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich.	25	P	Sep-Abr	Md	Ab	Z	B
Fco	<i>Ficus colubrinae</i> Standl.	16	P	Ene- Dic	L	E	Z	M
Fob	<i>Ficus obtusifolia</i> H.B. & K.	15	Me	Ene -Dic	L	E	Z	B
Fpe	<i>Ficus perforata</i> L.	5	P	Ene- Dic	L	E	Z	A
Ftu	<i>Ficus tuerckheimii</i> Standl.	16	P	Ene- Dic	L	E	Z	A
Fyo	<i>Ficus yoponensis</i> Desv.	15	Me	Ene -Dic	L	E	Z	A
Gua	<i>Guarea grandifolia</i> DC.	12	Me	Ene - Dic	L	E	Z	A
Ham	<i>Hampea nutricia</i> Fryxell	37	Me	Abr -May y Sep- Nov	Md	E	Z	B
Ipa	<i>Inga pavoniana</i> Don	18	Me	Ene -Dic	L	E	Z	M
Iqua	<i>Inga quaternata</i> Poepp.	8	Me	Nov- May	Md	E	Z	M
Ire	<i>Iresine arbuscula</i> Uline et W.L. Bray	3	P	May -Jun	C	Ab	O	B
Lipp	<i>Lippia myriocephala</i> Schltdl. & Cham.	13	P	Ene -Mar	C	Ab	O	B
Lcru	<i>Lonchocarpus cruentus</i> Lundell	20	G	Ago-Nov	Md	Ab	O	M
Lgua	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth.	15	G	May- Sep	Md	Ab	O	M
Man	<i>Manilkara zapota</i> (L.) Royen	4	P	Mar-Abr	C	E	M	A
Mort	<i>Mortoniendron guatemalense</i> Standl. & Steyerm.	20	P	Sep-Dic	C	Ab	Z	A
Neca	<i>Nectandra ambigens</i> (Blake) C.K.Allen	2	Me	Jul-Ago	Md	Ab	Z	A
Necg	<i>Nectandra globosa</i> Mez	3	P	Mar	C	E	Z	A
Nee	<i>Neea psychotrioides</i> Donn.Sm.	5	Me	Jun-Ago	C	Ab	Z	B
Oden	<i>Ocotea dendrodaphne</i> Mez	6	Me	Jun-Sep	Md	Ab	Z	B
Omph	<i>Omphalea oleifera</i> Hemsl.	11	G	Feb-Sep	Md	E	O	M
Oreo	<i>Oreopanax obtusifolius</i> L.O.Williams	21	P	Jul-Sep	C	Ab	Z	B
Orth	<i>Orthion oblancoelatum</i> Lundell	14	P	Abr-May (Sep)	C	E	Z	M
Ouxp	<i>Ocotea uxpanapana</i> T.Wendt & H.van der Werff	2	P	Oct-Nov	C	Ab	Z	A
Over	<i>Ocotea verticillata</i> Rohwer	3	P	Ago-Nov	C	Ab	Z	B
Pach	<i>Pachira aquatica</i> Aubl.	21	G	Ago-Nov	Md	Ab	O	B
Pim	<i>Pimenta dioica</i> (L.) Merr.	25	P	Ago-Dic	Md	Ab	Z	M
Pla	<i>Platymiscium pinnatum</i> (Jacq.) Dugand	22	P	Sep-Ene (Jun a Jul)	Md	Ab	Z	B
Pleu	<i>Pleuranthodendron lindenii</i> (Turcz.) Sleumer	3	G	May-Ago	Md	Ab	O	A
Poul	<i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl. Monoicas	8	Me	May-Nov	Md	Ab	Z	A
Pocam	<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni	13	G	Ago-Ene	Md	Ab	M	M
Porhy	<i>Pouteria rynchocarpa</i> T.D. Penn.	2	G	Jun-Jul	C	Ab	M	B
Pse	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn. Sm.	11	Me	May-Nov	C	Ab	Z	M

Qua	<i>Quararibea funebris</i> Visch.	11	Me	Ene-Dic	L	E	Z	M
Pte	<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	15	G	Ago-Nov	Md	Ab	O	M
Rhe	<i>Rheedia edulis</i> Planch. & Triana	15	G	Ago-Nov	Md	Ab	M	M
Rob	<i>Robinsonella mirandae</i> Gómez Pompa	14	P	Mar-May	C	E	O	M
Roll	<i>Rollinia jimenezii</i> Saff	3	Me	Ago-Dic	Md	Ab	Z	M
Sapn	<i>Sapium nitidum</i> (Monach.) Lundell	12	P	May-Sep	Md	Ab	Z	M
Saur	<i>Saurauia scabrida</i> Hemsl.	11	P	Abr -Jun	C	E	Z	B
Side	<i>Sideroxylon portoricense</i> Urb.	2	Me	Ene- Feb	C	Ab	Z	A
Spon	<i>Spondias radkoferi</i> Donn. Sm.*	3	Me	Sep-Nov	C	Ab	Z	A
Ste	<i>Stemmadenia donnell-smithii</i> (Rose) Woodson	25	P	Mar- Jul y Sep a Dic	Md	E	Z	B
Swa	<i>Swartzia guatemalensis</i> Pittier	26	Me	Ene-Dic	L	E	Z	B
Tab	<i>Tabebuia guayacana</i> Hemsl.	15	P	Abr-Jun	C	E	Z	A
Taal	<i>Tabernaemontana alba</i> Nicholson ex Griseb.	54	P	Feb-Ago	Md	E	Z	B
Taar	<i>Tabernaemontana arborea</i> Rose	9	P	Sep-Nov y Mar-May	Md	Ab	Z	M
Tapi	<i>Tapirira mexicana</i> Marchand	13	Me	Sep-Nov	C	Ab	Z	A
Tetr	<i>Tetrorchidium rotundatum</i> Standl.	19	P	Feb-Jun	Md	E	Z	M
Trich	<i>Trichillia martiana</i> C.DC.	11	P	Nov-Mar	Md	Ab	Z	M
Tricho	<i>Trichospermum galeottii</i> (Turkz.) Kosterm.	1	P	Ene-Dic	L	E	O	M
Turp	<i>Turpinia occidentalis</i> G. Don	16	Me	May-Ago	Md	Ab	Z	M
Vat	<i>Vatairea lundellii</i> (Standl.) Killip ex Record	2	G	Mar-May	C	E	O	A
Voch	<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn.Sm.	12	G	Ago-Nov	Md	Ab	O	M
Zank	<i>Zanthoxylum kellermanii</i> P. G. Wilson	5	P	Oct-Feb	Md	Ab	Z	M
Zanp	<i>Zanthoxylum procerum</i> Donn.Sm.	0	P	Jul -Ene	Md	Ab	Z	M

---



**APÉNDICE 5. Especies de árboles aislados en los terrenos de los ejidatarios encuestados y su frecuencia por ejido.**

N. COMUN	FAMILIA	ESPECIE	Benito Juarez	Las Margaritas	Total
Hoja ancha	Euphorbiaceae	<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	0,00	2,06	0,00 7,51
Huevo de mono	Annonaceae	<i>Cymbopetalum baillonii</i> R.E. Fr.	1,22	1,03	0,00 7,20
Cedro	Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i> L.	7,32	7,22	1,83 5,61
Tomatillo	Moraceae	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn. Sm.	0,00	0,00	0,00 3,99
Limoncillo	Clusiaceae	<i>Garcinia intermedia</i> (Pittier) Hammel	1,22	1,03	0,00 3,30
Chicozapote	Sapotaceae	<i>Manilkara zapota</i> (L.) Royen	1,22	0,00	6,50 3,00
Tepezin	Sapindaceae	<i>Cupania</i>	0,00	1,03	0,00 2,55
Naranjillo			0,00	0,00	0,00 2,41
Cucharillo	Meliaceae	<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.	1,22	0,00	0,00 2,25
Fierrillo	Oleaceae	<i>Linociera domingensis</i> (Lam.) Knobl.	0,00	0,00	1,83 2,02
Nanche	Malpighiaceae	<i>Byrsonima crassifolia</i> Lunan ex Griseb.	2,44	0,00	4,59 2,02
Cascarilla	Euphorbiaceae	<i>Croton schiedeana</i> Schlttdl.	0,00	1,03	0,00 1,99
Mulato	Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	0,00	2,06	1,83 1,89
Suchil	Boraginaceae	<i>Cordia megalantha</i> S.F. Blake	0,00	0,00	0,92 1,57
Tepemacaya			3,66	0,00	0,92 1,50
Teozontle			4,88	3,09	3,67 1,50
Abasbabi	Moraceae	<i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl.	0,00	2,06	0,00 1,46
Tepesuchil	Combretaceae	<i>Terminalia amazonia</i> (J.F. Gmel.) Exell	0,00	0,00	5,50 1,34
Nompi	Anacardiaceae	<i>Tapirira mexicana</i> Marchand	0,00	1,03	0,00 1,34
Mamey	Sapotaceae	<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn	2,44	1,03	0,92 1,30
Gusanillo			0,00	1,03	0,00 1,25
Primavera	Bignoniaceae	<i>Tabebuia guayacan</i> (Seem.) Hemsl.	2,44	0,00	0,00 1,09
Vaina	Mimosaceae	<i>Inga paterno</i> Harms	0,00	1,03	0,00 1,06
Limon	Rutaceae	<i>Citrus limon</i> (L.) Burm. f.	0,00	0,00	0,92 1,06
Corpo	Vochysiaceae	<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.	0,00	0,00	0,92 0,98
Encino	Fagaceae	<i>Quercus skinneri</i> Benth.	0,00	3,09	0,00 0,94
Rabo de lagarto	Rutaceae	<i>Zanthoxylum procerum</i> Donn.Sm.	0,00	1,03	0,00 0,94
Rosa Morada	Fabaceae	<i>Lonchocapus</i>	2,44	0,00	2,75 0,94
Tinaja			0,00	2,06	1,83 0,84
Burra	Fabaceae	<i>Dussia mexicana</i> (Standl.) Harms	0,00	1,03	0,00 0,84
Chancarro	Cecropiaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	0,00	1,03	0,00 0,77
Guayaba	Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i> L.	0,00	1,03	1,83 0,77
Pionchi	Sapotaceae	<i>Sideroxylon portoricense</i> Urb. subsp. <i>minutiflorum</i> T. D. Penn.	0,00	1,03	0,00 0,77

Palo colorado	Sapindaceae	<i>Cupania macrophylla</i> A. Rich.	0,00	0,00	1,83	0,71
Pimienta	Myrtaceae	<i>Pimenta dioica</i> (L.) Merr.	0,00	3,09	0,00	0,71
Canilla			7,32	7,22	8,26	0,67
Cachimba	Mimosaceae	<i>Senna multijuga</i> (Rich.) Irwin et Barneby subsp. <i>doylei</i> (Britton et Rose) Irwin et Barneby	1,22	1,03	0,00	0,67
Ceiba	Bombacaceae	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	0,00	1,03	0,00	0,63
Gusano			0,00	1,03	0,00	0,63
Amate blanco	Euphorbiaceae	<i>Sapium nitidum</i> (Monach.) Lundell	0,00	1,03	0,00	0,63
Palo blanco	Chrysobalanaceae	<i>Hirtella triandra</i> Sw. Subsp. <i>media</i> (Standl.) Prance	3,66	1,03	2,75	0,42
Sabino	Bignoniaceae	<i>Tabebuia guayacan</i> (Seem.) Hemsl.	4,88	1,03	0,00	0,42
Laurel	Lauraceae	<i>Ocotea</i> o <i>Persea</i>	2,44	4,12	0,00	0,42
Mango	Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i> L.	6,10	10,31	5,50	0,35
Jonote	Tiliaceae	<i>Hellicarpus</i>	0,00	1,03	0,00	0,35
Algodoncillo	Malvaceae	<i>Robinsonella mirandae</i> Gómez Pompa	0,00	0,00	0,92	0,35
Aguacate	Lauraceae	<i>Persea americana</i> Mill.	0,00	0,00	1,83	0,35
mandarina	Rutaceae	<i>Citrus reticulata</i> Blanco	0,00	3,09	0,92	0,35
Naranja	Rutaceae	<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck	3,66	0,00	0,00	0,35
Amate	Moraceae	<i>Ficus</i>	0,00	0,00	0,00	0,35
Solerillo	Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	1,22	1,03	0,92	0,35
Caoba	Meliaceae	<i>Swietenia macrophylla</i> King	0,00	1,03	0,00	0,35
Amate cajonero	Euphorbiaceae	<i>Tetrorchidium rotundatum</i> Standl.	8,54	4,12	10,09	0,35
Chinini	Lauraceae	<i>Persea schiedeana</i> Nees	0,00	0,00	0,00	0,35
Cocuite	Fabaceae	<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Steud.	0,00	1,03	0,00	0,35
Uvero	Polygonaceae	<i>Coccoloba hondurensis</i> Lundell	2,44	1,03	0,92	0,35
Cañamazo	Mimosaceae	<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton et Rose	0,00	1,03	0,00	0,35
Pochote	Bombacaceae	<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. ex Lam.) Urb.	0,00	1,03	2,75	0,35
Amargoso			0,00	0,00	0,00	0,35
Guajillo			0,00	1,03	0,00	0,35
Jobo	Anacardiaceae	<i>Spondias</i>	1,22	1,03	4,59	0,35
Palo de agua	Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. et Planch.	12,20	1,03	3,67	0,35
Chirimoya	Annonaceae	<i>Annona cherimola</i> Mill.	0,00	0,00	2,75	0,31
Yolo			0,00	0,00	2,75	0,31
Palo verde	Aquifoliaceae	<i>Ilex valerioi</i> Standl.	0,00	1,03	0,00	0,31
Pepe	Capparaceae	<i>Crataeva tapia</i> L.	0,00	1,03	2,75	0,31
Roble	Fagaceae	<i>Quercus skinneri</i> Benth.	1,22	0,00	0,00	0,31
Nopo	Boraginaceae	<i>Cordia stellifera</i> I.M. Johnst.	1,22	1,03	1,83	0,00
Vainillo			1,22	1,03	0,00	0,00

Escobilla	Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	0,00	0,00	1,83	0,00
Gateado		<i>Dalbergia glomerata</i> Hemsl.	4,88	1,03	0,00	0,00
Chinimillo			0,00	1,03	0,00	0,00

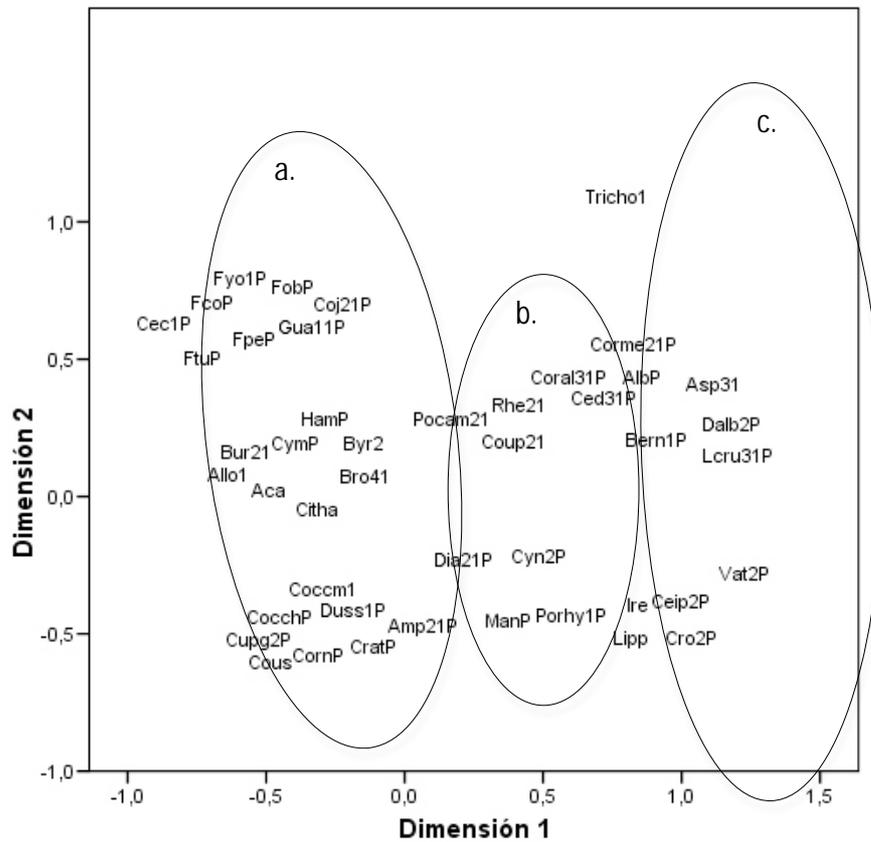
**APÉNDICE 6.** Especies arbóreas seleccionadas por los ejidatarios para su uso como árboles aislados. FR. Frutal, MA. Maderable, SO. Sombra para ganado, PO. Postes LE. Leña, FO. Forraje, OT. Otros, Ie. Índice de importancia (ver métodos, capítulo 3) Los nombres científicos registrados son los asociados a los comunes registrados en las encuestas. Los nombres científicos se reportan de acuerdo a los listados florísticos y a los conocidos por los expertos en la flora de la región.

NOMBRE COMÚN	ESPECIE	USOS							
		FR.	MA.	SO.	PO.	LE.	FO.	OT.	Ie.
Suchil	<i>Cordia megalantha</i> S.F. Blake		1						1,58
Laurel	<i>Ocotea</i> o <i>Persea</i>		1	1					1,57
Cedro	<i>Cedrela odorata</i> L.		1						1,30
Naranja	<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck	1				1			1,16
Pimienta	<i>Pimenta dioica</i> (L.) Merr.	1							1,07
Caoba	<i>Swietenia macrophylla</i> King		1						1,00
Primavera	<i>Tabebuia donnell-smithii</i> Rose		1						0,91
Amate	<i>Ficus</i>		1	1					0,75
Cocuile	<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Steud.		1						0,67
Ojoche	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.		1						0,67
Roble	<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) DC.		1						0,58
Palo blanco	<i>Hirtella triandra</i> Sw. Subsp. <i>media</i> (Standl.) Prance		1						0,51
Mango	<i>Mangifera indica</i> L.	1		1					0,48
Naranjillo			1	1					0,45
Canilla					1				0,37
Castaño	<i>Artocarpus altilis</i> (Parkinson) Fosberg	1						1	0,39
Chicozapote	<i>Manilkara zapota</i> (L.) Royen	1		1					0,39
Encino	<i>Quercus skinneri</i> Benth.		1				1		0,39
Melina	<i>Gmelina arborea</i> Roxb.	1					1		0,39
Gateado	<i>Dalbergia glomerata</i> Hemsl.			1					0,35
Amate blanco	<i>Sapium nitidum</i> (Monach.) Lundell		1	1					0,34
Uvero	<i>Coccoloba hondurensis</i> Lundell	1							0,33
Mulato	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.				1				0,30
Palo verde	<i>Ilex valerioi</i> Standl.		1		1				0,32
	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken		1						0,30
Aguacate	<i>Persea americana</i> Mill.	1							0,28
Apompo	<i>Pachira aquatica</i> Aubl.			1				1	0,30
Zapote			1						0,28
Chancarro	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.			1					0,26

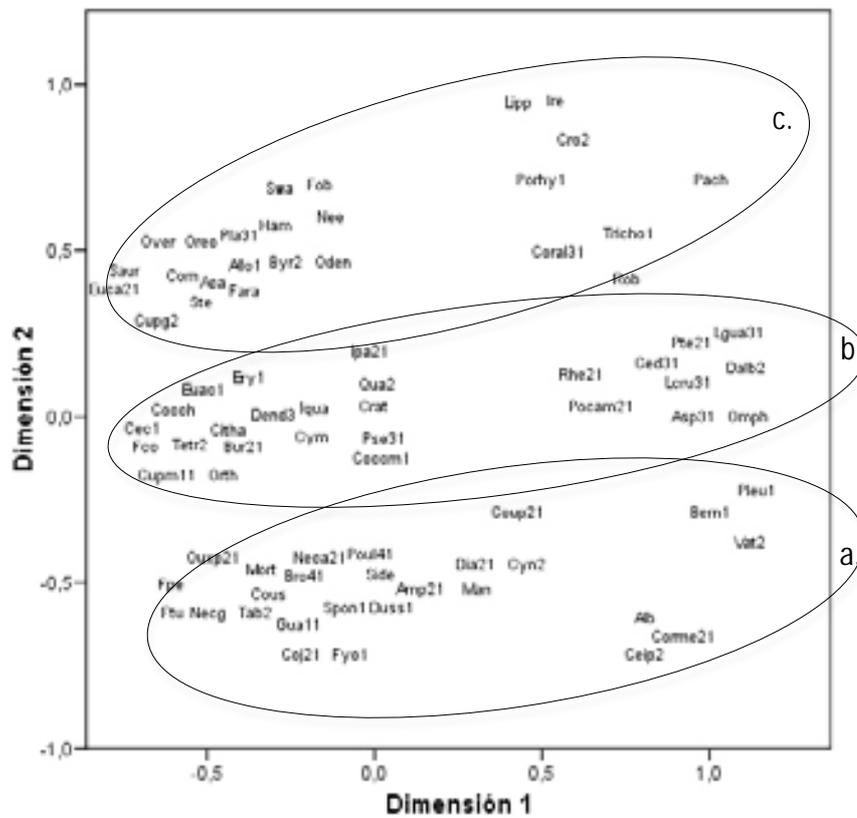
Mandarina	<i>Citrus reticulata</i> Blanco	1			0,26
Peinecillo			1		0,26
Chinini	<i>Persea schiedeana</i> Nees	1		1	0,25
Limon	<i>Citrus limon</i> (L.) Burm. f.	1			0,23
Palo colorado	<i>Cupania macrophylla</i> A. Rich.		1	1	0,25
Inchi				1	0,21
Ocote	<i>Pinus oocarpa</i> Schiede ex Schldl.		1	1	0,32
Rabo de lagarto	<i>Zanthoxylum procerum</i> Donn.Sm.		1		0,21
Vainillo		1	1		0,23
Isote	<i>Yucca</i>			1	0,19
Nacastle			1		0,16
Nanche	<i>Byrsonima crassifolia</i> Lunan ex Griseb.	1			0,16
Tomatillo	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn. Sm.		1		0,16
Bambu					1 0,14
Pionchi	<i>Sideroxylon portoricense</i> Urb. subsp. <i>minutiflorum</i> T. D. Penn.		1		0,14
Cañamazo	<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton et Rose		1		0,12
Rosa Morada	<i>Lonchocapus</i>		1		0,12
Vaina	<i>Inga paterno</i> Harms			1	0,12
Zapote mamey	<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn		1	1	1 0,16
Amate cajonero	<i>Tetrorchidium rotundatum</i> Standl.			1	0,09
Cedro.nogal	<i>Juglans olanchana</i> Standl. & L.O. Williams		1		0,09
Chagalapoli	<i>Parathesis psychotrioides</i> Lundell		1	1	0,11
Camaron					1 0,07
Ceiba	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.				1 0,07
Injerto de naranja		1			0,07
Macadamia	<i>Macadamia</i>	1			0,07
		1			0,07
Canela	<i>Quaribea funebris</i> (Llave) Vischer				1 0,05



**Apéndice 7.** Ordenamiento de las especies de acuerdo con la importancia de sus atributos de atracción a frugívoros en un paisaje con baja densidad de árboles aislados. *Estrés: 0.0989*. Las abreviaturas de las especies se presentan en el apéndice 3. Las letras agrupan a las especies de acuerdo con su síndrome de dispersión. **a.** Quiropeto-ornitócoro. **b.** Por mamíferos arborícolas. **c.** Otros tipos de dispersión. Algunas especies no aparecen en el ordenamiento gráfico para dar mayor legibilidad a la lectura al mismo. La selección dentro de éstos subgrupos o grupos debe realizarse de acuerdo a los criterios económicos, sociales y de antecedentes de propagación. El primer dígito de las especies (de 1 a 4) indica el número de mercados en los que ésta ha sido registrada, un uno como segundo dígito señala que la especie cumple con criterios considerados por los ejidatarios en el capítulo 3 (maderable y producción de frutos) y la (P) indica que la especie ha sido propagada exitosamente en el vivero local. . En la Tabla 4.1 se presentan las coordenadas para el total de las especies.



**Apéndice 8.** Ordenamiento de las especies de acuerdo con la importancia de sus atributos de atracción a frugívoros en un paisaje con alta densidad de árboles aislados. *Estrés: 0.0103*. Las abreviaturas de las especies se presentan en el apéndice 3. Los conjuntos agrupan a las especies de acuerdo al promedio de su altura total a. alta b. mediana y c. bajas. Los subgrupos, dentro de cada clase de altura, se forman por el tipo de dispersión. Algunas especies no aparecen en el ordenamiento gráfico para dar mayor legibilidad a la lectura al mismo. Algunas especies no aparecen en el ordenamiento gráfico para dar mayor legibilidad a la lectura al mismo. La selección dentro de éstos subgrupos o grupos debe realizarse de acuerdo a los criterios económicos, sociales y de antecedentes de propagación. El primer dígito de las especies (de 1 a 4) indica el número de mercados en los que ésta ha sido registrada, un uno como segundo dígito señala que la especie cumple con criterios considerados por los ejidatarios en el capítulo 3 (maderable y producción de frutos) y la (P) indica que la especie ha sido propagada exitosamente en el vivero local. . En la Tabla 4.2 se presentan las coordenadas para el total de las especies.



## BIBLIOGRAFÍA

- Aide, T. M., y J. Cavalier. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* 2:219-229.
- Alavalapati, J. R. R., R. K. Shrestha, G. A. Stainback, y J. R. Matta. 2004. Agroforestry development: An environmental economic perspective. *Agroforestry Systems* 61:299-310.
- Andren, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: A review. *Oikos* 71:355-366.
- Baguette, M., y H. Van Dyck. 2007. Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology* 22:1117-1129.
- Barbosa, K. C., y M. A. Pizo. 2006. Seed rain and seed limitation in a planted gallery forest in Brazil. *Restoration Ecology* 14:504-515.
- Barrera-Láez, O. 2003. Uso y manejo de árboles en potreros de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Facultad de Ciencias Agrícolas, Tesis de Ingeniería Agronómica. Universidad Veracruzana.
- Baum, K. A., K. J. Haynes, F. P. Dillemunth, y J. T. Cronin. 2004. The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones. *Ecology* 85:2671-2676.
- Belsky, A. J., R. G. Amundson, J. M. Duxbury, S. J. Riha, A. R. Ali, y S. M. Mwonga. 1989. The effects of tree on their physical, chemical, and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *Journal of Applied Ecology* 26:1005-1024.
- Belsky, A. J., R. G. Mwonga, J. M. Amundson, S. J. Duxbury, y A. R. Riha. 1993. Comparative effects of isolated trees on their undercanopy environments in high- and low-rainfall savannas. *Journal of Applied Ecology* 30:143-155.
- Boddey, R. M., J. C. De Moraes Sá, B. J. R. Alves, y S. Urquiaga. 1997. The contribution of biological nitrogen fixation for sustainable agricultural systems in the tropics. *Soil Biology and Biochemistry* 29:787-799.
- Brinson, M. M., y R. Rheinhardt. 1996. The role of reference wetlands in functional assessment and mitigation. *Ecological Applications* 6:69-76.
- Campbell, B. D., y J. P. Grime. 1992. An Experimental Test of Plant Strategy Theory. *Ecology* 73:15-29.
- Campos, A. 2004. El suelo. Páginas 181-192 en Guevara, S., J. Laborde, y G. Sánchez-Ríos, editores. Los Tuxtlas, el paisaje de La Sierra. Instituto de Ecología A.C. y Unión Europea, Xalapa.
- Carabias-Lillo, J. 1985. Fenología en una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada, Los Tuxtlas, Veracruz. Facultad de Ciencias, Tesis Profesional. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cardoso da Silva, J., C. Uhl, y G. Murray. 1996. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned amazonian pastures. *Conservation Biology* 10:491-503.
- Carriere, S. M., M. Andre, P. Letourmy, I. Olivier, y D. B. McKey. 2002a. Seed rain beneath remnant trees in a slash-and-burn agricultural system in southern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 18:353-374.
- Carriere, S. M., P. Letourmy, y D. B. McKey. 2002b. Effects of remnant trees in fallows on diversity and structure of forest regrowth in a slash-and-burn agricultural system in southern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 18:375-396.
- Castillo, A. 2000. Communication and utilization of science in developing countries: The case of Mexican ecology. *Science communication* 22:46-72.
- Castillo, A. 2003. Comunicación para el manejo de los ecosistemas. *Tópicos en educación ambiental* 3:58-71.

- Castillo-Campos, G., y J. Laborde. 2004. La vegetación. Páginas 231-265 en Guevara, S., J. Laborde, y G. Sánchez-Ríos, editores. Los Tuxtlas, el paisaje de La Sierra. Instituto de Ecología A.C y Unión Europea, Xalapa.
- Choi, Y. D. 2004. Theories for ecological restoration in changing environment: Toward' futuristic' restoration. *Ecological Research* 19:75-81.
- Choi, Y. D., V. M. Temperton, E. B. Allen, A. P. Grootjans, M. Halassy, R. J. Hobbs, M. A. Naeth, y K. Torok. 2008. Ecological restoration for future sustainability in a changing environment. *Ecoscience* 15:53-64.
- Clements, F. E. 1936. Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology* 24:252-284.
- CONABIO. 2006. Capital natural y bienestar social.
- CONANP. 2006. Programa de Conservación y Manejo Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, México, D.F.
- Cowles, K. M. 2002. *Statistical computing: An introduction to data analysis using S-Plus*. Wiley, New York.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University, New York.
- Da Silva, J. M. C., C. Uhl, y G. Murray. 1996. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned amazonian pastures. *Conservation Biology* 10:491-503.
- Dirzo, R., y M. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast México. *Conservation Biology* 6:84-90.
- DOF. 2000. Reglamento de la Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente en Materia de Áreas Naturales Protegidas. Presidencia de la República. 30 de noviembre de 2000,
- DOF. 2003. Ley General de Desarrollo Forestal Sustentable. Presidencia de la República. 25 de Febrero 2003,
- Duncan, R. S., y C. A. Chapman. 1999. Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa. *Ecological Applications* 9:998-1008.
- Estrada, A., P. Cammarano, y R. Coates-Estrada. 2000. Bird species richness in vegetation fences and in strips of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 9:1399-1416.
- Fahrig, L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of Wildlife Management* 61:603-610.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Reviews in Ecology, Evolution, and Systematics* 34:487-515.
- Fischer, J., y D. B. Lindenmayer. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16:265-280.
- Galindo-González, J., S. Guevara, y V. J. Sosa. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* 14:1693-1703.
- Geissert, D. R. 2004. La geomorfología. Páginas 159-178 en Guevara, S., J. Laborde, y G. Sánchez-Ríos, editores. Los Tuxtlas, el paisaje de La Sierra. Instituto de Ecología A.C and Unión Europea, Xalapa.
- Goodwin, B., y L. Fahrig. 1999. How does landscape structure influence landscape connectivity? *OIKOS* 3:555-570.
- Graham, C. H., y J. G. Blake. 2001. Influence of patch- and landscape-level factors on bird assemblages in a fragmented tropical landscape. *Ecological Applications* 11:1709-1721.
- Guevara, R., y I. Romero. 2004. Spatial and temporal abundance of mycelial mats in the soil of a tropical rain forest in Mexico and their effects on the concentration of mineral nutrients in soils and fine roots. *New Phytologist* 163:361-370.

- Guevara, S. 2005. Los árboles que la selva dejó atrás. *Interciencia* 30:595-601.
- Guevara, S., y J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* 107/108:319-338.
- Guevara, S., J. Laborde, D. Liensenfield, y O. Barrera. 1997. Potreros y ganadería. Páginas 43-58 en González-Soriano, E., R. Dirzo, y R. Vogt, editores. *Historia Natural de Los Tuxtlas*. CONABIO-UNAM, México D.F.
- Guevara, S., J. Laborde, y G. Sánchez.Ríos. 1998. Are isolated remnant trees in pastures a fragmented canopy? *Selbyana* 19:34-43.
- Guevara, S., J. Laborde, y G. Sánchez.Ríos. 2004. Rain forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, México. *Biotropica* 36:99-108.
- Guevara, S., J. Laborde, y G. Sánchez.Ríos. 2004a. La deforestación. Páginas 85-108 en Guevara, S., J. Laborde, y G. Sánchez-Ríos, editores. *Los Tuxtlas, el paisaje de La Sierra*. Xalapa.
- Guevara, S., J. Laborde, y G. Sánchez.Ríos. 2004b. La fragmentación. Páginas 111-134 en Guevara, S., J. Laborde, y G. Sánchez.Ríos, editores. *Los Tuxtlas, el paisaje de La Sierra*. Instituto de Ecología A.C y Unión Europea, Xalapa.
- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola, y J. Laborde. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science* 3:655-664.
- Guevara, S., S. E. Purata, y E. van del Maarel. 1986. The role of remnant forest in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66:77-84.
- Harvey, C. A. 2000. Colonization of agricultural windbreaks by forest trees: effects of connectivity and remnants trees. *Ecological Applications* 10:1762-1773.
- Harvey, C. A., A. Medina, D. M. Sanchez, S. Vilchez, B. Hernandez, J. C. Saenz, J. M. Maes, F. Casanoves, y F. L. Sinclair. 2006. Patterns of animal diversity in different forms of tree cover in agricultural landscapes. *Ecological applications* 16:1986-1999.
- Harvey, C. A., C. Villanueva, J. Villacís, M. Chacón, D. Muñoz, M. López, M. Ibrahim, R. Gómez, R. Taylor, J. Martínez, A. Navas, J. Saenz, D. Sánchez, A. Medina, S. Vilchez, B. Hernández, A. Perez, F. Ruiz, F. López, I. Lang, y F. L. Sinclair. 2005. Contribution of live fences to the ecological integrity of agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 111:200-230.
- Harvey, C. A., N. I. J. Tucker, y A. Estrada. 2004. Live fences, isolated trees and windbreaks: tools for conserving biodiversity in fragmented tropical landscapes. Páginas 261-289 en Schroth, G., A. B. Da Fonseca, C. A. Harvey, C. Gascón, H. L. Vasconcelos, y A. M. N. Izac, editores. *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Island Press, Washington D.C.
- Harvey, C. A., y M. Chacon. 2005. Live fences and landscape connectivity in a neotropical agricultural landscape. *Agroforestry Systems* 00:1-12.
- Harvey, C. A., y W. A. Haber. 1999. Remnant trees and the conservation of biodiversity in Costa Rican pastures. *Agroforestry Systems* 44:37-68.
- Holl, K. D. 1998. Do bird perching structures elevate seed rain and seedling establishment in abandoned tropical pasture? *Restoration Ecology* 6:253-261.
- Holl, K. D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil 1. *Biotropica* 31:229-242.
- Holl, K. D., M. E. Loik, E. H. V. Lin, y V. A. Samuels. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* 8:339-349.
- Honnay, O., y H. Jacquemyn. 2007. Susceptibility of common and rare plant species to the genetic consequences of habitat fragmentation. *Conservation Biology* 21:823-831.

- Ibarra-Manríquez, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis Profesional.
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos, R. Dirzo, y J. Nuñez. 1997. La vegetación. en González-Soriano, E., R. Dirzo, y R. Vogt, editor. Historia Natural de Los Tuxtlas. CONABIO-UNAM, México, D.F.
- Ibarra-Manríquez, G., M. Ricker, G. Angeles, S. Colín, y M. A. Colín. 1997. Useful plants of the Los Tuxtlas rain forest (Veracruz-México): considerations of their market potential. *Economic Botany* 51:362-376.
- Ibarra-Manríquez, G., y K. Oyama. 1992. Ecological correlates of reproductive traits of Mexican rain forest trees. *American Journal of Botany* 79:383-394.
- Ibarra-Manríquez, G., B. Sánchez-Garfías, y L. González-García. 1991. Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálido-húmeda de Mexico. *Biotropica* 23:242-254.
- Ibarra-Manríquez, G., y S. Sínaca. 1995. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 43:75-115.
- Ibarra-Manríquez, G., y S. Sínaca. 1996a. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. (Violaceae a Zingiberaceae). *Revista de Biología Tropical* 44:427-447.
- Ibarra-Manríquez, G., y S. Sínaca. 1996b. Lista florística comentada de la estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. Mimosaceae a Verbenaceae. *Revista de Biología Tropical* 44:41-60.
- Ibrahim, M., C. Villanueva, y J. C. Sáenz. 2007. Umbrales de cobertura de árboles en potrero que beneficien la productividad animal y la ocnservación de la biodiversidad. III Congreso Iberoamericano sobre Desarrollo y Ambiente III CISDA, 2007:10.
- INEGI. 2007. Anuario estadístico. Veracruz de Ignacio de la Llave. INEGI-Gobierno del estado de Veracruz de Ignacio de La Llave, Aguascalientes.
- Janzen, D. H. 1967. Interaction of the bull's horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *University of Kansas Science Bulletin* 47:315-558.
- Jentsch, A. 2007. The challenge to restore processes in face of nonlinear dynamics-on the crucial role of disturbance regimes. *Restoration Ecology* 15:334-339.
- Jurado, E., J. Flores, A. G. Endress, M. Flores, E. Estrada, y M. Pando. 2006. Seed removal rates under isolated trees and continuous vegetation in semiarid thornscrub. *Restoration Ecology* 14:204-209.
- Laborde, J. 1996. Patrones de vuelo de las aves frugívoras en relación a los árboles en pie de los pastizales. Facultad de Ciencias, Tesis profesional.
- Laborde, J. 2004. La reserva de la biosfera. Páginas 111-134 en Guevara, S., J. Laborde, y G. Sánchez-Ríos, editores. Los Tuxtlas. El paisaje de la Sierra. Insittituto de Ecología A.C. y Unión Europea, Xalapa.
- Laborde, J., S. Guevara, y G. Sánchez-Ríos. 2008. Tree and shrub seed dispersal in pastures: the importance of rainforest trees outside forest fragments. *Ecoscience* 15:6-16.
- Laborde, J., S. Guevara, y G. Sánchez-Ríos. 2008. Tree and shrub seed dispersal in pastures: the importance of rainforest trees outside forest fragments. *Ecoscience* 15:6-16.
- Lira-Noriega, A. 2003. La vegetación de los potreros del norte de la Sierra de Los Tuxtlas. Facultad de Ciencias, Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Margalef, R. 1963. On certain unifying principles in ecology. *The American Naturalist* 97:357.
- Martín, G. 2000. Antropología. Páginas 86-119 editores. Pueblos y plantas. Norman Comunidad, Montevideo.
- Martínez-Garza, C., y R. González-Montagut. 2002. Seed rain of flushy-fruited species in tropical pastures in Los Tuxtlas, México. *Journal of Tropical Ecology* 18:457-462.

- Mas, J. F., y B. A. Pérez-Vega. 2005. La representatividad del sistema nacional de áreas naturales protegidas (SINAP). *Gaceta ecológica*. Instituto Nacional de Ecología. México. 5-14.
- Mcadam, J. H., A. R. Sibbald, Z. Teklehaimanot, y W. R. Eason. 2007. Developing silvopastoral systems and their effects on diversity of fauna. *Agroforestry Systems* 70:81-89.
- McClanahan, T. R., y R. W. Wolfe. 1987. Accelerating forest succession in a fragmented landscape: the role of bird and perches. *Conservation Biology* 7:279-288.
- McDonnell, M. J. 1986. Old field Vegetation Height and the Dispersal Patterns of Bird-Disseminated Woody Plants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 113:6-11.
- McDonnell, M. J., y E. W. Stiles. 1983. The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. *Oecologia* 56:109-116.
- Medellin, R. A., y O. Gaona. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica* 31:478-485.
- Meli, P. 2004. Recolonización de potreros abandonados: un caso de estudio de restauración en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Instituto de Ecología,
- Mendoza, E., J. Fay, y R. Dirzo. 2005. A quantitative analysis of forest fragmentation in Los Tuxtlas, southeast Mexico: patterns and implications for conservation. *Revista Chilena de Historia Natural* 78:451-467.
- Metzger, J. P. 2000. Tree functional group richness and landscape structure in a Brazilian tropical fragmented landscape. *Ecological Applications* 10:1147-1161.
- Miranda, F., y X. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:29-179.
- Mmlotsi, R. M., Z. Teklehaimanot, y W. R. Eason. 2008. Organic matter contribution to soil fertility improvement and maintenance in red Alder (*Alnus rubra*) silvopastoral systems. *Journal of Forestry Research* 19:49-52.
- Montagnini, F. 2001. Strategies for the recovery of degraded ecosystems: experiences from Latin America. *Interciencia* 26:498-503.
- Montambault, J. R., y J. R. R. Alavalapati. 2005. Socioeconomic research in agroforestry: a decade in review. *Agroforestry Systems* 65:151-161.
- Murcia, C. 2002. Ecología de la polinización. Páginas 493-530 en Guariguata, M. R., y G. H. Kattan, editores. Libro Universitario Regional, Cartago, Costa Rica.
- Nepstad, D. C., C. Uhl, y A. S. Serrao. 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: a case study from Paragominas, Para, Brazil. en Anderson, A. B., editor. *Alternatives to deforestation: steps toward sustainable use of the Amazon rain forest*. Columbia University Press, New York.
- Nepstad, D., C. Uhl, C. Pereira, y J. Cardoso da Silva. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *OIKOS* 76:25-39.
- Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164:262-270.
- Ortiz-Pulido, R., J. Laborde, y S. Guevara. 2000. Frugivoria por Aves en un Paisaje Fragmentado: Consecuencias en la Dispersión de Semillas. *Biotropica* 32:473-488.
- Otero-Araiz, A., S. Castillo, J. Meave, y G. Ibarra-Manríquez. 1999. Isolated pasture trees and the vegetation under their canopies in the Chiapas Coastal Plain, Mexico. *Biotropica* 31:243-254.
- Pardini, R. 2004. Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape. *Biodiversity and Conservation* 13

- Pareliussen, E., A. Gunilla, W. Olsson, y S. Armbruter. 2006. Factors limiting the survival of native tree seedlings used in coservation efforts at the edges of forest fragments in upland Madagascar. *Restoration Ecology* 14:196-203.
- Patterson, A. M. 2007. Efecto de los hongos micorrizógenos arbusculares en la restauración de bordes de parches derivados de la selva tropical. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología ambiental). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Peña-Becerril, J. C. 2005. Efecto de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en el crecimiento y supervivencia de plántulas de especies persistentes en el borde de una selva tropical húmeda. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Restauración ecológica). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Quiroz-Ayala, A. M. 2006. Restauración de sistemas tropicales deteriorados con especies pioneras derivados de una selva tropical húmeda: La influencia de las micorrizas arbusculares. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Restauración ecológica). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rhoades, C. C., G. E. Eckert, y D. C. Coleman. 1998. Effect of pastures trees on soil nitrogen and organic matter: implications for tropical montane forest restoration. *Restoration Ecology* 6:262-270.
- Rodríguez, E. M. 2008. Evaluación de dos modalidades de pago por servicios ambientales aplicadas a fincas agroforestales en las provincias de San José y Puntarenas, Costa Rica. Tesis de Maestría. CATIE.
- Sánchez, D., M. López, A. Medina, C. A. Harvey, C. Vilchez, B. Hernández, F. López, M. Joya, L. Sinclair, y K. Stefan. 2004. Importancia ecológica y soioeconómica de la cobertura arbórea en un paisaje fragmentado de bosque seco de Belén, Rivas, Nicaragua. *Encuentro* 68:7-23.
- Saunders, D., R. Hobbs, y C. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystems fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18-32.
- Schlawin, J. R., y R. A. Zahawi. 2008. 'Nucleating' succession in recovery neotropical wet forest: the legacy of ramnant trees. *Journal of Vegetation Science* 8:1-8.
- Schumaker, N. H. 1996. Using landscape indices to predict habitat connectivity. *Ecology* 77:1210-1225.
- Slocum, M. G. 2001. How tree species differ as recruitment foci in a tropical pastures. *Ecology* 82:2547-2559.
- Slocum, M. G., y C. C. Horvitz. 2000. Seed arrival under different genera of trees in neotropical pasture. *Plant Ecology* 149:51-62.
- Somarriba, E. 1988. Pastures growth and floristic composition under the shade of guava (*Psidium guajava* L.) trees in Costa Rica. *Agroforestry Systems* 6:153-162.
- Soto, M. 2004. El Clima. Páginas 195-198 en Guevara, S., J. Laborde, y G. Sánchez-Ríos, editores. Los Tuxtlas, el paisaje de La Sierra. Instituto de Ecología A.C. y Unión Europea, Xalapa.
- Sousa, M. 1968. Ecología de las leguminosas de Los Tuxtlas, Veracruz. *Anales del Insittuto de Biología de la Universisad Autónoma de México* 39:121-161.
- Stankey, G. H., B. T. Bormann, C. Ryan, B. Shinler, V. Sturt, R. N. Clarck, y C. Philpot. 2003. Adaptive management and the northwest forest plan: Rhetoric and reality. *Journal of forestry* 101:40-46.
- Suding, K. N., K. L. Gross, y G. R. Houseman. 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 19:46-53.
- Taberalli, M., W. Mantovani, y C. A. Peres. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91:119-127.
- Temperton, V. M. 2007. The recent double paradigm shift in restoration ecology. *Restoration Ecology* 15:344-347.

- Tewksbury, J. J., J. L. Levey, N. M. Haddad, S. Sargent, J. L. Orrock, A. Weldon, B. Danielson, J. Brinkerhoff, E. Damschen, y P. Townsend. 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes.
- Tischendorf, L., y L. Fahrig. 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *OIKOS* 90:7-19.
- Toh, I., M. Gillespie, y D. Lamb. 1999. The role of isolated trees in facilitating tree seedling recruitment at a degraded sub-tropical rainforest site. *Restoration Ecology* 7:288-297.
- Tscharntke, T., A. M. Klein, A. Kruess, I. Steffan-Dewenter, y C. Thies. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecology Letters* 8:857-874.
- Turner, I. M. 1996. Loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *The Journal of Applied Ecology* 33:200-209.
- Verdú, M., y P. García-Fayos. 1996. Nucleation processes in a mediterranean bird-dispersed plant. *Functional Ecology* 10:275-280.
- Viera, G., I. C. Uhl, y C. D. Nespsstad. 1994. The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. as a 'succession facilitator' in abandoned pasture, Paragominas, Amazonia. *Vegetatio* 66:77-84.
- Wali, M. K. 1999. Ecological succession and the rehabilitation of disturbed terrestrial ecosystems. *Plant and Soil* 213:195-220.
- Weihner, E. 2007. On the status of restoration science: obstacles and opportunities. *Restoration Ecology* 15:340-343.
- Wiegand, T., E. Revilla, y K. A. Moloney. 2005. Effects of habitat loss and fragmentation on population dynamics. *Conservation Biology* 19:108-121.
- Wiens, J., N. Stenseth, B. Van Horne, y R. Ims. 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. *OIKOS* 66:369-380.
- Wise, R., y O. Cacho. 2005. A bioeconomic analysis of carbon sequestration in farm forestry: a simulation study of *Gliricidia sepium*. *Agroforestry Systems* 64:237-250.
- Zahawi, R. A. 2008. Instant trees: using giant vegetative stakes in tropical forest restoration. *Forest Ecology and Management* 255:3013-3016.
- Zahawi, R. A., y C. K. Augspurger. 1999. Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador. *Biotropica* 31:540-552.
- Zedler, J. B. 1996. Ecological issues in wetland mitigation: an introduction to the forum. *Ecological Applications* 6:33-37.
- Zedler, J. B., y J. C. Callaway. 1999. Tracking wetland restoration: Do mitigation sites follow desired trajectories? *Restoration Ecology* 7:69-73.
- Zihkham, F. C., y D. E. Mercer. 1997. An assessment of agroforestry systems in the southern U.S.A. *Agroforestry Systems* 35