



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

**SÍNDROMES DE DISPERSIÓN, ESTABLECIMIENTO DE PLÁNTULAS Y
DEPREDACIÓN POST-DISPERSIÓN DE SEMILLAS EN CAFETALES DE SOMBRA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

PRESENTA:

ANA MARÍA CLAVIJO GUTIÉRREZ

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. ELLEN ANDRESEN, CENTRO DE
INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS, UNAM.**

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR:

**DRA. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO, CENTRO DE INVESTIGACIONES EN
ECOSISTEMAS, UNAM.**

DRA. KATHERINE RENTON, INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM.

MORELIA, MICHOACÁN.

FEBRERO 2013



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

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

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de noviembre del 2012, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) de la alumna **Clavijo Gutiérrez Ana María** con número de cuenta **97387060** con la tesis titulada: **"Síndromes de dispersión, establecimiento de plántulas y depredación post-dispersión de semillas en cafetales de sombra"** bajo la dirección de la Dra. Ellen Andresen.

Presidente:	Dr. Guillermo Ibarra Manríquez
Vocal:	Dra. Ek del Val de Gortari
Secretario:	Dra. Katherine Renton
Suplente:	Dr. Diego Rafael Pérez Salicrup
Suplente:	Dra. Julieta Benítez Malvido

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 1 de febrero del 2013.



DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

Agradezco a:

A la **Universidad Nacional Autónoma de México**, al **Centro de Investigaciones en Ecosistemas** y al **Posgrado en Ciencias Biológicas** por permitirme realizar este trabajo, ahora parte fundamental de mi formación académica.

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología** por el apoyo de beca de la maestría (febrero 2008- enero 2010) y al **Fondo Sectorial SEP-CONACYT** (SEP-CONACYT-2005-I002-24848), los cuales me permitieron desarrollar esta investigación.

A los miembros del Comité Tutorial, a la **Dra. Ellen Andresen, Dra. Katherine Renton y Dra. Julieta Benítez** por su tiempo, asesoría y conocimientos que aportaron para que este trabajo fuera más enriquecedor

A los miembros del jurado la **Dra. Ek Del Val, Dr. Guillermo Ibarra y Dr. Diego Pérez Salicrup** por su tiempo para revisar el manuscrito y mejorarlo con sus valiosas y atinadas observaciones

Agradecimientos

Debo agradecer de manera especial y sincera a mi tutora la **Dra. Ellen Andresen** por aceptarme como su alumna, por sus consejos y por dirigir esta tesis con paciencia y generosidad. Le agradezco también el haberme facilitado siempre los medios suficientes para llevar a cabo todas las actividades propuestas durante el desarrollo de esta tesis. ¡Muchas gracias Ellen!

Quiero expresar también mis más sinceros agradecimientos a los miembros de mi comité tutorial las **Dras. Katherine Renton** y **Julieta Benitez** por sus valiosas observaciones en el desarrollo de esta tesis.

Agradezco a la **Cooperativa Tosepan Titataniske** por las facilidades otorgadas para la realización de esta tesis. Agradezco de manera especial: a las promotoras **Lupita Cárcamo** y **Marthita Hernández** por ayudarme en la elección de cafetales para este estudio; a los productores **Dña. Mica, Don Cástulo, Don Antonio, Don Arnulfo, Minerva, Romarico** y su papá **Don Francisco Luna**, por permitirme trabajar en sus parcelas de café y porque siempre nos recibieron con mucha hospitalidad, además este trabajo está dedicado a ustedes; a **Mago Cervantes, Melisa Cervantes, Octavio Zamora** y **José** gracias por su amistad.

A los “expedicionarios” a **Ixchel, Vale, Uriel, Cristóbal, Angélica**, a mi hermana **Karla** y **José Luis**, que siempre estuvieron apoyando en campo, a pesar de trabajar bajo la lluvia y hacerme compañía en las largas caminatas por los senderos de Cuetzalan.

A **Braulio Gómez** por su ayuda en la identificación de árboles, arbustos y plántulas.

A mis compañeros y amigos que gracias al posgrado tuve la alegría de conocerlos y de alguna u otra manera me ayudaron en la realización de la tesis, con ideas, discusiones y comidas: **Gerardo Cerón, Joss Durán, Luz del Carmen Ruiz, Lupita García, Bruno Chávez, Adriana Aguilar, Hilda Zamora, Marcela Pérez, Erika Mendoza, Pavka Patiño**, a **Dña. Juanita** y **Don Silver**.

Al **Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco)** UNAM por sus enseñanzas académicas, agradezco a mis maestros que fueron parte importante en mi formación académica y por enseñarme lo apasionante que puede ser la Ciencia, al **Dr. Alejandro Casas** por sus clases llenas de luz, a la **Dra. Ek Del Val** por su dinamismo en sus clases, al **Dr. Miguel Martínez** por su entrega y pasión por la Ciencia, al **Dr. Omar Masera** por enseñarme la complejidad de los sistemas, al **Dr. Horacio Paz** por sus fabulosas clases, al **Dr. Alejandro Flamenco** por ayudarme en la realización del mapa de Cuetzalan y por sus clases de SIG; y en especial al **Dr. Guillermo Ibarra** ya que fue él que me inició a admirar del maravilloso mundo de las plantas y la complejidad de sus nombres.

A mi Q.: H.: Enrique Evaristo por ayudarme a transcribir el poema “En el Cerro” en náhuatl.

A mi Q.: H.: Víctor † por compartir grandes momentos juntos.

A mis amigos **Bere, Ismael, Karlita** por acompañarme en la búsqueda de un lugar tranquilo y lleno de luz para la realización de nuestras tesis, gracias por todas las comidas y tardes de tertulia en donde aprovechábamos para discutir de nuestros trabajos, gracias equipo “Tesis Everywhere”.

A mis padres **Rosa** y **José Luis** por su absoluta confianza en mí, por haberme apoyado y aconsejado en todo momento, por todo lo que me enseñaron y me han dado. A mis hermanas **Lidia** y **Karla** por darme la oportunidad de conocer y guiar a mis sobrinos, **Charbel, Midory** y **Valeria**. Gracias por ser parte importante de mí identidad.

A **Valentín** por sus porras, ánimos, consejos y compañía.

A todos ustedes:

“Tlasojkamati uel miek”

¡Muchas gracias!



EN EL CERRO.

Juan Hernández Ramírez.

Aquí en el cerro sagrado donde vive el viento,
Nikan Ehepan Tlatiochihwahlotepok Kampak Zezek Ehekatl Yoztok
Se reúnen nuestros corazones,
Toyoloamozentetilia
Se juntan nuestras palabras.
Totlahtolmozentetilia

Estas palabras siete flores se enojan un poco,
Nichicomexochitl tlahtolli kenzihkualani
Se revuelven como una tormenta,
Kezetlaweloz mopazosmana
Después como pétalos se esparcen juntos aquí.
teipan kezepa Yankaxochitl mozemana

En nuestro corazón, venimos a sembrar,
Tizentika nikani tihtokah tohtoyoztipa
Nuestras palabras siete flor,
Chicomexóchitl totlahtol
Siete flor fortaleza,
Chicawayo chicomexóchitl
Siete flor sabiduría.
Tlamatiliztli chicomexóchitl

Un viento flor esparce las semillas de la palabra,
Zexochiehékatl tlenxochixinaztli Kimoyawa
Tierra flor, en su regazo guarda la semilla que en ella nacerá,
Xochitlalli tlenmohoke ikuaxan kotlenipancueponextlayolli
El alimento que será nuestra carne.
Tlentonacayoeliscualiztli

Fuego flor, arde nuestro corazón,
Xochitli Tlentyohitpactlatla
Que nos mueve a caminar por el camino del polvo,
Tlentinelemizeztech ollinia ipanitlaxpotectli oxtli
Para hacernos más fuertes.
Inek Timochikawalize

Agua flor, aguardiente sagrado,
Xochiatl Tlaxochichalchiwitl
Preciosa sangre que tiñe nuestra estirpe,
Tliatl Ketzaltliztli Tlienkipa
Nuestra hombría, cuando hace falta.
Tonelhuayo Tozinachxo Kemahmoneki

Transcripción a Náhuatl: Enrique Campero M.

Índice de Contenido

Índice de Figuras.....	3
Índice de Tablas.....	5
RESUMEN	6
ABSTRACT	8
1.INTRODUCCIÓN.....	10
2.ANTECEDENTES	12
2.1. Dispersión, síndromes de dispersión y depredación de semillas.....	12
2.2. Cafetales de sombra.....	15
2.3. La fauna y sus funciones en los cafetales de sombra	18
3. OBJETIVOS	19
3.1. Objetivo general	19
4.MÉTODOS.....	20
4.1. Sitio de estudio	20
4.2. Localización de los cafetales	22
4.3. Síndromes de dispersión primaria y regeneración natural.....	24

4.3.1. Árboles adultos	24
4.3.2. Árboles juveniles y arbustos	24
4.3.3. Plántulas de árboles y arbustos	25
4.4. Depredación de semillas	25
4.5. Análisis de datos	27
5. RESULTADOS	30
5.1. Síndromes de dispersión primaria de semillas y regeneración natural.....	30
5.1.1. Árboles adultos	31
5.1.2. Árboles juveniles y arbustos	39
5.1.3 Plántulas de árboles y arbustos	44
5.2. Depredación de semillas	49
6. DISCUSIÓN	51
7. CONCLUSIONES	56
8. REFERENCIAS	57
9. ANEXOS	69

Índice de Figuras

- Figura 1. Localización del municipio de Cuetzalan en el noroeste del estado de Puebla: a) Republica Mexicana en donde se localiza en gris el estado de Puebla; b) Localización del municipio de Cuetzalan (en gris) en el estado de Puebla.....21
- Figura 2. Localización de los cafetales, del bosque y de la cabecera municipal (Cuetzalan del Progreso; hexágono rojo) dentro del municipio de Cuetzalan (polígono amarillo). Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1. 23
- Figura 3. Características de la comunidad de árboles en los 8 cafetales (dentro de una parcela de 2500 m² en cada cafetal). (a) Número total de especies de árboles con DAP \geq 10 cm; (b) número de individuos de árboles con DAP \geq 10 cm; (c) diagramas de caja y bigote mostrando estadísticas descriptivas para el diámetro a la altura del pecho de los árboles (las cajas muestran los valores de la mediana, el primer cuartil y el tercer cuartil, los bigotes muestran las vallas, y los puntos indican valores extremos). Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1. 33
- Figura 4. Porcentaje de especies e individuos de árboles adultos (DAP \geq 10 cm) en las parcelas de 2500 m², de acuerdo a su síndrome de dispersión. 34
- Figura 5. Curvas de acumulación de especies de árboles con DAP \geq 10 cm: (a) curva total de acumulación de especies de árboles en los 8 cafetales; (b) curva de acumulación de especies de árboles por cada cafetal. Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1. 36
- Figura 6. Porcentaje de especies de árboles encontradas en los ocho cafetales según su origen. 37
- Figura 7. Características de arbustos y árboles juveniles en los ocho cafetales en las de cuatro parcelas de 25 m² en cada cafeta; (a) Número de especies total de arbustos e individuos jóvenes de árboles con DAP $<$ 10 cm y altura $>$ 1 m; (b) número de individuos total de arbustos e individuos jóvenes de árboles; (c) diagramas de caja y bigote mostrando estadísticas descriptivas para el diámetro basal de arbustos e individuos jóvenes (las cajas muestran lo valores de la mediana, el primer cuartil y el tercer cuartil, los bigotes muestran las vallas, y los puntos indican valores extremos). Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1. 40
- Figura 8. Porcentaje de especies e individuos de árboles juveniles (a) y arbustos (b), encontrados en los cuadrantes de 25 m², de acuerdo al síndrome de dispersión..... 41

Figura 9. Curva de acumulación de especies de árboles juveniles y arbustos: a) en los 8 cafetales, b) por cada cafetal. Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1.	42
Figura 10. Características de plántulas de árboles y arbustos en los 8 cafetales (dentro de 20 sub-cuadrantes de 1m ² en cada cafetal). (a) Número de especies de plántulas (b) número total de individuos de plántulas, y (c) altura de plántulas (líneas horizontales y verticales (cajas) indican la mediana y cuartiles; con barras de error; los puntos indican los valores máximos y mínimos), encontradas en los dos muestreos dentro de los sub-cuadrantes de 1 m ² , encontrados en los ocho cafetales en cada cafetal. Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1.	45
Figura 11. Porcentaje de especies e individuos de plántulas de árboles (a) y plántulas de arbustos (b), encontrados en los 20 sub-cuadrantes de 1 m ² , de acuerdo al síndrome de dispersión.....	46
Figura 12. Curva de acumulación de especies de plántulas encontradas en los sub-cuadrantes de 1 m ² : a) en los 8 cafetales, b) por los ocho cafetales. Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1.	47
Figura 13. Porcentaje promedio de semillas vivas y semillas muertas (incluyendo semillas dañadas y semillas desaparecidas; ver Métodos) después de tres días en los cafetales y el bosque, para cuatro especies de semillas: (a) café; (b) pimienta; (c) naranja; (d) camedora. La barra de error indica +1DE.....	50

Índice de Tablas

- Tabla 1. Descripción general de los ocho cafetales estudiados, indicando la comunidad en la que se encuentran, el nombre del dueño del cafetal, la altitud y el área del cafetal. 23
- Tabla 2. Índice de Shannon (H'), valores de equidad de Pielou y Varianza del índice de Shannon ($Var H'$) de especies de árboles con $DAP \geq 10$ cm de los 8 cafetales. Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1. 37
- Tabla 3. Matriz de similitud de Jaccard entre sitios. Se presentan los datos del índice de similitud en el cuadrante superior (el valor en negritas indica el valor máximo) y el número de especies compartidas en el cuadrante inferior. Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1. 38
- Tabla 4. Índice de Shannon (H'), valores de equidad de Pielou y Varianza del índice de Shannon ($Var H'$) de especies de árboles juveniles y arbustos en cada uno de los 8 cafetales. Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1. 43
- Tabla 5. Matriz de similitud de Jaccard entre sitios, para los árboles juveniles y arbustos encontrados en los cuadrantes de 25 m^2 . Se presentan los datos del índice de similitud en el cuadrante superior (el valor en negritas indica el valor máximo) y las especies compartidas en el cuadrante inferior. Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1. 44
- Tabla 6. Índice de Shannon (H'), valores de equidad de Pielou (E) y varianza del índice de Shannon ($Var H'$) de plántulas encontradas en el primero y segundo muestreo de árboles y arbustos de 8 cafetales. Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1. 48
- Tabla 7. Matriz de similitud de Jaccard entre cafetales de plántulas. Se presentan los datos del índice de similitud en el cuadrante superior (el valor en negritas indica el valor máximo) y las especies compartidas en el cuadrante inferior. Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1. 48

RESUMEN

Los cafetales de sombra son agroecosistemas reconocidos mundialmente por su potencial importancia potencial para la conservación de la biodiversidad y de servicios ecosistémicos en paisajes antropogénicos. La fauna que habita en los cafetales desempeña diversas funciones ecológicas que juegan un papel importante en los procesos de regeneración de la vegetación en estos agroecosistemas, tales como la dispersión y la depredación de semillas. El objetivo general de este estudio fue determinar en qué medida está ocurriendo la regeneración natural de plantas en policultivos tradicionales de café de sombra y evaluar el papel de los animales frugívoros y granívoros como dispersores y depredadores de semillas. Se trabajó en ocho cafetales de sombra ubicados en el municipio de Cuetzalan, en la Sierra Norte de Puebla, México. En cada cafetal se determinaron y cuantificaron todas las especies de árboles con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 10 cm en una parcela de 2500 m², las plantas con DAP < 10 cm y altura > 1 m (árboles juveniles y arbustos) en cinco cuadrantes de 25 m² y las plántulas (árboles y arbustos) ≤ 1 m de altura en 20 subcuadrantes de 1 m². Se evaluaron la diversidad alfa (índice de diversidad de Shannon H') y beta β (índice de Jaccard), además se determinó el síndrome de dispersión para cada especie. Se realizaron entrevistas a los productores de café para ver si las especies de árboles presentes en sus cafetales se regeneraban natural o asistidamente (sí él los sembraba y/o él los plantaba). Para cuantificar la presión de la depredación de semillas en los cafetales, se realizó un experimento en el cual se comparó la remoción de semillas en los cafetales vs. bosque, utilizando semillas de naranja (*Citrus sinensis*), café (*Coffea arabica*), pimienta (*Pimenta dioica*) y palma camedora (*Chameadoreia oblongata*). En las parcelas de 2500 m² se encontró una gran diversidad de árboles, con un total de 56 especies de árboles adultos ($H' = 2.23$ en promedio y un intercambio de especies entre cafetales del 19.43% en promedio), de los cuales el 71% fueron especies nativas y con una abundancia total de 584 individuos. En los cuadrantes de 25 m² se registraron un total de 37 especies de árboles juveniles y 7 de arbustos ($H' = 1.855$; y una diversidad beta alta entre cafetales $\beta = 12.82$). La especie arbórea que se presentó con mayor frecuencia en los cafetales fue la leguminosa fijadora de nitrógeno *Inga vera*. El 84% de especies de árboles presentaron

síndromes de dispersión biótica (zoócoria) y para el 63% de las especies arbóreas los agricultores reportaron depender de la regeneración natural. Sin embargo, no se encontró una relación significativa entre la regeneración natural y el síndrome de dispersión, indicando que la dispersión de semillas por animales probablemente esté ocurriendo de manera adecuada para la regeneración. En los subcuadrantes de 1 m² se encontraron un total de 58 especies de plántulas de los cuales 47 especies fueron especies de árboles y 11 fueron especies de crecimiento arbustivo. La remoción de semillas, considerando los dos tipos de hábitat, fue muy alta en general. Sin embargo, aparentemente la remoción/depredación de semillas por animales granívoros no está impidiendo la regeneración de las plantas en los cafetales, encontrándose una alta incidencia de plántulas en cada cafetal. El manejo activo que realizan los agricultores, en particular el chapeo selectivo, es el factor que determina las plantas presentes en cada cafetal. Los cafetales de Cuetzalan Puebla presentan gran diversidad de especies de árboles y arbustos nativos, con un marcado predominio de síndromes de dispersión biótica.

ABSTRACT

Shade coffee plantations are anthropogenic ecosystems globally recognized for their potential importance to the conservation of biodiversity and ecosystems services in anthropogenic landscapes. The fauna that inhabits the plantations comply several ecological functions that play an important role in the regeneration process of the vegetation in these agroecosystems, such as dispersal and seed predation. The general objective of this study was to determine to what extent natural regeneration is occurring in traditional polyculture shade coffee and to evaluate the role of frugivorous and granivorous animals as dispersers and seed predators. We worked in 8 shade coffee plantations located in the municipality of Cuetzalan, in the Sierra Norte de Puebla, Mexico. In each coffee plantation we determined and quantified all tree species with a diameter at breast height (DBH) ≥ 10 cm in a plot of 2500 m², plants with DBH <10 cm and height > 1 m (juvenile trees and shrubs) in five quadrants of 25 m². We evaluated alpha diversity (Shannon diversity index H'), and beta β (Jaccard index), and determined dispersion syndrome for each species. Interviews were conducted with coffee farmers to see which species of trees in their coffee regenerated naturally vs. assistedment (sown and /or planted). To quantify the predation pressure in coffee seeds, we conducted an experiment in which we compared the removal of seeds in coffee vs forest, using seeds from orange (*Citrus sinensis*), coffee (*Coffea arabica*), pepper (*Pimienta dioica*) and palm camedora (*Chameadorea oblongata*). In the plots of 2500 m² we found a great variety of trees, with a total of 56 species of adult trees ($H'= 2.23$ in average and an exchange of species between coffee of 19.43% on average), of which 71% were native species with a total abundance of 584 individuals; 37 species of juvenile trees and 7 species of shrub growth ($H'= 1.855$; and great exchange of species between coffee $\beta= 12.82$). The tree species that occurred more frequently in the coffee was the nitrogen-fixing legume *Inga vera*. 84% of tree species had biotic dispersal syndromes (zoocory) and for 63% of the farmers reported that tree species depend on natural regeneration. However, no significant relationship was found between natural regeneration and dispersal syndrome, indicating that seed dispersal by animals probably is occurring adequately for regeneration. In the sub-quadrants of 1 m² we found a total of 58 species of seedlings of which 47 species

were species of trees and 11 were species of shrubs. Seed removal, considering the two types of habitat, was very high in general. However, apparently the removal/seed predation by granivorous animals is preventing the regeneration of plants in the coffee, found a high incidence of seedlings in each plantation. It is, the active management undertaken by farmers, particularly the selective slashing, which determines the plants that are present in each plantation. The coffee plantations Cuetzalan Puebla present great diversity of species of trees and shrubs, many of them have biotic dispersal syndromes and many of them are native species.

1. INTRODUCCIÓN

Los cafetales de sombra son agroecosistemas reconocidos mundialmente por su importancia para la conservación de especies nativas de plantas y animales, así como de funciones ecosistémicas (Perfecto y Snelling 1996, Perfecto *et al.* 2003, Vandermeer y Perfecto 2007). En áreas fuertemente impactadas por la deforestación y el cambio de uso del suelo, los cafetales de sombra (y otros agroecosistemas de cultivos bajo sombra) se han convertido, en algunos casos, en los últimos refugios para la biodiversidad (Moguel y Toledo 1999, Toledo y Moguel 2012). Por otro lado, en áreas en las que aun existen remanentes de bosque, los agroecosistemas con estructura arbórea compleja, tales como los cafetales de sombra, pueden constituir una matriz agrícola con alto valor de conservación, ya que facilita el movimiento de plantas y animales, entre remanentes de hábitat en el paisaje, lo cual a su vez ayuda a disminuir la incidencia de extinciones locales debido a que aumenta la tasa de recolonización (Vandermeer y Perfecto 2007).

Existen estudios que muestran la importancia de los cafetales de sombra para la conservación de aves (Greenberg y Sterling 1997, Greenberg *et al.* 1997, Philpott *et al.* 2008, Tejada-Cruz y Sutherland 2004, Cruz-Angon y Greenberg 2005, Leyequién *et al.* 2010), mamíferos (Cruz-Lara *et al.* 2004, García-Estrada 2006, Bali *et al.* 2007, Saldaña-Vázquez *et al.* 2010, García-Estrada *et al.* 2012), reptiles (Pineda *et al.* 2005, Canseco-Marquez y Gutiérrez 2006, Macip-Ríos y Casas-Andreu 2008a y b, Anaya-Rojas *et al.* 2010, Díaz-Velazco 2010), artrópodos (Armbrecht y Perfecto 2003, Mas y Dietsch 2003, Philpott *et al.* 2004, Arellano *et al.* 2005, Deloya *et al.* 2007, Gordon *et al.* 2007, Gordon *et al.* 2010, Schulze 2010) y plantas (Bandeira *et al.* 2005, Solis-Montero *et al.* 2005, Méndez

et al. 2007, De la Mora *et al.* 2008, López-Gómez y Williams-Linera 2006, López-Gómez *et al.* 2008 y Moorhead *et al.* 2010). Los estudios enfocados en animales concuerdan con que los cafetales de sombra, en particular aquellos con una vegetación compleja en términos de su estructura y composición, funcionan como áreas de protección y residencia para la fauna nativa. Los animales que habitan en los cafetales de sombra cumplen importantes funciones ecológicas, varias de ellas derivadas de sus interacciones con plantas, tales como la dispersión de semillas, la depredación de semillas, la herbivoría y la polinización. En algunos casos, estas funciones ecológicas son consideradas como servicios ecosistémicos por el valor económico que se les asocia (Losey y Vaughan 2006).

La dispersión de semillas por animales es de mucha importancia en los bosques tropicales (Jordano 2000). La mayoría de los cafetales de sombra son establecidos en áreas previamente cubiertas por bosques tropicales. Por lo tanto, en aquellos cafetales que mantengan una alta riqueza de especies vegetales nativas, es muy probable que una proporción considerable de estas especies también dependa de animales frugívoros para la dispersión de sus semillas. Asimismo, en la gran mayoría de los ecosistemas terrestres, la depredación post-dispersión de semillas por animales granívoros es un proceso que alcanza generalmente niveles muy altos, lo que también afecta de manera importante la demografía de las plantas y la regeneración de la vegetación (Hulme 2002). Sin embargo, la importancia de estos dos procesos en la regeneración natural de las plantas en cafetales de sombra no ha sido evaluada previamente.

El presente estudio se enfocó en documentar los síndromes de dispersión primaria de semillas y en la depredación post-dispersión de semillas en cultivos de café de sombra, y en cómo estos procesos pueden afectar el establecimiento de plantas en estos agroecosistemas. Se determinaron los síndromes de dispersión (biótica y abiótica) de las especies de árboles y arbustos presentes en cafetales de sombra. Asimismo, se evaluó qué especies de árboles y arbustos presentaron regeneración natural en los cafetales y si existe alguna correlación con el síndrome de dispersión primaria. Finalmente, se llevó a cabo un experimento de remoción de semillas para estimar la presión de depredación de ésta en los cafetales en comparación al bosque.

2. ANTECEDENTES

2.1. Dispersión, síndromes de dispersión y depredación de semillas

La capacidad de las plantas para establecerse en un hábitat adecuado es un factor decisivo en la estructuración de las comunidades vegetales. A lo largo del tiempo evolutivo, las plantas han adquirido mecanismos que incrementan la probabilidad de supervivencia de sus semillas y plántulas, las cuales son las etapas más vulnerables en su ciclo de vida (Harper 1977). Un ejemplo de este tipo de mecanismos es la dispersión de semillas.

La dispersión de semillas es un proceso mediante el cual los individuos se alejan de sus progenitores, lo cual les concede ciertas ventajas adaptativas. Entre los beneficios que otorga la dispersión de semillas figuran principalmente tres; (a) escape de una zona de alta mortalidad cerca de la planta progenitora (hipótesis de escape); (b) colonización al azar de un hábitat adecuado para el establecimiento (hipótesis de colonización); y (c) llegada no

aleatoria a micrositios altamente favorables para la supervivencia de semillas y/o plántulas (hipótesis de dispersión dirigida; Howe y Smallwood 1982).

Las plantas han desarrollado diferentes estructuras morfológicas para facilitar la dispersión de sus semillas mediante vectores bióticos o abióticos. Este conjunto de adaptaciones y su asociación con un vector de dispersión se conocen como síndromes de dispersión (Tiffney 1984). Las especies con síndromes de dispersión abióticos incluyen a las plantas que pueden ser dispersadas por aire (síndrome de anemocoria), por agua (síndrome de hidrocoria) o por mecanismos propios de la planta (síndrome de autocoria; Chambers y Mac Mahon 1994). Por otro lado, las especies con síndrome de dispersión biótico, o zoocoria, incluyen a todas las plantas cuyas diásporas son movidas por animales. Los animales pueden adquirir las semillas de forma pasiva (por ejemplo, diásporas con ganchos que se adhieren al pelo o plumas de los animales) o de forma activa. La zoocoria activa ocurre cuando alguna parte de la diáspora es el objeto del forrajeo de animales frugívoros o granívoros (Andresen 2000). La zoocoria activa es un síndrome de dispersión muy frecuente en diversos ecosistemas terrestres. En particular, en bosques tropicales húmedos, la zoocoria que ocurre mediante animales frugívoros es el síndrome de dispersión más común para plantas leñosas (hasta 90% de las especies; Jordano 2000).

Otro tipo de interacción muy importante entre plantas y animales es la depredación de semillas, el cual es uno de los principales obstáculos a los que las plantas se enfrentan. Por lo tanto, es un proceso que juega un papel importante en su demografía y

consecuentemente en la estructuración de las comunidades vegetales (Janzen 1971, Harms *et al.* 2000).

Chambers y Mac Mahon (1994) clasificaron la depredación de frutos y semillas dependiendo del momento en el que ocurre: cuando la semilla está dentro del fruto y éste se encuentra en la planta (depredación pre-dispersión) o, cuando el fruto o semilla se ha separado de la planta madre (depredación post-dispersión). Esta última afecta el establecimiento de las plántulas debido a que las semillas dispersadas son consumidas antes o poco después de germinar. Este tipo de depredación es realizada principalmente por roedores y hormigas granívoras (Janzen 1971, Crawley 1992).

La depredación de semillas puede presentarse en todos los ecosistemas (Hulme 2002), pero puede ser particularmente relevante en bosques tropicales. En estos ecosistemas, que se caracterizan por la coexistencia de un muy alto número de especies de plantas, se piensa que la depredación de semillas constituye un mecanismo que ayuda a mantener esta riqueza de especies (Janzen 1971, Harms *et al.* 2000, Schupp *et al.* 2002). Se postula que la depredación de semillas, junto con otros mecanismos que limitan el reclutamiento de plántulas, previene la exclusión competitiva por parte de especies de plantas dominantes, y por lo tanto facilita la coexistencia de un alto número de especies (Janzen 1971, Harms *et al.* 2000, Schupp *et al.* 2002).

2.2. Cafetales de sombra

Según el anuario estadístico del 2009 de la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO por sus siglas en Inglés Food and Agriculture Organization), en el año 2007 México ocupó el séptimo lugar de producción de café cereza a nivel mundial, con una producción de 1 642 000 toneladas cosechadas en 772 000 hectáreas. Para ese mismo año, la producción de café orgánico en el país fue de 31 471 toneladas (INEGI 2009). El café orgánico cubre una superficie total de 56 263 ha, (INEGI 2009), distribuidas en 12 estados, 404 municipios y más de 4 000 localidades (Muñoz-Ledo 2004). Es un cultivo minifundista practicado por 481 084 productores, de los cuales más del 70% tienen parcelas con extensiones no mayores de dos hectáreas y el 65% pertenecen a 32 culturas indígenas (Moguel 1995, FIRA 2003).

Desde el punto de vista de manejo, los cafetales orgánicos de México se cultivan predominantemente bajo sombra, en lugares que originalmente fueron cubiertos por una gran variedad de ecosistemas, tales como selvas altas y medianas, selvas bajas caducifolias, bosques templados y bosques mesófilos de montaña (Moguel 1995). Aunado a ello, estos cultivos frecuentemente se encuentran en zonas aledañas a regiones prioritarias para la conservación de la biodiversidad, es por ello que Moguel y Toledo (1999) los definen como “últimos refugios” para aquellas especies de flora y fauna que se encuentran bajo amenaza por la pérdida de su hábitat.

Además de su importancia como lugares de conservación de la diversidad biológica, los cafetales bajo sombra ofrecen otros servicios ambientales estratégicos para la protección

de cuencas hidrológicas y la conservación de suelos (Moguel y Toledo 1996). Por supuesto, la capacidad de ofrecer servicios ecosistémicos de los cafetales de acuerdo al manejo al que son expuestos y a su nivel de degradación. Por ejemplo, puede caracterizarse un gradiente de tipos de cultivos de café bajo sombra, de acuerdo a la intensidad de manejo. Fisionómicamente se distinguen por las características del estrato arbóreo que proporciona la sombra para las plantas de café y funcionalmente se distinguen de acuerdo a la diversidad biológica y procesos ecológicos que mantienen. Según Moguel y Toledo (1999) se pueden distinguir los siguientes tipos de cultivos de café bajo sombra:

Sistema rústico. También llamado sistema de montaña o con sombra natural; incluye una gran diversidad de árboles de sombra de crecimiento natural dentro de los cafetales. Este tipo de cultivo se origina a partir de un bosque natural, donde se sustituyen las plantas arbustivas y herbáceas por cafetos. El dosel del bosque queda básicamente intacto, salvo la extracción ocasional de algunos pocos árboles. Tiene un menor impacto sobre el ecosistema forestal original y por lo general no se aplican agroquímicos; los rendimientos de café tienden a ser relativamente bajos. Este sistema genera una gama de otros productos útiles al hombre, incluyendo plantas medicinales, leña, frutas silvestres, animales silvestres para el consumo de carne entre otros.

Policultivo tradicional. Se basa principalmente en el conocimiento tradicional de las culturas indígenas sobre el cultivo de café, así como del cultivo de una variedad de especies arbóreas y arbustivas. En este caso, algunos árboles frutales o maderables son introducidos por los agricultores sustituyendo una porción de los árboles presentes en la

vegetación original. En general, este sistema mantiene la mayor parte de la biodiversidad natural y usa muy pocos insumos químicos. Actualmente, un gran número de los productores de café que cultivan bajo este sistema en México han incursionado en la producción de café orgánico (sin uso de agroquímicos).

Policultivo comercial. Este sistema se establece al sustituir toda la cobertura forestal original por varias especies arbóreas plantadas con el fin de dar sombra y/o producir algún producto adicional a escala comercial. Muchas veces predominan árboles de los géneros de leguminosas *Inga* o *Erythrina*, combinados con algunos frutales y/o árboles maderables como el cedro (*Cedrela odorata*). En este sistema se utilizan más agroquímicos que en los sistemas anteriores.

Monocultivo con sombra. Estos sistemas se refieren a cafetales con un solo estrato de árboles plantados para dar un mínimo de sombra y generar materia orgánica de los árboles. Muchas veces, los árboles pertenecen a un solo género como *Inga* spp. o *Erythrina* spp. y pueden ser podados intensamente. Típicamente, este sistema, usado principalmente por medianos y grandes productores, suele dar los mayores rendimientos, pero a cambio de una dependencia fuerte de altos niveles de insumos externos, como fertilizantes y plaguicidas. Consecuentemente, este sistema muchas veces genera el mayor impacto ambiental con niveles elevados de erosión de suelos y pérdida de la biodiversidad, acompañado de contaminación de cuerpos de aguas y del aire.

2.3. *La fauna y sus funciones en los cafetales de sombra*

La composición y estructura de las comunidades de animales que habitan en los cafetales de sombra dependen en gran medida de las características de la vegetación que existe dentro y alrededor del cafetal, las cuales a su vez dependen, respectivamente, de la intensidad del manejo en el cafetal (Bali *et al.* 2007, Dietsch *et al.* 2007) y de la configuración del paisaje (Schroth y Harvey 2007, Clough *et al.* 2009). Por ejemplo, en un estudio, Philpott *et al.* (2006), encontraron que la intensificación tecnológica en manejo del café, afecta negativamente en la abundancia y diversidad de hormigas controladoras de plagas.

En los cafetales de sombra, y en particular en los de tipo rústico y policultivo tradicional, es común encontrar más de 40 especies de árboles y arbustos que otorgan a los agricultores beneficios tales como leña, materiales para la construcción (e. g. *Cedrela odorata*, *Cordia alliodora* y *Swietenia macrophylla*), plantas medicinales, ornamentales y frutales (naranja, toronja, limón, lima, aguacate, mamey, mango y zapote; Yépez *et al.* 2002, Toledo *et al.* 2004), además de leguminosas que le otorgan al cafetal la fijación de nitrógeno (*Inga* spp., *Erythrina* spp. y *Gliricidia sepium*; Perfecto *et al.* 1996). Asimismo, estas plantas también proporcionan una alta diversidad de recursos para animales herbívoros, frugívoros, granívoros y nectarívoros (Estrada *et al.* 1993). Por ejemplo, García-Estrada *et al.* (2012) encontraron en cafetales de café de sombra en Chiapas un alto número de murciélagos frugívoros que se alimentaban en gran medida de especies de árboles nativas de la región. Sus resultados sugieren que los cafetales podrían estar

actuando como corredores biológicos, tanto para los murciélagos como para las semillas dispersadas por ellos.

Los agricultores se benefician de estos servicios, ya que mediante este tipo de interacciones, el equilibrio ecológico en la comunidad y la diversidad de especies de plantas se mantienen. El papel que juegan los animales que habitan estos ecosistemas en la polinización ha sido cuantificado (Klein *et al.* 2008, Williams-Guillen *et al.* 2008, Jha y Dick 2010, Vandermeer *et al.* 2010). Por ejemplo en el estudio de Jha y Dick (2010), encontraron que los arbustos de *Miconia affinis* presentes en cafetales de sombra en Chiapas México, recibieron mayor diversidad de polen que los que crecían en bosques adyacentes, confirmando que las abejas promueven el flujo genético uniendo ambos hábitats. Sin embargo, no se ha estudiado el papel de los animales frugívoros y granívoros en la dispersión y/o depredación de semillas en cafetales de sombra, a pesar de que los agricultores aprecian estas funciones desempeñadas por los animales, en particular la dispersión de semillas (López-del-Toro *et al.* 2009).

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo general

Determinar en qué medida está ocurriendo la regeneración natural de plantas en policultivos tradicionales de café de sombra y evaluar el papel de los animales frugívoros y granívoros como dispersores y depredadores de semillas, en dicho proceso de regeneración. Para esto se plantearon los objetivos particulares que se detallan a continuación.

- a) Identificar y cuantificar las especies de árboles y arbustos que se encuentran en los cafetales de sombra en tres estadios de desarrollo (plántulas, juveniles y adultos).
- b) Clasificar el síndrome de dispersión como biótico o abiótico, para cada especie arbórea y arbustiva encontrada en los cafetales.
- c) Establecer si la ocurrencia de regeneración natural de las especies de árboles y arbustos está relacionada en particular con algún síndrome de dispersión primaria (biótico vs. abiótico).
- d) Determinar si la presión de la depredación post-dispersión de semillas en los cafetales de sombra difiere de la depredación que se registra en el bosque.

4. MÉTODOS

4.1. Sitio de estudio

El sitio de estudio se ubicó en el municipio de Cuetzalan (estado de Puebla), el cual tiene una superficie de 2,709 km² y se encuentra entre los 20° 06' y 19° 57' N y los 97° 25' y 97° 35' O (INEGI 1985; Fig. 1). La topografía de la región es compleja, con altitudes que varían entre los 320 y 1500 msnm. La temperatura promedio anual es de 20.5° C y la precipitación promedio anual es de 4521 mm, siendo febrero el mes más seco y septiembre el mes más lluvioso (Barraza *et al.* 1992). El municipio de Cuetzalan cuenta con varios tipos de vegetación natural: bosque templado, bosque tropical perennifolio y bosque mesófilo de montaña. Actualmente la mayor parte de estos bosques, y principalmente el bosque mesófilo de montaña, han sido transformados para la agricultura (INEGI 1985).

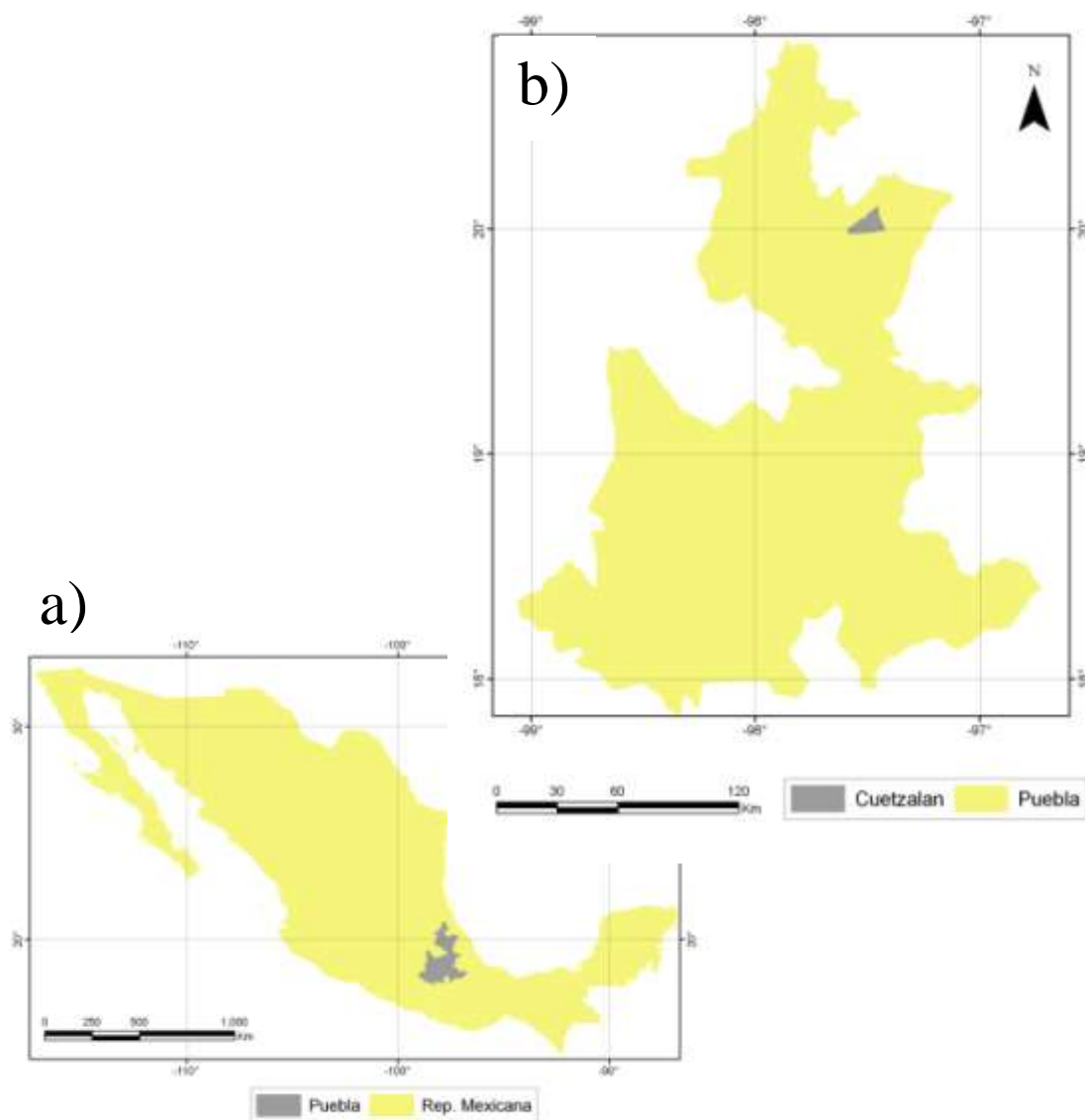


Figura 1. Localización del municipio de Cuetzalan en el noroeste del estado de Puebla: a) Republica Mexicana en donde se localiza en gris el estado de Puebla; b) Localización del municipio de Cuetzalan (en gris) en el estado de Puebla.

Dentro del municipio de Cuetzalan existen 160 comunidades con un total de 47 433 habitantes (INEGI 2010). La mayoría de la población (80%) está constituida por indígenas, principalmente de la etnia nahua. La actividad prominente en esta región es la agricultura y la cría del ganado, con un 70% de la población dedicada a estas actividades. Respecto a la

agricultura, el 26% (3500 ha) del territorio del municipio se dedica a la producción del café y el 70% de este territorio está manejado bajo el sistema de policultivo tradicional (Escamilla *et al.* 2005, INEGI 2009).

En la región existe una importante organización cooperativa llamada Tosepan Titataniske. Esta cooperativa fue fundada en 1977 y en la actualidad cuenta con socios de 60 comunidades localizadas en seis municipios de la Sierra Norte de Puebla (Cuetzalan, Jontla, Tuzamapan, Zoquiapan, Hueytemalco y Tlatlauquitepec). Según del documento obtenido del sitio Web de la Unión de Cooperativas Tosepan (Recuperado de: <http://tosepan.org/>), en el año 2012 la cooperativa cuenta con 21 000 miembros activos, entre ellos el 75% son productores de café, quienes cultivan 1290 hectáreas dedicadas a la producción del grano, de las cuales 46% están certificadas como orgánicas. Esto representa una superficie de 0.99 ha por socio y un promedio de 1.7 parcelas por socio, lo cual significa que los terrenos además de ser pequeños, están fraccionados (Zacarías-Eslava 2005).

4.2. Localización de los cafetales

Para esta investigación se trabajó en ocho cafetales de sombra del tipo policultivo tradicional (ver Antecedentes), con producción orgánica, pertenecientes a miembros de la cooperativa Tosepan Titataniske (Tabla 1; Fig. 2).

Tabla 1. Descripción general de los ocho cafetales estudiados, indicando la comunidad en la que se encuentran, el nombre del dueño del cafetal, la altitud donde se localiza y el área del cafetal.

Cafetal	Comunidad	Nombre del productor	Altitud (msnm)	Área (ha)
1	Alahuacapan	Cástulo Orduñez	843	1
2	San Andrés Tzicuilan	Micaela Pérez	654	1
3	San Andrés Tzicuilan	Micaela Pérez	671	1.5
4	Alahuacapan	Antonio Gutiérrez	911	1.25
5	Alahuacapan	Arnulfo Cervantes	823	0.25
6	Xiloxochico	Romarico Meza	725	0.25
7	Cuetzalan de Progreso	Minerva Tirado	630	0.25
8	Xiloxochico	Cooperativa Tosepan	720	0.25

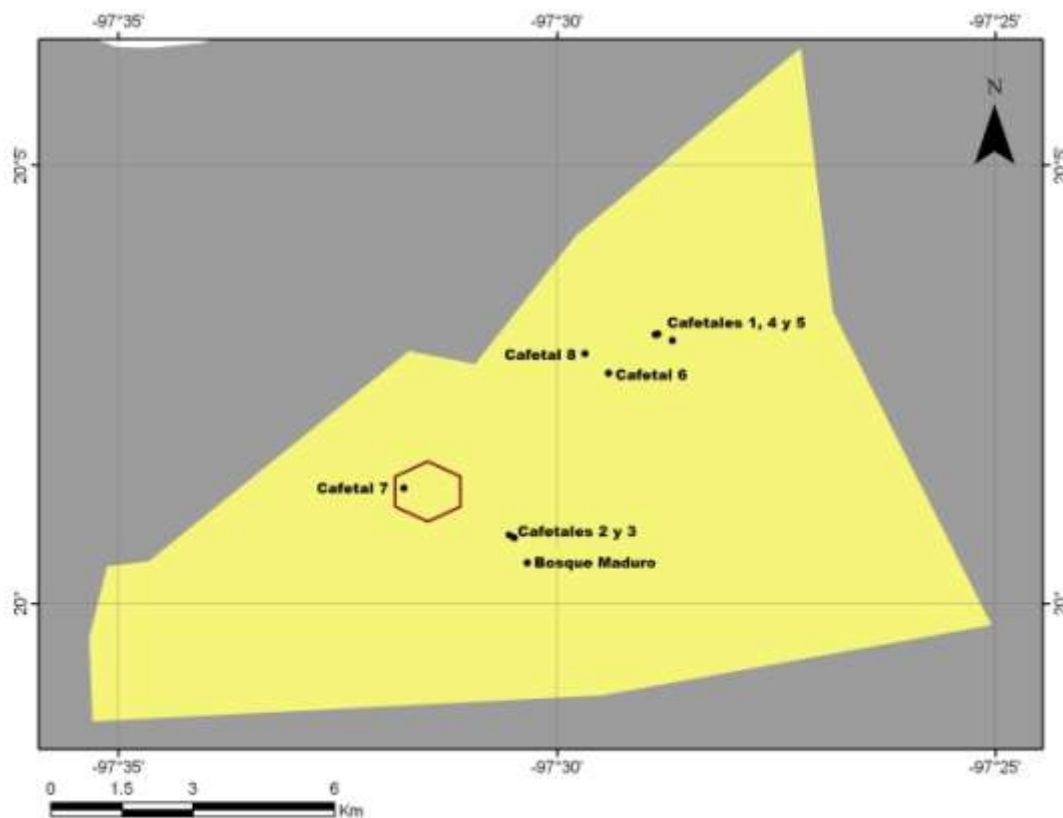


Figura 1. Localización de los cafetales, del bosque y de la cabecera municipal (Cuetzalan del Progreso; hexágono rojo) dentro del municipio de Cuetzalan (polígono amarillo). Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1.

4.3. Síndromes de dispersión primaria y regeneración natural

Para determinar cuáles son las especies de árboles y arbustos presentes en los cafetales, así como su síndrome de dispersión primaria y su regeneración natural, se establecieron parcelas y subparcelas en las que se cuantificaron los individuos adultos, juveniles y plántulas. Para la identificación de árboles y arbustos, se realizó a través de un cuestionario a los productores el cual se les preguntó el nombre común de cada uno de los individuos encontrados dentro de las parcelas y subparcelas (Anexo 1).

4.3.1. Árboles adultos

En cada cafetal se estableció un área poligonal total de 2500 m² donde se registraron todos los árboles con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 10 cm, determinándose la especie y midiéndose el DAP. Una vez obtenido el listado completo de especies se determinó el origen de las especies (nativo o exótico), y su síndrome de dispersión (biótico o abiótico), mediante una revisión bibliográfica, a través de la consulta de dos principales libros (Pennington y Sarukhan 2005, Martínez *et al.* 2001) y la información proporcionada por los agricultores.

4.3.2. Árboles juveniles y arbustos

En cada cafetal se establecieron cuatro cuadrantes de 5 m \times 5 m repartidos homogéneamente en los cafetales. En estos cuadrantes se registraron todos los arbustos así como los árboles con DAP < 10 cm pero con altura mayor de 1 m, determinándose las especies y midiéndose el diámetro basal del tronco. Se determinó el síndrome de dispersión y el origen de cada especie (si son nativos o exóticos).

4.3.3. Plántulas de árboles y arbustos

Se establecieron, en cada uno de los cafetales, 20 sub-cuadrantes de 1 m × 1 m (dispuestos en cada esquina y centro de los cuadrantes de 5 m x 5 m; ver arriba). En cada uno de los sub-cuadrantes de 1 m² se registraron y midieron (altura) todas las plántulas ≤ 1 m de altura, excluyendo especies de crecimiento herbáceo. Para cada individuo se determinó la especie y el síndrome de dispersión.

Para la evaluación cualitativa del establecimiento natural de plántulas, para cada especie de árbol y arbusto registrada en un cafetal, se le preguntó al agricultor, si los individuos de ésta aparecían “solos” (por regeneración natural), si él los sembraba, plantaba, o si ocurría una combinación de ambas alternativas (por ejemplo, nace sólo pero también lo planta; Anexo 1).

Debido a que los agricultores realizan la actividad de chapeo (poda con machete de plantas herbáceas y otras especies de plantas que no son de su interés) dos veces al año, se dejaron pasar tres meses después del chapeo para realizar el muestreo de plántulas. Por este mismo motivo, el muestreo de plántulas se llevó a cabo dos veces: la primera vez en enero del 2009 y la segunda vez en julio del 2009. En los dos muestreos, la posición de los sub-cuadrantes fue la misma.

4.4. Depredación de semillas

Para comparar la presión relativa de la depredación de semillas en los cafetales y el bosque se llevaron a cabo experimentos de remoción/depredación de semillas. Los experimentos se realizaron en 5 de los 8 cafetales y en un área extensa de bosque usado como reserva

ecológica por la Cooperativa. Se trabajó con semillas de las siguientes especies: (a) naranja (*Citrus sinensis*) con un tamaño promedio de 1.40×0.50 cm; (b) café (*Coffea arabica*), con un tamaño promedio de $1.03 \text{ cm} \times 0.46 \text{ cm}$; (c) pimienta (*Pimenta dioica*) con un tamaño promedio de $0.8 \text{ cm} \times 0.5 \text{ cm}$; (d) palma camedora (*Chameadorea oblongata*) con un diámetro promedio de 1.23 cm. De estas especies, son nativas la pimienta y la palma camedora, mientras que el café y la naranja son especies exóticas.

Las semillas para realizar este experimento fueron proporcionadas por los agricultores y primeramente se realizó una prueba de flotación para garantizar su viabilidad, que consiste en sumergir las semillas seleccionadas en una cubeta de agua; las que por su densidad floten en el agua se eliminan y se preparan solo las que se van al fondo del recipiente. Cada semilla fue marcada individualmente con un hilo nylon blanco de 50 cm de largo, el cual fue adherido con silicón. Los experimentos fueron llevados a cabo de manera independiente para cada especie. En cada cafetal las semillas experimentales fueron colocadas individualmente simulando un patrón espacial disperso de deposición de semillas por animales frugívoros, ya que comúnmente en la historia de vida de los árboles, las semillas son depositadas individualmente (Blate *et al.* 1998). Se usaron un total 50 semillas por especie por cafetal. Cada cafetal constituyó una unidad muestral ($n = 5$ para cada especie). En el bosque se colocaron las semillas de café y pimienta usando dos transectos independientes para cada especie con 80 semillas cada uno. En el caso de semillas de camedora y naranja se usaron 5 transectos independientes por especie, con 50 semillas cada uno. Cada transecto constituyó una unidad muestral ($n = 2$ para café y pimienta; $n = 5$ para naranja y camedora). El destino de las semillas experimentales fue monitoreado

diariamente por tres días, después semanalmente por dos semanas y luego una vez al mes por tres meses, anotando si éstas (1) estaban vivas o intactas, (2) dañadas (mordida y/o con hongos), (3) si había sido depredada, o (4) si había sido removida.

4.5. *Análisis de datos*

Se realizó un análisis descriptivo para las especies de árboles adultos, juveniles, arbustos y plántulas, reportándose el número total de especies y promedios de los ocho cafetales en general y para cada cafetal. Cada vez que se muestran los promedios, se reporta entre paréntesis el valor de la desviación estándar (DE). Además se determinó el síndrome de dispersión, el origen de cada especie (nativa o exótica) y el método de regeneración (natural o asistida). Para determinar si existe relación entre el tipo de regeneración y el síndrome de dispersión se realizó una prueba de independencia de chi-cuadrada.

Posteriormente, para evaluar la riqueza de especies se construyeron curvas de acumulación de especies utilizando el procedimiento analítico de Mao Tau en el programa EstimateS versión 8.0 (Colwell 2006). Se obtuvieron curvas de acumulación general para los ocho cafetales juntos, y también curvas para cada cafetal.

Además, se calculó la diversidad alfa para cada uno de los 8 cafetales, con el índice de diversidad de Shannon (H'), con la siguiente ecuación:

$$H' = -\sum p_i \ln p_i$$

donde p_i = abundancia relativa de la especie i .

Para determinar la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada, se calculó el índice de equidad de Pielou, con la siguiente fórmula:

$$E' = \frac{H'}{H_{\max}}$$

Donde $H'_{\max} = \ln(S)$ $S =$ Total de especies encontradas.

Para determinar diferencias significativas en la diversidad entre los ocho cafetales, se utilizó el método de Hutchenson (citado por Zar 1996) para calcular el valor de t modificado:

$$t = \frac{H'_1 - H'_2 - \dots - H'_n}{D_{\text{var}}}$$

donde D_{var} son las diferencias de variables del índice de Shannon, el cual se puede calcular con la siguiente fórmula:

$$D_{\text{var}} = \sqrt{\text{var}_1 + \text{var}_2 + \dots + \text{var}_n}$$

donde var_n son las varianzas del índice de biodiversidad de Shannon ($\text{Var}H'$) de cada cafetal, el cual se determinó mediante la ecuación:

$$\text{Var}H' = \frac{\sum pi(\ln pi)^2 - (\sum pi \ln pi)^2}{N} - \frac{S-1}{2N^2}$$

donde $S =$ Número total de especies encontradas y $N =$ número total de individuos encontrados.

Se calculó los grados de libertad asociado con el valor de t (Magurran 1988), con la siguiente ecuación:

$$g.l. = \frac{(var_1 + var_2 + \dots var_n)^2}{(var_1^2 / N_1) + (var_2^2 / N_2) + \dots (var_n^2 / N_n)}$$

Por último, y para conocer la similitud florística entre los ocho cafetales estudiados, se obtuvo el coeficiente de Jaccard (C_j), que se basa en la relación presencia-ausencia entre el número de especies en cada sistema y el número total de especies (Stiling 1999).

$$C_j = \frac{C}{(A+B-C)} \times 100$$

Donde:

A= número de especies presentes en el sitio A

B= número de especies presentes en el sitio B

C número de especies presentes en ambos sitios A y B

Para el análisis de la depredación de semillas únicamente se usaron los datos del destino de las semillas a los tres días de colocadas. Se decidió no usar los datos de seguimiento posteriores, debido a la incertidumbre con respecto al destino real de dichas semillas. Debido a la pendiente inclinada de los sitios en que se colocaron las semillas, las fuertes lluvias, el tráfico constante de personas (sobre todo en los cafetales) y la caída de hojarasca, muchas semillas probablemente no se pudieron encontrar en los seguimientos, por lo que se podría fuertemente sobre-estimar la remoción (y por lo tanto depredación) de las semillas. Para el análisis se consideraron dos posibles destinos de las semillas: vivas o muertas (en esta última categoría se incluyeron las semillas mordisqueadas, dañadas por

hongo, depredadas y removidas). Para cada una de las especies de semilla se llevó a cabo un análisis de varianza usando modelos lineales generalizados (Crawley, 2007) usando como variable explicativa categórica el hábitat (cafetal vs. bosque). Para el caso de las semillas de pimienta se usó una estructura de error tipo binomial usando una prueba de z para determinar la significancia estadística del factor; para las otras especies se usó una estructura de error tipo quasi-binomial, usando una prueba de t para determinar la significancia (Crawley 2007). Estos análisis se llevaron a cabo con el programa R (R Development Core Team 2011).

5. RESULTADOS

5.1. Síndromes de dispersión primaria de semillas y regeneración natural

En total se registraron en los ocho cafetales 82 especies en los ocho cafetales, 70 de las cuales son arbóreas y 12 arbustivas (Anexo 2). De la primera forma de crecimiento, 56 especies se registraron en el estadio adultos (44 con dispersión biótica), 30 como juveniles (28 con dispersión biótica) y 47 como plántulas, con porcentajes de dispersión biótica del 78.6, 93.3, y 91.5% respectivamente. En el caso de los arbustos, se registraron 7 especies como adultos y 11 como plántulas. Con respecto al tipo de síndrome de dispersión, del total de las especies, 67 (82%) presentaron síndrome de dispersión biótico (56 arbóreas y 11 especies arbustivas). Un total de 53 (65%) fueron especies nativas.

De las 58 especies que se registraron como plántulas, el 43.5% fueron arbóreas que se encontraron también en las fases adultas o juveniles, mientras que el 19.5% fueron especies arbustivas que también se encontraron como adultos. Por otro lado, el 15.2%

fueron especies arbóreas que no se registraron en fase adulta o juvenil, y el 21.7% fueron especies arbustivas que no se encontraron como plántulas (Anexo 2). De las 56 especies de árboles encontradas en las parcelas de 2500 m², el 39.3% fueron encontradas como juveniles en los cuadros de 25 m² y el 66% como plántulas en los cuadros de 1 m². Asimismo, para las siete especies arbustivas encontradas en los cuadros de 25 m², el 85.7% fueron encontradas como plántulas en los cuadrantes de 1 m².

5.1.1. Árboles adultos

En las ocho parcelas de 2500 m² (una parcela por cafetal) se registraron 56 especies de árboles en total, distribuidas en 36 familias, con un promedio de 17.6 ± 7.30 especies por parcela. Los cafetales variaron ampliamente, mostrando 29 como máximo y 8 como mínimo (Fig. 3a). En términos de abundancia, se registró un total de 584 árboles con DAP \geq de 10 cm, con un promedio de $68.5 (\pm 47.54 \text{ DE})$ individuos por parcela de 2500 m². Nuevamente se observó gran variación entre parcelas, con un máximo de 149 individuos y un mínimo de 14 (Fig. 3b). El chalahuite (*Inga vera*), fue la especie de árbol con mayor número de individuos en los ocho cafetales, con 101 individuos. También fueron abundantes la naranja tardía (*Citrus* sp.1) con 65 individuos, y la naranja criolla (*Citrus sinensis*), con 53 individuos (Anexo 2), siendo ambas especies exóticas y cultivadas por los agricultores. Respecto al diámetro a la altura del pecho, solo existe una gran variación en las parcelas 1 a la 5. Las parcelas con mayor riqueza de especies y abundancia de individuos (parcelas 1 - 5) presentaron un buen número de árboles grandes (DAP > 50 cm) e incluso algunos individuos muy grandes (DAP > 100 cm) mientras que en las parcelas

con menor abundancia y riqueza (parcelas 6 – 8) todos los árboles tuvieron un DAP < 40 cm (Fig. 3c).

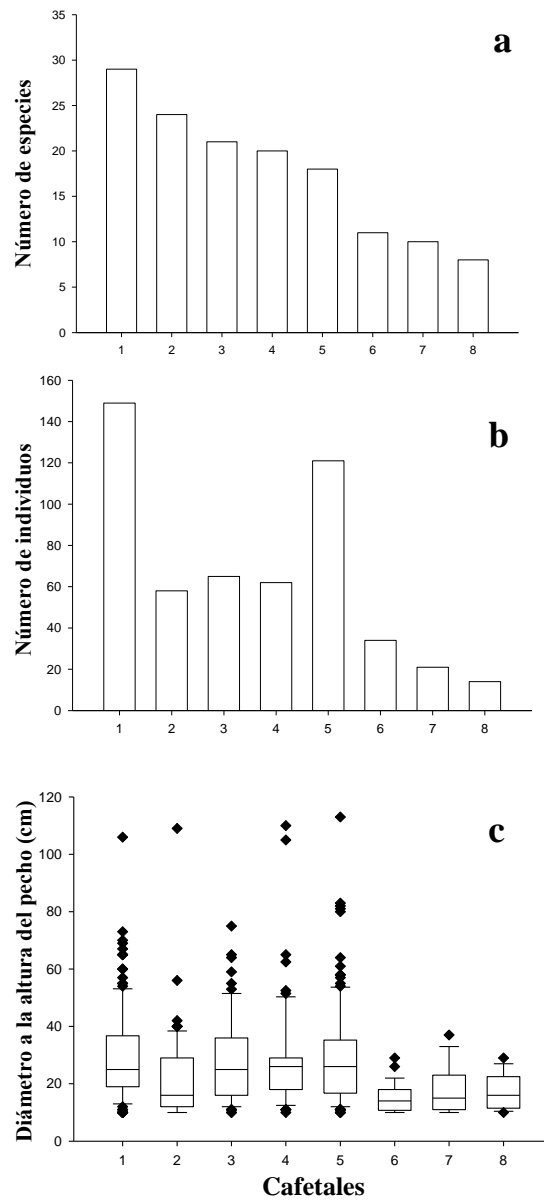


Figura 2. Características de la comunidad de árboles en los 8 cafetales (dentro de una parcela de 2500 m² en cada cafetal). (a) Número total de especies de árboles con DAP ≥ 10 cm; (b) número de individuos de árboles con DAP ≥ 10 cm; (c) diagramas de caja y bigote mostrando estadísticas descriptivas para el diámetro a la altura del pecho de los árboles (las cajas muestran los valores de la mediana, el primer cuartil y el tercer cuartil, los bigotes muestran las vallas, y los puntos indican valores extremos). Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1.

El 84% de las especies de árboles encontradas en las parcelas de 2500 m² de los ocho cafetales, presentaron síndrome de dispersión biótico (zoocoria; Fig. 4) En términos de individuos, se encontró que la menor proporción fue por dispersión abiótica (6%).

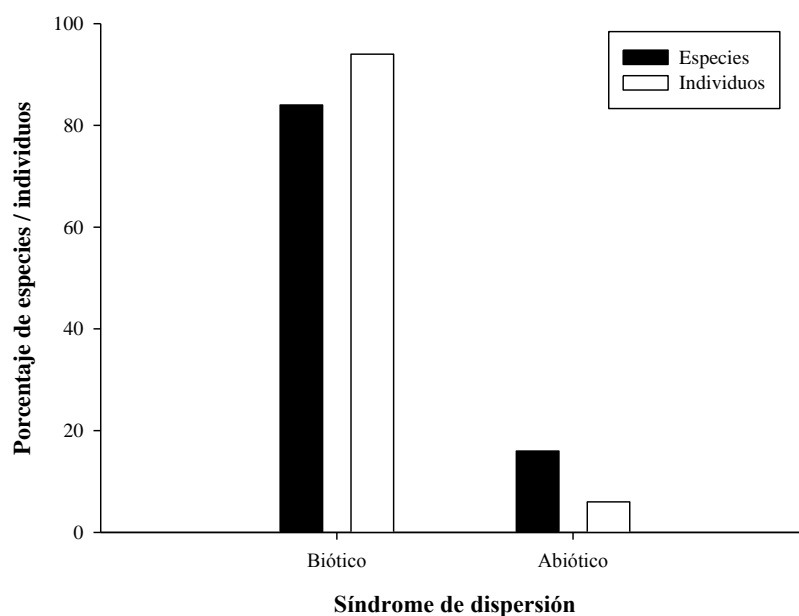


Figura 3. Porcentaje de especies e individuos de árboles adultos (DAP \geq 10 cm) en las parcelas de 2500 m², de acuerdo a su síndrome de dispersión.

De acuerdo con las entrevistas realizadas a los agricultores para cada uno de las especies de árboles registrados en las parcelas de 2500 m², se encontró que para el 63% de las especies los agricultores reportaron depender de la regeneración natural, el 16% presenta tanto regeneración natural como regeneración asistida por el agricultor, mientras que el 21% sólo presenta regeneración asistida por el agricultor (plantados y/o sembrados; Anexo 2). No hubo asociación de la frecuencia del tipo de regeneración (totalmente

asistida vs. parcial o totalmente natural) con el síndrome de dispersión a nivel especies ($\chi^2 = 1.158$; $gl = 1$; $P = 0.28$) o de individuos ($\chi^2 = 0.527$; $gl = 1$; $P = 0.467$).

La curva total de acumulación de especies de parboles con un $DAP \geq 10$ cm no alcanzó la asíntota (Fig. 5a). Cuando se observan las curvas de acumulación de árboles por cada cafetal, se vuelven a apreciar las diferencias de riqueza y abundancia entre éstos, con una clara acercamiento hacia la asíntota (Fig. 5b).

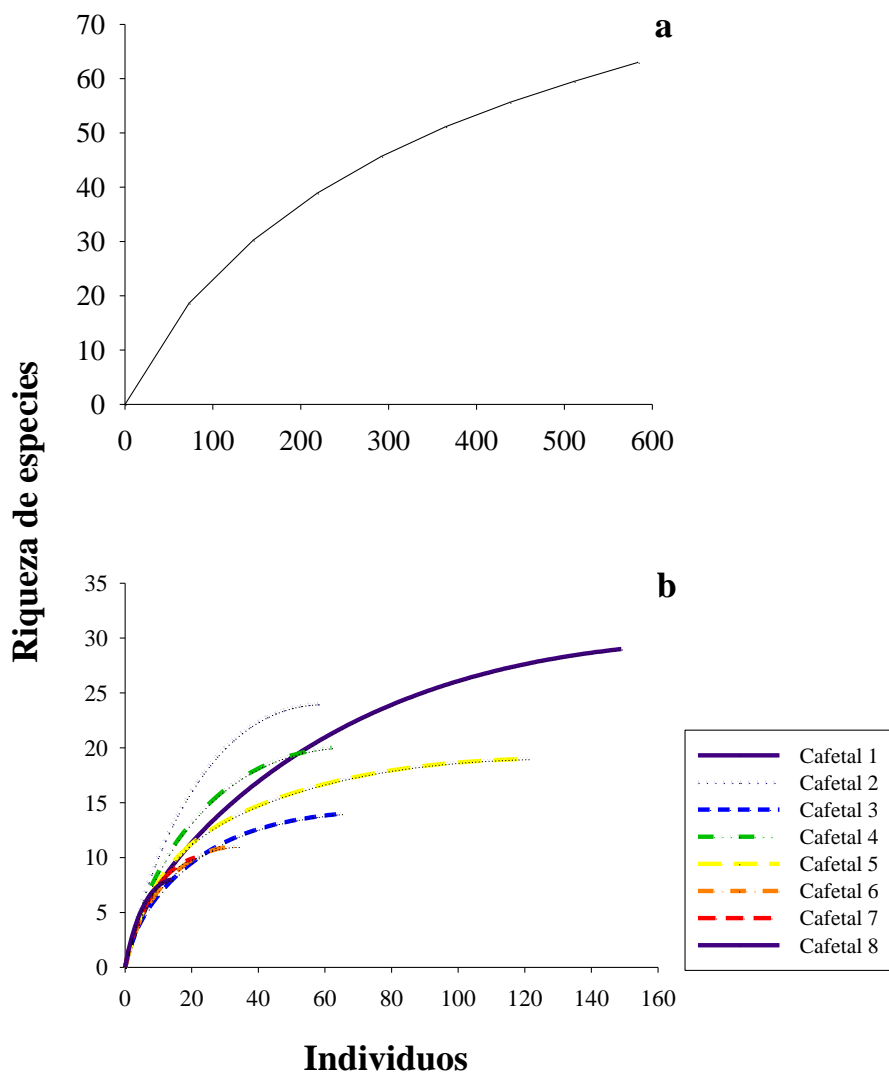


Figura 4. Curvas de acumulación de especies de árboles con $DAP \geq 10$ cm: (a) curva total de acumulación de especies de árboles en los 8 cafetales; (b) curva de acumulación de especies de árboles por cada cafetal. Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1.

Del total de árboles registrados en los cafetales, 29% fueron exóticas y 71% fueron nativas. Estas últimas, a su vez, se dividen en las siguientes categorías: nativas silvestres de la región (37%), nativas pero en la zona de estudio sólo crecen cuando son cultivadas (20%), nativas que crecen de manera silvestre o cultivada (14%; Fig. 6).

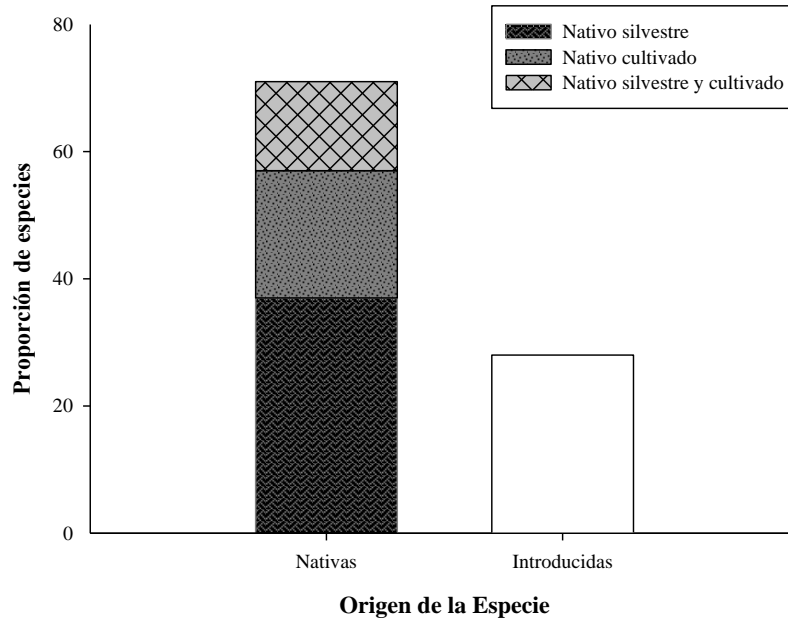


Figura 5. Porcentaje de especies de árboles encontradas en los ocho cafetales según su origen.

Los índices de diversidad muestran variación entre cafetales, cabe destacar que los índices de equidad para todos los cafetales fueron altos (Tabla 2). Hubo diferencias significativas entre cafetales para el índice de diversidad de Shannon ($t = 36.46$; $gl = 162.595$; $P < 0.001$), siendo los cafetales 1 – 4 los más diversos y los 5 – 8 los menos diversos.

Tabla 2. Índice de Shannon (H') y valores de equidad de Pielou (E) de especies de árboles con $DAP \geq 10$ cm de los 8 cafetales. Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1.

Cafetal	<i>H'</i>	<i>E</i>
1	2.508	0.745
2	2.736	0.861
3	2.486	0.612
4	2.512	0.853
5	2.017	0.764
6	1.889	0.788
7	1.880	0.816
8	1.866	0.897

El análisis de similitud de Jaccard indicó que la composición de especies arbóreas de los cafetales es diferente, ya que de 28 combinaciones posibles, únicamente 7 (25%) compartieron más de 8 especies (Tabla 3). Las parejas de cafetales más distintos fueron la 1 con 7 y 5 con dos especies compartidas

Tabla 3. Matriz de similitud de Jaccard entre sitios. Se presentan los datos del índice de similitud en el cuadrante superior (el valor en negritas indica el valor máximo) y el número de especies compartidas en el cuadrante inferior. Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1.

Cafetales	1	2	3	4	5	6	7	8
1	..	18.18	22.5	20.5	22.86	14.29	5.41	15.63
2	8	...	25.64	24.24	23.33	17.24	13.79	19.23
3	9	10	...	35.71	21.43	10.71	15.38	16.67
4	8	8	10	...	28	26.09	16.67	11.54
5	8	7	6	7	...	19.05	20	10
6	5	5	3	6	4	...	31.25	18.75
7	2	4	4	4	4	5	...	20
8	5	5	4	3	2	3	3	...

5.1.2. Árboles juveniles y arbustos

En los 32 cuadrantes de 25 m² (4 por cafetal), se encontraron un total 37 especies, de las cuales 7 especies fueron de crecimiento arbustivo y 30 de arbóreo fueron de crecimiento arbóreo (Fig. 7a). Se encontraron un total de 169 individuos, con un diámetro basal promedio de 2.12 ± 2.28 cm DE. Los cafetales 2 y 6 presentaron mayor número de especies (Fig. 7a), mientras que el cafetal 6 presenta mayor número de individuos (Fig. 7b), con respecto al DAP promedio de los arbustos se observa poca diferencia (Fig. 7c). La especie con el mayor número de individuos de árboles juveniles fue el Chalahuite (*Inga vera*), mientras que la de porte arbustivo fue la palma de sotobosque *Chamaedora oblongata* con 44 individuos (Anexo 2).

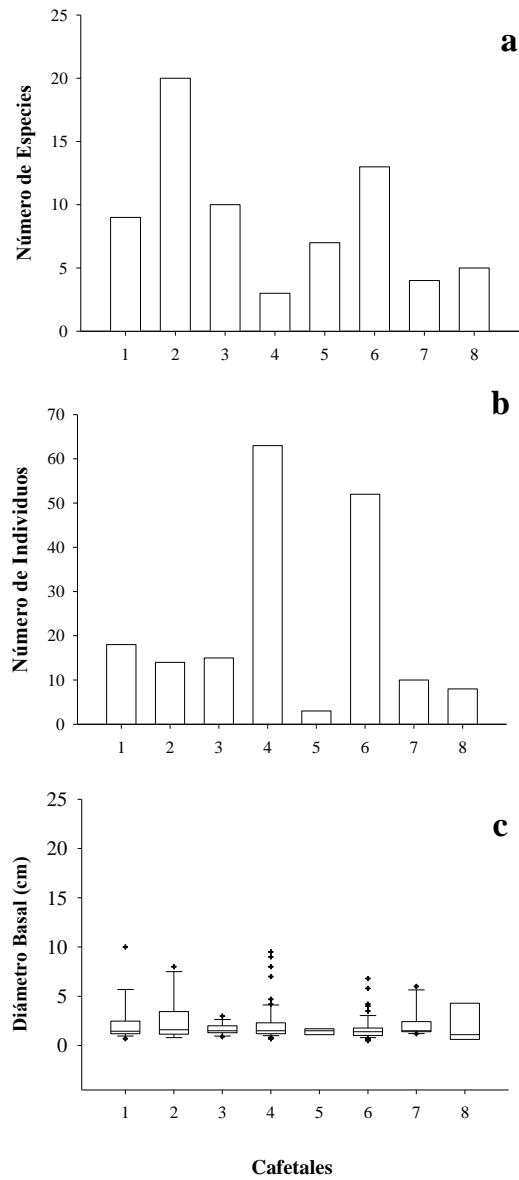


Figura 6. Características de arbustos y árboles juveniles en los ocho cafetales en las de cuatro parcelas de 25 m² en cada cafeta; (a) Número de especies total de arbustos e individuos jóvenes de árboles con DAP < 10 cm y altura > 1 m; (b) número de individuos total de arbustos e individuos jóvenes de árboles; (c) diagramas de caja y bigote mostrando estadísticas descriptivas para el diámetro basal de arbustos e individuos jóvenes (las cajas muestran lo valores de la mediana, el primer cuartil y el tercer cuartil, los bigotes muestran las vallas, y los puntos indican valores extremos). Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1.

El 93% de las especies de árboles juveniles presentaron dispersión biótica y el 7% dispersión abiótica. En términos de individuos, predominó la dispersión biótica (95%; Fig. 8a) Un patrón similar fue detectado para los arbustos, tanto en porcentaje del número de especies (86%) como de los individuos (90%; Fig. 8b)

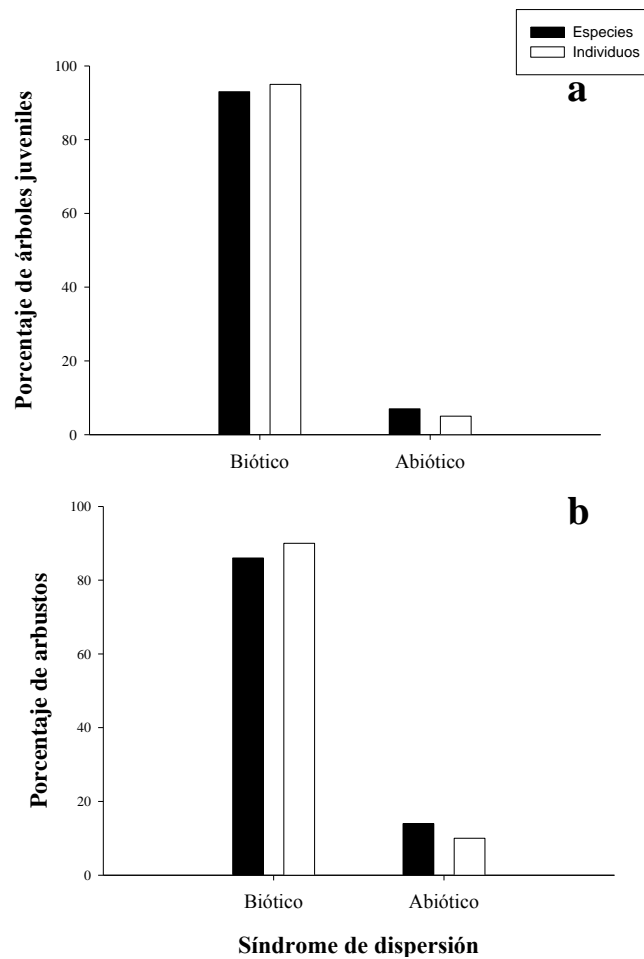


Figura 7. Porcentaje de especies e individuos de árboles juveniles (a) y arbustos (b), encontrados en los cuadrantes de 25 m², de acuerdo al síndrome de dispersión.

En este caso, tanto la curva total de acumulación de especies (Fig. 9a), como las curvas individuales por cafetal (Fig. 9b), alcanzan la asíntota (Fig. 9b).

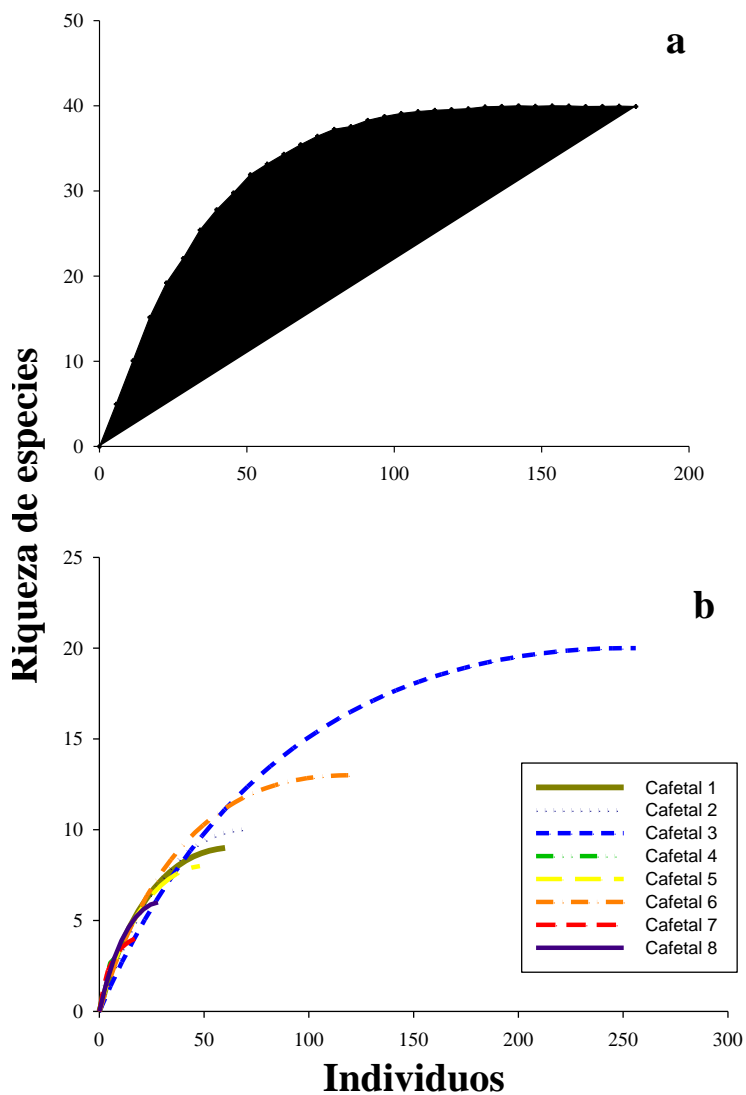


Figura 8. Curva de acumulación de especies de árboles juveniles y arbustos: a) en los 8 cafetales, b) por cada cafetal. Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1.

La diversidad de especies de árboles juveniles y arbustos varió entre cafetales ($t=11.425$, $gl=15.66$; $P<0.001$). El cafetal que presentó mayor índice de diversidad de árboles juveniles y arbustos fue el cafetal 6. El cafetal que presentó un valor a 1 para el índice de equidad fue el cafetal 4, lo que indica que todas las especies encontradas dentro del cafetal son igualmente abundantes (Tabla 4). En general, los cafetales 1 a 5 no hay mucha diferencia en la equidad de abundancias de especies de arbustos, pero los cafetales del 6 al 8 tienen baja equidad.

Tabla 4. Índice de Shannon (H') y valores de equidad de Pielou (E) de especies de árboles juveniles con $DAP < 10$ cm y arbustos en cada uno de los 8 cafetales.

Cafetal	H'	E
1	2.14	0.97
2	2.21	0.96
3	2.41	0.80
4	1.10	1
5	1.71	0.82
6	2.51	0.014
7	1.09	0.047
8	1.67	0.015

El análisis de similitud de Jaccard muestra que la composición de especies de árboles juveniles y arbustos es diferente en algunos cafetales (Tabla 5). Cinco cafetales fueron los que no compartieron ninguna especie, pero la pareja 3 y 6 coinciden en la presencia de 11 especies de árboles juveniles y arbustos (Tabla 5).

Tabla 5. Matriz de similitud de Jaccard entre sitios, para los árboles juveniles y arbustos encontrados en los cuadrantes de 25 m². Se presentan los datos del índice de similitud en el cuadrante superior (el valor en negritas indica el valor máximo) y las especies compartidas en el cuadrante inferior. Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1.

Cafetales	1	2	3	4	5	6	7	8
1	...	5.56	11.54	20	13.33	3.85	18.18	7.14
2	1	...	15.38	0	0	12	7.69	6.67
3	3	4	...	9.52	21.74	40.74	4.35	13.04
4	2	0	2	...	37.5	16.67	0	12.5
5	2	0	5	3	...	30	0	27.27
6	1	3	11	3	6	...	10	14.29
7	2	1	1	0	0	2	...	0
8	1	1	3	1	3	3	0	...

5.1.3 Plántulas de árboles y arbustos

Al igual que con los árboles adultos en las parcelas de 2500 m² y con los árboles juveniles y arbustos en los cuadrantes de 25 m², se observa que entre cafetales el número de plántulas es relativamente parecido, entre 20 a 34 plántulas, en los cuadrantes de 1 m² en los ocho cafetales estudiados (Fig. 10a). Sin embargo, con relación al número de individuos de plántulas, los cafetales 1 al 3 tienen más de 170 individuos. Mientras que en los cafetales 4 al 8 tienen menos de 140 individuos de plántulas (Fig. 10b). Con relación a la altura, parece que hay bastante variación en altura de plántulas dentro de cada cafetal (Fig. 10c). El Anexo 2 permite observar que las especies con mayor número de individuos de plántulas fueron el árbol *Parathesis psychotrioides* (317 individuos) y el arbusto *Piper auritum* con (149).

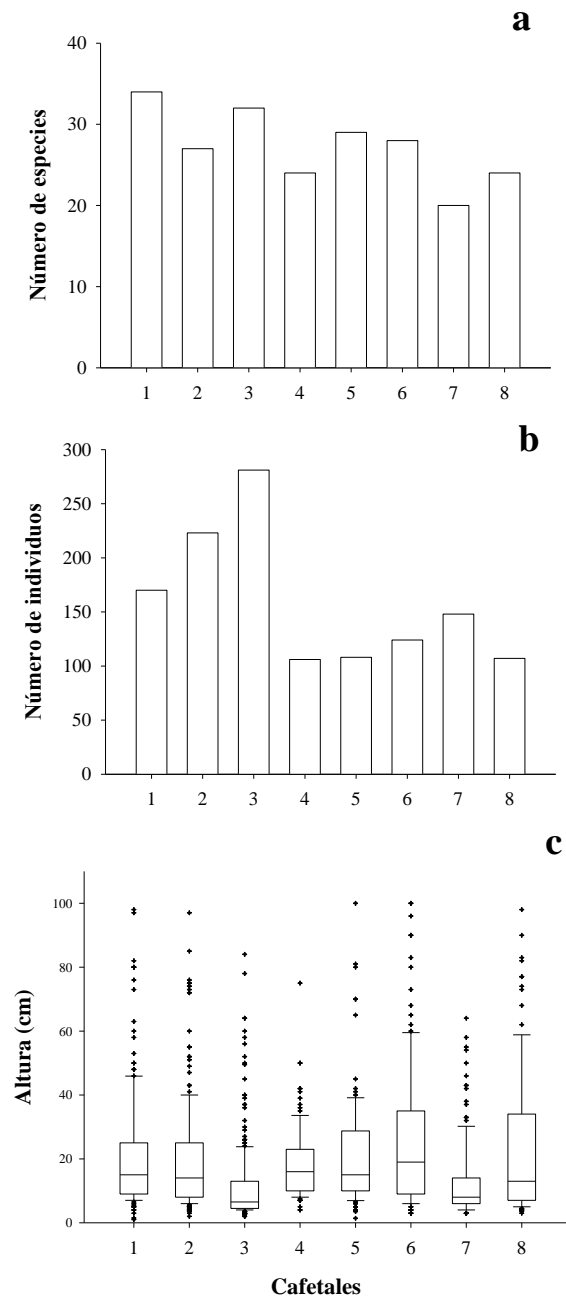


Figura 9. Características de plántulas de árboles y arbustos en los 8 cafetales (dentro de 20 sub-cuadrantes de 1m² en cada cafetal). (a) Número de especies de plántulas (b) número total de individuos de plántulas, y (c) altura de plántulas (líneas horizontales y verticales (cajas) indican la mediana y cuartiles; con barras de error; los puntos indican los valores máximos y mínimos), encontradas en los dos muestreos dentro de los sub-cuadrantes de 1 m², encontrados en los ocho cafetales en cada cafetal. Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1.

Con respecto a los síndromes de dispersión, en el caso de árboles el 85% tuvo dispersión biótica, que representan el 94% de los individuos (Fig. 11a). Para los arbustos, el 100% de las especies e individuos que encontramos tuvo dispersión biótica. (Fig. 11b).

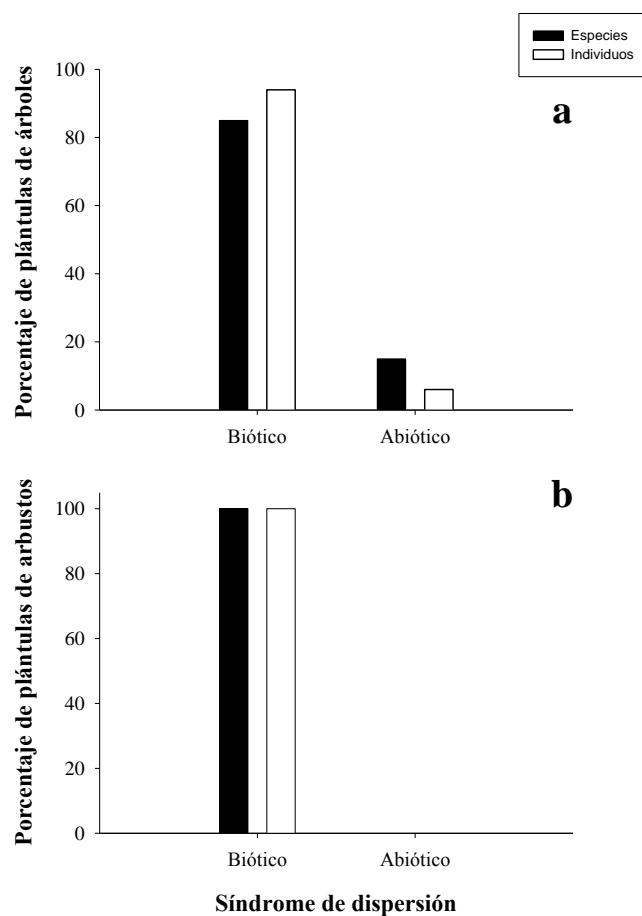


Figura 10. Porcentaje de especies e individuos de plántulas de árboles (a) y plántulas de arbustos (b), encontrados en los 20 sub-cuadrantes de 1 m², de acuerdo al síndrome de dispersión.

Por otro lado, la curva total de acumulación de especies de plántulas no alcanza la asíntota (Fig. 12a), excepto en el caso del cafetal 2 (Fig. 12b).

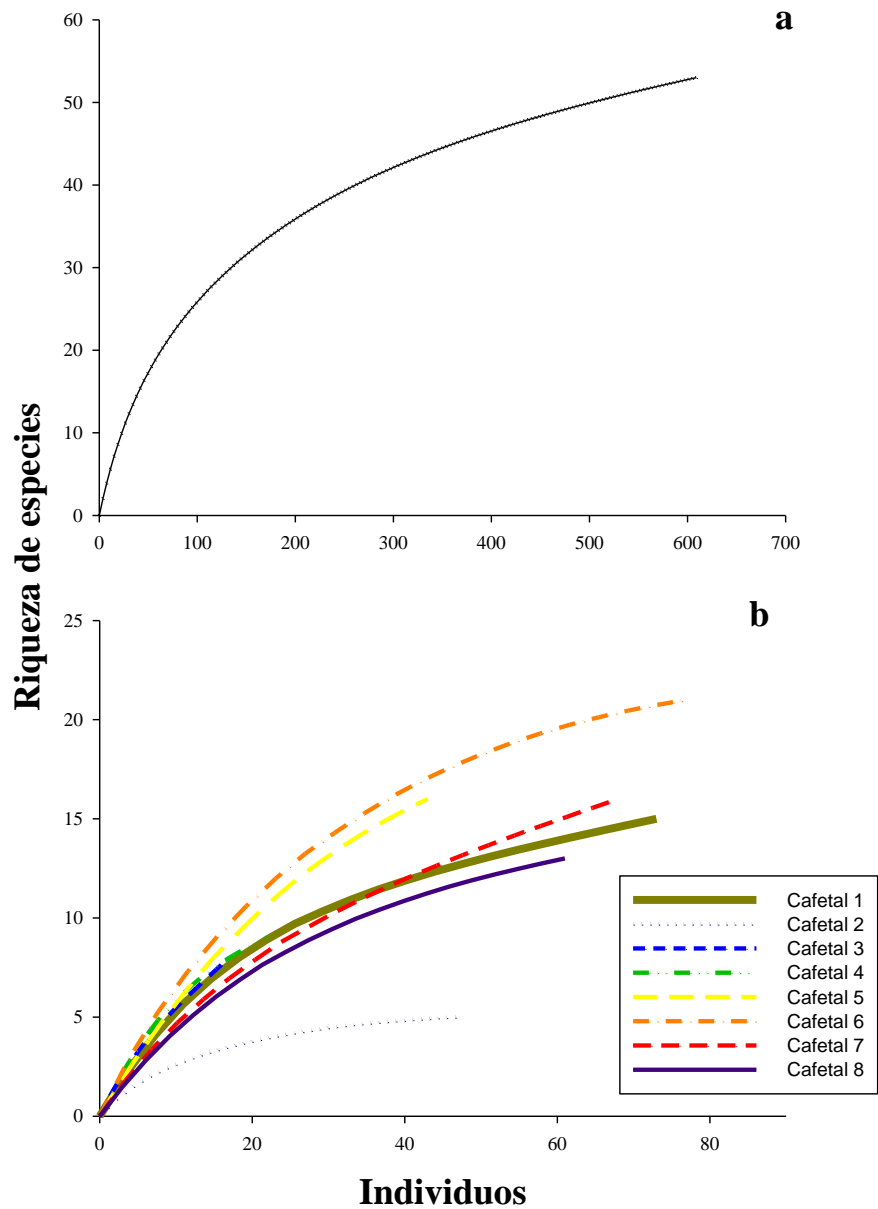


Figura 11. Curva de acumulación de especies de plántulas encontradas en los sub-cuadrantes de 1 m²: a) en los 8 cafetales, b) por los ocho cafetales. Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1.

Para las plántulas también se encontró diferencias significativas en los valores del índice de diversidad de Shannon entre cafetales ($t= 56.38$, $gl= 625.50$; $P < 0.001$; Tabla 6).

El cafetal que presentó un mayor índice de biodiversidad de Shannon y de equidad en

plántulas, fue el cafetal 1 (Tabla 6). En general no se observa mucha diferencia en la equidad de abundancias de especies de arbustos en los cafetales.

Tabla 6. Índice de Shannon (H') y valores de equidad de Pielou (E) de plántulas encontradas en el primero y segundo muestreo de árboles y arbustos de 8 cafetales. Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1.

Cafetal	H'	E
1	3.23	0.64
2	2.52	0.46
3	1.91	0.34
4	2.04	0.44
5	2.88	0.61
6	3.02	0.63
7	2.27	0.45
8	2.42	0.514

De acuerdo con el análisis de similitud de Jaccard la composición de especies de plántulas de árboles y arbustos es diferente en los cafetales. Ocho cafetales compartieron entre 7 y 9 especies y dos cafetales tuvieron 20 especies en común (Tabla 7).

Tabla 7. Matriz de similitud de Jaccard entre cafetales de plántulas. Se presentan los datos del índice de similitud en el cuadrante superior (el valor en negritas indica el valor máximo) y las especies compartidas en el cuadrante inferior. Los números de los cafetales corresponden a aquellos que se presentan en la Tabla 1.

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	...	14	30	21	51	35	26	33
2	7	...	24	24	20	29	37	27
3	14	11	...	25	32	46	26	31
4	9	9	10	...	41	30	27	28
5	20	9	14	14	...	37	24	44
6	15	12	18	11	15	...	36	55
7	10	12	10	8	9	12	...	26
8	13	10	12	9	15	17	8	...

5.2. Depredación de semillas

El porcentaje de semillas muertas después de tres días varió de acuerdo con la especie y también de acuerdo con el hábitat (Fig. 13). Sin embargo, mientras que para dos de las especies la mortalidad fue mayor en los cafetales comparado con el bosque (café: $t = -3.58$, $gl = 5$, $P = 0.016$; naranja: $t = -2.80$, $gl = 8$, $P = 0.023$), para las otras dos, la mortalidad fue mayor en el bosque (pimienta: $z = 7.71$, $gl = 5$, $P < 0.001$; camedora: $t = 2.72$, $gl = 8$, $P = 0.026$; Fig. 13).

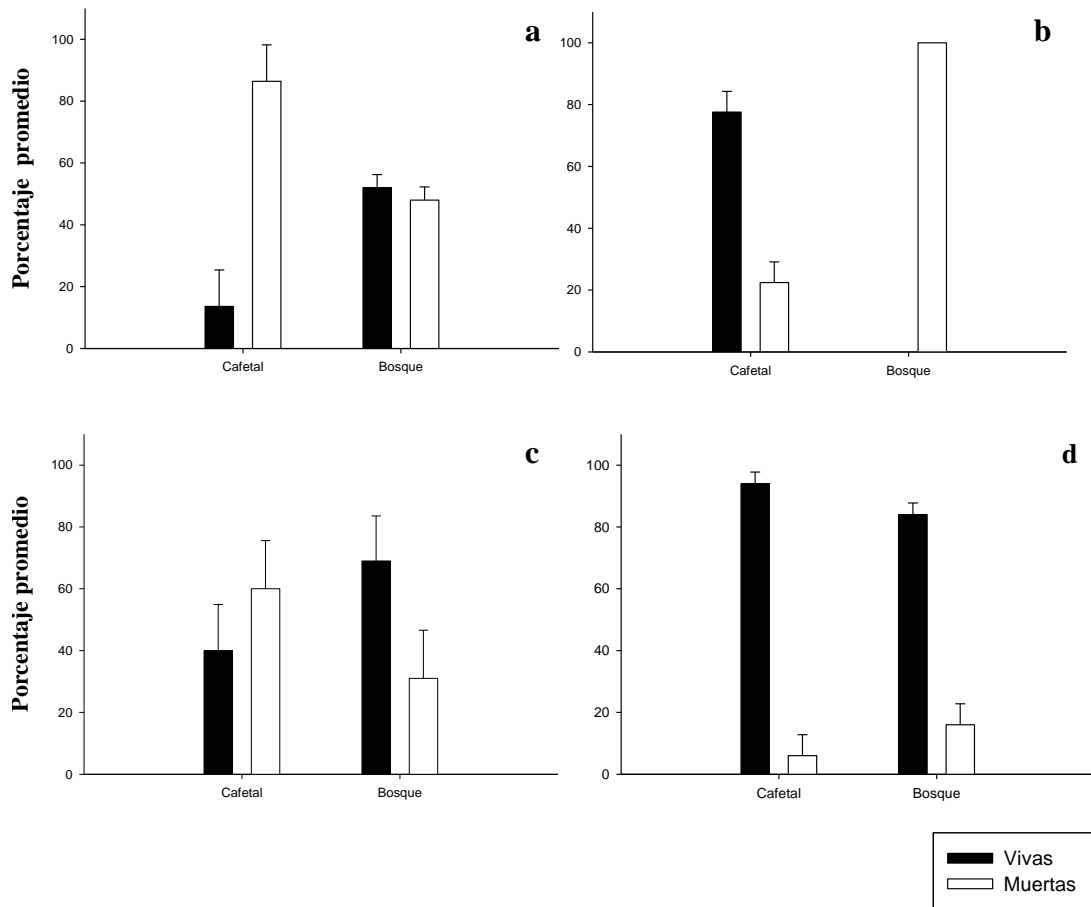


Figura 12. Porcentaje promedio de semillas vivas y semillas muertas (incluyendo semillas dañadas y semillas desaparecidas; ver Métodos) después de tres días en los cafetales y el bosque, para cuatro especies de semillas: (a) café; (b) pimienta; (c) naranja; (d) camedora. La barra de error indica +1DE.

6. DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo muestran que en los cafetales de sombra del tipo policultivo tradicional en la región de Cuetzalan se mantiene un alto nivel de riqueza de árboles y arbustos (82 especies, incluyendo 56 arbóreas con $DAP \geq 10$ cm). Comparativamente, en un estudio en Oaxaca, Bandeira *et al.* (2005) reportaron 45 especies para el estrato arbóreo ($DAP \geq 5$ cm), mientras que en plantaciones de café de Chiapas y Veracruz se han reportado entre 77 a 107 especies de árboles (Soto-Pinto *et al.* 2001, 2007; Villavicencio-Enríquez y Valdez-Hernández 2003; Williams-Linera *et al.* 2008). Las diferencias entre los estudio reflejan, sin duda, tanto diferencias regionales y locales en el manejo de los cafetales (ver abajo), como diferencias metodológicas (área muestreada, número de cafetales independientes incluidos en la muestra, tamaño de individuos registrados, etc.). Por ejemplo, en este estudio la curva general de acumulación total de especies de árboles no llegó a la asíntota, a pesar de que las curvas de acumulación para cada cafetal si lograron alcanzarla. Esto indica que a nivel de toda la región se esperaría encontrar un mayor número de especies al ir aumentando el número de cafetales muestreados. Los resultados encontrados corroboran aquellos de investigaciones previas en Cuetzalan (Martínez *et al.* 2001, Toledo *et al.* 2004), donde se resalto que los cafetales estudiados son jardines productivos de café, los cuales son conocidos localmente como *koujtakiloyan*, cuya traducción Nahuátl-Español es “montes útiles” en nahuatl (Moguel y Toledo 1999, Toledo y Moguel 2012).

Los ocho cafetales estudiados variaron de manera importante en la estructura y la composición de la vegetación leñosa (riqueza de especies, abundancia de individuos, así

como índices de diversidad, equidad y similitud). Estos resultados se asemejan a lo encontrado para fincas de café estudiadas en el estado de Veracruz (Villavicencio-Enriquez y Valdez-Hernández 2003; Williams-Linera y López-Gómez 2008). La variación en la estructura y composición de la vegetación en los cafetales se da entonces, tanto a nivel local dentro de una región, relacionado con el estilo de vida de cada productor (Gobbi 2000, Méndez y Bacon 2005, Soto-Pinto *et al.* 2007), así como a nivel regional, respecto a diferentes estrategias de manejo utilizadas dentro de cada región (Nestel 1995; Potvin *et al.* 2005). Las diferencias a nivel local, se relacionan con el valor que le confiere el productor a cada especie, de acuerdo a su utilidad como alimento, ornamento, leña, madera para la construcción, entre otros. (Soto-Pinto *et al.* 2001). En esta investigación, así como en otras llevadas a cabo en los cafetales de Cuetzalan, se ha visto que los productores de café prefieren mantener especies de plantas que les provean beneficios económicos a través de la venta de sus productos en el mercado local (Zacarías 2005; Moguel y Toledo 1999, Toledo y Moguel 2012), además de utilizarlas para el autoconsumo. De hecho, ya previamente se había reportado que en los cafetales de Cuetzalan la gran mayoría de las plantas (96%) tienen uno o más usos para sus propietarios (Toledo *et al.* 2004). De esta manera, no sorprende que la especie arbórea que se encontró con mayor frecuencia en los cafetales fuera el chalahuite (*Inga vera*), especie altamente valorada por los agricultores, debido a que proporciona un adecuado nivel de sombra ya que su hojarasca para mejora la fertilidad de los suelos ya que es una buena fuente importante de nitrógeno para el cafetal (Soto-Pinto *et al.* 2000). De igual manera, la selección de especies útiles por parte de los agricultores también explica la gran abundancia de cítricos en los cafetales, los cuales son

especies introducidas que otorgan a los productores un importante ingreso económico adicional. Por lo que es importante resaltar que los cafetales que presentaron el mayor número de individuos y variedades de naranjas fueron los cafetales 1 y 5 localizados en la comunidad de Alahuacapan (Tabla 1), pertenecientes dos productores de licor de naranja tardía (*com. pers.* C. Ordúñez y A. Cervantes).

Con respecto a los síndromes de dispersión de semillas de las especies de árboles y arbustos, se observó una proporción considerable de especies con dispersión biótica. Esto es similar a lo reportado por López-Gómez y Williams-Linera (2008), en los cafetales del estado de Veracruz. Estos datos indican claramente que los cafetales tienen un gran potencial para ofrecer recursos alimenticios para las especies de animales frugívoras, tal y como ha sido encontrado al estudiar este gremio en los cafetales, particularmente aves y mamíferos (Carlo *et al.* 2004, Cruz-Lara *et al.* 2004, Leyequien *et al.* 2010, García-Estrada *et al.* 2012).

Una alta proporción de especies zoócoras es algo que se espera en regiones de bosques tropicales (Jordano 2000). Las gran mayoría de especies de árboles y arbustos en los cafetales de Cuetzalan fueron especies nativas silvestres, por lo que no sorprende encontrar también una alta proporción de especies zoócoras. Resultados similares se han encontrado en fincas cafetaleras ubicadas en otras partes de México, como en Oaxaca (75%, Bandeira *et al.* 2005), Chiapas (79%, López-Gómez *et al.* 2008 y 90% Soto-Pinto *et al.* 2001), y otras partes de América Latina como en El Salvador (88.61%, Méndez *et al.* 2007). Es relevante destacar que del alto porcentaje de árboles nativos que se encontraron

dentro de los cafetales (34%; Fig. 6; Martínez *et al.* 2001,2007), el 79% presentaron el síndrome de dispersión biótica (Anexo 2). Es interesante el dato, debido a que en una investigación llevada a cabo con la avifauna de la región de Cuetzalan (Leyequien *et al.*,2010) se observó un gran porcentaje de aves frugívoras alimentándose de las frutas de árboles encontrados en los cafetales. Estas aves pueden ser las que estén realizando la dispersión primaria de las especies de árboles nativos dentro y entre los cafetales, así como entre los cafetales y otros hábitats. Se ha visto que algunas especies de aves son capaces de viajar desde sus sitios de anidación en los bosques hacia los cafetales para alimentarse de los árboles que les ofrecen frutas (Sekercioglu *et al.* 2012; Carlo *et al.* 2004). En Cuetzalan este tipo de movimiento de plantas (semillas) y animales a través del paisaje es posible debido a la proximidad que tienen algunos de los cafetales en relación a remanentes de bosque, así como a la continuidad del dosel arbóreo que proporcionan los cafetales como matriz agrícola predominante en la región (Moguel y Toledo 1999).

La alta riqueza de especies de plantas en los cafetales está directamente vinculada a la conservación de plantas (Perfecto y Snelling 1996, Moguel y Toledo 1999), y fomentada por el conocimiento ecológico del productor sobre los árboles de sombra y plantas de su interés en general. En una investigación en cafetales de sombra en Oaxaca se encontró que existe una asociación entre la regeneración natural de plantas leñosas y el manejo del productor, de tal manera que las decisiones de este afectan directamente la composición y estructura de la vegetación en los cafetales (Bandeira 2002). En el caso de los cafetales de sombra en Cuetzalan, se repite este mismo patrón. Esto podría indicar el interés del productor por aprovechar la regeneración natural a su beneficio, y en particular aquella de

las plantas zoócoras asistidas por los animales frugívoros. Esto coincide con los resultados de una investigación que reporta que los agricultores de café de sombra en Cuetzalan perciben la dispersión de semillas por animales frugívoros como un proceso altamente benéfico (Lopez-del-Toro *et al.* 2009). Por consiguiente, la promoción de las especies de plantas en el manejo de los cafetales ocurre a través del cuidado que tiene el productor durante las faenas de mantenimiento del cafetal (por ej. chapeo) hacia ciertas plántulas en particular, las cuales le darán un beneficio futuro.

Con respecto a la depredación de semillas, esta fue elevada, incluso en el período corto que se analizó (tres días). Aunque es probable que se este sobre-estimando la depredación por pérdida de semillas, es decir, semillas que continuaban en el lugar, pero no pudieron encontrarse, así como por el destino desconocido de las semillas removidas, debido a que éstas podrían haber sido almacenadas y no consumidas por los depredadores (Myster y Pickett 1992). Al parecer, los insectos (como hormigas), mamíferos pequeños y también la presencia de animales domésticos de granja (en su gran mayoría gallinas), podrían ser los factores importantes para la gran incidencia de depredación de semillas (*obs. pers*). Además cabe destacar que hubo una gran incidencia de semillas infectadas por hongos.

Si bien se observó diferencias de depredación entre los dos hábitats, cafetal y bosque, los patrones fueron diferentes dependiendo de la especie de semilla. Así, mientras las semillas de café y de naranja sufrieron mayor depredación en cafetal, las semillas de pimienta y camedora sufrieron mayor depredación en el bosque. Es interesante notar que

fueron las especies introducidas, y que por lo tanto sólo se encuentran en los cafetales, las que precisamente sufrieron mayor depredación en dicho hábitat. Por otro lado, las semillas de camedora y pimienta, al ser especies nativas y encontrarse de manera natural en el bosque, sufrieron mayor depredación precisamente en dicho hábitat. Es posible que las especies de animales granívoros presentes en cada uno de los hábitats, se hayan adaptado para forrajear de manera más eficiente sobre especies de semillas que son abundantes en su hábitat, y que regularmente encuentran.

7. CONCLUSIONES

Los cafetales de Cuetzalan Puebla presentan una gran diversidad de especies de árboles, arbustos y plántulas de los cuales la gran mayoría presentan síndromes de dispersión biótica. La gran mayoría son especies nativas, lo cual tiene implicaciones importantes para el movimiento de semillas y la regeneración de las especies a nivel del paisaje. Cada uno de los cafetales estudiados presentó cierta complejidad individual en su diversidad, lo que indica que la presencia de ciertas especies depende del manejo del agricultor. Esta complejidad es reflejada en la regeneración natural de los árboles, la cual es alta en los cafetales y va a depender en gran medida de la decisión del agricultor para conservar ciertas especies. La depredación de semillas fue alta en los cafetales, pero no representa un cuello de botella en la regeneración de las plantas en los cafetales, por la alta presencia de plántulas en cada cafetal y el manejo activo que realizan los agricultores.

8. REFERENCIAS

- Anaya-Rojas J., V. Serrano-Cardozo y M. Ramírez-Pinilla. 2010. Diet, microhabitat use, and thermal preferences of *Ptychoglossus bicolor* (Squamata: Gymnophthalmidae) in an organic coffee shade plantation in Colombia. *Papers Avulsos de Zoologia* **50**: 159-166.
- Andresen E. 2000. Ecological roles of mammals: the case of seed dispersal. En: Entwistle, A. Y N. Dunstone (Eds.) Future priorities for the conservation of mammalian diversity: Has the panda had its day? Pp. 12-25. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Anuario estadístico de la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la alimentación de la FAO (Food and Agriculture Organization) (en línea). 2009 (ref. de 10 oct. 2011). Información solicitada vía Internet. http://www.fao.org/fileadmin/templates/ess/documents/publications_studies/statistical_yearbook/yearbook2009/b08.xls
- Arellano L., M. Favila y E. Huerta. 2005. Diversity of dung and carrion beetles in a disturbed Mexican tropical montane cloud forest and on shade coffee plantations. *Biodiversity and Conservation* **14**: 601-615.
- Ambrecht I. y I. Perfecto. 2003. Litter ant's diversity and predation potential in two Mexican coffee matrices and forest fragments. *Agricultura Ecosystems Environmental* **97**: 107– 115.
- Bali A., A. Kumar y J. Krishnaswamy. 2007. The mammalian communities in coffee plantations around a protected area in the Western Ghats, India. *Biological Conservation* **139**: 93-102.
- Bandeira F. C. 2002. Análisis de factores que afectan el establecimiento y la estructura florística de los cafetales rústicos en dos aéreas del sureste de México. Tesis de

doctorado. Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. 126 p.

Bandeira F., C. Martorell, J. Meave y J. Caballero. 2005. The role of rustic coffee plantations in the conservation of wild tree diversity in the Chinantec region of Mexico. *Biodiversity and Conservation* **14**: 1225-1240.

Barraza R. M., C. Carranza, G. Escobedo, P. Huerta, E. López, P. Mora, T. Núñez, M. Ocampo, B. Ruiz y R. Valadéz. 1992. Diagnostico general agropecuario de las regiones indígenas del estado de Puebla (Semblanza de las siete regiones socioeconómicas del estado de Puebla), Instituto Nacional Indigenista, Centros de Enseñanza, Investigación y Capacitación para el Desarrollo Agrícola Regional (CEICADAR) y Unidad Puebla del Colegio de Postgraduados (CP), Puebla, México.

Blate G. M., D. R. Peart y M. Leighton. 1998. Post-dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a Southeast Asian rainforest. *Oikos* **82**: 522-538.

Carlo T. A., J. A. Collazo y M. Groom. 2004. Influences of fruit diversity and abundance on bird use of two shaded coffee plantations. *Biotropica* **36**: 602-614.

Canseco-Márquez L. y M. G. Gutiérrez-Mayen. 2006. Herpetofauna del municipio de Cuetzalan del Progreso, Puebla. Pp. 1980-1996 En: Ramírez-Bautizta, A., L. Canseco-Marquez y F. Mendoza Quijano (Eds). Inventarios herpetofaunísticos de México: Avances en el conocimiento de su biodiversidad. Publicaciones de la Sociedad Herpetologica Mexicana, No. 1. Sociedad Herpetológica Mexicana A. C.

Chambers J. C. y J. A. Mac Mahon. 1994. A day in the life of a seed: Movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology* **25**: 263-292.

- Clough, Y., D. D. Putra, R. Pitopang y T. Tschardtke. 2009. Local and landscape factors determine functional bird diversity in Indonesian cacao agroforestry. *Biological Conservation* 142: 1032-1041.
- Colwell R. K. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.0.
- Crawley M. J. 1992. Seed predators and plant population dynamics. En: *Seeds, the Ecology of Regeneration in Plant Communities*, M. Fenner (ed.), pp. 157–191. C.A.B. International, Wallingford, Oxon.
- Crawley M. J. 2007. *The R Book*. Wiley, Chichester.
- Cruz-Angón A. y R. Greenberg. 2005. Are epiphytes important for birds in coffee plantations? An experimental assessment. *Journal of Applied Ecology* 42:150-159.
- Cruz-Lara L., C. Lorenzo, L. Soto, E. Naranjo y N. Ramírez. 2004. Diversidad de mamíferos en cafetales y selva mediana de las cañadas de la selva lacandona, Chiapas, México. *Acta zoológica mexicana* 20: 63-81.
- De la Mora A., G. Livingston y S. M. Philpott. 2008. Arboreal ant abundance and leaf miner damage in coffee agroecosystems in México. *Biotropica* 40: 742-746.
- Deloya C., V. Parra-Tabla y H. Delfín-González. 2007. Fauna de coleópteros Scarabaeidae Laparosticti y Trogidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociados al bosque mesófilo de Montaña, cafetales bajo sombra y comunidades derivadas en el centro de Veracruz, México. *Neotropical Entomology* 36: 5-21.
- Díaz-Velazco B. 2010. Ensamblajes de anfibios y lagartijas y su importancia en el control biológico en cultivos de café de sombra. Tesis Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas, Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México. 116 p.

- Dietsch T. V., I. Perfecto y R. Greenberg. 2007. Avian foraging behavior in two different types of coffee agroecosystem in Chiapas, Mexico. *Biotropica* **39**: 232-240.
- Escamilla E., O. Ruiz, G. Díaz, C. Laneros, D. Platas, A. Zamarripa y V. González. 2005. El agroecosistema café orgánico en México. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología (Costa Rica)* **76**: 5-16.
- Estrada A., R. Coates-Estrada y D. Merritt. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, México. *Ecography* **16**: 309-318.
- Fideicomisos Instituidos en Relación con la Agricultura. 2003. Situación de la Red Café, oportunidades de desarrollo en México. FIRA-Banco de México. México. Boletín informativo **519**: 105-110.
- García-Estrada C., A. Damon, C. Sánchez, L. Soto-Pinto y G. Ibarra-Núñez. 2006. Bat diversity in montane rainforest and shaded coffee under different management regimes in southeastern Chiapas, México. *Biological conservation* **132**: 351-261.
- Gracia-Estrada C., A. Damon, C. Sánchez, L. Soto-Pinto y G. Ibarra-Núñez. 2012. Diets of frugivorous bats in montane rain forest and coffee plantations in southern Chiapas, México. *Biotropica* **44**: 394-401.
- Gobbi J. A. 2000. Is biodiversity-friendly coffee financially viable? An analysis of five different coffee production systems in western El Salvador. *Ecological Economics* **33**: 267-81.
- Gordon C, R. Manson, J. Sundberg y A. Cruz-Alarcón. 2007. Biodiversity, profitability, and vegetation structure in a Mexican coffee agroecosystem. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **118**: 256-266.

- Gordon C. E., B. McGill, G. Ibarra-Nuñez, R. Greenberg y I. Perfecto. 2010. Simplification of a coffee foliage-dwelling beetle community under low-shade management. *Basic and Applied Ecology* **10**: 246-254.
- Greenberg R., P. Bichier y J. Sterling. 1997. Bird populations in rustic and planted shade coffee plantations of Eastern Chiapas, México. *Biotropica* **29**: 501-514.
- Greenberg R., P. Bichier, A. C. Angon y R. Reitsma. 1997. Bird populations in shade and sun coffee plantations in central Guatemala. *Conservation Biology* **11**: 448-459.
- Harms K. E., S. J. Wright, O. Calderon, A. Hernandez y E. A. Herre. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* **404**: 493-495.
- Harper J. L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, London.
- Howe H. F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics* **13**: 201-228.
- Hulme P. E. 2002. Seed-eaters: Seed dispersal, destruction and demography. En. D. J. Levey, W. R. Silva y M. Galetti (Eds). Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation. Pp. 257-273. CABI, Oxon, Reino Unido.
- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI). 1985. Cuetzalan, Estado de Puebla. Cuaderno Estadístico Municipal. INEGI. 30 pp.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 2009. El sector alimentario en México 2009. México, D. F: Secretaria de Programación y Presupuesto, Coordinación General de los Servicios Nacionales de Estadística, Geografía e Informática.
- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI). 2010. Información solicitada vía Internet. (ref. de 17 de diciembre de 2012). URL:

<http://cuentame.inegi.org.mx/monografias/informacion/pue/poblacion/default.aspx?tema=me&e=21>.

- Janzen D. 1971. Seed predation by animal. *Annual Review of Ecology and Systematics* **2**: 465-492.
- Jha S. y C. Dick. 2010. Native bees mediate long-distance pollen dispersal in a shade coffee landscape mosaic. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **107**: 13760-13764.
- Jordano P. 2000. Fruits and frugivory. En: Fenner M. (Ed). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Pp 125-166. 2º Edición. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, Gran Bretaña.
- Klein A. M., S. A. Cunningham, M. Bos y I. Stefan-Dewenter. 2008. Advances in pollination ecology from tropical plantation crops. *Ecology* **89**: 935-943.
- Leyequién E., W. F. de Boer y V. Toledo. 2010. Bird community composition in a shaded coffee agro-ecological matrix in Puebla, México: The effects of landscape heterogeneity at multiple spatial scales. *Biotropica* **42**: 236-245.
- López-del-Toro P., E. Andresen, L. Barraza y A. Estrada. 2009. Attitudes and knowledge of shade-coffee farmers towards vertebrates and their ecological functions. *Tropical Conservation Science* **2**: 299-318.
- López-Gómez A. M. y G. Williams-Linera. 2006. Evaluación de métodos no paramétricos para la estimación de riqueza de especies de plantas leñosas en cafetales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **78**:7-15.
- López-Gómez A., G. Williams-Linera y R. Manson. 2008. Trees species diversity and vegetation structure in shade coffee farms in Veracruz, Mexico. *Agriculture Ecosystems & Environment* **124**: 160-172.

- Losey J. E. y M. Vaughan. 2006. The economic value of ecological service provided by insects. *BioScience* **56**: 311-323.
- Nestel D. 1995. Coffee in Mexico: international market, agricultural landscape and ecology. *Ecological Economics* **15**: 165-178.
- Macip-Ríos R. y G. Casas-Andreu. 2008a. Los cafetales de México y su importancia para la conservación de los anfibios y reptiles. *Acta Zoológica Mexicana* **24**: 143-159.
- Macip-Ríos R. y A. Muñoz Alonso. 2008b. Diversidad de lagartijas en cafetales y bosque primario en el soconusco chiapaneco. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **79**: 185-195.
- Margurran A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, New Jersey, 179 pp.
- Mas A. H. y T. Dietsch. 2003. An index of management intensity for coffee agroecosystems to evaluate butterfly species richness. *Ecological Applications* **13**: 1491-1501.
- Martínez A., V. Evangelista, M. Mendoza, G. Morales, G. Toledo, A. Wong y A. Martínez. 2001. *Catalogo de plantas útiles de la Sierra Norte de Puebla, México*. 2da Edición. Jardín Botánico, Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 107 p.
- Martínez M. A., V. Evangelista, F. Basurto, M. Mendoza y A. Cruz-Rivas. 2007. Flora útil de los cafetales en la Sierra Norte de Puebla, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **78**: 15-40.
- Méndez V. E. y C. Bacon. 2005. Medios de vida y conservación de la biodiversidad arbórea: las cooperativas cafetaleras en El Salvador y Nicaragua. *Revista de Agroecología* **20**: 27-30.

- Méndez V. E., S. R. Gliessman y G. S. Gilbert. 2007. Tree biodiversity in farmer cooperatives of a shade coffee landscape in western El Salvador. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **119**: 145-159.
- Moguel P. 1995. Diagnóstico integrado de la región cafetalera y sus implicaciones para la conservación de la biodiversidad en México. Segundo informe presentado a la CONABIO, México.
- Moguel P. y V. Toledo. 1996. El café en México: ecología, cultura indígena y sustentabilidad. *Ciencias* **43**: 40-51.
- Moguel P y V. Toledo. 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems of México. *Conservation Biology* **13**:11-21.
- Moorhead L., S. Philpott y P. Bichier. 2010. Epiphyte biodiversity in the coffee agricultural matrix: Canopy stratification and distance from forest fragments. *Conservation Biology* **24**: 737-746.
- Muñoz-Ledo P. 2004. Productores orgánicos mexicanos: El trecho del dicho al hecho: CONABIO. *Biodiversitas* **55**: 8-12.
- Myster R. W. y S. Pickett. 1992. Effects of palatability and dispersal mode on spatial patterns of trees in old fields. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **119**: 145–151.
- Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y Alimentación (FAO). 2009. Información solicitada vía internet al Anuario Estadístico de la FAO. (ref. de 10 oct. 2011). URL: <http://www.fao.org/economic/ess/publicaciones-estudios/statistical-yearbook/anuario-estadistico-de-la-fao-2009/b-produccion/es/>
- Pérez-Akaki P. 2009. Los espacios de producción de café sustentable en México en los inicios del siglo XXI. *Revista Pueblos y fronteras digital* **4**: 116-156.
- Perfecto I y R. Snelling. 1996. Shade coffee: a disappearing refuge for biodiversity. *Bioscience* **46**: 598-608.

- Perfecto I., A. Mas, T. Dietsch y J. Vandermeer. 2003. Conservation of biodiversity in coffee agroecosystems: a tri-taxa comparison in southern Mexico. *Biodiversity and Conservation* **12**: 1239-1252.
- Perfecto I., J. Vandermeer, P. Hanson y V. Cartin. 1997. Arthropod biodiversity loss and the transformation of a tropical agro-ecosystem. *Biodiversity and Conservation* **6**: 935-945.
- Pennington, T. D. y Sarukhan, J. 2005. Árboles Tropicales de México: Manual para la Identificación de las Principales Especies. UNAM/FCE 523p.
- Philpott S. D., W. J. Arendt, I. Ambrecht, P. Bichier, T. V. Diestch, C. Gordon, R. Greenber, I. Percecto, R. Reynoso-Santos, L. Soto-Pinto, C. Tejada-Cruz, G. Williams-Lineara, J. Valenzuela, y S. M. Zolotoff. 2008. Biodiversity loss in Latin America coffee landscapes: review of the evidence on ants, birds and trees. *Conservation Biology* **22**: 1093-1105.
- Philpott S. M., I. Perfecto y J. Vandermeer. 2006. Effects of management intensity and season on arboreal ant diversity and abundance in coffee agroecosystems. *Biodiversity and Conservation* **15**: 139-155.
- Philpott S., R. Greenberg, P. Bichier y I. Perfecto. 2004. Impacts of major predators on tropical agroforest arthropods: comparisons within and across taxa. *Oecologia* **140**: 140–149.
- Pineda E., C. Moreno, F. Escobar y G. Halffter. 2005. Frog, bat and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Conservation Biology* **19**: 400-410.
- Potvin C., C. Owen, S. Melzi y P. Beaucage. 2005. Biodiversity and modernization in four coffee producing villages of Mexico. *Ecology and Society* **10**:18.

- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Saldaña-Vázquez R., V. Sosa, J. Hernández-Montero y F. López-Barrera. 2010. Abundance responses of frugivorous bats (Stenodermatinae) to coffee cultivation and selective logging practices in mountainous central Veracruz, México. *Biodiversity and Conservation* **7**: 2111-2124.
- Schulze, C., S. Schneeweihls y K. Fiedler. 2010. The potential of land-use systems for maintaining tropical forest butterfly diversity. pp. 73-96. Tschardtke T., C. Leuschner, E. Veldkamp, H. Faust, E. Guhardia y A. Budin (Eds). *Tropical Rainforests and Agroforests under Global Change*. Environmental Science and Engineering.
- Schupp E., T. Milleron y S. E. Russo. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests, pp. 19-33. En: *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. D. J. Levey, W. R. Silva y M. Galetti (Eds), CAB Internacional.
- Schroth, G. y C. A. Harvey. 2007. Biodiversity conservation in cocoa production landscapes: an overview. *Biodiversity and Conservation* **16**: 2237-2244.
- Sekercioglu C. 2012. Bird functional diversity and ecosystems services in tropical forest, agroforests and agricultural areas. *Journal Ornithology* **153**: S153-S161.
- Stiling P. 1999. Ecology: Theories and applications. 3^o edición. 840 p. Prentice Hall. New Jersey, USA.

- Soto-Pinto L., I. Perfecto, J. Castillo-Hernández y J. Caballero-Nieto. 2000. Shade effect on coffee production at the northern Tzeltal zone of the state of Chiapas, México. *Agricultura, Ecosystems and Environment* **80**: 61-69.
- Soto-Pinto L., Y. Romero-Alvarado, J. Caballero-Nieto y G. Segura-Warnholtz. 2001. Woody plant diversity and structure of shade-grown-coffee-plantations in Northern Chiapas, Mexico. *Biología Tropical* **49**: 977-987.
- Soto-Pinto L, V. Villalvazo-López, G. Jiménez-Ferrer, N. Ramírez- Marcial, G. Montoya y L. Sinclair. 2007. The role of local knowledge in determining shade composition of multistrata coffee systems in Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* **16**: 419-436.
- Solis-Montero L., A. Flores-Palacios y A. Cruz-Angón. 2005. Shade-Coffee Plantations as Refuges for Tropical Wild Orchids in Central Veracruz, Mexico. *Conservation Biology* **19**: 908-916.
- Tejada-Cruz C. y W. J. Sutherland. 2004. Bird response to shade coffee production. *Animal Conservation* **7**: 169-179.
- Tiffney B. H. 1984. Seed size, dispersal syndromes, and the rise of the angiosperms: evidence and hypothesis. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **71**: 551-576.
- Toledo V. M., L. Durán, M. L. Albores, P. Moguel, A. Ayón, A. Rodríguez-Aldabe, L. García, y M. Hernández. 2004. Potencial económico de la flora útil de los cafetales de la Sierra Norte de Puebla. Informe final del Proyecto AE019 de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Ciudad de México.
- Toledo V. M. y P. Moguel. 2012. Coffee and sustainability: Values of traditional shaded coffee. *Journal of sustainable Agriculture* **36**: 353-377.

- Unión de Cooperativas Tosepan Información solicitada vía Internet. (ref. de 17 de diciembre de 2012). URL: <http://www.uniontosepan.org/> .
- Vandermeer J. y I. Perfecto. 2007. The agricultural matrix and a future paradigm for conservation. *Conservation Biology* **21**: 274-277.
- Vandermeer J., Perfecto I. y S. Philpott. 2010. Pest control in organic coffee production: Uncovering an autonomous ecosystem service. *BioScience* **60**: 527-537.
- Villavicencio-Enríquez L. y J. Valdez-Hernández. 2003. Análisis de la estructura arbórea del sistema agroforestal rusticano de café en San Miguel, Veracruz, México. *Agrociencia* **37**: 413-423.
- Yépez, C., R. Muschler, T. Benjamín y M. Musálem. 2002. Selección de especies para sombra en cafetales diversificados de Chiapas, México. *Agroforestería en las Américas* **9**: 55- 61.
- Williams-Guillén K., I. Perfecto y J. Vandermeer. 2008. Bats limit insects in a Neotropical agroforestry system. *Science* **320**: 70.
- Williams-Linera, G. y A. López-Gómez. 2008b. Estructura y diversidad de la vegetación leñosa. En: R. H. Manson, V, Hernández-Ortíz, S. Gallina y K. Mehltrer (Eds). *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: Biodiversidad, Manejo y Conservación*. 348 p. INE-INECOL.
- Zacarías-Eslava Y. 2005. Elección, abundancia de especies arbóreas en cafetales de sombra y análisis de la estructura de tallas de cuatro especies en cafetales activos y abandonados de la región de Cuetzalan, Puebla. Tesis de Licenciatura. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, 61 p.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey. 662 pp.

9. ANEXOS

Anexo 1. Cuestionario para los agricultores acerca de las plantas que se encuentran en sus parcelas

Universidad Nacional Autónoma de México
Centro de Investigaciones en Ecosistemas
Campus Morelia, Michocán

NOMBRE: _____ FECHA: _____
Comunidad: _____

1.- ¿Cuál es el nombre/s de la planta? _____

2.- ¿Tiene algún uso? No () Uso propio () Venta () Uso propio+Venta ()
Partes de la planta y sus usos:

3.- En general ¿cuánto aprecia tener esta especie en su parcela?
Lo aprecio mucho () Algo () Poco ()

4.- ¿De qué tamaño/tipo es el fruto?

5.- ¿Cuántas semillas tiene cada fruto? Una () Varias (2-5) () Muchas (>5) ()

6.- ¿De qué tamaño son las semillas?

7.- ¿Los animales comen el fruto? Si () No () No sé ()

¿Qué animales?

8.- ¿Los animales se llevan las semillas y las echan en otro lugar?
Si () No () No sé ()

9.- ¿Ha visto aves comiendo la miel de las flores? Si () No ()

10.- ¿Ha visto murciélagos comiendo la miel de las flores? Si () No ()

11.- ¿Cómo aparece la planta en las parcelas?
a. Sola () b. Se siembra () c. Se planta () Combinación:

12. Cuando nace sola, ¿qué tan abundante es?

Abundante () Algunas () Muy pocas ()

13.- Cuando nace sola, ¿crece debajo o lejos del árbol de la misma especie?

Debajo () Lejos () Por cualquier lado ()

14.- Cuando chapea su parcela, cuánto cuidado toma de no chapear las plantas jóvenes de esta especie?

Mucho cuidado () Algo de cuidado () Ningún cuidado ()

Anexo 2. Especies de árboles y arbustos registrados en ocho cafetales de sombra en el Municipio de Cuetzalan. Se describe la forma de crecimiento, el síndrome de dispersión (B = biótica, A = abiótica), los vectores de dispersión y polinización, el origen de la especie, el tipo de regeneración de acuerdo a la información recabada por el cuestionario aplicado a los agricultores (1= Natural, 2= Se siembra, 3= Se planta, 4= Natural y asistida), abundancia total en ocho parcelas de 2500 m² (árboles adultos), 32 cuadrantes de 25 m² (árboles juveniles y arbustos) y 160 sub-cuadrantes de 1 m² (plántulas de árboles y de arbustos; suma del primer y segundo muestreo).

Familia	Nombre común	Síndrome de dispersión	Dispersores	Polinizadores	Origen	Tipo de regeneración	Abundancia en cuadrantes de 2500 m ²	Abundancia en cuadrantes de 25 m ²	Abundancia en cuadrantes de 1 m ² 1° y 2° muestreo
ACTINIDIACEAE									
<i>Saurauia cana</i>	Iztahuate	B	Aves	Insectos	Nativo silvestre	1	1	0	0
ANACARDIACEAE									
<i>Mangifera indica</i>	Mango	B	Murciélagos	Insectos	Exótico	4	4	0	1
<i>Tapirira mexicana</i>	Bienvenido	B	Aves y murciélagos	Insectos	Nativo cultivado	1	3	8	11
ANNONACEAE									
<i>Annona resensoni</i>	Zapote mono	B	Aves y murciélagos	Insectos	Nativo silvestre y cultivado	--	0	1	0
<i>Rollinia mucosa</i>	Chirimoya	B	Aves y murciélagos	Insectos	Nativo	1	2	0	0
ARECACEAE									
<i>Attalea butyracea</i>	Palma de coco	B	Aves, mamíferos medianos	Insectos	Nativo silvestre	4	4	0	4
<i>Chamaedorea oblongata</i> *	Palma camedora	B	Aves, murciélagos y mamíferos terrestres	Insectos	Nativo cultivado	--	0	44	44
<i>Chamaedorea pinnatifrons</i> *	Palma camedora	B	Aves, murciélagos y mamíferos terrestres	Insectos	Nativo cultivado	--	0	7	14
ASTERACEAE									
<i>Verbesina persicifolia</i> *	Huichín	A	Viento	Insectos	Nativo silvestre y cultivado	--	0	7	0
<i>Vernonia patens</i>	Ocma	A	Viento	Insectos	Nativo silvestre	1	2	2	25

APOCYNACEAE									
<i>Stemmadenia litoralis</i>	Lechoso	B	Aves, mamíferos medianos	Insectos	Nativo silvestre	--	0	0	2
<i>Tabernaemontana divaricata*</i>	Jazmín	B	Aves	Insectos	Exótico	--	0	0	11
<i>Tabernaemontana donnell-smithii</i>	Cojón de toro	B	Aves, mamíferos medianos	Insectos	Nativo silvestre	1	0	2	1
BOMBACACEAE									
<i>Pseudobombax ellipticum</i>	Xiloxochilt	A	Viento	Insectos y murciélagos	Nativo cultivado	3	1	0	0
BURSERACEAE									
<i>Bursera simaruba</i>	Chaca	B	Aves, mamíferos medianos y murciélagos	Insectos	Nativo silvestre y cultivado	1	3	0	2
BETULACEAE									
<i>Alnus acuminata</i>	Aile	A	Viento	Insectos	Nativo silvestre	4	3	0	2
CAPRIFOLIACEAE									
<i>Sambucus mexicana</i>	Sauco	B	Aves y mamíferos	Insectos	Nativo silvestre y cultivado	4	1	0	10
CARICACEAE									
<i>Carica cauliflora</i>	Papaya cimarrona	B	Aves	Insectos	Nativo cultivado	1	4	0	0
CELASTRACEAE									
<i>Wimmeria bartlettii</i>	Árbol de hoja menuda de montaña	A	Viento	Insectos	Nativo silvestre	--	0	0	2
CHRYSOBALANACEAE									
<i>Couepia poliandra</i>	Olopio	B	Aves	Insectos	Nativo silvestre	1	1	0	0
DILLENIAEAE									
<i>Saurauia scabrada*</i>	Smukut	B	Aves	Insectos	Nativo silvestre	--	0	0	2
EBENACEAE									
<i>Diospyros digyna</i>	Zapote negro	B	Aves, mamíferos y murciélagos	Insectos	Nativo cultivado	4	3	2	6

EUPHORBIACEAE									
<i>Alchornea latifolia</i>	Xicalcuahuit	B	Aves y murciélagos	Insectos	Nativo silvestre	1	5	6	10
<i>Croton draco</i>	Sangre de grado	A	Viento	Insectos	Nativo silvestre	1	9	0	16
FAGACEAE									
<i>Quercus corrugata</i>	Encino blanco	B	Mamíferos pequeños y aves	Viento	Nativo silvestre	4	4	1	3
LAURACEAE									
<i>Beilschmiedia anay</i>	Anayo	B	Aves y mamíferos	Insectos	Nativo silvestre y cultivado	1	6	3	6
<i>Nectandra sanguinea</i>	Aguacatillo	B	Aves y mamíferos	Insectos	Nativo silvestre	--	0	4	13
<i>Persea americana</i>	Aguacate	B	Mamíferos pequeños	Insectos	Nativo cultivado	1	1	0	0
<i>Persea schiedeana</i>	Chinina	B	Aves y mamíferos	Insectos	Nativo silvestre y cultivado	4	3	2	1
<i>Persea sp.</i>	Carboncillo	B	Aves y mamíferos	Insectos	Nativo silvestre	1	30	4	93
FABACEAE									
<i>Acrocarpus fraxinifolius</i>	Cedro rosado	A	Viento	Insectos	Exótico	3	6	0	0
<i>Erythrina corallodendron</i>	Colorín	A	Viento	Insectos	Exótico	--	0	0	2
<i>Gliricidia sepium</i>	Cocuite	A	Viento	Insectos	Nativo cultivado	4	21	0	0
<i>Inga jinicuil</i>	Jinicuil	B	Aves y pequeños mamíferos	Insectos	Nativo cultivado	1	2	0	0
<i>Inga nobilis</i>	Chalahuite	B	Aves y pequeños mamíferos	Insectos	Nativo cultivado	3	6	2	0
<i>Inga vera</i>	Chalahuite	B	Aves y pequeños mamíferos	Insectos	Nativo cultivado	4	101	11	62
<i>Leucaena leucocephala</i>	Huaxi	B	Explosión	Insectos	Nativo silvestre y cultivado	1	0	0	5
<i>Mimosa scarabella</i>	Bracatinga	A	Explosión	Insectos	Exótico	3	1	0	0
MELASTOMATACEAE									
<i>Conostegia xalapensis</i>	Teshua capolin	B	Aves	Insectos	Nativo silvestre	4	5	3	39
<i>Miconia minutiflora</i>	Pico de pájaro	B	Aves	Insectos	Nativo silvestre y cultivado	1	2	3	13

<i>Miconia trinervia*</i>	Capulín	B	Aves	Insectos	Nativo silvestre	--	0	3	17
MELIACEAE									
<i>Cedrela odorata</i>	Cedro rojo	A	Viento	Insectos	Nativo cultivado	4	6	0	0
<i>Swietenia macrophylla</i>	Caoba	A	Viento	Insectos	Nativo silvestre y cultivado	3	2	0	0
<i>Trichilia havanensis</i>	Ramatinaja	B	Aves	Insectos	Nativo silvestre	4	0	1	1
MORACEAE									
<i>Pseudolmedia glabrata</i>	Tepetomate	B	Aves y mamíferos	Insectos	Nativo silvestre	1	4	0	13
<i>Pseudolmedia</i> sp.	Tepetomatillo	B	Aves y mamíferos medianos	Insectos	Nativo silvestre	--	0	0	12
MYRSINACEAE									
<i>Parathesis psychotrioides</i>	Capulincillo	B	Aves	Insectos	Nativo silvestre	1	12	5	317
MYRTACEAE									
<i>Eugenia capulí</i>	Capulín	B	Aves	Insectos	Nativo silvestre	1	0	0	11
<i>Pimenta dioica</i>	Pimienta	B	Aves y murciélagos	Insectos	Nativo silvestre y cultivado	4	38	0	17
<i>Psidium guajava</i>	Guayaba	B	Aves y murciélagos	Insectos	Nativo cultivado	1	0	1	3
<i>Syzygium jambos</i>	Pomarosa	B	Murciélagos	Insectos	Exótico	1	1	0	5
PAPAVERACEAE									
<i>Bocconia frutescens</i>	Gordolobo	B	Aves	Insectos	Nativo silvestre	1	4	9	3
PIPERACEAE									
<i>Piper auritum*</i>	Oequelite	B	Murciélagos	Insectos	Nativo silvestre	--	0	3	149
<i>Piper hispidum*</i>	Xalcuahuit	B	Murciélagos	Insectos	Nativo silvestre	--	0	1	60
<i>Piper lapathifolium*</i>	Hoja Santa	B	Murciélagos	Insectos	Nativo silvestre	--	0	0	7
<i>Piper peltatum*</i>	Hoja Santa	B	Murciélagos	Insectos	Nativo silvestre	--	0	0	10
<i>Piper umbellatum*</i>	Santa María	B	Murciélagos	Insectos	Nativo silvestre	--	0	0	24
PROTEACEAE									
<i>Macadamia integrifolia</i>	Macadamia	B	Mamíferos pequeños	Insectos	Exótico	3	13	1	0
ROSACEAE									

<i>Eriobotrya japonica</i>	Níspero	B	Aves	Insectos	Exótico	1	1	0	0
<i>Prunus pérsica</i>	Durazno	B	Aves y mamíferos medianos	Insectos	Exótico	4	6	0	0
RUBIACEAE									
<i>Hamelia patens</i>	Balletilla	B	Aves	Insectos	Nativo silvestre	1	1	4	10
RUTACEAE									
<i>Citrus aurantiifolia</i>	Lima	B	Aves y mamíferos pequeños	Insectos	Exótico	1	4	0	4
<i>Citrus limonia</i>	Limón	B	Aves y mamíferos pequeños	Insectos	Exótico	3	1	0	2
<i>Citrus reticulata</i>	Mandarina	B	Aves y mamíferos pequeños	Insectos	Exótico	1	10	2	6
<i>Citrus sinensis</i>	Naranja criolla	B	Aves y mamíferos pequeños	Insectos	Exótico	1	47	7	23
<i>Citrus</i> sp. 1	Naranja tardía	B	Aves y mamíferos pequeños	Insectos	Exótico	4	65	0	20
<i>Citrus</i> sp.2	Naranja puchi	B	Aves y mamíferos pequeños	Insectos	Exótico	2	1	0	0
<i>Citrus</i> sp.3	Naranja huachi	B	Aves y mamíferos pequeños	Insectos	Exótico	3	1	0	0
SAPINDACEAE									
<i>Cupania dentata</i>	Garochilla	B	Aves	Insectos	Nativo silvestre	1	9	6	18
<i>Cupania glabra</i>	Garochilla	B	Aves	Insectos	Nativo silvestre	--	0	10	11
SAPOTACEAE									
<i>Pouteria sapota</i>	Zapote mamey	B	Mamíferos medianos	Insectos	Nativo cultivado	1	8	2	2
SOLANACEAE									
<i>Brugmansia sanguínea</i>	Florifundio rojo	B	Aves	Insectos	Exótico	2	1	0	8
<i>Cestrum nocturnum</i>	Huele de noche	A	Gravedad	Murciélagos	Nativo silvestre	1	1	0	0
<i>Cestrum racemosum</i>	Huele de noche	B	Aves y Mamíferos medianos	Insectos	Nativo silvestre	1	0	2	47

THEACEAE									
<i>Camellia japonica</i>	Camelia	B	Mamíferos pequeños	Insectos y aves	Exótico	2	2	0	0
TILIACEAE									
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	Jonote	A	Viento	Insectos	Nativo silvestre	1	19	3	7
ULMACEAE									
<i>Trema micrantha</i>	Matacaballo	B	Aves	Insectos	Nativo silvestre	1	8	0	12
URTICACEAE									
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Hormiguerillo	B	Aves, mamíferos y murciélagos	Viento	Nativo silvestre	1	1	2	1
<i>Myriocarpa longipes</i>	Totomochtillo	A	Viento	Viento	Nativo silvestre	1	1	0	1
<i>Urera rzedowski*</i>	Mal hombre	B	Murciélagos	Insectos	Nativo silvestre	--	0	3	10
VERBENACEAE									
<i>Cornutia grandifolia</i>	Cuahuhteconi	B	Aves	Aves	Nativo silvestre y cultivado	1	0	1	0
<i>Lippia umbellata</i>	Tabaquillo	B	Aves	Insectos	Nativo silvestre y cultivado	1	2	0	0