





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.



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS  
ECOLOGÍA

**Importancia de los fragmentos pequeños de selva húmeda para la  
conservación de la diversidad y estructura de la vegetación en la selva  
Lacandona, Chiapas, México**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**MANUEL ALEJANDRO HERNÁNDEZ RUEDAS**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. VÍCTOR ARROYO RODRÍGUEZ**  
UNAM, CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS  
**COMITÉ TUTOR: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO**  
UNAM, FACULTAD DE CIENCIAS  
**DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS**  
UNAM, CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

**MÉXICO, D.F., MARZO, 2014**



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 Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 30 de septiembre del 2013, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestro en Ciencias Biológicas del alumno **Manuel Alejandro Hernández Ruedas** con número de cuenta **302302512** con la tesis titulada: **"Importancia de los fragmentos pequeños de selva húmeda para la conservación de la diversidad y estructura de la vegetación en la selva Lacandona Chiapas, México"** bajo la dirección del Dr. Victor Arroyo Rodríguez.

Presidente:	Dra. Rosa Irma Trejo Vázquez
Vocal:	Dr. Javier Francisco Laborde Dovalí
Secretario:	Dr. Miguel Martínez Ramos
Suplente:	Dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa
Suplente:	Dr. Guillermo Ibarra Manríquez

Sin otro particular, quedo de usted.

**Atentamente**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"**  
Cd. Universitaria, D.F. a, 6 de febrero del 2014.

*M. del Coro Arizmendi*

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga  
Coordinadora del Programa

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por haberme dado la oportunidad de realizar mis estudios de posgrado.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico otorgado durante el período de duración de mis estudios de maestría (CVU: 385044; Becario: 255127).

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico, DGAPA, UNAM, por el financiamiento concedido a través del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT), proyectos IA-203111, IB-200812 y RR-280812. Al Programa de Apoyo a los Estudios de Programa (PAEP), UNAM, y al Programa de Becas Mixtas para Becarios CONACYT nacionales, CONACYT, por apoyar económicamente la estancia de investigación que realicé en el extranjero.

A mi asesor el Dr. Víctor Arroyo Rodríguez, quién en todo momento me brindó su apoyo. Agradezco por todas las enseñanzas, comentarios, discusiones y tiempo dedicado a mi formación profesional. Gracias por haberme aceptado como alumno y permitirme desarrollar este bonito trabajo de tesis.

A los miembros de mi comité tutorial, Dr. Jorge A. Meave del Castillo y Dr. Miguel Martínez Ramos. Gracias por contribuir activamente a lo largo de todo el proceso de elaboración de la tesis. Agradezco todas sus críticas, comentarios y sugerencias que ayudaron a la escritura de este manuscrito.

## **AGRADECIMIENTOS PERSONALES**

A mi familia que en particular siempre ha estado conmigo, en las buenas y en las malas. Los quiero mucho a todos (Papá, Mamá, Hugo, Roberto y Dewey).

A la Universidad Nacional Autónoma de México, que representa la máxima casa de estudios y alma académica del país.

A mi asesor y amigo el Dr. Víctor Arroyo Rodríguez. Muchas gracias por nunca dejarme caer y siempre alentarme a salir adelante.

Al Dr. Bráulio A. Santos por haber dirigido y apoyado la realización de la estancia de investigación llevada a cabo de manera conjunta en la Universidade Federal da Paraíba y la Universidade Federal de Pernambuco, Brasil.

A todos los profesores que durante mis estudios de maestría compartieron un poco de su conocimiento conmigo, a los que me orientaron y me brindaron su apoyo.

A mis comadres Adriana Garmendia, Miriam San José y Mireia Solà. Les agradezco enormemente que me hayan brindado su amistad, y también quiero darles gracias por todo el apoyo que me dieron durante el trabajo de campo.

A toda la familia Jamangapé, especialmente a Gilberto. Por el conocimiento y todas las vivencias compartidas, muchas gracias amigo.

A Gabriel Mendes y Kelaine Demetrio por abrirme las puertas de su hogar y de su corazón. Les agradezco todo el apoyo brindado durante mi estadia en Recife. Nunca me imaginé encontrar tanto cariño tan lejos de mi país. Gracias a ustedes y a sus familias.

A Ulises Daniel González Gordillo y familia por todas las facilidades brindadas durante las estancias en Comitán. Estoy muy agradecido su hospitalidad y generosidad.

A todos los compañeros y amigos que colaboraron de alguna u otra forma haciendo más agradables los días de escuela, de trabajo de campo, en Morelia, en la Lacandona, en Brasil, en la Ciudad de México, a todos ustedes muchas gracias.

A los habitantes de los ejidos Adolfo López Mateos, Boca de Chajul, El Pirú, El Porvenir, Flor de Marqués, Francisco J. Grajales, Galacia, Ixcán, La Nueva Unión, Loma Bonita, Nuevo Zamora Pico de Oro, Playón de la Gloria, Reforma Agraria, San Isidro, Santa Rita, Tierra y Libertad y Trece de Septiembre. El desarrollo de este proyecto no hubiera sido posible sin su colaboración.

Finalmente, a mi amada Pilar. A ti por ser mi compañera, porque estuviste a mi lado en todo momento. No tengo duda de que llegaste a mi vida en el momento justo, tu apoyo fue indispensable para que yo hoy en día pueda alcanzar uno de los objetivos más importantes de mi vida. Te amo por todo eso y muchas cosas más.

## **DEDICATORIA**

A mis padres y hermanos que han estado a mi lado en las buenas y en las malas. Gracias por el apoyo y cariño incondicional que me han dado en todo momento. Porque gracias a ustedes he alcanzado las metas que me he propuesto a lo largo de mi vida.

A los habitantes de la selva Lacandona, especialmente para aquellos que habitan en la región de Marqués de Comillas. A ustedes que son afortunados de vivir en uno de los lugares más hermosos de México, caracterizado por hermosos paisajes de tonos verdes y azules y por ser el hábitat de flora y fauna exuberante.

A los sectores gubernamentales, sociales y privados responsables de la conservación, manejo y uso sustentable de la biodiversidad en la selva Lacandona. Espero que este trabajo les sea útil y que contribuya a la adecuada toma de decisiones en materia de conservación para la región.



# ÍNDICE

Resumen .....	I
Abstract .....	II
1. Introducción .....	1
2. Objetivos .....	6
3. Hipótesis y Predicciones .....	7
4. Literatura Citada .....	9
5. Artículo Sometido a Publicación: Small Rainforest Patches are Highly Valuable for the Conservation of Tree Diversity and Vegetation Structure in a Biodiversity Hotspot .....	16
5.1. Introduction .....	16
5.2. Materials and Methods.....	19
5.2.1. Study Area .....	19
5.2.2. Vegetation Sampling .....	21
5.2.3. Data Analyses .....	22
5.3. Results .....	23
5.4. Discussion .....	28
5.4.1. The Conservation Value of Small Forest Patches .....	28
5.4.2. Controversy on the Effectiveness of Fragmented Landscapes in Retaining Biodiversity .....	29
5.4.3. Conclusions and Future Directions .....	31
5.5. References .....	32
5.6. Supporting Information .....	40
5.6.1. Appendix 1, Novelty for the Lacandon Rainforest flora, Chiapas, Mexico ..	40
5.6.2. Tree Species List, Lacandon Rainforest, Chiapas, Mexico .....	41
5.6.3. Literature cited .....	48
6. Conclusiones .....	49
7. Literatura Citada .....	52

## LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

**Figura 1.** (A) Mapa del hotspot de biodiversidad Mesoamérica, mostrando (B) la Reserva de la Biosfera Montes Azules y la Subregión de Marqués de Comillas. Ubicación del área de estudio en la selva Lacandona, Sureste de México (C), mostrando los 26 fragmentos de bosque en el paisaje fragmentado de la Subregión Marqués de Comillas y las cuatro áreas de referencia dentro del bosque continuo de la Reserva de la Biosfera Montes Azules. 20

**Figura 2.** Escalamiento multidimensional no métrico, ordenación de las especies de árboles a través de cada sitio muestreado en la fragmentada selva Lacandona, México. El tamaño del punto es directamente proporcional al tamaño del sitio. CF = bosque continuo. 26

**Figura 3.** Curvas de acumulación especies-área para la selva Lacandona, México. Número acumulado de especies muestreado en 0.1 ha por sitio en contra del número de fragmentos añadidos. Los fragmentos fueron añadidos de pequeños a grandes y de grandes a pequeños, respectivamente, y entonces se obtuvo la cuenta acumulada de especies correspondiente. Se señala el valor del Índice de Saturación. Los sitios de referencia están representados en la gráfica en los puntos del eje x 1, 2, 3 y 4 del más grande al más pequeño, y en los puntos 27, 28, 29 y 30 de menor a mayor. 27

**Cuadro 1.** Atributos de la vegetación en 26 fragmentos de bosque (FP) y cuatro sitios de referencia dentro de un bosque continuo (CF) muestreados en la parte sureste fragmentada de la selva Lacandona, Chiapas, México. El número de familias, géneros, especies, tallos, árboles muertos y talados son señalados, así como el área basal (BA m<sup>2</sup>) y el factor de equitatividad (*EF*) estimado en diez transectos de 50 × 2-m por sitio. Los sitios están acomodados en orden ascendente de tamaño. 25

**Cuadro S1.** Lista de las especies de árboles registradas en 26 fragmentos de bosque y cuatro sitios de referencia dentro de un bosque continuo en la selva Lacandona, México. Los nombres de las especies están en función de la base de datos on-line del Missouri Botanical Garden (Tropicos) disponible en <http://www.tropicos.org>. Se indican los valores de abundancia y proporción de sitios ocupados de fragmentos de bosque (FP) y bosque continuo (CF) para cada una de las especies. 41

## RESUMEN

Los bosques tropicales están siendo severamente deforestados y degradados a nivel mundial debido a la intensificación de las actividades agrícolas y ganaderas, la explotación de recursos maderables y no maderables y la expansión e incremento de la población humana; por lo tanto un número creciente de especies y poblaciones están siendo “forzadas” a habitar en fragmentos pequeños y aislados de bosque. En estos paisajes fragmentados emergentes, los fragmentos pequeños de bosque pueden ser altamente valiosos para la conservación de la biodiversidad. Se probó esta hipótesis evaluando las diferencias en la diversidad de especies de árboles y la estructura de la vegetación en 26 fragmentos de bosque tropical húmedo (de 2 a 92 ha) y cuatro áreas dentro un bosque continuo en la selva Lacandona, México. Los fragmentos presentaron comunidades diversas de plantas nativas, incluyendo especies amenazadas y un nuevo registro para la flora de México. Aunque el número de árboles talados incrementó en fragmentos más pequeños, el tamaño de éstos fue un indicador limitado del área basal total, de la densidad de árboles, del número de especies, géneros y familias, así como de la equitatividad de la comunidad. Los fragmentos difirieron altamente en composición florística (alta diversidad beta), independientemente de su tamaño, lo que indica que tienen una contribución similar a la diversidad regional de especies. A pesar de las recientes controversias sobre el tema, estos hallazgos apoyan la idea de que en esta región que alberga un elevado número de especies, un alto grado de endemismos y que está siendo intensamente deforestada, los fragmentos pequeños de bosque tropical húmedo son altamente valiosos para la conservación de la diversidad de especies arbóreas y de la estructura de la vegetación. Con base en estos resultados, las iniciativas de conservación nacionales e internacionales enfocadas exclusivamente en preservar los remanentes de bosque más grandes incrementarán las presiones antropogénicas sobre los fragmentos más pequeños, con consecuencias negativas para el mantenimiento de la biodiversidad, la conectividad del paisaje y los servicios ecosistémicos.

## ABSTRACT

Tropical forests are being subjected to severe deforestation and degradation worldwide due to agricultural and cattle ranching intensification, timber and non-timber exploitation, and the expansion and increase in human population; therefore an increasing number of species and populations are being ‘forced’ to inhabit isolated and small forest patches. In these emerging human-modified landscapes small forest patches can be highly valuable for biodiversity conservation. This hypothesis was tested by evaluating differences in tree species diversity and vegetation structure in 26 small forest patches (2 to 92 ha) and four areas within a continuous forest in the Lacandon rainforest, Mexico. These patches contained diverse communities of native plants, including endangered species and a new record for the Mexican flora. Although the number of logged trees increased in smaller patches, patch size was a poor indicator of total basal area, stem, species, genus, and family densities, and community evenness. Yet patches strongly differed in floristic composition (high  $\beta$ -diversity), independently of patch size, indicating that patches of different sizes had a similar contribution to the regional species diversity. Despite recent controversies on the topic, these findings support the idea that in the Lacandon biodiversity hotspot, small forest patches are highly valuable for the conservation of tree species diversity and vegetation structure. Based on these results, I propose that national and international conservation initiatives focused exclusively on preserving large forest remnants will increase the anthropogenic pressures on the small, but highly valuable, forest patches with negative consequences for the maintenance of biodiversity, landscape connectivity and ecosystem services.

## 1. INTRODUCCIÓN

La demanda por tierras para agricultura, ganadería y asentamientos humanos ha propiciado la pérdida de grandes áreas forestales en todo el mundo (FAO, 2012). Este proceso ha sido más evidente en los bosques tropicales (también conocidos en México como selvas tropicales) (FAO, 2012; Gibbs et al., 2010), particularmente en el Neotrópico (Aide et al., 2013; Corlett y Primack, 2008). De hecho, debido al crecimiento de la población humana y la creciente demanda global de alimentos y combustibles bajo la tendencia actual de consumo vinculada a sistemas de producción agropecuaria y políticas económicas, gubernamentales e institucionales débiles y mal enfocadas (Aide et al., 2013; Butler y Laurance, 2008; Geist y Lambin, 2002; Koh y Lee, 2012), se espera que este proceso de cambio de uso del suelo no cambie en los próximos años (Sala et al., 2000). Esta situación representa una gran amenaza para la biodiversidad ya que los bosques tropicales resguardan una proporción mayoritaria de la diversidad global (Dirzo y Raven, 2003). Al mismo tiempo, la deforestación de los bosques tropicales puede amenazar el bienestar humano, ya que se depende en gran medida de los bienes y servicios que esta gran biodiversidad provee (Díaz et al., 2006).

La deforestación de los bosques tropicales altera las características espaciales de los paisajes. En particular, la deforestación suele ir acompañada de un proceso de fragmentación, lo que incrementa el número de fragmentos de bosque remanente, reduce su tamaño e incrementa su grado de aislamiento (Fahrig, 2003). La matriz que rodea a estos fragmentos puede ser más o menos heterogénea, dependiendo del tipo de actividad antropogénica dominante en el paisaje. Por ejemplo, en Suramérica, el cultivo extensivo (latifundios) de caña de azúcar, soya y pastizales ganaderos, han originado paisajes dominados por matrices muy homogéneas (e.g., Melo et al., 2013). Sin embargo, los paisajes Mesoamericanos son típicamente más heterogéneos, ya que aquí los latifundios extensos son escasos. Por ejemplo se estima que el 80% de los bosques mexicanos son propiedad de comunidades locales e indígenas (Boege, 2009), lo que ha permitido que el uso de la tierra sea más diverso, con pequeñas

parcelas dedicadas a diferentes actividades (e.g., cultivos agroforestales, cultivos anuales, pastizales, asentamientos humanos) (DeClerck et al., 2010; Harvey et al., 2008). Además, se ha observado otro escenario en donde debido al éxodo de campesinos a la ciudad y al fenómeno migratorio de carácter interestatal e internacional, muchas de estas parcelas están siendo abandonadas, lo que ha fomentado la expansión de bosques secundarios por medio de la regeneración del bosque en muchas tierras abandonadas (Aide et al., 2013; CONABIO, 2013; FAO, 2009).

La respuesta de las especies a las alteraciones en las características espaciales dentro y entre paisajes es muy variable. Esta variabilidad depende de las características biológicas y ecológicas de las especies (Ewers y Didham, 2006; Henle et al., 2004), de la cantidad de hábitat remanente (Andrén, 1994; Fahrig, 2013, 2003; Pardini et al., 2010) y del manejo histórico y contemporáneo del paisaje (Gardner et al., 2009; Melo et al., 2013). Mientras que algunos trabajos demuestran que en paisajes fragmentados puede haber una pérdida significativa de la diversidad genética (Keller y Largiadèr, 2003), filogenética (Santos et al., 2010), funcional (Barragán et al., 2011), taxonómica (Gibbons et al., 2000; Kruess y Tschamtker, 1994; Owens y Bennett, 2000; Turner, 1996) y de ecosistemas (Hoekstra et al., 2005; Woodruff, 2001), otros estudios han puesto en duda estos hallazgos, demostrando que una proporción mayoritaria de la biodiversidad taxonómica y filogenética puede estar inmersa en paisajes fragmentados (e.g., Arroyo-Rodríguez et al., 2012, 2009; Castillo-Campos y Laborde, 2004; Guevara et al., 1994). La poca consistencia en los resultados obtenidos en paisajes fragmentados con diferentes condiciones y características ha dificultado conocer su efectividad relativa para conservar la biodiversidad. Por otra parte, se ha sugerido que el abandono de tierras va a permitir que la biodiversidad se recupere en un futuro cercano (Edwards et al., 2011; Lugo, 2013; Mendenhall et al., 2012; Norden et al., 2009; Turner et al., 1994; Wright y Muller-Landau, 2006). Sin embargo, evidencias de paisajes severamente deforestados desde hace más de 200 años en Brasil sugieren que la sucesión secundaria puede detenerse, de forma que los fragmentos de bosque abandonados nunca recuperan la diversidad original de plantas (Melo et al., 2013; Santos et al., 2008; Tabarelli et al.,

2012). Esto puede estar relacionado con el impacto de amenazas crónicas (e.g., tala selectiva, cacería) que altera la diversidad de plantas y animales, así como con la eliminación y alteración de procesos ecológicos clave (e.g., dispersión de semillas) que pueden limitar el flujo génico dentro y entre fragmentos y la efectividad en el reclutamiento de plántulas, impactando fuertemente en la regeneración de estos ecosistemas (Melo et al., 2013; revisado por Tabarelli et al., 2013; Turner y Corlett, 1996). Así, parece que la enorme variabilidad entre paisajes tropicales en las características ecológicas, biogeográficas y del régimen e intensidad de disturbios (Chazdon, 2003; Corlett y Primack, 2006; Metz et al., 2008) no han permitido conocer cuál es el valor de los fragmentos de bosque para la conservación de las especies en paisajes fragmentados.

Esta cuestión es particularmente importante debido a que las reservas forestales tropicales están teniendo poca efectividad para conservar la diversidad y los procesos ecosistémicos (Laurance et al., 2012). Aunque ha existido un incremento considerable del número (y superficie) de áreas protegidas en el mundo (Naughton-Treves et al., 2005), la cantidad de bosques tropicales protegidos, aproximadamente una cuarta parte del total mundial (Chape et al., 2005; Nelson y Chomitz, 2011), no es suficiente para garantizar la conservación de la enorme biodiversidad que alberga este bioma (e.g., Sánchez-Azofeifa et al., 1999). De hecho, recientemente se ha puesto en evidencia que un elevado número de reservas forestales tropicales en el mundo están experimentando un serio proceso de pérdida de diversidad taxonómica y funcional debido al impacto de presiones antropogénicas ejercidas dentro y fuera de estas reservas (Laurance et al., 2012). Estos hallazgos sugieren que existe una fuerte interdependencia de la biodiversidad tropical dentro y fuera de las reservas, por lo que el destino de la biodiversidad dentro de las reservas depende del manejo y conservación de las especies fuera de las reservas (Laurance et al., 2012; ver también el programa Man and the Biosphere (MAB)-UNESCO). Dado que una gran proporción de la diversidad se encuentra fuera de las reservas (Melo et al., 2013; Tabarelli et al., 2013), es necesario identificar y posteriormente proteger áreas con gran valor de conservación fuera de ellas (también ver Chazdon et al., 2009). Es bajo este contexto que resulta

crucial evaluar la capacidad de los fragmentos de bosque tropical para mantener diversidad de especies y estructura de la vegetación, particularmente en regiones tropicales que resguarden mayor diversidad (Turner y Corlett, 1996).

La pérdida y fragmentación del hábitat no sólo tiene efectos negativos en la diversidad de especies ya que también puede afectar la estructura de las comunidades al alterar la dinámica de distintos procesos ecológicos (Laurance, 2002). Estudios realizados con plantas tropicales en fragmentos dentro de un paisaje experimentalmente fragmentado han reportado incrementos en la mortalidad de árboles (Laurance et al., 2000), apertura de claros en el dosel (Laurance et al., 1998a), recambio de especies (Laurance et al., 2006), reclutamiento de individuos (Laurance et al., 1998b) y reducciones en biomasa (Laurance et al., 1998c) y densidad de plántulas (Benítez-Malvido, 1998) que producen modificaciones en el número de especies, composición y estructura de la vegetación. De hecho, la alteración de estos procesos podría ser más aguda en fragmentos pequeños de hábitat, ya que a diferencia de grandes remanentes, éstos son más vulnerables a eventos de estocasticidad ambiental, e.g., perturbación por huracanes e incendios (Laurance y Curran, 2008), cambios microclimáticos acentuados por los efectos de borde (Laurance, 1991), invasión de especies de plantas provenientes de elementos de la matriz adyacentes (Janzen, 1983) y a disturbios ocasionados por actividades humanas como la cacería (Chiarello, 1999) y tala selectiva (Ferraz et al., 2005).

La selva Lacandona, en el estado de Chiapas, es uno de los mayores remanentes de bosque tropical húmedo de México (Ramírez, 2011). Esta región también abarca partes de Guatemala y Belice, por lo que está catalogada como uno de los remanentes de bosque húmedo más importantes en Mesoamérica (Mendoza y Dirzo, 1999). Además, la selva Lacandona desempeña un papel muy importante ya que cumple la función de corredor biológico al facilitar el movimiento, dispersión y migración de especies a través de Centroamérica y México (Arriaga et al., 2000). Aunque en México la selva Lacandona sólo representa el 0.6% de la extensión territorial (Arriaga et al., 2000), esta región alberga una enorme proporción de la diversidad de especies de plantas y animales del país (Martínez et



al., 1994; Medellín, 1994). Por ejemplo, se ha documentado la presencia de 3400 especies de plantas vasculares y se estima que la riqueza total de especies podría ser considerablemente mayor (Martínez et al., 1994). No obstante, tal diversidad de especies se ha visto amenazada debido a los procesos de deforestación y fragmentación conducidos principalmente por las actividades de cambio de uso de suelo en la región (Mendoza y Dirzo, 1999). Con la finalidad de proteger a la selva Lacandona el gobierno mexicano decretó el establecimiento de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, la cual representa y protege el remanente de bosque más grande en la región.

A pesar de que varios estudios han descrito la composición y estructura de la vegetación en la selva Lacandona (Martínez et al., 1994; Meave et al., 2008) y en la región de Marqués de Comillas (el área de estudio) (Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos, 2002; van Breugel et al., 2006), estos han sido realizados en fragmentos de vegetación secundaria y dentro de la Estación Biológica Chajul (un área de bosque continuo bien preservada). Por lo tanto, el presente estudio es el primero en analizar la diversidad de especies y estructura de la vegetación en un gran número de fragmentos de vegetación primaria de diferentes tamaños distribuidos a lo largo de toda la región de Marqués de Comillas con el propósito de determinar su valor de conservación para la diversidad regional de especies.

## **2. OBJETIVOS**

### *Objetivo general*

Evaluar la importancia de los fragmentos pequeños de bosque tropical húmedo para la conservación de la diversidad de árboles y la estructura de la vegetación en la selva Lacandona, Chiapas, México.

### *Objetivos particulares*

1. Determinar si la diversidad de especies y la estructura de la vegetación están relacionadas con el tamaño del fragmento.
2. Examinar la contribución relativa de los fragmentos de bosque pequeños a la diversidad regional de especies arbóreas.

### 3. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

La hipótesis propuesta en este estudio establece que los fragmentos pequeños de bosque son muy valiosos para la conservación de la diversidad y la estructura de la vegetación debido a que:

1. La pérdida y fragmentación del bosque tropical húmedo de la región de Marqués de Comillas (área de estudio) son eventos relativamente recientes, aprox. 40 años (Aguilar y Mora, 1992). Puesto que la longevidad de la mayoría de los árboles en este ecosistema supera los 40 años (Laurance et al., 2004), se espera que la pérdida de diversidad y estructura de la vegetación no sea estadísticamente significativa entre fragmentos y sitios dentro del bosque continuo.
2. El porcentaje de cobertura forestal remanente en Marqués de Comillas es relativamente alto (aproximadamente 40%), y se ha propuesto que en paisajes fragmentados que han perdido > 70% de cobertura forestal original (Andrén, 1994; Bascompte y Solé, 1996; Fahrig, 2003), e incluso > 89% (Arroyo-Rodríguez et al., 2009), se observa una disminución dramática de la riqueza de especies en el paisaje.
3. La matriz que rodea a los fragmentos de bosque en el área de estudio es muy heterogénea (i.e., mantiene diferentes tipos de cultivo, bosques secundarios en diferentes etapas de regeneración, pastizales, asentamientos humanos), y existen evidencias que indican que el mantenimiento de matrices heterogéneas puede favorecer la persistencia de la diversidad al favorecer el movimiento de individuos y la disponibilidad de recursos (Fahrig et al., 2011; Harvey et al., 2006). Además, los efectos de borde pueden ser menores cuando la estructura y composición de la matriz es más similar al hábitat original (Murcia, 1995).

4. Finalmente, la región aún mantiene la mayoría de la fauna original (i.e., no ha experimentado un proceso de defaunación severo) (Garmendia et al., 2013; Naranjo y Bodmer, 2007), lo que puede favorecer la persistencia de procesos ecológicos clave para el mantenimiento de la diversidad de plantas (e.g., herbivoría, polinización, dispersión y depredación de semillas) (Beck et al., 2013; Dirzo y Miranda, 1991; Stoner et al., 2007).

Si los fragmentos de bosque pequeños son valiosos para la conservación de la diversidad y la estructura de la vegetación, se espera encontrar que: (1) las correlaciones entre el tamaño del fragmento y la diversidad de especies y la estructura de la vegetación serán débiles; (2) la similitud en la composición de especies entre fragmentos será baja; y (3) fragmentos grandes y pequeños acumularán un número similar de especies.

#### 4. LITERATURA CITADA

- Aguilar, L.F., Mora, C.S., 1992. Colonización y deterioro de la selva Lacandona. *Rev. Geogr.* 116, 67-84.
- Aide, T.M., Clark, M.L., Grau, H.R., López-Carr, D., Levy, M.A., Redo, D., Bonilla-Moheno, M., Riner, G., Andrade-Núñez, M.J., Muñiz, M., 2013. Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica* 45, 262-271.
- Andrén, H., 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71, 355-366.
- Arriaga, L., Espinoza, J.M., Aguilar, C., Martínez, E., Gómez, L., Loa, E., 2000. *Regiones Terrestres Prioritarias de México*, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Mexico City.
- Arroyo-Rodríguez, V., Cavender-Bares, J., Escobar, F., Melo, F.P.L., Tabarelli, M., Santos, B.A., 2012. Maintenance of tree phylogenetic diversity in a highly fragmented rain forest. *J. Ecol.* 100, 702-711.
- Arroyo-Rodríguez, V., Pineda, E., Escobar, F., Benítez-Malvido, J., 2009. Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conserv. Biol.* 23, 729-739.
- Barragán, F., Moreno, C.E., Escobar, F., Halffter, G., Navarrete, D., 2011. Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. *PLoS ONE* 6, e17976.
- Bascompte, J., Solé, R.V., 1996. Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *J. Anim. Ecol.* 65, 465-473.
- Beck, H., Snodgrass, J.W., Thebpanya, P., 2013. Long-term exclosure of large terrestrial vertebrates: implications of defaunation for seedling demographics in the Amazon rainforest. *Biol. Conserv.* 163, 115-121.
- Benítez-Malvido, J., 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conserv. Biol.* 12, 380-389.
- Boege, E., 2009. El reto de la conservación de la biodiversidad en los territorios de los pueblos indígenas, en: *Capital Natural de México*. CONABIO, Ciudad de México, pp. 603-649.
- Butler, R.A., Laurance, W.F., 2008. New strategies for conserving tropical forests. *Trends Ecol. Evol.* 23, 469-472.
- Castillo-Campos, G., Laborde, J., 2004. La vegetación, en: Guevara, S., Laborde, J., Sánchez-Ríos, G. (Eds.), *Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra*. Instituto de Ecología, A. C., y Unión Europea, Xalapa, pp. 231-265.

- Chape, S., Harrison, J., Spalding, M., Lysenko, I., 2005. Measuring the extent and effectiveness of protected areas as an indicator for meeting global biodiversity targets. *Phil. Trans. R. Soc. B* 360, 443-455.
- Chazdon, R.L., 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 6, 51-71.
- Chazdon, R.L., Harvey, C.A., Komar, O., Griffith, D.M., Ferguson, B.G., Martínez-Ramos, M., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L., van Breugel, M., Philpott, S.M., 2009. Beyond reserves: a research agenda for conserving biodiversity in human-modified tropical landscapes. *Biotropica* 41, 142-153.
- Chiarello, A.G., 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biol. Conserv.* 89, 71-82.
- CONABIO, 2013. La biodiversidad en Chiapas: estudio de estado, CONABIO, Ciudad de México.
- Corlett, R.T., Primack, R.B., 2006. Tropical rainforests and the need for cross-continental comparisons. *Trends Ecol. Evol.* 21, 104-110.
- Corlett, R.T., Primack, R.B., 2008. Tropical rainforest conservation: a global perspective, en: Carson, W.P., Schnitzer, S.A. (Eds.), *Tropical Forest Community Ecology*. Wiley-Blackwell, Oxford, pp. 443-457.
- DeClerk, F.A.J., Chazdon, R., Holl, K.D., Milder, J.C., Finegan, B., Martinez-Salas, A., Imbach, P., Canet, L., Ramos, Z., 2010. Biodiversity conservation in human-modified landscapes of Mesoamerica: past, present and future. *Biol. Conserv.* 143, 2301-2313.
- Díaz, S., Fargione, J., Chapin III, F.S., Tilman, D., 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biol.* 4, e277.
- Dirzo, R., Miranda, A., 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation, en: Price, P.W., Lewinsohn, T.M., Fernandes, G.W., Benson, W.W. (Eds.), *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. Jhon Wiley & Sons, Inc. New York, pp. 273-287.
- Dirzo, R., Raven, P.H., 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 28, 137-167.
- Edwards, D.P., Larsen, T.H., Docherty, T.D.S., Ansell, F.A., Hsu, W.W., Derhé, M.A., Harmer, K.C., Wilcove, D.S., 2011. Degraded lands worth protecting: the biological importance of southeast Asia's repeatedly logged forests. *Proc. R. Soc. London B* 278, 82-90.
- Ewers, R.M., Didham, R.K., 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol. Rev.* 81, 117-142.

- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 487-515.
- Fahrig, L., 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *J. Biogeogr.* <http://dx.doi.org/10.1111/jbi.12130>.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.* 14, 101-112.
- FAO, 2009. Situación de los Bosques del Mundo 2009. FAO, Rome.
- FAO, 2012. El Estado de los Bosques del Mundo 2012. FAO, Rome.
- Ferraz, S.F.B., Vettorazzi, C.A., Theobald, D.M., Ballester, M.V.R., 2005. Landscape dynamics of Amazonian deforestation between 1984 and 2002 in central Rondônia, Brazil: assessment and future scenarios. *For. Ecol. Manage.* 204, 67-83.
- Gardner, T.A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R.M., Harvey, C.A., Peres, C.A., Sodhi, N.S., 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecol. Lett.* 12, 561-582.
- Garmendia, A., Arroyo-Rodríguez, V., Estrada, A., Naranjo, E., Stoner, K.E., 2013. Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *J. Trop. Ecol.* 29, 331-344.
- Geist, H.J., Lambin, E.F., 2002. Proximate causes and underlying driving forces of tropical deforestation. *BioScience* 52, 143-150.
- Gibbons, J.W., Scott, D.E., Ryan, T.J., Buhlmann, K.A., Tuberville, T.D., Metts, B.S., Greene, J.L., Mills, T., Leiden, Y., Poppy, S., Winne, C.T., 2000. The global decline of reptiles, déjà vu amphibians. *Bioscience* 50, 653-666.
- Gibbs, H.K., Ruesch, A.S., Achard, F., Clayton, M.K., Holmgren, P., Ramankutty, N., Foley, J.A., 2010. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107, 16732-16737.
- Guevara, S., Meave, J., Moreno-Casasola, P., Laborde, J., Castillo, S., 1994. Vegetación y flora de potreros en la sierra de Los Tuxtlas, México. *Acta Bot. Mex.* 28, 1-27.
- Harvey, C.A., Komar, O., Chazdon, R., Ferguson, B.G., Finegan, B., Griffith, D.M., Martínez-Ramos, M., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L., van Breugel, M., Wishnie, M., 2008. Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the Mesoamerican hotspot. *Conserv. Biol.* 22, 8-15.

- Harvey, C.A., Medina, A., Sánchez, D.M., Vichez, S., Hernández, B., Saenz, J.C., Maes, J.M., Casanoves, F., Sinclair, F.L., 2006. Patterns of animal diversity in different forms of tree cover in agricultural landscapes. *Ecol. Appl.* 16, 1986-1999.
- Henle, K., Davies, K.F., Kleyer, M., Margules, C., Settele, J., 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodivers. Conserv.* 13, 207-251.
- Hoekstra, J.M., Boucher, T.M., Ricketts, T.H., Roberts, C., 2005. Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecol. Lett.* 8, 23-29.
- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M., 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecol.* 160, 91-112.
- Janzen, D.H., 1983. No park is an island: increase in interference from outside as park size decreases. *Oikos* 41, 402-410.
- Keller, I., Largiadèr, C.R., 2003. Recent habitat fragmentation caused by major roads leads to reduction of gene flow and loss of genetic variability in ground beetles. *Proc. R. Soc. London B* 270, 417-423.
- Koh, L.P., Lee, T.M., 2012. Sensible consumerism for environmental sustainability. *Biol. Conserv.* 151, 3-6.
- Kruess, A., Tscharntke, T., 1994. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science* 264, 1581-1584.
- Laurance, W.F., 1991. Edge effects in tropical forest fragments: application of a model for the design of nature reserves. *Biol. Conserv.* 57, 205-219.
- Laurance, W.F., 2002. Hyperdynamism in fragmented habitats. *J. Veg. Sci.* 13, 595-602.
- Laurance, W.F., Curran, T.J., 2008. Impacts of wind disturbance on fragmented tropical forests: a review and synthesis. *Austral Ecol.* 33, 399-408.
- Laurance, W.F., Delamônica, P., Laurance, S.G., Vasconcelos, H.L., Lovejoy, T.E., 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404, 836.
- Laurance, W.F., et al., 2012. Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature* 489, 290-294.
- Laurance, W.F., Ferreira, L.V., Rankin-De Merona, J.M., Laurance, S.G., 1998a. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79, 2032-2040.
- Laurance, W.F., Ferreira, L.V., Rankin-De Merona, J.M., Laurance, S.G., Hutchings, R.W., Lovejoy, T.E., 1998b. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conserv. Biol.* 12, 460-464.



- Laurance, W.F., Laurance, S.G., Delamonica, P., 1998c. Tropical forest fragmentation and greenhouse gas emissions. *Forest Ecol. Manag.* 110, 173-180.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Andrade, A., Ribeiro, J.E.L.S., Giraldo, J.P., Lovejoy, T.E., Condit, R., Chave, J., Harms, K.E., D'Angelo, S., 2006. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103, 19010-19014.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Condit, R., D'Angelo, S., Andrade, A., 2004. Inferred longevity of Amazonian rainforest trees based on a long-term demographic study. *Forest Ecol. Manag.* 190, 131-143.
- Lugo, A.E., 2013. Novel tropical forests: nature's response to global change. *Trop. Conserv. Sci.* 6, 325-337.
- Martínez, E., Ramos, C.H., Chiang, F., 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 54, 99-177.
- Meave, J.A., Romero-Romero, M.A., Valle-Doménech, A., Rincón-Gutiérrez, A., Martínez, E., Ramos, C.H., 2008. Plant diversity assessment in the Yaxchilán Natural Monument, Chiapas, Mexico. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 83, 53-76.
- Medellín, R.A., 1994. Mammal diversity and conservation in the selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conserv. Biol.* 8, 780-799.
- Melo, F.P.L., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M., Tabarelli, M., 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends Ecol. Evol.* 28, 461-468.
- Mendenhall, C.D., Daily, G.C., Ehrlich, P.R., 2012. Improving estimates of biodiversity loss. *Biol. Conserv.* 151, 32-34.
- Mendoza, E., Dirzo, R., 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodivers. Conserv.* 8, 1621-1641.
- Metz, M.R., Comita, L.S., Chen, Y., Norden, N., Condit, R., Hubbell, S.P., Sun, I., Noor, N.S., Wright., 2008. Temporal and spatial variability in seedling dynamics: comparison in four lowland tropical forests. *J. Trop. Ecol.* 24, 9-18.
- Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Ecol. Evol.* 10, 58-62.
- Naranjo, E.J., Bodmer, R.E., 2007. Source-sink systems and conservation of hunted ungulates in the Lacandon forest, Mexico. *Biol. Conserv.* 138, 412-420.
- Naughton-Treves, L., Holland, M.B., Brandon, K., The role of protected areas in conserving biodiversity and sustaining local livelihoods. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 30, 219-252.

- Nelson, A., Chomitz, K.M., 2011. Effectiveness of strict vs. multiple use protected areas in reducing tropical forest fires: a global analysis using matching methods. *PLoS ONE* 6, e22722.
- Norden, N., Chazdon, R.L., Chao, A., Jiang, Y., Vílchez-Alvarado, B., 2009. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecol. Lett.* 12, 385-394.
- Owens, I.P.F., Bennett, P.M., 2000. Ecological basis of extinction risk in birds: habitat loss versus human persecution and introduced predators. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97, 12144-12148.
- Pardini, R., Bueno, A.A., Gardner, T.A., Prado, P.I., Metzger, J.P., 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS ONE* 5, e13666.
- Ramírez, D.L., 2011. Escenarios de cambio y cobertura y uso del suelo en el Corredor Biológico Mesoamericano-México. Tesis de licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Sala, O.E., Chapin III, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770-1774.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., Quesada-Mateo, C., Gonzalez-Quesada, P., Dayanandan, S., Kamaljit, A., Bawa, S., 1999. Protected áreas and conservation of biodiversity in the tropics. *Conserv. Biol.* 13, 407-411.
- Santos, B.A., Peres, C.A., Oliveira, M.A., Grillo, A., Alves-Costa, C.P., Tabarelli, M., 2008. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biol. Conserv.* 141, 249-260.
- Santos, B.A., Arroyo-Rodríguez, V., Moreno, C.E., Tabarelli, M., 2010. Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented Brazilian Atlantic forest. *PLoS ONE* 5, e12625.
- Stoner, K.E., Vulinec, K., Wright, S.J., Peres, C.A., 2007. Hunting and plant community dynamics in tropical forests: a synthesis and future directions. *Biotropica* 39, 385-392.
- Tabarelli, M., Santos, B.A., Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F.P.L., 2013. Secondary forests as biodiversity repositories in human-modified landscapes: insights from the Neotropics. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi Cienc. Nat.* 7, 319-328.
- Tabarelli, M., Peres, C.A., Melo, F.P.L., 2012. The 'few winners and many losers' paradigm revisited: emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biol. Conserv.* 155, 136-140.
- Turner, I.M., 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *J. Appl. Ecol.* 33, 200-209.

- Turner, I.M., Tan, H.T.W., Wee, Y.C., Ibrahim, A.B., Chew, P.T., Corlett, R.T., 1994. A study of plant species extinction in Singapore: lessons for the conservation of tropical biodiversity. *Conserv. Biol.* 8, 705-712.
- Turner, I.M., Corlett, R.T., 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends Ecol. Evol.* 11, 330-333.
- van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *J. Trop. Ecol.* 22, 663-674.
- Woodruff, D.S., 2001. Declines of biomes and biotas and the future of evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98, 5471-5476.
- Wright, S.J., Muller-Landau, H.C., 2006. The future of tropical forest species. *Biotropica* 38, 287-301.

## **5. SMALL RAINFOREST PATCHES ARE HIGHLY VALUABLE FOR THE CONSERVATION OF TREE DIVERSITY AND VEGETATION STRUCTURE IN A BIODIVERSITY HOTSPOT**

Manuel A. Hernández-Ruedas, Víctor Arroyo-Rodríguez, Jorge A. Meave, Miguel Martínez-Ramos, Guillermo Ibarra-Manríquez, Esteban Martínez, Gilberto Jamangapé, Bráulio A. Santos

### **5.1. Introduction**

Approximately 83% of earth's land surface has been altered by human action (Sanderson et al., 2002), leading to the rapid destruction and modification of terrestrial ecosystems. In the tropics, habitat loss and degradation actually represent the major drivers of biodiversity loss (Laurance, 2013; Pimm and Raven, 2000). Although declines in genetic (Struebig et al., 2011), phylogenetic (Santos et al., 2010), and species diversities (Turner, 1996) have been documented in human-modified tropical landscapes, the effectiveness of these landscapes in retaining large subsets of biodiversity and forest structure is still controversial (Chazdon et al., 2009; Gardner et al., 2009; Melo et al., 2013; Turner and Corlett, 1996).

Controversy may arise from cross-continental differences in biogeography, disturbance regimes, and ecological interactions that together determine the tolerance of tropical biota to landscape modifications (Calderon-Aguilera et al., 2012; Corlett and Primack, 2006; Melo et al., 2013). At local spatial scale, the value of old-growth forest patches for the conservation of species diversity in fragmented landscapes depends on the landscape spatial context (e.g., total forest cover, connectivity, total forest edge, matrix characteristics, age, and historic use of the landscape), as well as on patch attributes such as size, shape, and isolation (Arroyo-Rodríguez et al., 2009; Ewers and Didham, 2006; Fahrig, 2003).

Different theoretical approaches have emphasized the importance of preserving larger habitat remnants because species richness is expected to be higher than in smaller remnants (MacArthur and

Wilson, 1967) or because metapopulation persistence tends to increase with patch size (Hanski, 1999). However, a recent global assessment of protected areas from world's major tropical forest regions reveals that most such areas are experiencing erosion of taxonomic and functional biodiversity, independently of their size (Laurance et al., 2012). In fact, a growing number of studies have questioned the importance of patch size as the main predictor of species richness, suggesting that both large and small patches can maintain similar numbers of species (Pardini et al., 2010; Prugh et al., 2008).

Studies with tropical plants have reported increased tree mortality rates near forest patch edges (Laurance et al., 2000, 1997), particularly among shade-tolerant species (Laurance et al., 2006; Santos et al., 2008). This process may result in declines in density and/or diversity of tree species in smaller forest patches (Silva and Tabarelli, 2000; Tabarelli et al., 2012), particularly near forest edges (Laurance et al., 2006; Santos et al., 2008). Logging and tree mortality can alter vegetation structure, as they usually lead to the collapse of tree biomass and the increment in stem density, particularly for pioneer tree species (Broadbent et al., 2008; Laurance et al., 2006). However, under certain circumstances (e.g., in recently fragmented landscapes with lower deforestation levels), small and large forest patches can maintain similar tree species diversities (Arroyo-Rodríguez et al., 2012, 2009). It is therefore necessary to conduct more studies to assess the importance of small patches for the conservation of tree species diversity and vegetation structure in different landscapes and regions, particularly within tropical biodiversity hotspots (Arroyo-Rodríguez et al., 2009; Melo et al., 2013; Turner and Corlett, 1996).

The Mesoamerican region is considered among the most important tropical biodiversity hotspots because of their high number of species and high rates of deforestation (Myers et al., 2000). The Lacandon rainforest contributes greatly to the floristic diversity of Mesoamerica, especially the Mexican portion of this forest, in which ca. 3000 vascular plant species have been recorded (Martínez et al., 1994). Furthermore, new plant species are constantly described and added to the Lacandon's

flora (e.g., Ibarra-Manríquez et al., 2012; Ramírez-Roa and Martínez, 2011; Santos et al., 2009; Schutzman and Vovides, 1998). Unfortunately, the rapid loss and fragmentation of this forest (Mendoza and Dirzo, 1999) are seriously threatening this extraordinary biodiversity.

Several studies have described the composition and vegetation structure of the Mexican Lacandon rainforest (Ibarra-Manríquez and Martínez-Ramos, 2002; Martínez et al., 1994; Meave et al., 2008; van Breugel et al., 2006); however, most of them have been carried out in regenerating forest patches or within the Chajul Biological Station; an area of well-preserved continuous forest. In this paper we assess the value of small old-growth forest patches (< 100 ha) for the maintenance of tree diversity and vegetation structure in the region. Specifically, we first evaluate whether tree species diversity and vegetation structure were related to patch size. Then, we examine the relative contribution of small forest patches to regional diversity.

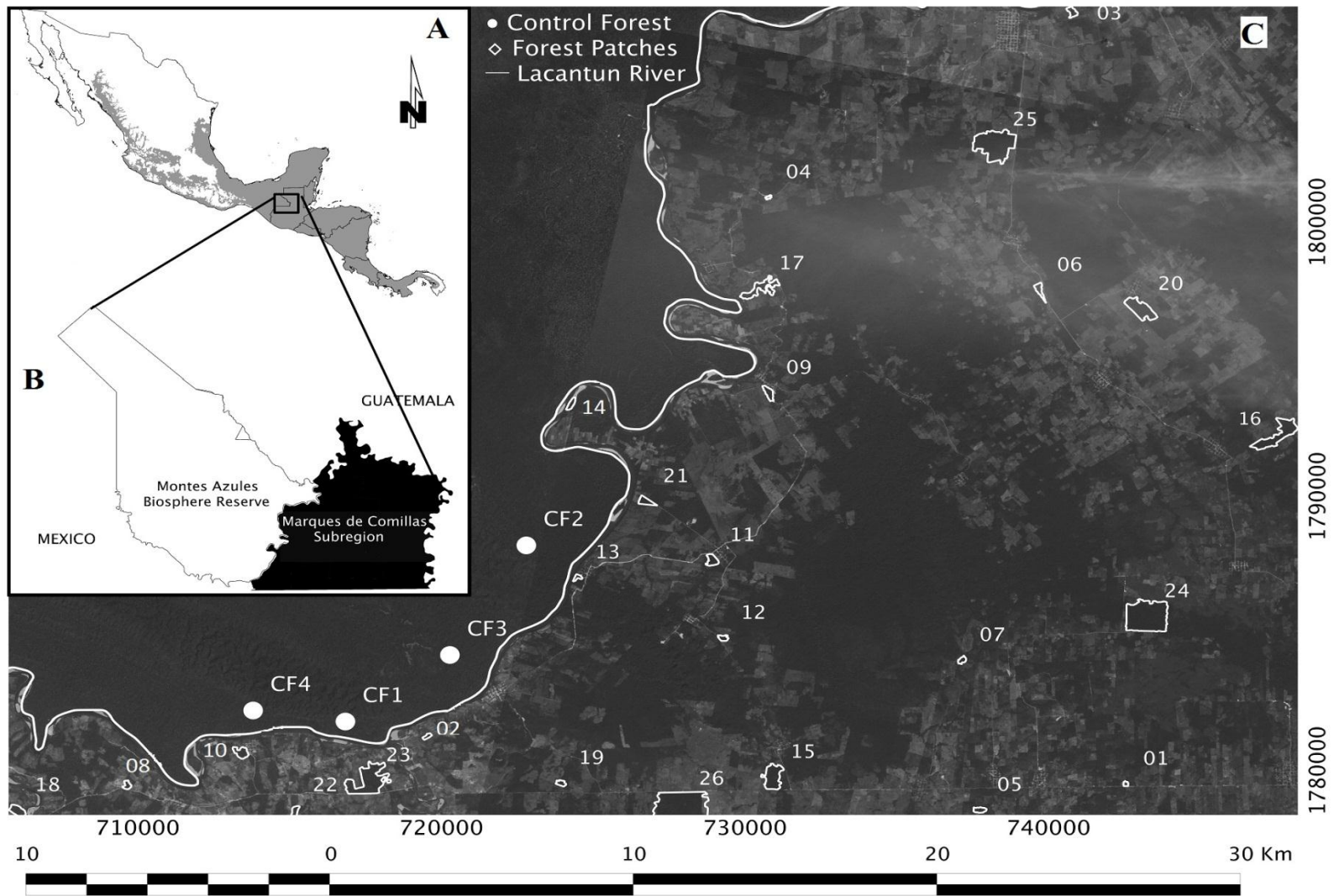
Theoretical and empirical evidences indicate that the value of small patches for biodiversity conservation in human-modified landscapes is higher in recently fragmented landscapes (e.g., Melo et al., 2013), with higher remaining forest cover (Arroyo-Rodríguez et al., 2009; Fahrig, 2003; Pardini et al., 2010), and embedded in a heterogeneous landscape matrix (Ewers and Didham, 2006; Fahrig et al., 2011). The maintenance of biodiversity is also dependent on the ‘health’ of food webs (Gardner et al., 2009). Thus, because deforestation in the Marqués de Comillas region (our study area) is a relatively recent event (< 40 years ago), the remaining forest cover is relatively high (ca. 40%; Fig. 1), the matrix that surrounds the forest patches is very heterogeneous (see Methods), and the region still maintains their original fauna (i.e., the region has not experienced a significant defaunation process; Garmendia et al., 2013), we hypothesized that small rainforest patches would be highly valuable for the conservation of tree diversity and vegetation structure. This hypothesis implies weak correlations between patch size and vegetation attributes, and a very high contribution of small forest patches to regional diversity.

## 5.2. Materials and methods

### 5.2.1. *Study area*

The Lacandon rainforest comprises parts of Belize, Guatemala, and Mexico, and represents one of the largest areas of tropical rainforest (ca. 800 000 ha) in Mesoamerica (Arriaga et al., 2000). The study was carried out in the Mexican portion of the Lacandon rainforest, in southern Chiapas, Mexico (16°04'-16°21'N, 90°40'-91°06'W; Fig. 1). The climate is warm and humid, with a mean annual temperature of 24.1 °C and average annual rainfall of 2875 mm. Rainfall is strongly concentrated in June-September (range: 406-585 mm/mo). Elevation ranges from 100 to 200 m a.s.l., although in the southwestern part some elevations rise to 400 m.

In 1978, the Mexican government created the Montes Azules Biosphere Reserve (MABR), encompassing 331 200 ha of continuous and well-preserved forest. Outside this reserve, the Marqués de Comillas Subregion (MCS) encompasses 203 999 ha of disturbed forests and human settlements. The dominant vegetation types in both regions are semi-deciduous tropical rainforest and lowland tropical rainforest (Martínez, 2003; Martínez et al., 1994). During the 1970s, the MCS suffered a colonization process by a multicultural population (Aguilar and Mora, 1992), and it has been largely deforested since, especially between 1984 and 1986 (Martínez, 2003), owing to national policies that promoted agroforestry, agriculture, and cattle ranching. The main cause of the massive deforestation in the MCS was the so-called 'Plan Piloto Forestal de Marqués de Comillas', resulting in tree down-cutting in 30% of the area during 1998 and 1999 (Martínez, 2003). Nowadays, approximately 40% of old-growth forest cover remains as remnant patches of variable sizes (from 0.5-1500 ha) embedded in a heterogeneous matrix of secondary forests, human settlements, cattle pastures, and crop fields.



**Figure 1.** (A) Map of Mesoamerica hotspot of biodiversity, showing (B) the Montes Azules Biosphere Reserve and Marqués de Comillas Subregion. Location of study site in Lacandon rainforest, Southern Mexico (C), showing the 26 forest patches in the fragmented landscape of Marqués de Comillas Subregion and four reference areas within the continuous forest of Montes Azules Biosphere Reserve.



The study was conducted in two adjacent areas separated by the Lacantún River: the continuous forest of MABR and the fragmented forest of MCS (Fig. 1). In the MCS, we selected 26 isolated old-growth forest patches (ranging from 2 to 92 ha). The forest patches were selected according to the following criteria: (1) they represented discrete forest masses separated by other land uses (mainly cattle pastures and crop fields); (2) they were separated from each other as much as possible to increase independence among them; and (3) they were all located between 100 and 250 m a.s.l. to avoid changes in vegetation associated with altitudinal gradients (Martínez-Ramos, 2006). The size of all forest patches was calculated using recent SPOT-5 satellite images (acquired on March 2011) and Quantum GIS 1.7.4. (Quantum GIS Development Team, 2012). In addition, we selected four buffer areas of 100 ha within the continuous forest of MABR as reference sites (i.e., 100% of old-growth forest cover), which were spaced 4 km apart (on average) and at least 1 km from the nearest edge of the Lacantún River (Fig. 1).

### 5.2.2. *Vegetation sampling*

We used a modification of Gentry's (1982) protocol to sample vegetation in the 30 study sites. The modification consisted in recording only tree species (including palms but excluding palms) with a diameter at breast height (dbh)  $\geq 2.5$  cm in ten  $50 \times 2$ -m transects randomly located at each site (i.e., 0.1 ha per site). Plant specimens not identified in the field were collected for their identification at the National Herbarium of Mexico (MEXU, UNAM, Mexico City). Species names followed the Missouri Botanical Garden electronic database (Tropicos, 2013). To assess differences among sites in tree mortality and logging, we also recorded the number of dead and logged trees within transects.

### 5.2.3. Data analyses

We summed up the data of the 10 transects from each site and considered the sites as independent samples for the following analyses (see Arroyo-Rodríguez et al., 2009). In particular, we recorded the number of families, genera, species, stems, and dead and logged trees within each site. We also estimated the total basal area by summing the basal area of all stems (assuming the stem cross-section area as a circle). To assess the inventory completeness within each site, we employed the coverage estimator suggested by Chao and Jost (2012), which is a less biased estimator of sample completeness:

$$\hat{C}_n = 1 - \frac{f_1}{n} \left[ \frac{(n-1)f_1}{(n-1)f_1 + 2f_2} \right]$$

where  $f_1$  and  $f_2$  are the number of singletons and doubletons in the sample, respectively, and  $n$  is the number of individuals. Because the mean ( $\pm$  SD) sample coverage per site was  $88 \pm 3\%$ , we assumed that our sampling was accurate with our sampling effort (Chao and Jost, 2012). However, to control for differences in sample coverage among sites, we based our analyses on the density of species, genera, and families (i.e., numbers per 0.1 ha).

We also assessed changes in community evenness among sites using the evenness factor ( $EF$ ) proposed by Jost (2010):  $EF = {}^2D/S$ , where  ${}^2D$  is the inverse Simpson concentration (interpreted as the number of dominant species in the community; Chao et al., 2012) and  $S$  is the total number of species in the sample. This index ranges between 1 (when all species are equally common) and nearly  $1/S$  (when the community is totally dominated by one species; Jost, 2010). Roughly speaking,  $EF$  can be interpreted as the proportion of dominant species in the community (Jost, 2010).

To test whether tree species diversity and vegetation structure were related to patch size, we performed linear regression models between patch size ( $\log_{10}$ -transformed), taken as the independent variable, and all vegetation attributes (i.e., density of species, genera, families, stems, and dead and logged trees, total basal area, and  $EF$  per site), taken as response variables. Reference sites were included in the models assuming that they covered 100 ha. To evaluate the changes in species

composition across sites, we estimated two measures of compositional similarity, the Jaccard index based on the presence and absence of each species, and the abundance-based Bray-Curtis index. Hence, we performed a non-metric multidimensional scaling (NMDS) using the Bray-Curtis index to assess the overall differences in species composition among sites. We also used Mantel tests to assess whether variations in floristic composition between sites (Bray-Curtis index) were related to patch location (i.e., log-transformed inter-site isolation distances) and/or to differences between sites in size. *P*-values were calculated using the distribution of the *R* coefficients obtained from 10 000 permutations.

Finally, to assess the contribution of small forest patches to regional diversity, we used cumulative species-area curves. The sites were ordered based on their area from small to large, and then from large to small (Quinn and Harrison, 1988). Following Arroyo-Rodríguez et al. (2009) and Fischer and Lindenmayer (2002), we plotted the cumulative number of species versus the number of sites added to compare the cumulative observed number of species in the small to large and large to small curves. To evaluate the effect of habitat subdivision on tree species diversity, we calculated the Saturation Index (SI) of Quinn and Harrison (1988) using the procedure used by Cook (1995). The index ranges from -1 to +1, where positive values indicate that collections of small forest patches contain more species than fewer larger patches with the same sample intensity, and negative values indicate the opposite.

### **5.3. Results**

We recorded 6222 trees from 55 families, 144 genera, and 228 species (including 24 morphospecies) in a total area of 3 ha (online Appendix Table S1). The average ( $\pm$  SD) number of families per site (0.1 ha) was  $28 \pm 5$  (ranging from 18 to 35 families). The mean number of genera was  $50 \pm 9$  per 0.1 ha (ranging from 26 to 64 genera) and the mean number of species was  $59 \pm 12$  per 0.1 ha (ranging from 31 to 76 species). Stem density averaged  $207 \pm 34$  stems/0.1 ha (ranging from 140 to

279 stems). The average number of dead and logged trees were  $15 \pm 6$  (ranging from 7 to 28 trees) and  $4 \pm 4$  (ranging from 0 to 15 trees) per 0.1 ha, respectively. Total basal area was 101.2 m<sup>2</sup>/3 ha, averaging  $3.4 \pm 0.87$  m<sup>2</sup>/0.1 ha (ranging from 1.98 to 5.54 m<sup>2</sup>). Finally, the evenness factor averaged 0.41 ( $\pm 0.13$ ), ranging from 0.13 to 0.63 (Table 1).

Overall, the four largest families in the region were Fabaceae (27 species), Rubiaceae (13), Malvaceae (11), and Moraceae (10), which combined accounted for 30% of all species recorded. In contrast, 25 families (46%) were represented by only one species. Acanthaceae, Asteraceae, Cannabaceae, Malpighiaceae, and Nyctaginaceae (9% of all families) were recorded in only one forest patch, and Passifloraceae (2%) was exclusive to a single continuous forest area. The most diverse genus was *Piper* (Piperaceae) with six species, whereas 106 genera (75%) were represented by a single species. Moreover, 36 species (16% of all species) were singletons (i.e., represented by a single individual) distributed in 18 study sites (Table S1).

All species were native to the region. Eleven out of the 204 species (5%) are classified within a risk category by the Mexican government: *Bactris major*, listed as species subjected to special protection; *Astronium graveolens*, *Bravaisia integerrima*, *Calophyllum brasiliense*, *Cryosophila stauracantha*, *Geonoma interrupta*, *Guatteria anomala*, *Magnolia mexicana*, and *Spondias radlkoferi*, listed as threatened species; and *Ormosia isthmensis* and *Vatairea lundellii*, listed as endangered species (SEMARNAT, 2010). All these species were recorded in forest patches (Table S1). Furthermore, we reported for the first time the occurrence of *Ouratea crassinervia* Engl. (Ochnaceae) for the Mexican flora (see online Appendix 1). This species was recorded in two areas within the continuous forest and in two forest patches (Table S1).

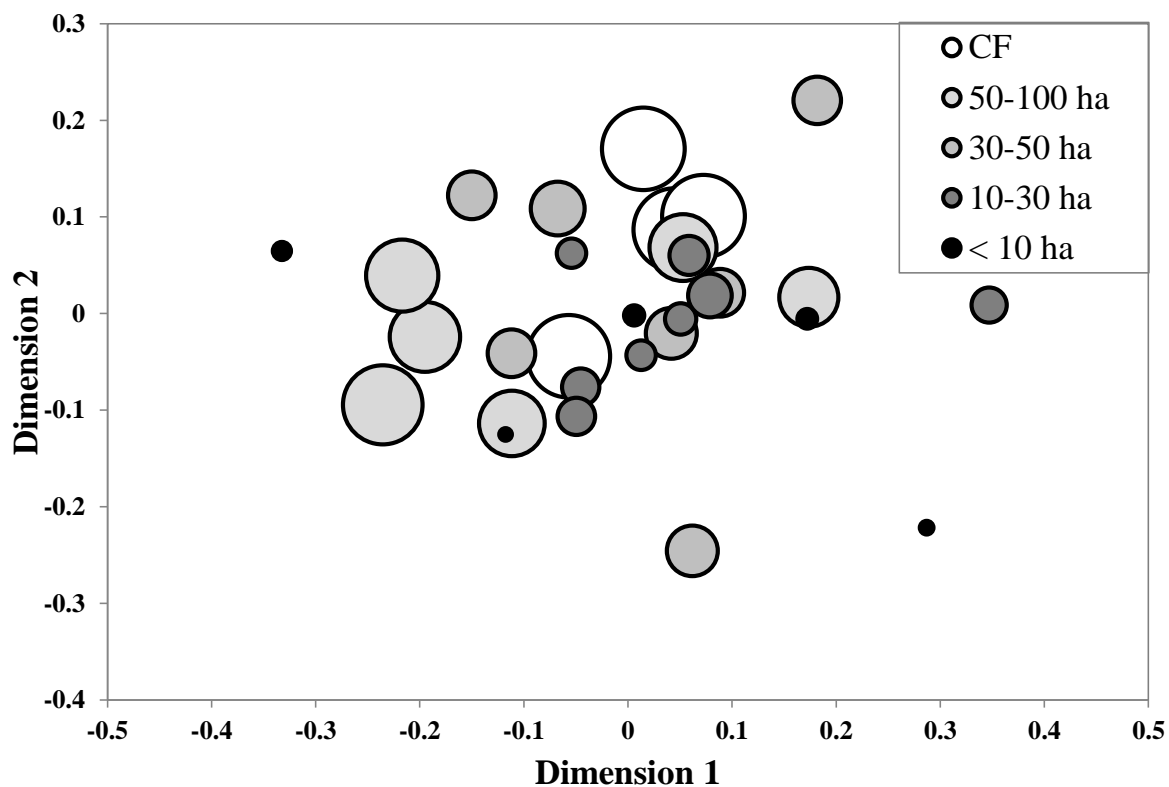
Analyzing the full set of sites ( $n = 30$ ), there were no significant relationships between patch size and vegetation attributes: density of families ( $R^2 < -0.04$ ,  $P = 0.92$ ), genera ( $R^2 = -0.02$ ,  $P = 0.47$ ), species ( $R^2 < 0.00$ ,  $P = 0.28$ ), stems ( $R^2 = -0.02$ ,  $P = 0.50$ ), and dead trees ( $R^2 < 0.00$ ,  $P = 0.28$ ), basal

**Table 1.** Vegetation attributes in 26 forest patches (FP) and 4 reference sites within a continuous forest (CF) sampled in the southeastern portion of the fragmented Lacandon rainforest, Mexico.

Sites	Size (ha)	Vegetation characteristics*							
		# families	# genera	# species	# stems	# dead trees	# logged trees	BA (m <sup>2</sup> )	<i>EF</i>
FP1	2.4	34	56	65	260	18	15	3.00	0.39
FP2	2.8	18	33	38	168	13	4	3.67	0.35
FP3	4.8	26	32	36	209	16	0	3.93	0.37
FP4	5.7	26	51	58	197	12	4	2.57	0.42
FP5	6	33	55	67	228	21	3	3.40	0.47
FP6	12.7	27	49	58	185	13	10	2.79	0.50
FP7	12.7	29	59	72	193	17	5	4.35	0.54
FP8	14.5	27	51	58	214	22	2	3.84	0.56
FP9	18	22	36	43	140	7	7	3.36	0.17
FP10	20.3	31	50	66	231	9	5	2.70	0.50
FP11	20.6	35	57	68	216	28	7	2.67	0.55
FP12	22.4	32	54	62	192	19	3	4.31	0.39
FP13	28.1	35	59	68	199	12	5	4.15	0.52
FP14	33	19	26	31	174	10	2	4.84	0.29
FP15	33.2	34	61	76	237	24	0	1.98	0.54
FP16	33.2	29	46	55	206	9	3	2.65	0.33
FP17	33.4	26	47	59	165	13	0	3.57	0.41
FP18	37.8	28	51	59	151	10	4	2.95	0.63
FP19	37.8	35	64	75	239	18	0	2.48	0.27
FP20	42.3	29	57	69	209	11	6	3.54	0.47
FP21	51.3	22	43	47	154	8	7	2.57	0.59
FP22	62.9	33	49	64	229	28	10	3.85	0.41
FP23	65.5	25	53	63	238	10	1	5.11	0.36
FP24	72.1	29	48	60	255	8	1	3.32	0.23
FP25	75.9	28	51	58	233	17	1	3.02	0.44
FP26	91.9	24	45	52	279	14	0	2.29	0.13
CF1	100	30	61	74	198	11	1	2.14	0.39
CF2	100	25	38	51	228	11	1	3.40	0.18
CF3	100	33	57	70	212	17	0	5.54	0.50
CF4	100	24	46	55	183	8	0	3.36	0.25
Total		55	144	228	6222	434	107	101.37	0.29
Mean ± SD		28 ± 4.7	50 ± 9.2	59 ± 11.5	207 ± 33.5	15 ± 5.8	4 ± 3.7	3.38 ± 0.87	0.41 ± 0.13

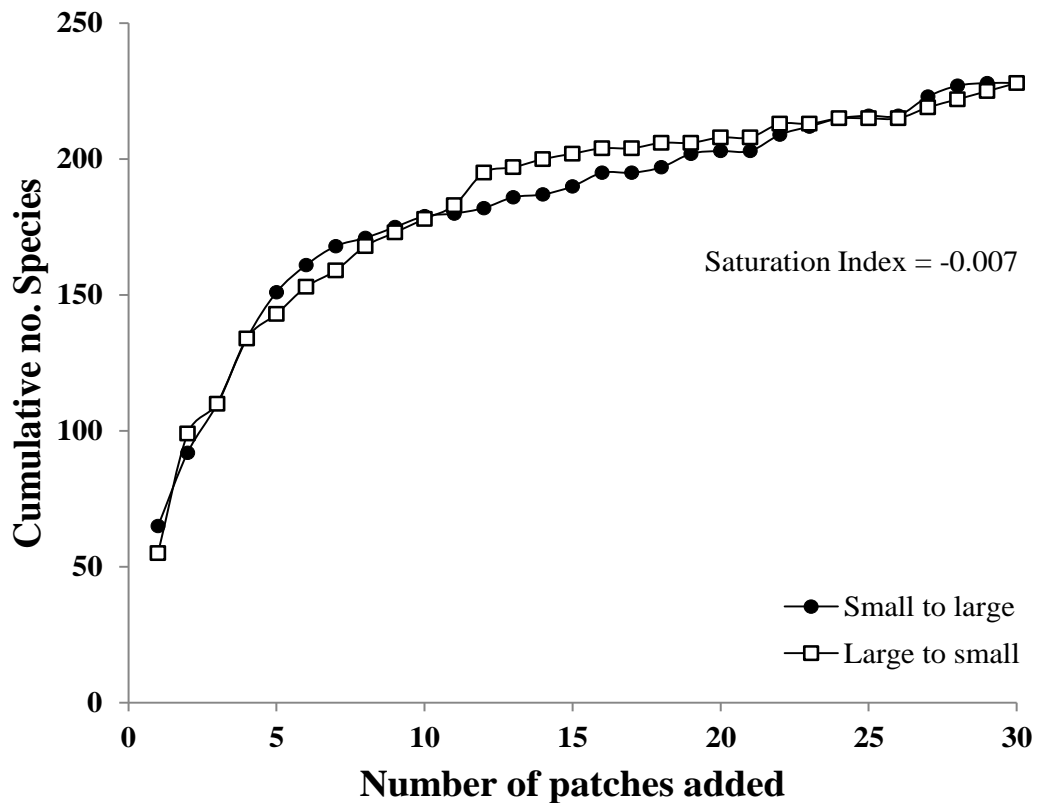
<sup>a</sup>The number of families, genera, species, stems, dead trees, and logged trees are indicated, as well as basal area (BA m<sup>2</sup>) and the evenness factor (*EF*) estimated for ten 50 × 2-m transects (0.1 ha) per site. Sites are arranged in order of increasing size.

area ( $R^2 = -0.04$ ,  $P = 0.91$ ) and evenness factor ( $R^2 = 0.01$ ,  $P = 0.26$ ). Only the density of logged trees was negatively correlated with patch size ( $R^2 = 0.18$ ,  $P = 0.01$ ). Based on the presence and absence of species within the sites (Jaccard index), we found that on average they shared  $27 \pm 9\%$  species (mean  $\pm$  SD), indicating a high species turnover among sites. Considering the abundance of individuals, the NMDS ordination showed a large variation in species composition among sites, and this variation was not related to patch size (Fig. 2). Furthermore, the Mantel tests revealed a non-significant correlation between floristic similarity and differences in size among sites ( $r = -0.03$ ,  $P = 0.5$ ), and a significant but very weak correlation between floristic similarity and geographic distances among sites ( $r = 0.15$ ,  $P = 0.004$ ).



**Figure 2.** Non-metric multidimensional scaling ordination of tree species across each site sampled in the fragmented Lacandon rainforest, Mexico. Dot size is directly proportional to site size. CF = continuous forest.

The cumulative species-area curves displayed similar patterns of species accumulation in both treatments, either from small to large and large to small (Fig. 3). The difference between the integrals of both curves showed a slightly negative Saturation Index (SI = -0.007), indicating that regardless of whether small or large patches were added first, the resulting species accumulation curves were indistinguishable.



**Figure 3.** Cumulative number of species sampled in 0.1 per site versus the number of patches added. Patches were added from small to large or large to small, respectively, and then corresponding cumulative species counts were obtained. The value of Saturation Index is also indicated.

## 5.4. Discussion

### 5.4.1. *The conservation value of small forest patches*

Our analyses indicate that small forest patches (< 100 ha) in the fragmented Lacandon rainforest are highly valuable for the conservation of tree species diversity and vegetation structure. First, these patches maintained diverse communities of native tree species, including endangered taxa and new records for the Mexican flora (also see Ibarra-Manríquez et al., 2012; Santos et al., 2009; Schutzman and Vovides, 1998). Furthermore, 34 species (15%) are used by the Lacandon people for food and other activities (Nations and Nigh, 1980). Second, patch size was a poor indicator of tree species diversity and vegetation structure, indicating that even the smallest forest patches were highly similar to continuous forest sites in terms of total basal area, stem, species, genus, and family densities, and community evenness. Finally, each patch conserved a particular floristic composition (i.e., high  $\beta$ -diversity among sites), which was not determined by differences in patch size. Thus, the preservation of both small and large patches is necessary for conserving regional plant species diversity.

These findings concur with several studies that have documented the importance of small forest patches for biodiversity conservation (e.g., Arroyo-Rodríguez et al., 2009; Fischer and Lindenmayer, 2002; Kellman et al., 1996; Santos et al., 2007; Turner and Corlett, 1996). In fact, these patches can also maintain high levels of tree phylogenetic diversity (Arroyo-Rodríguez et al., 2012; Santos et al., 2010), suggesting that ecosystem function and stability can also be maintained (Cavender-Bares et al., 2009). The conservation of a vegetation structure similar to that found in the largest forest remnants can also be crucial in providing suitable environmental conditions required by many closed-canopy forest animal groups such as mammals (Garmendia et al., 2013), birds (Watson et al., 2004), insects (Navarrete and Halfpeter, 2008), and amphibians and reptiles (Urbina-Cardona et al., 2006). For example, the occurrence of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in very small (< 10 ha) forest patches at Los Tuxtlas, Mexico, is limited to the patches with higher density of large trees and larger basal area



(Arroyo-Rodríguez et al., 2007). In the Yucatán Peninsula, Mexico, the distribution of many mammal species is also positively associated with tree basal area (Urquiza-Haas et al., 2009). The preservation of these animal species can be critical for maintaining key ecological processes such as seed dispersal, seed predation, and pollination (Turner and Corlett, 1996).

The importance of small patches goes beyond their values as species reservoirs, as they can also act as buffer zones in which some management practices can be allowed, reducing the pressure over the largest patches. This has been actually recommended as a conservation strategy to mitigate the impact of human activities within large tropical protected areas (Laurance et al., 2012). Even the smallest patches can also contribute to landscape connectivity, because a set of several small patches distributed across the landscape may serve as stepping stones, increasing the connectivity among patches and enhancing inter-patch animal and plant dispersal (Ranta et al., 1998). For example, in the fragmented region of Los Tuxtlas, Mexico, forest patches can provide roosting sites, food resources, and refuge for many species of birds and mammals during their movement across the landscape (Estrada et al., 1994; Estrada and Coates-Estrada, 2002). In addition, the maintenance of small patches in the landscape has positive effects on key ecosystem services such as pollination and seed dispersal by animals (Bodin et al., 2006; Tewksbury et al., 2002).

#### 5.4.2. *Controversy on the effectiveness of fragmented landscapes in retaining biodiversity*

Our findings contrast with studies carried out in other fragmented tropical landscapes. For example, several studies from South American fragmented rainforests indicate that many tree species can disappear from small forest patches surrounded by pastures or sugarcane fields, particularly those with large seeds, emergent and/or shade tolerant (Laurance et al., 2006; Santos et al., 2008; Silva and Tabarelli, 2000; Tabarelli et al., 2012). This local plant extirpation has been mainly related to edge effects, i.e., to altered biotic and abiotic conditions near forest edges (e.g., Laurance et al., 2006; Santos

et al., 2008). Several studies have reported that a number of disturbance-adapted native species (e.g., short- and long-lived light-demanding species) can dominate plant communities in fragmented forests with pronounced edge effects (Janzen, 1983; Laurance et al., 2006; Santos et al., 2012), reducing community evenness and contributing to increased levels of floristic homogenization (i.e., reduced  $\beta$ -diversity) across multiple spatial scales (Lôbo et al., 2011; Tabarelli et al., 2012).

These contrasting findings may be related to the fact that the maintenance of species in forest patches largely depends on the landscape spatial pattern (Melo et al., 2013). For example, several studies have demonstrated that species extirpation in smaller forest patches is only evident below a given threshold of landscape forest cover (e.g., < 11%, Arroyo-Rodríguez et al., 2009; < 10-30%: Andrén, 1994; < 20%: Fahrig, 1998), and our study region has a notably greater remaining forest cover (ca. 40%). Thus, immigration rates are probably high across the landscape because of the close proximity among patches, allowing for enough flow to maintain populations in small and large patches, and for quick recovery from local species losses, i.e., high ecological resilience (Pardini et al., 2010). Also, the availability of large patches in the region (> 500 ha in many cases) may allow the maintenance of large populations, which are expected to have a lower probability of extinction (Fischer and Lindenmayer, 2007; Hanski, 1999) and can help to maintain source-sink dynamics (Dunning et al., 1992).

The ability of small forest patches to maintain biodiversity also depends on the landscape matrix (Ewers and Didham, 2006; Fahrig et al., 2011; Melo et al., 2013), as edge effects largely depend on the type of matrix that surrounds forest patches (Mesquita et al., 1999; Murcia, 1995). In contrast to South American fragmented landscapes that are dominated by agricultural matrices of intensive uses (e.g., pastures and monocultures), in the Lacandon rainforest the matrix is highly heterogeneous, with patches of cattle pastures, secondary forests in various successional stages, agricultural lands (e.g., tree crops, corn, beans, oil palm, rubber) and human settlements. This kind of matrix can reduce negative

edge effects (Murcia, 1995), as it is more permeable, increasing landscape connectivity, biodiversity persistence and recovery in fragmented tropical landscapes (Fischer et al., 2011; Melo et al., 2013; Perfecto et al., 2009). In this sense, the increase in tree mortality rates reported in forest patches has been mainly related to edge effects, i.e., to the changes in environmental conditions near forest edges (Laurance et al., 1997, 2000; Mesquita et al., 1999). However, in fragmented landscapes with a relatively high forest cover and a heterogeneous matrix we may expect such environmental changes to be attenuated (Mesquita et al., 1999; Pinto et al., 2010). Thus, these processes, in conjunction with the fact that many tropical trees are long-lived (Martínez-Ramos and Álvarez-Buylla, 1998), can contribute to prevent tree mortality and maintain the overall patterns of vegetation structure even in the smallest patches, at least in the short-term.

#### 5.4.3. *Conclusions and future directions*

This paper documents that small forest patches are highly valuable for the conservation of tree species diversity and vegetation structure in the Lacandon rainforest. This means that a half century of human occupancy in the region has not resulted in significant changes in tree assemblages within small forest patches. Unfortunately, the long-term existence of these patches is uncertain, as the focus of national and international conservation efforts has been to safeguard the largest forest remnants. In particular, economic mechanisms and incentives such as the payments for ecosystem services (PES) have been increasingly implemented as a promissory conservation approach in this and many other Mexican forests (CONAFOR, 2010). Yet in the Lacandon region, the recently created ‘Programa Especial Selva Lacandona 2013’ (CONAFOR, 2013) only offers economic benefits (ca. 77 US\$/ha/year) to landowners and local communities (ejidos) that are preserving > 25 ha of forest. Below this area, local people cannot apply to this program, limiting the economic and ecological value of small forest patches.

This situation will obviously increase the anthropogenic pressures on these small, but highly valuable forest patches. For example, as we found in this study, logging can increase in smaller patches. Also, there is an increasing promotion of the production of oil palm (*Elaeis guineensis*) plantations in the region through the strategic project ‘Trópico Húmedo’ (SAGARPA, 2013). Only in the Marqués de Comillas region, 1384 ha have been devoted to the production of oil palm (SIAP, 2011) and the expansion and intensification of this crop in the region has increased in recent years. Thus, one may reasonably predict that human pressure and forest degradation will increase within many small forest patches in the coming years.

Nonetheless, we are not arguing that funding and other conservation efforts of larger forest patches should be re-directed towards smaller ones. The great value of large blocks of original ecosystem for conservation is incontrovertible, but what is quite questionable is the exclusion of smaller forest patches from conservation initiatives. In the tropical rainforest of Mexico, either in the Gulf of Mexico or in the Lacandon region, not protecting smaller forest patches is a waste of biodiversity. We stress that future conservation and management initiatives should consider the importance of protecting both small- and large-sized forest patches (Arroyo-Rodríguez et al., 2012, 2009).

## **5.5. References**

- Aguilar, L.F., Mora, C.S., 1992. Colonización y deterioro de la selva Lacandona. *Rev. Geogr.* 116, 67-84.
- Andrén, H., 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71, 355-366.
- Arriaga, L., Espinoza, J.M., Aguilar, C., Martínez, E., Gómez, L., Loa, E., 2000. *Regiones Terrestres Prioritarias de México*, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Mexico City.

- Arroyo-Rodríguez, V., Cavender-Bares, J., Escobar, F., Melo, F.P.L., Tabarelli, M., Santos, B.A., 2012. Maintenance of tree phylogenetic diversity in a highly fragmented rain forest. *J. Ecol.* 100, 702-711.
- Arroyo-Rodríguez, V., Mandujano, S., Benítez-Malvido, J., Cuende-Fanton, C., 2007. The influence of large tree density on howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*) presence in very small rainforest fragments. *Biotropica* 39, 760-766.
- Arroyo-Rodríguez, V., Pineda, E., Escobar, F., Benítez-Malvido, J., 2009. Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conserv. Biol.* 23, 729-739.
- Bodin, Ö., Tengö, A., Norman, A., Lundberg, J., Elmqvist, T., 2006. The value of small size: loss of forest patches and ecological thresholds in southern Madagascar. *Ecol. Appl.* 16, 440-451.
- Broadbent, E.N., Asner, G.P., Keller, M., Knapp, D.E., Oliveira, P.J.C., Silva, J.N., 2008. Forest fragmentation and edge effects from deforestation and selective logging in the Brazilian Amazon. *Biol. Conserv.* 141, 1745-1757.
- Calderon-Aguilera, L.E., Rivera-Monroy, V.H., Porter-Bolland, L., Martínez-Yrizar, A., Ladah, L.B., Martínez-Ramos, M., Alcocer, J., Santiago-Pérez, A.L., Hernández-Arana, H.A., Reyes-Gómez, V.M., Pérez-Salicrup, D.R., Díaz-Núñez, V., Sosa-Ramírez, J., Herrera-Silveira, J., Búrquez, A., 2012. An assessment of natural and human disturbance effects on Mexican ecosystems: current trends and research gaps. *Biodivers. Conserv.* 21, 589-617.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A., Kembel, S.W., 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecol. Lett.* 12, 693-715.
- Chao, A., Chiu, C.H., Hsieh, T.C., 2012. Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology* 93, 2037-2051.
- Chao, A., Jost, L., 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93, 2533-2547.
- Chazdon, R.L., Harvey, C.A., Komar, O., Griffith, D.M., Ferguson, B.G., Martínez-Ramos, M., et al., 2009. Beyond reserves: a research agenda for conserving biodiversity in human-modified tropical landscapes. *Biotropica* 41, 142-153.
- CONAFOR, 2010. Coordinación General de Producción y Productividad. Gerencia de Servicios Ambientales del Bosque. Comisión Nacional Forestal, Mexico City.
- CONAFOR, 2013. Programa Especial Selva Lacandona 2013. Coordinación General de Producción y Productividad. Gerencia de Servicios Ambientales del Bosque. Comisión Nacional Forestal, Mexico City.

- Cook, R.R., 1995. The relationship between nested subsets, habitat subdivision, and species diversity. *Oecologia* 101, 204-210.
- Corlett, R.T., Primack, R.B., 2006. Tropical rainforests and the need for cross-continental comparisons. *Trends Ecol. Evol.* 21, 104-110.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R., 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65, 169-175.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R., 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biol. Conserv.* 103, 237-245.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R., Meritt Jr, D., 1994. Non flying mammals and landscape changes in the tropical rain forest region of Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 17, 229-241.
- Ewers, R.M., Didham, R.K., 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol. Rev.* 81, 117-142.
- Fahrig, L., 1998. When does fragmentation of breeding habitat affect population survival? *Ecol. Mod.* 105, 273-292.
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 487-515.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.* 14, 101-112.
- Fischer, J., et al., 2011. Conservation: limits of land sparing. *Science* 334, 593.
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B., 2002. Small patches can be valuable for biodiversity conservation: two case studies on birds in southeastern Australia. *Biol. Conserv.* 106, 129-136.
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B., 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecol. Biogeogr.* 16, 265-280.
- Gardner, T.A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R.M., Harvey, C.A., Peres, C.A., et al. 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecol. Lett.* 12, 561-582.
- Garmendia, A., Arroyo-Rodríguez, V., Estrada, A., Naranjo, E., Stoner, K.E., 2013. Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *J. Trop. Ecol.* 29, 331-344.
- Gentry, A.H., 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity, in: Hecht, M.K., Wallace, B., Prance, G.T. (Eds.), *Evolutionary Biology*. Plenum Press, New York, pp. 1-84.
- Hanski, I., 1999. *Metapopulation Ecology*, Oxford University Press, Oxford.

- Ibarra-Manríquez, G., Cornejo-Tenorio, G., González-Castañeda, N., Piedra-Malagón, E.M., Luna, A., 2012. El género *Ficus* L. (Moraceae) en México. *Bot. Sci.* 90, 389-452.
- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M., 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecol.* 160, 91-112.
- Janzen, D.H., 1983. No park is an island: increase in interference from outside as park size decreases. *Oikos* 41, 402-410.
- Jost, L., 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88, 2427-2439.
- Jost, L., 2010. The relation between evenness and diversity. *Diversity* 2, 207-232.
- Kellman, M., Tackaberry, R. Meave, J., 1996. The consequences of prolonged fragmentation: lessons from tropical gallery forests, in: Schelhas, J., Greenberg, R. (Eds.), *Forest Patches in Tropical Landscapes*. Island Press, Washington D.C., pp. 37-58.
- Laurance, W.F., 2013. Emerging threats to tropical forests, in: Lowman, M., Devy, S., Ganesh, T. (Eds.), *Treetops at Risk Challenges of Global Canopy Ecology and Conservation*. Springer, New York, pp. 71-79.
- Laurance, W.F., Delamônica, P., Laurance, S.G., Vasconcelos, H.L., Lovejoy, T.E., 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404, 836.
- Laurance, W.F., et al., 2012. Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature* 489, 290-294.
- Laurance, W.F., Laurance, S.G., Ferreira, L.V., Rankin-de Merona, J.M., Gascon, C., Lovejoy, T.E., 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science* 278, 1117-1118.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Andrade, A., Ribeiro, J.E.L.S., Giraldo, J.P., Lovejoy, T.E., Condit, R., Chave, J., Harms, K.E., D'Angelo, S., 2006. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103, 19010-19014.
- Lôbo, D., Leão, T., Melo, F.P.L., Santos, A.M.M., Tabarelli, M., 2011. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Divers. Distrib.* 17, 287-296.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *The Theory Island Biogeography*. Princeton University Press, New Jersey.
- Martínez, E., 2003. Marquéz de Comillas, in: Lichtinger, V., Enkerlin, E., Enríquez C., García, P. (Eds.), *La Deforestación en 24 Regiones PRODERS*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Mexico City, pp. 124-131.

- Martínez, E., Ramos, C.H., Chiang, F., 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 54, 99-177.
- Martínez-Ramos, M., 2006. Aspectos ecológicos de la selva húmeda en la región Lacandona: perspectivas para su estudio y conservación, in: Oyama, K., Castillo, A. (Eds.), *Manejo, Conservación y Restauración de Recursos Naturales en México: Perspectivas desde la Investigación Científica*. Editorial Siglo XXI, Mexico City, pp. 292-325.
- Martínez-Ramos, M., Álvarez-Buylla, E.R., 1998. How old are tropical rain forest trees? *Trends Plant Sci.* 3, 400-405.
- Meave, J.A., Romero-Romero, M.A., Valle-Doménech, A., Rincón-Gutiérrez, A., Martínez, E., Ramos, C.H., 2008. Plant diversity assessment in the Yaxchilán Natural Monument, Chiapas, Mexico. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 83, 53-76.
- Melo, F.P.L., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M., Tabarelli, M., 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends Ecol. Evol.* 28, 461-468.
- Mendoza, E., Dirzo, R., 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodivers. Conserv.* 8, 1621-1641.
- Mesquita, R., Delamonica, P., Laurance, W.F., 1999. Effects of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biol. Conserv.*, 91, 129-134.
- Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Ecol. Evol.* 10, 58-62.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.
- Nations, J.D., Nigh, R.B., 1980. The evolutionary potential of Lacandon Maya sustained-yield tropical forest agriculture. *J. Anthropol. Res.* 36, 1-30.
- Navarrete, D., Halffter, G., 2008. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) diversity in continuous forest, forest fragments and cattle pastures in a landscape of Chiapas, Mexico: the effects of anthropogenic changes. *Biodivers. Conserv.* 17, 2869-2898.
- Pardini, R., Bueno, A.A., Gardner, T.A., Prado, P.I., Metzger, J.P., 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS ONE* 5, e13666.
- Perfecto, I., Vandermeer, J., Wright, A., 2009. *Nature's matrix: linking agriculture, conservation and food sovereignty*. Earthscan, London.
- Pimm, S.L., Raven, P., 2000. Biodiversity: extinction by numbers. *Nature* 403, 843-845.



- Pinto, S.R.R., Mendes, G., Santos, A.M.M., Dantas, M., Tabarelli, M., Melo, F. P.L., 2010. Landscape attributes drive complex spatial microclimate configuration of Brazilian Atlantic forest fragments. *Trop. Conserv. Sci.* 3, 399-402.
- Prugh, L.R., Hodges, K.E., Sinclair, A.R.E., Brashares, J.S., 2008. Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105, 20770-20775.
- Quantum GIS Development Team, 2012. Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Available at: <http://www.qgis.org/index.php> (accessed April 2012).
- Quinn, J.F., Harrison, S.P., 1988. Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns. *Oecologia* 75, 132-140.
- Ramírez-Roa, A., Martínez, E., 2011. *Chrysothemis* y *Episcia* (Gesneriaceae: Gesnerioideae: Episcieae), registros nuevos para la flora nativa de México. *Rev. Mex. Biodivers.* 82, 762-766.
- Ranta, P., Blom, T., Niemelä, J., Joensuu, E., Siitonen, M., 1998. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodivers. Conserv.* 7, 385-403.
- SAGARPA, 2013. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Proyectos Estratégicos – Trópico Húmedo. <http://www.sagarpa.gob.mx/ProgramasSAGARPA/2013/protrans/tropicohumedo/Paginas/Descripci%C3%B3n.aspx> (accessed May 2013).
- Sanderson, E.W., Jaiteh, M., Levy, M.A., Redford, K.H., Wannebo, A.V., Woolmer, G., 2002. The human footprint and the last of the wild. *Bioscience* 52, 891-904.
- Santos, B.A., Arroyo-Rodríguez, V., Moreno, C.E., Tabarelli, M., 2010. Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented Brazilian Atlantic forest. *PLoS ONE* 5, e12625.
- Santos, B.A., Lombera, R., Benítez-Malvido, J., 2009. New records of *Heliconia* (Heliconiaceae) for the region of Chajul, Southern Mexico, and their potential use in biodiversity-friendly cropping systems. *Rev. Mex. Biodivers.* 80, 857-860.
- Santos, B.A., Peres, C.A., Oliveira, M.A., Grillo, A., Alves-Costa, C.P., Tabarelli, M., 2008. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biol. Conserv.* 141, 249-260.
- Santos, G.G.A., Santos, B.A., Nascimento, H.E.M., Tabarelli, M., 2012. Contrasting demographic structure of short- and long-lived pioneer tree species on Amazonian forest edges. *Biotropica* 44, 771-778.
- Santos, K., Kinoshita, L.S., dos Santos, F.A.M., 2007. Tree species composition and similarity in semideciduous forest fragments of southeastern Brazil. *Biol. Conserv.* 135, 268-277.

- Schutzman, B., Vovides, A.P., 1998. A new *Zamia* (Zamiaceae, Cycadales) from Eastern Chiapas, Mexico. *Novon* 8, 441-446.
- SEMARNAT, 2010. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. [http://www.semarnat.gob.mx/leyesynormas/Pages/nom\\_fauna.aspx](http://www.semarnat.gob.mx/leyesynormas/Pages/nom_fauna.aspx) (accessed July 2012).
- SIAP, 2011. Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. Anuario estadístico de la producción agrícola – Estado de Chiapas, Selva Lacandona. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales SAGARPA. [http://www.siap.gob.mx/aagricola\\_siap/icultivo/index.jsp](http://www.siap.gob.mx/aagricola_siap/icultivo/index.jsp) (accessed May 2013).
- Silva, J.M.C., Tabarelli, M., 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404, 72-74.
- Struebig, M.J., Kingston, T., Petit, E.J., Le Comber, S.C., Zubaid, A., Mohd-Adnan, A., Rossiter, S.J., 2011. Parallel declines in species and genetic diversity in tropical forest fragments. *Ecol. Lett.* 14, 582-590.
- Tabarelli, M., Peres, C.A., Melo, F.P.L., 2012. The ‘few winners and many losers’ paradigm revisited: emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biol. Conserv.* 155, 136-140.
- Tewksbury, J.J., Levey, D.J., Haddad, N.M., Sargent, S., Orrock, J.L., Weldon, A., Danielson, B.J., Brinkerhoff, J., Damschen, E.I., Townsend, P., 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99, 12923-12926.
- Tropicos, 2013. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. <http://www.tropicos.org>. (accessed August 2013).
- Turner, I.M., 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *J. Appl. Ecol.* 33, 200-209.
- Turner, I.M., Corlett, R.T., 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends Ecol. Evol.* 11, 330-333.
- Urbina-Cardona J.N., Olivares-Pérez, M., Reynoso, V.H., 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biol. Conserv.* 132, 61-75.

- Urquiza-Hass, T., Peres, C.A., Dolman, P.M., 2009. Regional scale effects of human density and forest disturbance on large-bodied vertebrates throughout the Yucatán Peninsula, Mexico. *Biol. Conserv.* 142, 134-148.
- van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *J. Trop. Ecol.* 22, 663-674.
- Watson, J.E.M., Whittaker, R.J., Dawson, T.P., 2004. Habitat structure and proximity to forest edge affect the abundance and distribution of forest-dependent birds in tropical coastal forests of southeastern Madagascar. *Biol. Conserv.* 120, 311-327.

## 5.6. Supporting information

### 5.6.1. Appendix 1, novelty for the Lacandon rainforest flora, Chiapas, Mexico

*Ouratea crassinervia* Engl. (Ochnaceae)

Trees or shrubs that are characterized by its largest leaf blades chartaceous (30–54 × 6.5–13.5 cm), dull above, oblanceolate, subauriculate at the base and the marginserrulate towards the acuminate apex. This species is well known from primary and secondary forests in Nicaragua, Costa Rica, Panama and Brazil, and until now it had not been recorded for Mexico (Whitefoord 2011). Up to now, seven species of the genus *Ouratea* had been recognized for the Mesoamerican flora in Mexico of which only three species occurred in the Lacandon region (Martínez et al. 1994; Whitefoord 2011). However, we recorded *O. crassinervia* in four sites of old-growth tropical rainforest in Mexico near the border with Guatemala. The voucher collection was deposited at the National Herbarium of Mexico (MEXU), Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, with the voucher numbers: MEXU-1360766, MEXU-1360767.

### 5.6.2. Tree species list, Lacandon rainforest, Chiapas, Mexico

**Table S1** Check list of the tree species recorded in 26 forest patches and 4 reference sites within a continuous forest located in the Lacandon rainforest, Chiapas, Mexico. Plant names followed the Missouri Botanical Garden electronic database (Tropicos) available at <http://www.tropicos.org>. Abundance and proportion of occupied forest patches (FP) and continuous forest (CF) sites by each species are also indicated.

Family	Species	CF	FP	Total
Acanthaceae	<i>Bravaisia integerrima</i> (Spreng.) Standl.	-	7 (0.04)	7
Anacardiaceae	<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	1 (0.25)	15 (0.31)	16
	<i>Mosquitoxylum jamaicense</i> Krug & Urb.	-	1 (0.04)	1
	<i>Spondias mombin</i> L.	1 (0.25)	8 (0.15)	9
	<i>Spondias radlkoferi</i> Donn. Sm.	5 (0.75)	64 (0.69)	69
Annonaceae	<i>Annona scleroderma</i> Saff.	2 (0.25)	2 (0.08)	4
	<i>Cymbopetalum mayanum</i> Lundell	9 (0.75)	41 (0.69)	50
	<i>Guatteria anomala</i> R.E. Fr.	-	2 (0.04)	2
	<i>Guatteria</i> sp.	2 (0.25)	14 (0.27)	16
	<i>Mosannonna depressa</i> (Baill.) Chatrou	-	1 (0.04)	1
	<i>Xylopia frutescens</i> Aubl.	1 (0.25)	35 (0.38)	36
Apocynaceae	<i>Stemmadenia donnell-smithii</i> (Rose) Woodson	2 (0.25)	-	2
	<i>Stemmadenia litoralis</i> (Kunth) L. Allorge	5 (0.50)	23 (0.42)	28
	<i>Tabernaemontana alba</i> Mill.	-	28 (0.50)	28
	<i>Thevetia ahouai</i> (L.) A. DC.	3 (0.50)	17 (0.42)	20
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	-	26 (0.54)	26
	<i>Oreopanax peltatus</i> Linden	-	14 (0.15)	14
	<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyerm. & Frodin	3 (0.50)	1 (0.04)	4
Arecaceae	<i>Attalea rostrata</i> Oerst.	-	2 (0.08)	2
	<i>Bactris major</i> Jacq.	-	63 (0.15)	63
	<i>Bactris mexicana</i> Mart.	14 (1.00)	145 (0.88)	159
	<i>Chamaedorea tepejilote</i> Liebm.	4 (0.50)	38 (0.31)	42
	<i>Cryosophila stauracantha</i> (Heynh.) R. Evans	8 (0.50)	16 (0.08)	24
	<i>Geonoma interrupta</i> (Ruiz & Pav.) Mart.	17 (1.00)	40 (0.50)	57
	<i>Sabal mauritiiformis</i> (H. Karst.) Griseb. & H. Wendl.	-	9 (0.19)	9
	<i>Sabal mexicana</i> Mart.	-	3 (0.08)	3

Asparagaceae	<i>Dracaena americana</i> Donn. Sm.	-	6 (0.19)	6
Asteraceae	<i>Critonia morifolia</i> (Mill.) R.M. King & H. Rob.	-	1 (0.04)	1
Bignoniaceae	<i>Amphitecna apiculata</i> A.H. Gentry	5 (1.00)	55 (0.65)	60
	<i>Handroanthus guayacan</i> (Seem.) S.O. Grose	-	1 (0.04)	1
	<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC.	-	1 (0.04)	1
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	-	3 (0.04)	3
	<i>Cordia bicolor</i> A. DC.	1 (0.25)	29 (0.54)	30
	<i>Cordia diversifolia</i> Pav. ex DC.	-	6 (0.15)	6
	<i>Cordia</i> sp.	-	1 (0.04)	1
Burseraeae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	1 (0.25)	37 (0.50)	38
	<i>Protium confusum</i> (Rose) Pittier	-	79 (0.35)	79
	<i>Protium multiramiflorum</i> Lundell	27 (1.00)	129 (0.85)	156
Calophyllaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	3 (0.50)	23 (0.35)	26
Cannabaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	-	1 (0.04)	1
Capparaceae	<i>Capparis quiriguensis</i> Standl.	-	7 (0.08)	7
Caricaceae	<i>Carica papaya</i> L.	-	1 (0.04)	1
	<i>Jacaratia dolichaula</i> (Donn. Sm.) Woodson	4 (0.75)	29 (0.54)	33
Celastraceae	<i>Crossopetalum parviflorum</i> (Hemsl.) Lundell	-	1 (0.04)	1
	<i>Crossopetalum</i> sp. 1	16 (0.75)	49 (0.54)	65
	<i>Crossopetalum</i> sp. 2	4 (0.75)	5 (0.15)	9
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella americana</i> L.	7 (0.50)	37 (0.38)	44
	<i>Hirtella racemosa</i> Lam.	13 (0.75)	37 (0.42)	50
	<i>Licania hypoleuca</i> Benth.	4 (0.25)	122 (0.62)	126
	<i>Licania platypus</i> (Hemsl.) Fritsch	3 (0.50)	16 (0.31)	19
Clethraceae	<i>Clethra occidentalis</i> (L.) Kuntze	2 (0.25)	8 (0.08)	10
Clusiaceae	<i>Garcinia intermedia</i> (Pittier) Hammel	1 (0.25)	18 (0.23)	19
Combretaceae	<i>Terminalia amazonia</i> (J.F. Gmel.) Exell	5 (0.50)	68 (0.54)	73
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea tuerckheimii</i> Donn. Sm.	-	12 (0.23)	12
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum macrophyllum</i> Cav.	2 (0.25)	8 (0.15)	10
Euphorbiaceae	<i>Acalypha diversifolia</i> Jacq.	4 (0.75)	50 (0.35)	54
	<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	2 (0.25)	28 (0.38)	30

	<i>Croton draco</i> Schltld. & Cham.	1 (0.25)	-	1
	<i>Croton schiedeanus</i> Schltld.	4 (0.50)	81 (0.73)	85
	<i>Croton</i> sp.	-	2 (0.08)	2
	<i>Sapium lateriflorum</i> Hemsl.	-	23 (0.31)	23
	<i>Sebastiania longicuspis</i> Standl.	1 (0.25)	8 (0.15)	9
Fabaceae	<i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd.	-	48 (0.38)	48
	<i>Acacia mayana</i> Lundell	-	10 (0.19)	10
	<i>Acacia polyphylla</i> DC.	-	1 (0.04)	1
	<i>Albizia leucocalyx</i> (Britton & Rose) L. Rico	2 (0.50)	15 (0.27)	17
	<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton & Rose	-	8 (0.19)	8
	<i>Cojoba graciliflora</i> (S.F. Blake) Britton & Rose	-	1 (0.04)	1
	<i>Dalbergia glabra</i> (Mill.) Standl.	1 (0.25)	8 (0.23)	9
	<i>Dalbergia glomerata</i> Hemsl.	1 (0.25)	20 (0.23)	21
	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	38 (1.00)	162 (0.88)	200
	<i>Erythrina folkersii</i> Krukoff & Moldenke	1 (0.25)	9 (0.27)	10
	<i>Hymenaea courbaril</i> L.	1 (0.25)	-	1
	<i>Indigofera suffruticosa</i> Mill.	-	9 (0.23)	9
	<i>Inga pavoniana</i> G. Don	3 (0.75)	47 (0.69)	50
	<i>Inga punctata</i> Willd.	-	13 (0.31)	13
	<i>Inga thibaudiana</i> DC.	3 (0.25)	28 (0.31)	31
	<i>Lonchocarpus cruentus</i> Lundell	-	29 (0.46)	29
	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth.	2 (0.25)	8 (0.23)	10
	<i>Lonchocarpus rugosus</i> Benth.	-	4 (0.12)	4
	<i>Mariosousa usumacintensis</i> (Lundell) Seigler & Ebinger	1 (0.25)	8 (0.27)	9
	<i>Ormosia isthmensis</i> Standl.	1 (0.25)	4 (0.12)	5
	<i>Pithecellobium macrandrium</i> Donn. Sm.	2 (0.50)	24 (0.46)	26
	<i>Platymiscium dimorphandrum</i> Donn. Sm.	2 (0.25)	6 (0.19)	8
	<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	3 (0.75)	8 (0.27)	11
	<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) S.F. Blake	1 (0.25)	70 (0.50)	71
	<i>Swartzia guatemalensis</i> (Donn. Sm.) Pittier	3 (0.25)	6 (0.15)	9
	<i>Vatairea lundellii</i> (Standl.) Killip ex Record	3 (0.50)	38 (0.58)	41
	<i>Zygia peckii</i> (B.L. Rob.) Britton & Rose	-	35 (0.38)	35
Hypericaceae	<i>Vismia camparaguey</i> Sprague & L. Riley	-	8 (0.12)	8

Lacistemataceae	<i>Lacistema aggregatum</i> (P.J. Bergius) Rusby	8 (0.25)	79 (0.65)	87
Lauraceae	<i>Licaria caudata</i> (Lundell) Kosterm.	2 (0.50)	10 (0.23)	12
	<i>Licaria excelsa</i> Kosterm.	1 (0.25)	17 (0.38)	18
	<i>Nectandra ambigens</i> (S.F. Blake) C.K. Allen	-	2 (0.08)	2
	<i>Nectandra belizensis</i> (Lundell) C.K. Allen	3 (0.50)	13 (0.38)	16
	<i>Nectandra reticulata</i> (Ruiz & Pav.) Mez	4 (0.75)	40 (0.73)	44
	<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees	12 (0.75)	61 (0.65)	73
	<i>Ocotea</i> sp.	2 (0.50)	16 (0.35)	18
Magnoliaceae	<i>Magnolia mexicana</i> DC.	2 (0.25)	6 (0.08)	8
Malpighiaceae	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	-	1 (0.04)	1
Malvaceae	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	-	1 (0.04)	1
	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	-	2 (0.08)	2
	<i>Hampea stipitata</i> S. Watson	1 (0.25)	13 (0.23)	14
	<i>Luehea seemannii</i> Triana & Planch.	-	1 (0.04)	1
	<i>Luehea speciosa</i> Willd.	1 (0.25)	45 (0.31)	46
	<i>Mortoniendendron sulcatum</i> Lundell	1 (0.25)	-	1
	<i>Pachira aquatica</i> Aubl.	4 (0.50)	23 (0.50)	27
	<i>Quararibea funebris</i> (La Llave) Vischer	3 (0.50)	26 (0.19)	29
	<i>Quararibea yunckeri</i> Standl.	11 (0.75)	56 (0.54)	67
	<i>Theobroma cacao</i> L.	1 (0.25)	11 (0.04)	12
	<i>Trichospermum mexicanum</i> (DC.) Baill.	-	30 (0.31)	30
Melastomataceae	<i>Bellucia pentamera</i> Naudin	-	4 (0.12)	4
	<i>Conostegia xalapensis</i> (Bonpl.) D. Don ex DC.	-	2 (0.08)	2
	<i>Miconia argentea</i> (Sw.) DC.	15 (0.75)	96 (0.58)	111
	<i>Miconia fulvostellata</i> L.O. Williams	-	1 (0.04)	1
	<i>Miconia trinervia</i> (Sw.) D. Don ex Loudon	-	24 (0.31)	24
	<i>Mouriri gleasoniana</i> Standl.	-	7 (0.19)	7
	<i>Mouriri myrtilloides</i> (Sw.) Poir.	5 (0.75)	12 (0.27)	17
Meliaceae	<i>Guarea glabra</i> Vahl	116 (1.00)	195 (0.77)	311
	<i>Guarea grandifolia</i> DC.	1 (0.25)	16 (0.42)	17
	<i>Swietenia macrophylla</i> King	-	19 (0.15)	19
	<i>Trichilia erythrocarpa</i> Lundell	5 (0.50)	10 (0.15)	15



Monimiaceae	<i>Mollinedia viridiflora</i> Tul.	4 (0.50)	51 (0.46)	55
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	9 (1.00)	103 (0.73)	112
	<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	16 (0.75)	49 (0.65)	65
	<i>Castilla elastica</i> Sessé	9 (0.75)	127 (0.81)	136
	<i>Clarisia biflora</i> Ruiz & Pav.	-	29 (0.42)	29
	<i>Ficus insipida</i> Willd.	-	4 (0.08)	4
	<i>Ficus maxima</i> Mill.	-	4 (0.15)	4
	<i>Ficus popenoei</i> Standl.	-	1 (0.04)	1
	<i>Pseudolmedia glabrata</i> (Liebm.) C.C. Berg	21 (1.00)	92 (0.81)	113
	<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau	-	2 (0.08)	2
	<i>Trophis racemosa</i> (L.) Urb.	3 (0.50)	16 (0.38)	19
Myristicaceae	<i>Virola koschnyi</i> Warb.	1 (0.25)	17 (0.35)	18
Myrtaceae	<i>Eugenia acapulcensis</i> Steud.	1 (0.25)	4 (0.15)	5
	<i>Eugenia aeruginea</i> DC.	-	10 (0.19)	10
	<i>Eugenia capuli</i> (Schltdl. & Cham.) Hook. & Arn.	-	2 (0.08)	2
	<i>Eugenia nigrita</i> Lundell	1 (0.25)	-	1
	<i>Psidium friedrichsthalianum</i> (O. Berg) Nied.	3 (0.50)	26 (0.38)	29
Nyctaginaceae	<i>Neea stenophylla</i> Standl.	-	1 (0.04)	1
Ochnaceae	<i>Ouratea crassinervia</i> Engl.	2 (0.50)	3 (0.08)	5
	<i>Ouratea lucens</i> (Kunth) Engl.	1 (0.25)	11 (0.23)	12
Passifloraceae	<i>Erblichia odorata</i> Seem.	3 (0.25)	-	3
Piperaceae	<i>Piper aduncum</i> L.	1 (0.25)	2 (0.08)	3
	<i>Piper aequale</i> Vahl	14 (0.75)	13 (0.23)	27
	<i>Piper auritum</i> Kunth	-	14 (0.08)	14
	<i>Piper hispidum</i> Sw.	-	6 (0.12)	6
	<i>Piper</i> sp. 1	4 (1.00)	13 (0.35)	17
	<i>Piper</i> sp.2	-	1 (0.04)	1
Polygonaceae	<i>Coccoloba belizensis</i> Standl.	-	15 (0.12)	15
Primulaceae	<i>Ardisia konzattii</i> S.F. Blake	-	38 (0.23)	38
	<i>Parathesis lenticellata</i> Lundell	1 (0.25)	5 (0.19)	6
Rhizophoraceae	<i>Cassipourea guianensis</i> Aubl.	1 (0.25)	136 (0.77)	137

Rubiaceae	<i>Alibertia edulis</i> (Rich.) A. Rich. ex DC.	-	51 (0.54)	51
	<i>Amaioua corymbosa</i> Kunth	5 (0.50)	13 (0.19)	18
	<i>Blepharidium guatemalense</i> Standl.	-	57 (0.54)	57
	<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich.	10 (1.00)	61 (0.38)	71
	<i>Genipa americana</i> L.	-	1 (0.04)	1
	<i>Guettarda tikalana</i> Lundell	-	2 (0.04)	2
	<i>Palicourea tetragona</i> (Donn. Sm.) C.M. Taylor & Lorence	4 (0.75)	4 (0.12)	8
	<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Schult.	3 (0.50)	63 (0.73)	66
	<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq.	12 (1.00)	78 (0.73)	90
	<i>Psychotria limonensis</i> K. Krause	7 (0.75)	12 (0.27)	19
	<i>Psychotria trichotoma</i> M. Martens & Galeotti	1 (0.25)	12 (0.12)	13
	<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.	3 (0.50)	15 (0.27)	18
	<i>Sabicea villosa</i> Schult.	1 (0.25)	-	1
Rutaceae	<i>Zanthoxylum acuminatum</i> (Sw.) Sw.	-	8 (0.23)	8
	<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.	2 (0.25)	15 (0.27)	17
	<i>Zanthoxylum riedelianum</i> Engl.	-	13 (0.23)	13
Salicaceae	<i>Casearia corymbosa</i> Kunth	-	15 (0.35)	15
	<i>Casearia</i> sp.	-	1 (0.04)	1
	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	2 (0.25)	23 (0.31)	25
	<i>Casearia tremula</i> (Griseb.) Griseb. ex C. Wright	1 (0.25)	1 (0.04)	2
	<i>Lunania mexicana</i> Brandegee	5 (0.75)	20 (0.35)	25
	<i>Pleuranthodendron lindenii</i> (Turcz.) Sleumer	-	9 (0.19)	9
	<i>Zuelania guidonia</i> (Sw.) Britton & Millsp.	1 (0.25)	32 (0.38)	33
Sapindaceae	<i>Allophylus camptostachys</i> Radlk.	-	19 (0.12)	19
	<i>Cupania belizensis</i> Standl.	-	2 (0.04)	2
	<i>Cupania dentata</i> DC.	12 (0.25)	79 (0.46)	91
	<i>Cupania glabra</i> Sw.	4 (0.50)	4 (0.12)	8
	<i>Matayba glaberrima</i> Radlk.	1 (0.25)	-	1
	<i>Talisia oliviformis</i> (Kunth) Radlk.	2 (0.25)	15 (0.35)	17
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum mexicanum</i> Brandegee ex Standl.	2 (0.50)	10 (0.19)	12
	<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	3 (0.25)	2 (0.04)	5
	<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni	-	4 (0.15)	4

	<i>Pouteria durlandii</i> (Standl.) Baehni	6 (0.75)	93 (0.92)	99
	<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn	1 (0.25)	3 (0.08)	4
	<i>Pouteria</i> sp. 1	6 (0.50)	43 (0.58)	49
	<i>Pouteria</i> sp. 2	27 (0.75)	7 (0.04)	34
Simaroubaceae	<i>Quassia amara</i> L.	-	34 (0.23)	34
Siparunaceae	<i>Siparuna thecaphora</i> (Poepp. & Endl.) A. DC.	1 (0.25)	16 (0.38)	17
Solanaceae	<i>Cestrum racemosum</i> Ruiz & Pav.	-	3 (0.12)	3
	<i>Lycianthes heteroclita</i> (Sendtn.) Bitter	1 (0.25)	1 (0.04)	2
	<i>Solanum schlechtendalianum</i> Walp.	-	5 (0.15)	5
Ulmaceae	<i>Ampelocera hottlei</i> (Standl.) Standl.	43 (1.00)	129 (0.69)	172
Urticaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	-	1 (0.04)	1
	<i>Cecropia peltata</i> L.	1 (0.25)	31 (0.42)	32
	<i>Myriocarpa longipes</i> Liebm.	2 (0.25)	3 (0.08)	5
	<i>Pourouma bicolor</i> Mart.	-	9 (0.12)	9
	<i>Urera glabriuscula</i> V.W. Steinm.	3 (0.25)	5 (0.04)	8
	<i>Urera rzedowskii</i> V.W. Steinm.	-	1 (0.04)	1
Violaceae	<i>Orthion subsessile</i> (Standl.) Steyerf. & Standl.	-	6 (0.19)	6
	<i>Rinorea hummelii</i> Sprague	62 (0.50)	226 (0.38)	288
Vochysiaceae	<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.	3 (0.25)	86 (0.54)	89
Morphospecies	Species 1	-	1 (0.04)	1
	Species 2	-	1 (0.04)	1
	Species 3	2 (0.50)	-	2
	Species 4	6 (0.50)	27 (0.42)	33
	Species 5	3 (0.50)	35 (0.50)	38
	Species 6	10 (0.75)	29 (0.42)	39
	Species 7	8 (0.50)	33 (0.46)	41
	Species 8	1 (0.25)	5 (0.15)	6
	Species 9	-	2 (0.04)	2
	Species 10	1 (0.25)	-	1
	Species 11	-	2 (0.08)	2
	Species 12	1 (0.25)	27 (0.50)	28
	Species 13	-	1 (0.04)	1

Species 14	-	6 (0.04)	6
Species 15	-	3 (0.04)	3
Species 16	-	1 (0.04)	1
Species 17	-	1 (0.04)	1
Species 18	1 (0.25)	-	1
Species 19	1 (0.25)	-	1
Species 20	1 (0.25)	2 (0.08)	3
Species 21	-	5 (0.12)	5
Species 22	-	2 (0.08)	2
Species 23	-	5 (0.08)	5
Species 24	-	2 (0.04)	2

### 5.6.3. Literature Cited

Martínez, E., Ramos, C.H., Chiang, F., 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas. Bol. Soc. Bot. Mex. 54, 99-177.

Tropicos, 2013. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. <http://www.tropicos.org>. (accessed August 2013).

Whitefoord, C., 2011. Ochnaceae, in: Davidse, G., Sousa-Sánchez, M., Knapp, S., Chiang, F., (Eds.), Flora Mesoamericana. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, pp. 1-26.

## 6. CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio demuestran que los fragmentos pequeños de bosque tropical húmedo en la región de Marqués de Comillas, selva Lacandona, Chiapas, México, son muy importantes para la conservación de la diversidad de especies de árboles y la estructura de la vegetación. Por tanto, después de casi medio siglo de pérdida y fragmentación de hábitat en esta región, la diversidad de árboles y la estructura de la vegetación parecen no haber sufrido alteraciones significativas dentro de los fragmentos de estudio. Estos hallazgos difieren de los supuestos de la teoría de biogeografía de islas (TBI; MacArthur y Wilson, 1967) y de la teoría metapoblacional (TM; Hanski, 1999) que enfatizan la importancia de preservar remanentes de hábitat más grandes ya que se espera que el número de especies (TBI) y la persistencia de la metapoblación (TM) se incrementen dentro de estos remanentes. Esta aparente contradicción con el presente estudio puede ser explicada por al menos tres factores principales, que en conjunto, pueden estar contribuyendo al mantenimiento de la biodiversidad. Primero, los eventos de perturbación en la región son relativamente recientes, por tanto, considerando que la mayoría de los árboles del bosque tropical son especies longevas, entonces los cambios en la vegetación derivados de la pérdida y fragmentación del bosque todavía no son evidentes. Segundo, los eventos de perturbación han sido de baja intensidad, lo que ha permitido mantener una gran proporción de la cobertura forestal original (ca. 40%) y una matriz muy heterogénea. Ambos patrones pueden favorecer la persistencia de las especies, la dispersión de semillas y la regeneración del bosque (e.g., Chazdon, 2003; Melo et al., 2013). Finalmente, la región no ha experimentado un proceso de defaunación severo (Garmendia et al., 2013; Naranjo y Bodmer, 2007), lo que puede contribuir al mantenimiento de los procesos ecológicos en los que los animales están involucrados, tales como la polinización, dispersión y depredación de semillas y la herbivoría (Beck et al., 2013; Dirzo y Miranda, 1991; Stoner et al., 2007). Todos estos procesos son fundamentales para la regeneración natural del bosque y el mantenimiento de la diversidad de plantas (Wang y Smith, 2002).

El valor de los fragmentos va más allá de su papel como reservorios de diversidad. Por ejemplo, estos fragmentos pueden contribuir a mantener la conectividad del paisaje al funcionar como corredores biológicos (stepping stones) y brindar recursos complementarios y suplementarios fundamentales para la supervivencia de muchas especies de animales (Asensio et al., 2009; Dunning et al., 1992). Adicionalmente, la presencia de estos fragmentos en el paisaje puede tener repercusiones importantes para el bienestar de los seres humanos ya que intervienen en el mantenimiento de servicios ecosistémicos, e.g., los fragmentos favorecen el proceso de polinización en cultivos agrícolas y dispersión de semillas (Bodin et al., 2006; Ricketts, 2004), suministran un amplia gama de recursos naturales (e.g., alimentos, medicinas, materiales de construcción) y actúan como zonas de amortiguamiento reduciendo el impacto de las actividades humanas sobre los remanentes más grandes de bosque y las áreas protegidas. Si bien estos fragmentos han demostrado actuar como refugios de especies durante un periodo de tiempo considerable, probablemente en un futuro no puedan desempeñarse de la misma forma. A pesar de que en esta región han sido implementadas diversas estrategias para disminuir los procesos de deforestación y el cambio de uso de suelo, éstas parecen no estar teniendo éxito ya que las tasas de deforestación continúan a una tasa alarmante (Mora, 2008). En este sentido, es fundamental emprender estrategias de conservación y manejo más efectivas. El Programa de Pago por Servicios Ambientales (PSA) que implementa la Comisión Nacional Forestal en la región (CONAFOR, 2013) parece ser una herramienta atractiva, ya que provee de incentivos económicos a las personas interesadas en conservar los remanentes de bosque maduro. Sin embargo, el llamado ‘Programa Especial Selva Lacandona 2013’ (CONAFOR, 2013) sólo ofrece recursos económicos a las personas y grupos de personas que conserven > 25 ha de bosque. El tamaño no es el único criterio que considera la CONAFOR para dar estos recursos, sino que dan prioridad a los fragmentos que están localizados en posiciones geográficas específicas (e.g., entre fragmentos de mayor tamaño) o que contribuyen a proteger cuerpos de agua. Por tanto, las personas que cuenten con

parcelas de bosque maduro menores a 25 ha y ubicadas en determinados lugares no pueden aplicar a este programa, lo que puede ‘orillar’ a estas personas a buscar alternativas económicas para estos remanentes, como su tala para desarrollar actividades agrícolas o ganaderas. En este sentido, cabe destacar la creciente aceptación de la población por los programas de reconversión productiva que impulsan el establecimiento y expansión de monocultivos de palma de aceite (*Elaeis guineensis*), árbol de hule (*Hevea brasiliensis*) y limón persa (*Citrus latifolia*) en la región. Por tanto, se puede esperar que las personas que son excluidas de los programas de PSA vean particularmente atractivos estos nuevos programas de reconversión productiva, amenazando el mantenimiento de los fragmentos más pequeños de bosque a largo plazo. Considerando que el no conservar los fragmentos pequeños puede tener serias repercusiones en la biodiversidad, los servicios ecosistémicos y el bienestar del hombre, una manera efectiva de contrarrestar esta situación sería la inclusión en los programas de PSA de todas las personas interesadas en conservar sus parcelas de bosque maduro, sin importar su tamaño. Paralelamente, es fundamental promover otros tipos de actividades económicas que sean menos dañinas para la biodiversidad, como el ecoturismo y los sistemas agroforestales (e.g., cultivos de sombra como el cacao, el cardamomo, las palmas, y plantas ornamentales como las heliconias y las orquídeas). Estas estrategias difícilmente tendrán éxito a largo plazo si no van acompañadas de programas intensos y extensos de educación ambiental, enfocándose en los niños y adolescentes que decidirán el futuro de la biodiversidad en la región durante los próximos años.

## 7. LITERATURA CITADA

- Asensio, N., Arroyo-Rodríguez, V., Dunn, J.C., Cristóbal-Azkarate, J., 2009. Conservation value of landscape supplementation for howler monkeys living in forest patches. *Biotropica* 41, 768-773.
- Beck, H., Snodgrass, J.W., Thebpanya, P., 2013. Long-term exclosure of large terrestrial vertebrates: implications of defaunation for seedling demographics in the Amazon rainforest. *Biol. Conserv.* 163, 115-121.
- Bodin, Ö., Tengö, A., Norman, A., Lundberg, J., Elmqvist, T., 2006. The value of small size: loss of forest patches and ecological thresholds in southern Madagascar. *Ecol. Appl.* 16, 440-451.
- Chazdon, R.L., 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 6, 51-71.
- CONAFOR, 2013. Programa Especial Selva Lacandona 2013. Coordinación General de Producción y Productividad. Gerencia de Servicios Ambientales del Bosque. Comisión Nacional Forestal, Mexico City.
- Dirzo, R., Miranda, A., 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation, en: Price, P.W., Lewinsohn, T.M., Fernandes, G.W., Benson, W.W. (Eds.), *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. Jhon Wiley & Sons, Inc. New York, pp. 273-287.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R., 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65, 169-175.
- Garmendia, A., Arroyo-Rodríguez, V., Estrada, A., Naranjo, E., Stoner, K.E., 2013. Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *J. Trop. Ecol.* 29, 331-344.
- Hanski, I., 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, New Jersey.
- Melo, F.P.L., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M., Tabarelli, M., 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends Ecol. Evol.* 28, 461-468.
- Mora, F., 2008. Caracterización de la cobertura forestal en el Corredor Biológico Mesoamericano-México: patrones espaciales en la pérdida y fragmentación de los bosques, en: *Importancia del Capital Ecológico de la Región del Corredor Mesoamericano-México: evaluación de la Biodiversidad, Ciclo Hidrológico y de la Cobertura Forestal*. CONABIO-CBBMx, Mexico City, pp. 55-84.



- Naranjo, E.J., Bodmer, R.E., 2007. Source-sink systems and conservation of hunted ungulates in the Lacandon forest, Mexico. *Biol. Conserv.* 138, 412-420.
- Ricketts, T.H., 2004. Tropical forest fragments enhance pollinator activity in nearby coffee crops. *Conserv. Biol.* 18, 1262-1271.
- Stoner, K.E., Vulinec, K., Wright, S.J., Peres, C.A., 2007. Hunting and plant community dynamics in tropical forests: a synthesis and future directions. *Biotropica* 39, 385-392.
- Wang, B.C., Smith, T.B., 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends Ecol. Evol.* 17, 379-385.