



Análisis comparativo de la estructura, diversidad y composición de comunidades arbóreas de un paisaje agropecuario en Tabasco, México

Comparative analysis of structure, diversity and composition of tree communities in an agricultural landscape of Tabasco, Mexico

Noel González-Valdivia¹, Susana Ochoa-Gaona¹✉, Bruce G. Ferguson², Carmen Pozo³, Christian Kampichler⁴ e Isidro Pérez-Hernández¹

¹El Colegio de la Frontera Sur, Sistemas de Producción Alternativos. Apartado postal 1042, Administración de Correos 2000, 86031 Villahermosa, Tabasco, México.

²El Colegio de la Frontera Sur, Sistemas de Producción Alternativos. Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, María Auxiliadora, 29290 San Cristóbal de las Casas, Chiapas.

³El Colegio de la Frontera Sur, Conservación de la Biodiversidad. Av. del Centenario Km. 5.5, 77900 Chetumal, Quintana Roo, México.

⁴División de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Carretera Villahermosa-Cárdenas Km. 0.5 s/n, entronque a Bosques de Saloya, 86150 Villahermosa, Tabasco, México.

✉ sochoa@ecosur.mx

Resumen. Con el objetivo de evaluar el efecto del manejo sobre la diversidad, estructura y composición de la flora arbórea nativa en un paisaje montañoso neotropical, se estudiaron 2 ecosistemas: selva mediana y su matriz agropecuaria. Se inventariaron 96 parcelas registrando 172 especies. Los ecosistemas difieren en riqueza, abundancia de especies y estructura como resultado del manejo del paisaje. La composición de los remanentes de selva se muestra como extrema de los potreros. En la vegetación secundaria madura se encontró la mayor riqueza (92 especies), mientras que los potreros fueron más pobres en especies. La flora arbórea de selva está representada en un 66% dentro de la matriz, particularmente en la vegetación secundaria; 27 especies son características de las unidades de paisaje, la mayor parte son zoocoras y están asociadas a comunidades maduras. Se encontró que hay complementariedad entre los ecosistemas, la cual está relacionada con el hecho de que los campesinos mantienen áreas de reserva de selva, tanto en un núcleo compacto como en fragmentos distribuidos a lo largo del paisaje. Sin embargo, las tendencias indican que el sistema de acahuales tiende a desaparecer, lo que homogeneizará la matriz y aumentará el contraste entre ecosistemas, comprometiendo la regeneración de la selva y de las especies asociadas al mismo.

Palabras clave: biodiversidad, bosque tropical, flora leñosa, neotrópico, paisaje cultural, vegetación secundaria.

Abstract. In order to evaluate the effect of management on diversity, structure and composition of native arboreal flora in a mountainous Neotropical landscape, we studied 2 ecosystems: montane rain forest, and the surrounding agricultural matrix. We inventoried 96 plots, registering 172 species. As a result of management, the ecosystems differed in species richness and abundance as well as in vegetation structure, with forest remnants and pastures as the 2 extremes. Mature secondary vegetation had the most tree species (92), and pastures the fewest. Two thirds of forest tree species were also represented in the surrounding matrix, especially in fallows. Twenty-seven species were characteristic of particular landscape units. Most of these were zoochores associated with mature forest. The actual landscape management maintains a certain proportion of conserved habitats and dispersed forest remnants which enrich the agricultural matrix. However the tendency toward less fallow area and more pasture indicates a transition toward a more homogeneous agricultural matrix, less forest regrowth and greater contrast between forest and agricultural ecosystems. This will increase the contrast between the ecosystems and threaten the regeneration of mature forest and its associated species

Key words: biodiversity, cultural landscape, Neotropics, secondary vegetation, tropical forest, woody flora.

Introducción

La actividad agropecuaria en el trópico ha transformado los paisajes boscosos simplificando su

biodiversidad (Isaac-Márquez et al., 2005; Sánchez et al., 2005). En el sureste mexicano, y particularmente en el estado de Tabasco, las selvas han sido transformadas a pasturas, las que actualmente cubren el 95% de la extensión estatal (Hernández-Daumás, 2005) y han reducido hasta casi su desaparición el bosque tropical (SEDESPA, 2006).

Diversos estudios sobre la flora y fauna remanente en los sistemas agropecuarios han evidenciado la capacidad de la biota autóctona para utilizar ambientes modificados por el hombre y mantenerse a través del tiempo (Vilchez et al., 2004; Sekercioglu et al., 2007; Tobar et al., 2007; Vandemeer y Perfecto, 2007), manifestando indicios de resiliencia. Dicha capacidad es relevante para la ecología del paisaje y la restauración ecológica, pues abre la posibilidad de diseñar la agricultura, ganadería y foresta tropical de manera que cumplan con los objetivos socioeconómicos y ecológicos en el marco del manejo sustentable de los recursos (Harvey et al., 2008).

El estudio de patrones de paisaje permite profundizar en el conocimiento y técnicas de manejo sustentable de los recursos naturales a diferentes escalas (Ortiz-Espejel y Toledo, 1998; Maser et al., 1999), especialmente cuando se encuentran modelos de paisaje complejos generados por la cultura local (Stevens, 1996; Toledo, 2002). Identificar y estudiar estos modelos es una necesidad urgente en el trópico. Es igualmente relevante documentar los remanentes de bosque como referentes ecológicos e históricos para tener una base de comparación en la evaluación de las comunidades forestales tropicales con respecto a sus agrosistemas (Higgs, 2003; Martínez, 2003). Este tipo de investigación incrementa sus alcances si además de estudiar el efecto que los paisajes y sus elementos tienen sobre especies particulares, se evalúa cómo influyen éstos sobre las comunidades— así lo sugieren Gutiérrez et al. (2001)— lo que permite mejorar la base científica con que se formulan las recomendaciones que orientan la política ambiental en el trópico americano. El objetivo de la investigación fue evaluar si el manejo actual de un paisaje montañoso neotropical permite la conservación de la diversidad, estructura y composición de la flora arbórea nativa, propia de la selva mediana perennifolia.

Materiales y métodos

Descripción de la zona de estudio. El ejido Niños Héroes de Chapultepec (en adelante NHC), municipio de Tenosique, Tabasco, se localiza al SE de México se ubica en los 17°15'00"-17°40'48" N y 90°59'09"- 91°38'16" O, con una superficie territorial de 2 066 ha (Fig. 1; Ochoa-Gaona et al., 2008). Fue fundado en la década de 1970 por colonos migrantes de México y de Guatemala (Hernández-Daumás, 2005). Se encuentra dentro del pequeño macizo montañoso con altura máxima de 700 m, sobre rocas cársicas, suelos delgados y con un clima cálido y húmedo de 26°C de temperatura promedio y precipitación media anual de 2 750 mm (Isaac-Márquez et al., 2005). Las principales actividades son pecuarias y de manejo forestal, con agricultura de subsistencia en menor

escala (Isaac-Márquez et al., 2008), que mantienen una reserva ecológica ejidal ocupada por selva mediana perennifolia, la cual es biológica y estructuralmente muy diversa (Vázquez-Negrin y Castillo-Acosta, 2007; Ochoa-Gaona et al., 2008). La zona forma parte del Área Natural Protegida Cañón del Usumacinta (SEMARNAT, 2008) que está conectada con El Petén guatemalteco y la Selva Lacandona.

Los remanentes de bosque tropical se encuentran inmersos en un mosaico de vegetación secundaria de diferente edad derivada de la actividad agrícola y pastizales inducidos para la ganadería localizados en las partes planas u onduladas (Isaac-Márquez et al., 2005). Estos remanentes de bosque tropical perennifolio alcanzan en su mejor estado 30 metros de altura y están conformados por 3 estratos arbóreos y 1 herbáceo compuesto por aráceas, marantáceas y helechos; además, se presentan lianas y varios tipos de orquídeas (Gobierno del Estado de Tabasco, 1997). De las especies arbóreas más comunes se pueden mencionar *Swietenia macrophylla* (caoba), *Cedrela odorata* (cedro), *Andira galeottiana* (macayo), *Spondias mombin* (jobo), *Tabebuia rosea* (macuilís), *Ceiba pentandra* (ceiba), *Nectandra ambigens* (laurel), *Castilla elastica* (árbol de hule), *Calophyllum brasiliense* (barí) y *Cordia alliodora* (bojón; Ochoa-Gaona et al., 2008).

Diseño de muestreo. La composición y la estructura arbórea en el paisaje fueron evaluadas a partir de la información obtenida de 8 unidades de paisaje (*sensu* Zonneveld, 1989); 4 se anidaron en el ecosistema de la matriz agropecuaria (MA) y 4 en el ecosistema de selva mediana perennifolia, como referencia ecológica (RE; *sensu* Higgs, 2003); éstas se localizaron en el terreno, con base en la sugerencia de los ejidatarios.

Las unidades se presentan en una secuencia de acuerdo con su posición respecto al relieve del terreno. Ocupan en la MA desde las partes de mayor altitud hacia las más bajas: acahual maduro (AM), acahual joven (AJ), potrero con árboles dispersos (PAD) y árboles en línea (AL), ocupando los 2 últimos las partes planas. Para los remanentes de selva, las unidades en ese mismo orden posicional fueron: selva en las cimas, como referente del acahual maduro (RE_{AM}); selva en laderas, como referente del acahual joven (RE_{AJ}); selva en pie de monte o planicie, como referente de los potreros con árboles (RE_{PAD}), y elementos de perturbación lineal, como referente de los árboles en línea (REL) o senderos de acceso dentro de la selva (Cuadro 1).

Se establecieron 3 parcelas rectangulares de 100 m x 5 m (Ochoa-Gaona et al., 2004) dentro de cada unidad del paisaje, separadas al menos por 50 m entre sí. De cada unidad de paisaje se hicieron 4 réplicas, separadas

Cuadro 1. Características físico-ambientales y estructurales de las unidades del paisaje del ejido Niños Héroes de Chapultepec, Tenosique, Tabasco. Valores promedio y desviaciones estándar

| | RE _{AM} | AM | RE _{AJ} | Físico-ambientales | AJ | REL | AL | RE _{MD} | PAD |
|-----|------------------|-------------|------------------|--------------------|--------------|--------------|--------------|------------------|-----|
| Alt | 544±52 | 393±87 | 526±85 | 316±59 | 505±97 | 264±25 | 500±71 | 279±28 | |
| HR | 90±3 | 85±6 | 90±3 | 82±7 | 89±4 | 77±6 | 91±2 | 73±7 | |
| IA | 1 919±1 662 | 3 396±2 930 | 2 519±1 326 | 4 581±3 381 | 2 564±235 | 11 544±2 944 | 2 630±1 222 | 15 018±596 | |
| P | 31±10 | 47±3 | 32±10 | 44±9 | 25±13 | 10±5 | 21±14 | 11±6 | |
| T | 25±3 | 25±2 | 28±1 | 28±1 | 22±1 | 28±2 | 23±3 | 30±5 | |
| AB | 42a±18 | 19b±5 | 37a±14 | Estructurales* | 25a±14 | 15b±6 | 33a±4 | 5c±2 | |
| ABa | 0.77ab±0.10 | 1.09a±0.39 | 0.90a±0.11 | 13b±5 | 0.68ab±0.30 | 0.33bc±0.21 | 0.80ab±0.30 | 0.08c±0.12 | |
| AD | 29a±3 | 19b±5 | 29a±1 | 9c±3 | 29a±4 | 7c±1 | 29a±2 | 7c±2 | |
| CD | 84a±1 | 80a±8 | 84a±3 | 65b±7 | 74ab±6 | 31c±8 | 83a±6 | 11d±5 | |
| CS | 78a±19 | 74a±20 | 75a±11 | 61ab±32 | 73a±8 | 34ab±16 | 73a±17 | 1b±0.9 | |
| DA | 1 145a±81 | 1 125a±253 | 1 227a±119 | 1 028a±336 | 835a±172 | 357b±143 | 1 088a±33 | 63b±35 | |
| DAb | 2 092ab±419 | 2 942a±1592 | 2 308ab±824 | 2 075ab±319 | 1 925ab±1096 | 892bc±423 | 2 350ab±1018 | 275c±241 | |
| E | 4a | 4a | 4a | 3b | 4a | 3b | 4a | 3b | |

Alt, altitud sobre el nivel del mar (m); HR, humedad relativa (%); IA, iluminación total (Mjoul/m²/año); P, pendiente (%); T, temperatura ambiental (°C); AB, área basal ≥5 cm dap (m²/ha); ABa, área basal arbustos (m²/ha); AD, altura promedio del dosel (m); CD, cobertura de dosel (%); CS, cobertura de suelo (%); DA, densidad arborea (ind/ha); DAb, densidad arbustiva (ind/ha); E, número de estratos de vegetación.

RE_{AM}, selva referente de los acahuales maduros; AM, acahual maduro; RE_{AJ}, selva referente de los acahuales jóvenes; AJ, acahual joven; REL, elementos de perturbación lineal dentro de la selva o senderos; AL, árboles en línea; RE_{MD}, selva referente a potreros; PAD, potrero con árboles dispersos.

*Letras iguales significan categorías similares al 95% de confianza.

por una distancia mínima de 300 m entre sí; en total se muestrearon 96 parcelas. Se midió el diámetro a la altura del pecho (dap) de los individuos con dap ≥5 cm. Los juveniles incluyeron los de dap <5 cm y ≥1.5 m de altura, los que se contaron en subparcelas de 20 m × 5 m en el centro de las parcelas. Las plántulas (<1.5 m de altura) se registraron en subparcelas de 2 m × 2 m localizadas en cada extremo de la parcela. El análisis de estructura se basó en Godínez-Ibarra y López-Mata (2002), Escobar-Ocampo y Ochoa-Gaona (2007) y Zamora-Crescencio et al. (2008).

Con base en el marco lógico desarrollado por Smith et al. (1998), se formaron los siguientes grupos funcionales de tipo de árbol: árbol emergente (>35 m), árbol persistente alto (≥20 m), árbol persistente bajo (<20 m), árbol pionero, arbusto alto (entre 1.5 y 5 m), arbusto bajo (<1.5 m), arbusto pionero, palma, y árbol introducido (cultivado).

La determinación de los síndromes y mecanismos de dispersión de semillas o frutos se basó principalmente en Alcázar (2007) enriquecido con elementos tomados de Snow (1981), Budke et al. (2005), Kinoshita et al. (2006) y Silva et al. (2009). Se identificaron los siguientes mecanismos de dispersión: sólo por vertebrados no voladores (principalmente mamíferos), sólo por vertebrados voladores (principalmente aves), tanto por vertebrados no voladores como voladores, por viento (anemocoria), autocoria por gravedad, autocoria explosiva, y sólo dispersada por humanos (antropocoria).

Análisis de datos. Los datos se analizaron con base en los árboles con dap ≥5 cm, excepto cuando se aclara. La eficiencia del muestreo se evaluó por medio de curvas de acumulación de especies utilizando EstimateS 8.0 (Colwell, 2006) y aplicando la ecuación propuesta por Clench (1978). Las variables estructurales: área basal, altura promedio del dosel, cobertura del dosel, cobertura del suelo, densidad y número de estratos fueron evaluadas mediante análisis de varianza (Andeva, α= 0.05) y sus medias agrupadas por Tukey, previa determinación de normalidad mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov y de homocedasticidad con la prueba Levene (Habit et al., 2003) utilizando SPSS 10.0 (Morrison, 1999).

La similitud entre hábitats fue comparada mediante análisis de agrupamiento UPGMA (*unweighted pair-group average*), utilizando como medida de distancia el índice de Bray-Curtis —que considera el valor cuantitativo del dato y es asimétrico por no incluir los pares de ausencias en la similitud (Zuur et al., 2007)— y los índices de diversidad de Shannon-Wiener base logaritmo natural, dominancia de Simpson y equitatividad de Pielou, para comparar las comunidades bióticas (Magurran, 1988; Spellerberg, 2005; Pérez et al., 2007),

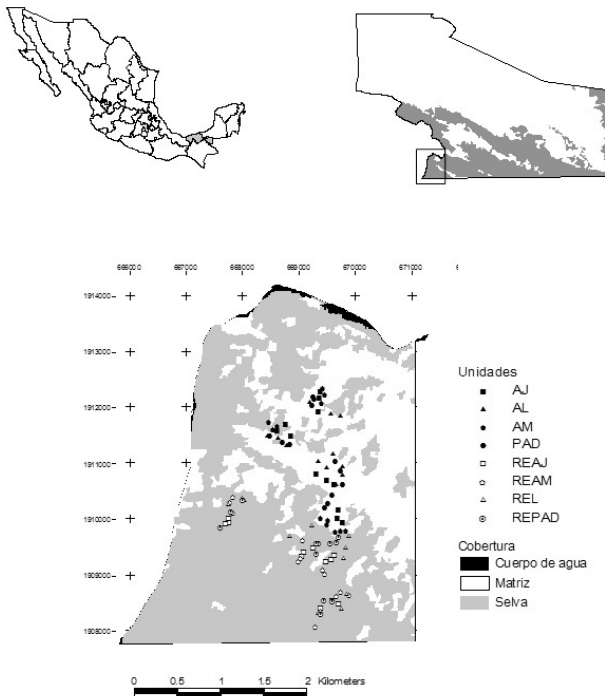


Figura 1. Localización del área de estudio. A, Tabasco, México; B, municipio de Tenosique, marcada el área de Reserva del Cañón del Usumacinta; en el recuadro, ubicación del ejido Niños Héroes de Chapultepec; C, puntos de conteo establecidos en la selva y la matriz agropecuaria.

se calcularon mediante el programa PAST 2.0 (Hammer et al., 2001).

Los datos de abundancia se exploraron mediante la prueba Box y Cox (1964) y se transformaron a raíz cuadrada siguiendo la ley de Taylor (Herrando-Pérez, 2002). El análisis de correspondencia canónica (ACC) se realizó mediante Canoco 4.5 (Lepš y Šmilauer, 2005), buscando relaciones entre los grupos funcionales (dispersión y tipo de árbol) respecto a las variables ambientales y estructurales de cada unidad. Para determinar qué especies aportan más a la diferenciación entre unidades y ecosistemas se analizaron similitud y disimilitud porcentual (SIMPER) con Primer 5.2.8 (Clarke y Gorley, 2006); el corte se hizo al obtener una contribución acumulativa $\geq 50\%$. Se ingresaron las especies de mayor peso porcentual por unidad, y se buscó si éstas también eran características de otra unidad, aunque su contribución fuera baja.

Resultados

Eficiencia de muestreo. El muestreo de la vegetación alcanzó el 87% de eficiencia al registrar 172 especies de las 197 esperadas en el paisaje del ejido. Se alcanzó el 77% de eficiencia en la matriz (128 especies registradas

de las 167 esperadas). El muestreo en la selva mediana perennifolia (RE) logra capturar el 88% de las 141 especies de árboles esperadas, registrando 124 especies (Fig. 2).

Estructura. Todas las variables estructurales presentaron diferencias estadísticas significativas entre unidades de paisaje. El área basal arbórea ($F= 2.94, p= 0.022$), el área basal arbustiva ($F= 8.6, p < 0.001$), la densidad arbórea ($F= 22.96, p < 0.000$), la densidad de arbustos ($F= 4.9, p < 0.001$), la altura promedio del dosel ($F= 53.67, p < 0.000$), el número de estratos ($F= 14, p < 0.001$) y la cobertura del dosel de la flora leñosa arbórea ($F= 87, p < 0.001$).

La prueba de Tukey muestra que los promedios de las variables estructurales tienen mayor similitud entre las unidades de selva y entre las unidades de vegetación secundaria (AM y AJ) y que los pastizales con árboles dispersos mostraron diferencias significativas al resto de las unidades. El área basal del arbolado y la altura del dosel fueron diferentes entre las unidades de la selva respecto a las correspondientes unidades de la matriz. El área basal de arbustos, la densidad de árboles y la densidad de arbustos fue similar entre las unidades de selva y las unidades de vegetación secundaria (AJ y AM); mientras que los pastizales y los árboles en línea mostraron diferencias significativas respecto a su referencia ecológica. La cobertura del dosel y el número de estratos sólo fue similar entre el acahual maduro y su referente ecológico, siendo diferente entre el resto de unidades de la matriz con relación a su referente de selva. La cobertura del suelo, sólo mostró diferencias entre el pastizal y la selva referente (Cuadro 1).

Diversidad de especies. En las unidades del paisaje, sólo el acahual maduro es similar a su referente respecto al número de especies; el resto de pares de unidades matriz-selva son diferentes. En cuanto al número de individuos, las unidades de vegetación secundaria se muestran similares a las de la selva. El índice de diversidad de Shannon-Wiener osciló entre las unidades de paisaje desde 2.66 en potreros hasta 3.84 para la selva referente de los acahuals jóvenes, mientras que el índice de dominancia se mantuvo por debajo de 0.09, coherente con el índice de equitatividad, que fue mayor a 0.75. Las unidades de acahual arbóreo joven y maduro contienen un número similar de especies al encontrado en las unidades de selva (Cuadro 2).

Composición de especies. De las 172 especies arbóreas, 82 se comparten en los 2 ecosistemas, mientras que 42 sólo fueron registradas en la selva y 48 en la matriz agropecuaria (Apéndice 1). En los ecosistemas, la selva y la matriz agropecuaria contienen 72 y 76% de la riqueza medida respectivamente. Mediante el análisis de disi-

Cuadro 2. Índices de diversidad en unidades del paisaje del ejido Niños Héroes de Chapultepec, Tenosique, Tabasco

| Parámetro/Unidad | RE _{AM} | AM | RE _{AJ} | AJ | REL | AL | RE _{PAD} | PAD |
|---------------------------------|------------------|------|------------------|------|------|------|-------------------|------|
| Núm. de especies ¹ | 88a | 92a | 86a | 74b | 83a | 57c | 83a | 18d |
| Núm. de individuos ² | 687a | 675a | 736a | 617a | 501a | 214b | 653a | 38b |
| Diversidad de Shannon | 3.74 | 3.68 | 3.84 | 3.21 | 3.58 | 3.43 | 3.73 | 2.66 |
| Dominancia de Simpson | 0.04 | 0.05 | 0.03 | 0.09 | 0.05 | 0.06 | 0.04 | 0.09 |
| Equidad de Pielou | 0.84 | 0.81 | 0.86 | 0.75 | 0.81 | 0.85 | 0.84 | 0.92 |

¹ Letras diferentes indican categorías diferentes (F = 22, p <.001)

² Letras diferentes indican categorías diferentes (F = 23, p <.001); en 0.6 ha de muestreo por unidad.

AM, acahual maduro; AJ, acahual joven; AL, árboles en línea; PAD, potrero con árboles dispersos; RE_{AM}, selva referente de los acahuales maduros; RE_{AJ}, selva referente de los acahuales jóvenes; RE_{PAD}, selva referente a potreros; REL, elementos de perturbación lineal dentro de la selva o senderos.

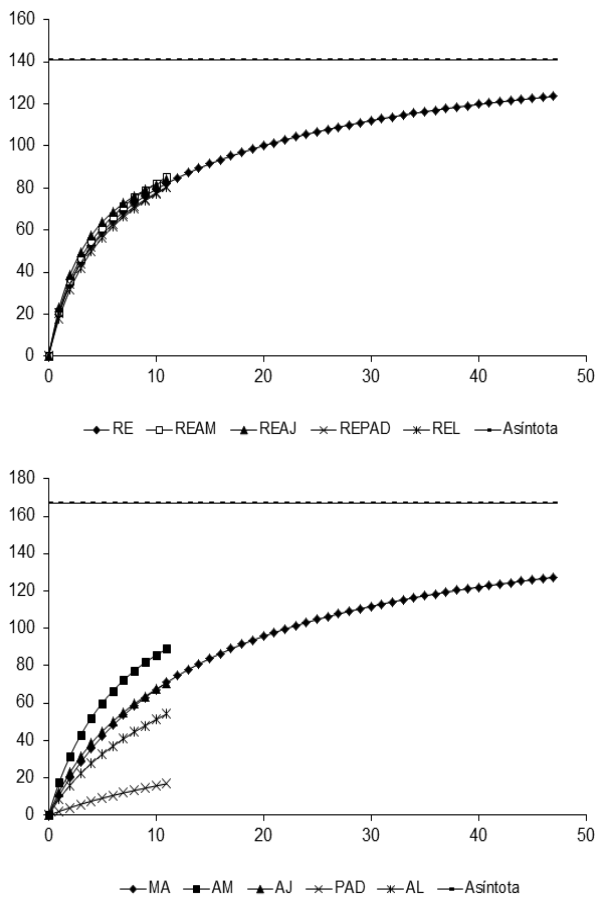


Figura 2. Acumulación de especies arbóreas en la matriz agropecuaria y en los remanentes de selva, así como las 4 unidades anidadas en cada uno de estos ambientes en el paisaje en función del número de parcelas de muestreo (eje X). A: RE, selva mediana perennifolia o referente ecológico; REAM, selva referente de los acahuales maduros; REAJ, selva referente de los acahuales jóvenes; REPAD, selva referente a potreros; REL, elementos de perturbación lineal dentro de la selva o senderos. B: MA, matriz agropecuaria; AJ, acahual joven; AL, árboles en línea; AM, acahual maduro; PAD, potreros con árboles dispersos.

militudes porcentuales se determinó que las unidades de la matriz agropecuaria y sus contrapartes en la selva resultaban diferentes al compararse de manera pareada. Las diferencias entre unidades AM-REAM, AJ-REAJ, PAD-REPAD y AL-REL alcanzaron 81.2, 95.5, 99.4 y 92.8% de disimilitud, respectivamente (R global= 0.62, sig.= 0.03). El análisis de agrupamiento de las unidades mediante el índice de Bray-Curtis, separa 4 grupos distintos. Uno está conformado por las unidades de la selva (índice de similitud mayor de 0.70), exceptuando los senderos en la selva (REL), con el que comparten el 55% de su ensamble. Otro grupo lo conforman los acahuales maduros y jóvenes, los que comparten una similitud del 40% con la selva. Los árboles en línea y los potreros con árboles dispersos, se mantienen como grupos separados. La vegetación arbustiva y juvenil (1.5 cm ≤DAP <5 cm) repite el patrón de agrupamiento (Fig. 3).

Respuesta de grupos funcionales. Por su forma de dispersión, las especies arbóreas del ejido son zoocoras (128 spp., 74%), anemocoras (29 spp., 17%), autocoras (12 spp., 7%), cultivadas (3 spp., 2%). En la selva 99 especies fueron zoocoras, 17 anemocoras y 7 autocoras. En la matriz agropecuaria 94 especies fueron zoocoras, 23 anemocoras, 11 autocoras y 3 dispersadas por el hombre (Apéndice 1). Estos grupos funcionales mostraron diferencias (F= 15.06, p= 0.002); el primer eje explicó el 47% y el segundo el 20% de la variación mostrada por las especies; en el mismo orden, se explica el 64% y el 27% de la relación entre el grupo de dispersión con su ambiente (Fig. 4).

Por tipo de árbol, los grupos funcionales también mostraron diferencias (F= 12.25, p= 0.002). El primer eje explicó el 42% y el segundo el 8% de la variación mostrada por las especies y en el mismo orden se explica el 64% y el 13% de la relación entre el tipo de árbol con su ambiente (Fig. 5). Los remanentes de selva y la vegetación secundaria concentran un mayor número de especies del tipo árbol persistente, tanto de los estratos altos como bajos, además de incluir el componente de palmas y lia-

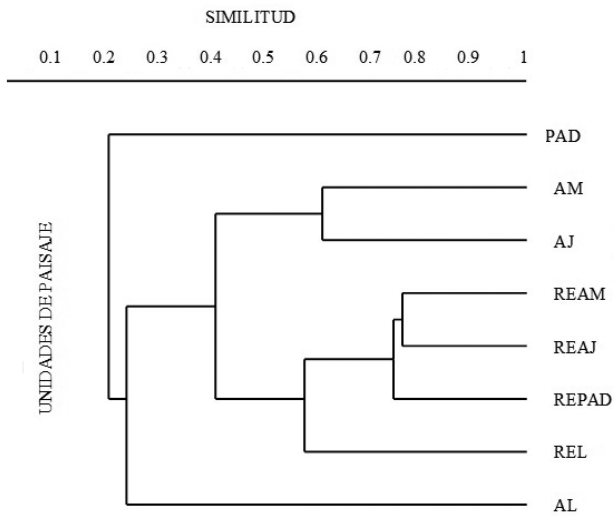


Figura 3. Agrupamiento de unidades en función de la similitud Bray-Curtis entre comunidades de árboles DAP ≥ 5 centímetros. AM, acahual maduro; AJ, acahual joven; AL, árboles en línea; PAD, potrero con árboles dispersos; REAM, selva referente de los acahuales maduros; REAJ, selva referente de los acahuales jóvenes; REPAD, selva referente a potreros; REL, elementos de perturbación lineal dentro de la selva o senderos.

nas (DAP ≥ 5 cm). En la matriz las especies pioneras, tanto de árboles como arbustos fueron predominantes (Apéndice 1).

Especies características. Por otro lado, el análisis de similitud porcentual permitió distinguir 27 especies que son características de las unidades de paisaje; 4 caracterizan los potreros, 8 los árboles en línea, 10 los acahuales jóvenes, 10 los acahuales maduros, 11 los senderos en selva, 11 la selva referente de acahuales maduros, 13 la selva referente de acahuales jóvenes y 10 la selva referente de potreros. Sólo *Swietenia macrophylla* (caoba) y *Cedrela odorata* (cedro) se registraron como características de 1 unidad (AL), mientras que el resto se compartieron en 2, 3, 4 y hasta 5 unidades del paisaje. Al analizar por pares, REPAD-PAD no comparten ninguna especie, REL-AL y REAJ-AJ comparten 1 especie, REAM-AM comparten 2 especies. La mayor parte de los referentes de la selva comparten al menos 8 especies (Cuadro 3).

Discusión

Eficiencia de muestreo. El muestreo realizado en este trabajo es aceptable, puesto que según la comparación entre el ensamble identificado respecto al esperado se alcanzó hasta el 87% de la flora arbórea. Con base en las curvas de acumulación, se puede evaluar que las parcelas de selva en 0.1 ha contienen ≥ 42 especies, un número similar al que

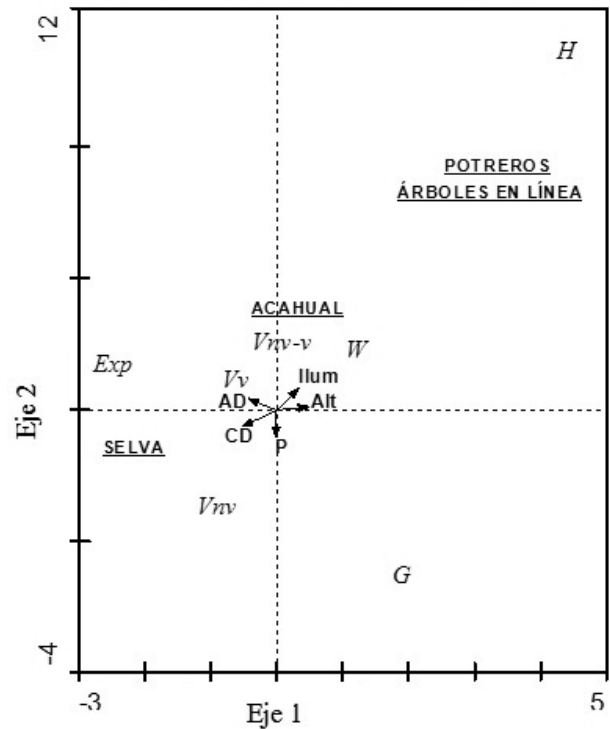


Figura 4. Correspondencia canónica entre mecanismos de dispersión y variables ambientales. H, humanos; Exp, autocoria explosiva; G, autocoria por gravedad; W, anemocoria; Vnv, vertebrado no volador; Vv, vertebrado volador; Vnv-v, vertebrados voladores y no voladores. En el recuadro, las variables ambientales: P, pendiente (%); Ilum, iluminación (Mjoul/m²/año); CD, cobertura de dosel (%); AD, altura media del dosel (m); Alt, altura sobre el nivel del mar (m snm). Gradiente de perturbación de más estable (izquierda) a más perturbado (derecha).

registrar Williams-Linera y Lorea (2009), incluyendo dap de >2.5 cm, mientras que el resultado de este estudio es con base en dap ≥ 5 centímetros. Ochoa-Gaona y Domínguez-Vázquez (2000) registran 192 especies de árboles en Chajul, que es parte de la Selva Lacandona, número similar al total de especies arbóreas registradas en este estudio. **Diversidad de especies.** Difícilmente podrían compararse los resultados obtenidos aquí con los de otros estudios debido a las diferencias metodológicas que presentan las investigaciones y las técnicas de muestreo aplicados por los distintos autores (Cuadro 4). No obstante, puede considerarse que el número de especies registradas para el paisaje en estudio es relativamente similar al encontrado en otros de la flora arbórea neotropical. En Belice se encontró una riqueza de 33 a 43 especies arbóreas con dap ≥ 5 en 4 ambientes diferentes identificados dentro de selva húmeda utilizando transectos de 0.1 ha, lo que resulta aproximado a los datos de áreas iguales en el presente estudio (Brewer et al., 2003).

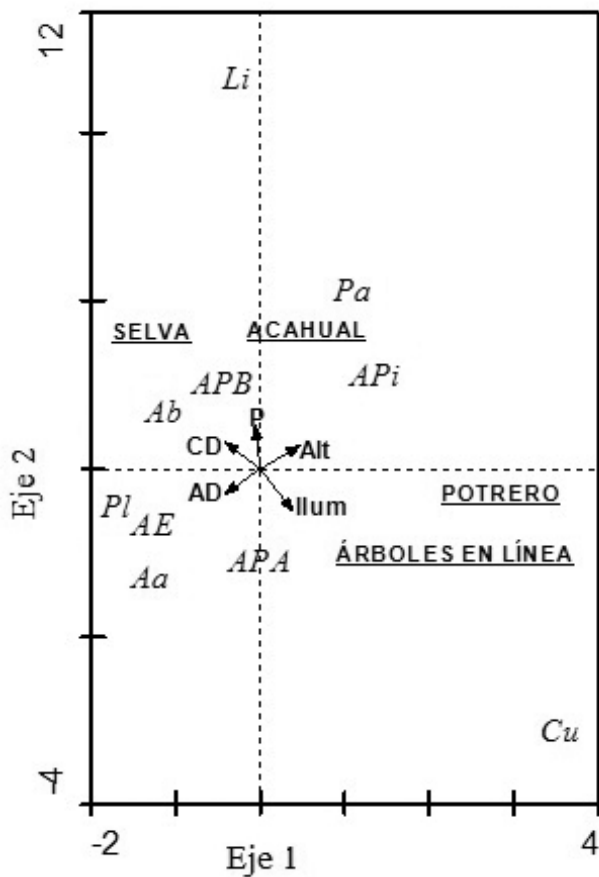


Figura 5. Correspondencia canónica entre los grupos funcionales de la flora arborecente y variables ambientales. Grupos funcionales: Aa, arbustivo alto; Ab, arbustivo bajo; AE, árbol emergente; APA, árbol persistente alto; APB, árbol persistente bajo; APi, árbol pionero; Cu, árbol cultivado; Li, liana; Pa, pionero arbustivo; Pl, palma. En el recuadro, las variables ambientales: P, pendiente (%); Ilum, iluminación (Mjoul/m²/año); CD, cobertura de dosel (%); AD, altura media del dosel (m); Alt, altitud (m). Gradiente de perturbación de menos (izquierda) a más perturbado (derecha).

Al analizar la diversidad y riqueza de especies arbóreas en las unidades matriz-selva en pares, se observa un contraste gradual de acahuales maduros a pastizales con su referente ecológico, encontrando especialmente extremas las unidades de selva con las de los pastizales; lo cual indica un gradiente de perturbación y capacidad de resiliencia de las especies arbóreas (Ochoa-Gaona et al., 2007). Algo similar se observa al analizar el sistema como un todo; se percibe una dinámica entre sus elementos que en conjunto mantienen un continuo entre los ecosistemas de matriz y selva que comparten un 50% de su ensamblaje. La riqueza de especies entre las unidades difiere como un resultado directo del manejo agropecuario de la finca o

parcela ejidal, lo que coincide con estudios conducidos a nivel de unidad de manejo o subsistema productivo (Guevara et al., 1992; Harvey y Haber, 1999; Schulze et al., 2004; Schroth et al., 2005). En este estudio, al considerar de manera integral todo el paisaje, que incluye áreas de conservación y de manejo –que corresponde a la realidad en localidades rurales de América–, puede observarse que la matriz agropecuaria se complementa y enriquece por los remanentes de selva, mostrando con ello su capacidad de sostener alta diversidad arbórea, como sugieren Vandemeer y Perfecto (2007). Lo anterior se confirma observando los altos valores obtenidos para el índice de Shannon-Wiener en todas las unidades de la matriz de manera independiente y comparando los pares matriz-selva (Ramírez-González, 2006), superiores a los registrados por Pérez et al. (2005) en agropaisajes del trópico húmedo y similares a los de Godínez-Ibarra y López-Mata (2002), Tun-Dzul (2007), Castro-Luna (2007) y Zamora-Crescencio et al. (2008) para selvas tropicales del sur y sureste de México. El índice Simpson muestra que no hay dominancia de especies, lo cual junto con la elevada equitatividad de las comunidades arbóreas indica que las especies están representadas por abundancias similares dentro de las unidades de paisaje del ejido. Los acahuales incrementan la diversidad de especies de la matriz, pero ésta se mantiene como un grupo diferenciado de la comunidad arbórea característica de la selva, por lo que resulta imprescindible mantener la selva remanente como reserva ejidal dentro del paisaje.

Estructura. Las diferencias estructurales que se encontraron entre las unidades del paisaje, se deben en gran medida al efecto de intensidad de disturbio que se manifiesta extrema entre las unidades de potreros con árboles dispersos y las de selva. El área basal y las densidades encontradas en la selva y acahuals son comparables a las que presentan las selvas y vegetación secundaria en la Amazonía (Vieira et al., 2003), los bosques neotropicales montanos en Bolivia (Araujo-Murakami et al., 2005), los de tierras bajas en Ecuador (Korning y Balslev, 1994) o los obtenidos en la Selva Lacandona por Ochoa-Gaona et al. (2007). Las unidades de vegetación secundaria o acahuals maduros son elementos del paisaje intermedios y permiten una secuencia entre los 2 ecosistemas (Martin et al., 2004). La estructura de estos acahuals maduros, genera condiciones básicas de cobertura y altura de la vegetación que facilitan la colonización, el establecimiento de plántulas y el desarrollo de juveniles de las especies leñosas nativas del interior de la selva (Ochoa-Gaona et al., 2007).

Composición. La composición de las comunidades arbóreas aún logra sostener una flora nativa diversa a escala de paisaje. Al comparar en pares las unidades del paisaje de la matriz agropecuaria respecto a las unidades de la

Cuadro 3. Lista de las 27 especies arbóreas que caracterizan las unidades del paisaje y los ecosmosaicos en el ejido Niños Héroes de Chapultepec, Tenosique, Tabasco. Las cifras expresan el aporte porcentual de las especies más relevantes para cada unidad que acumulan juntas más del 30% de la similitud total

| <i>Especie característica</i> | RE_{PAD} | PAD | REL | AL | RE_{AJ} | AJ | RE_{AM} | AM |
|------------------------------------|------------|-------|-------|------|-----------|------|-----------|------|
| <i>Tabebuia rosea</i> | | 37.5 | | 6.1 | | | | |
| <i>Byrsonima crassifolia</i> | | 32.5 | | 1.8 | | | | |
| <i>Guazuma ulmifolia</i> | | 11.8 | | 5.2 | | | | |
| <i>Spondias mombin</i> | | 10.5 | | 4.5 | | 4.8 | | |
| <i>Pimienta dioica</i> | | | | 6.7 | | 1.1 | | |
| <i>Swietenia macrophylla</i> | | | | 11.8 | | | | |
| <i>Cedrela odorata</i> | | | | 5.9 | | | | |
| <i>Lippia cardiostegia</i> | | | 3.4 | 16.7 | | 17.6 | | 7.9 |
| <i>Heliocarpus donnell-smithii</i> | | | 3.7 | | | 17.3 | | 9.7 |
| <i>Myriocarpa longipes</i> | | | | | | 1.5 | | 6.4 |
| <i>Trichospermum mexicanum</i> | | | | | | 9.7 | | 3.5 |
| <i>Rhedera penninervia</i> | | | | | | 5.2 | | 8.2 |
| <i>Cecropia obtusifolia</i> | | | 2.6 | | | 4.9 | | |
| <i>Acacia mayana</i> | | | | | 1.1 | 2.9 | | 4.5 |
| <i>Bursera simaruba</i> | | | | | | 3.1 | | 2.0 |
| <i>Mortoniendron guatemalense</i> | | | | | 1.0 | | | 4.5 |
| <i>Cryosophila argentea</i> | 4.6 | | 2.4 | | 4.5 | | 5.2 | 6.1 |
| <i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> | 4.5 | | 2.1 | | 4.2 | | 5.6 | 4.3 |
| <i>Sebastiania tuerckheimiana</i> | 4.4 | | 11.5 | | 4.3 | | 3.5 | |
| <i>Rinorea guatemalensis</i> | 7.1 | | 7.2 | | 6.3 | | 8.0 | |
| <i>Pouteria campechiana</i> | 3.8 | | 7.1 | | 2.3 | | 4.3 | |
| <i>Quararibea funebris</i> | 2.4 | | 2.9 | | 4.2 | | 4.1 | |
| <i>Chionanthus oblancoelatus</i> | 6.1 | | 0.9 | | 4.2 | | 5.8 | |
| <i>Protium copal</i> | 3.1 | | 0.8 | | 2.1 | | 3.4 | |
| <i>Pouteria reticulata</i> | 1.4 | | | | 5.2 | | 5.4 | |
| <i>Aspidosperma megalocarpon</i> | 5.1 | | | | 2.9 | | 1.3 | |
| <i>Eugenia sp.</i> | | | | | 2.4 | | 3.7 | |

Unidades de paisaje: AM, acahual maduro; AJ, acahual joven; AL, árboles en línea; PAD, potrero con árboles dispersos; RE_{AM} , selva referente de los acahuales maduros; RE_{AJ} , selva referente de los acahuales jóvenes; RE_{PAD} , selva referente a potreros; REL, elementos de perturbación lineal dentro de la selva o senderos.

selva, se encuentra que éstas difieren en sus ensamblajes arbóreos de manera notable; sin embargo, es importante notar que las unidades de selva comparten un 40% de su ensamble con los acahuales, lo que puede ser producto tanto de la perturbación humana dentro de la selva como del papel de los acahuales maduros que con el tiempo permiten el establecimiento de una proporción importante de las especies arbóreas nativas, lo cual es posible por la fuente de germoplasma disponible en los cercanos remanentes de selva. En este sentido, Ochoa-Gaona et al. (2007) indican que a mayor tiempo de desarrollo de la vegetación secundaria sobre las tierras bajo uso agropecuario, mayor es la capacidad de los acahuales para permitir el establecimiento de especies nativas con más altos requerimientos ecológicos (humedad y sombra). Es por ello que alrededor del 50% de las especies se comparan entre la matriz y la selva; y sólo un 25% se encontró en cada uno de los ecosmosaicos.

Las especies del dosel son prácticamente las mismas que señala Wendt (1998) para Tabasco y Chiapas y muy similares a la composición de especies y familias descrita por Sandoval (1999) en el Petén, Guatemala y por Godínez-Ibarra y López-Mata (2002) en diversas selvas del trópico americano. Muchas de estas especies son propias de bosque maduro (Ochoa-Gaona et al., 2007). La composición y diversidad arbórea en el ejido es el resultado de la forma en que éste ha sido manejado y que incluye la conservación de una reserva ejidal de selva que conforma un área compacta y de remanentes de ésta inmersos en la matriz agropecuaria que, a su vez, aún es heterogénea. Los pastizales conservan una proporción importante de especies, debido a que por el manejo se dejan árboles nativos y se siembran árboles dispersos para sombra y otros usos del ganado, y porque los potreros se delimitan mediante cercos vivos en los cuales se registraron el 33% de las especies, conformando un ensamble arbóreo diferenciado, en el cual

Cuadro 4. Resultados procedentes de diferentes estudios sobre riqueza de árboles en el trópico incluyendo detalles de la superficie total muestreada y dap considerados

| Localidad | dap* | RA | SM | MM | Autor |
|---|---------|-----|------|-----------|---|
| Santa Gertrudis, Vega de la Torre, Ver. | ≥ 1 cm | 131 | 3.00 | 3 (1) | Godínez-Ibarra y López-Mata, 2002 |
| Selva Lacandona, Chis. | ND | 178 | ND | ND | Levy-Tacher et al., 2006 |
| Selva Lacandona, Chis. | ≥ 5 cm | 119 | 3.90 | 39 (0.1) | Ochoa-Gaona et al., 2007 |
| Sierra de Tenosique, Tab. | ≥ 10 cm | 75 | 1.25 | 5 (0.25) | Ochoa-Gaona et al., 2008 |
| Laguna del Tigre, Petén, Gua. | ≥ 10 cm | 135 | 1.00 | 10 (0.1) | Sandoval-Cumes, 1999 |
| Tzucacab, Yuc. | ≥ 3 cm | 128 | 0.90 | 9 (0.1) | Zamora-Crescencio et al., 2008 |
| Ejido Ceibita, Tacotalpa, Tab. | ≥ 3 cm | 51 | 0.50 | 1(0.5) | Maldonado-Sánchez y Maldonado-Mares, 2010 |
| Sierra de Tenosique, Tab. | ≥ 5 cm | 172 | 4.80 | 96 (0.05) | Presente estudio |

dap, diámetro a la altura del pecho (1.30 m); RA, riqueza de árboles; SM, superficie de muestreo (ha); MM, método de muestreo (número de parcelas y entre paréntesis la superficie de las parcelas en ha).

se incluyen especies exóticas (Fig. 3, Apéndice 1). Se ha demostrado que los cercos vivos funcionan como corredores biológicos para mamíferos pequeños, aves y otros organismos (Fahrig y Merriam, 1985, 1994; Opdam et al., 1993; MacDonald, 2003).

Respuesta de grupos funcionales. La proporción de dispersión de las especies arbóreas del ejido: zoocoras (74%), anemocoras (17%), autocoras (7%), cultivadas (2%), sigue el mismo patrón registrado en vegetación ribereña (Budke et al., 2005), fragmentos de selva (Kinoshita et al., 2006), en sabanas estacionales (Silva et al., 2009), y en la selva cálida-húmeda de Veracruz (Ibarra-Manríquez et al., 1991). Las especies zoocoras se encontraron asociadas a la selva mediana y a las unidades de vegetación secundaria. La zoocoria puede relacionarse con el grado de estabilidad de los hábitats tropicales (Fleming et al., 1987). En el paisaje del ejido, un importante número de especies de masto y ornitofauna está ligado a la flora arbórea. Lo que se evidencia por la abundancia de plántulas y juveniles registrados en la selva, la vegetación secundaria y en algunas líneas de árboles. Por otro lado, mecanismos de dispersión menos dependientes de la fauna, como la anemocoria y la autocoria tienden a ser más frecuentes en las especies presentes en las unidades de la matriz agropecuaria con mayor grado de alteración (AL y PAD).

Por tipo de árbol, las especies arbóreas persistentes, las arbóreas emergentes, los arbustos, las palmas y las lianas leñosas (dap ≥ 5 cm) que predominan en la selva y acahuales maduros (3 a 4 estratos de vegetación) demuestran constancia, persistencia, resiliencia y, por tanto, la estabilidad (Grimm y Wissel, 1997) característica de los bosques primarios (Holling, 1973; Chesson, 2000) favorecida por un manejo agropecuario de baja a moderada intensidad en cerca del 50% del paisaje bajo estudio, lo que facilita, según Yepes et al.(2010), la restitución estructural arbórea.

Las especies pioneras predominan en unidades de árboles en línea y en potreros, pero también están presen-

tes en las veredas dentro de la selva y muestran el efecto de la perturbación humana más intensa sobre el ensamblaje original, que inicia procesos de sucesión vegetal similares a los que ocurren dentro de los claros de la selva (Brokaw, 1985; Fahey y Puettmann, 2007).

Consideraciones generales. La diversidad de árboles en el paisaje estudiado es producto del manejo y sus ecosistemas muestran complementariedad. El que la matriz contenga un número de especies similar al de la selva y el que se compartan casi el 50% de las especies está relacionado con el hecho de que los campesinos mantienen áreas de reserva de selva, tanto como un núcleo compacto como con fragmentos distribuidos dentro del paisaje. Esto permite que las parcelas de uso agropecuario queden adyacentes a aquellas y por dispersión sean enriquecidas con especies arbóreas propias de los bosques. Los acahuales durante su desarrollo van generando condiciones básicas de cobertura y altura de la vegetación que facilitan la colonización, el establecimiento de plántulas y el desarrollo de juveniles de las especies leñosas nativas del interior de la selva (Ochoa-Gaona et al., 2007). Por otra parte, el manejo de los potreros incluye la permanencia de árboles remanentes y el establecimiento de cercos vivos que contienen especies propias de las selvas enriquece el paisaje, como sugieren Guevara et al. (1992) y Jobbágy et al. (2006).

No hay que perder de vista que los productores tienen que hacer uso de los recursos para su sobrevivencia; en este sentido, la estrategia para la sustentabilidad debe buscar que se concilie la conservación de especies con el manejo productivo (Holling, 2001; Martínez, 2003). Para ello, como sucede hasta ahora en el ejido, el manejo del paisaje debe mantener a través del tiempo una proporción de hábitats conservados y de remanentes dispersos en el paisaje que enriquezcan la matriz agropecuaria. Asimismo, la matriz debe mantenerse diversificada y conservar los elementos arbóreos, idealmente mediante prácticas agroforestales que se reflejen, a la vez, en una

mejoría del bienestar de las familias campesinas. El paisaje estudiado nos indica que por ahora, las áreas productivas tienen capacidad de conservar un buen número de especies, llegando al manejo óptimo que se aproximaría al descrito por Diemont et al. (2006) dentro de la Selva Lacandona.

En la zona de estudio, el sistema de acahuales tiende a desaparecer. Por un lado, en las zonas de mayor pendiente algunos productores planean abandonar esta práctica y permitir el desarrollo de los acahuales indefinidamente, lo que favorecería las áreas forestales. Sin embargo, la mayoría de los productores pretenden transformarlos en pasturas, lo que homogeneizará la matriz y aumentará el contraste entre ecosistemas, impidiendo la dispersión, el establecimiento y el mantenimiento de la fracción de flora arbórea nativa que persiste en estos hábitats, dificultando la conservación de las especies asociadas al mismo (Quintana-Ascencio et al., 1996; Moya-García et al., 2003; Vieira et al., 2009).

Agradecimientos

A los ejidatarios de Niños Héroes de Chapultepec, Tenosique por su colaboración, en especial a Vicente López Moreno, todo un parataxónomo. A Miguel Martínez Icó, por su invaluable apoyo en la determinación taxonómica. A los herbarios de ECOSUR-San Cristóbal de las Casas y de la UJAT, en especial a Mario Ishiki-Ishihara, Silvia Capello-García y Ángeles Guadarrama-Olivera, por facilitarnos el acceso a las colecciones. Alfonso Reyes-Díaz y Jaime Haas-Tzuc apoyaron en la toma de datos en campo. FOMIX-CONACYT-Tabasco financió este trabajo bajo el proyecto Especies forestales de uso múltiple: caracterización de sus usos y potencial de aplicación en planes de fomento forestal, agroforestal y silvopastoril en el municipio de Tenosique, Tabasco, TAB-2007-C09-74820. A ECOSUR, por el apoyo logístico y de infraestructura. A la DIA-SRE, por la beca 811-06-3-728.5/6457/07 para estudios de posgrado del primer autor.

Literatura citada

- Alcázar, C. 2007. Patrones de regeneración natural establecida de especies leñosas y su relación con aspectos estructurales, funcionales y de manejo en un agropaisaje mesoamericano. Tesis, maestría CATIE, Turrialba. 196 p.
- Araujo-Murakami, A., P. M. Jørgensen, C. Maldonado y N. Paniagua-Zambrana. 2005. Composición florística y estructura del bosque de ceja de monte en Yungas, sector de Tambo Quemado-Pelechuco, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 40:325-338.
- Box, G. y D. Cox. 1964. An analysis of transformations. *Journal of Research of the Statistical Society* 26:211-243.
- Brewer, S.W., M. Rejmánek, M. A. H. Webb y P. V. A. Fine. 2003. Relationships of phytogeography and diversity of tropical tree species with limestone topography in southern Belize. *Journal of Biogeography* 30:1669-1688.
- Brokaw, N. V. L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66:682-687.
- Budke, J. C., E. Anversa, E. Hettwer, R. Aquino y S. Eisinger. 2005. Composição florística e estratégias de dispersão de espécies lenhosas em uma floresta ribeirinha, arroio Passo das Tropas, Santa Maria, RS, Brasil. *Iheringia-Série Botânica* 60:17-24.
- Castro-Luna, A. A. 2007. Cambios en los ensamblajes de murciélagos en un paisaje modificado por actividades humanas en el trópico húmedo de México. Tesis, doctorado Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz. 119 p.
- Chesson, P. L. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:343-366.
- Clarke, K. R. y R. N. Gorley. 2006. Primer v.6: User manual/Tutorial. Plymouth routine in multivariate ecological research (Primer-e Ltd.). Plymouth. 182 p. <http://www.primer-e.com>; última consulta: 16.VII.2008.
- Clench, H. 1978. To make regional lists of butterflies some thoughts. *Lepidopterists Society* 33:216-231.
- Colwell, R. K. 2006. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples, ver. 8. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>; última consulta: 12.VI.2008.
- Diemont, S. A. W., J. F. Martin, S. I. Levy-Tacher, R. B. Nigh, P. R. López y J. D. Golicher. 2006. Lacandon Maya forest management: Restoration of soil fertility using native tree species. *Ecological Engineering* 28:205-212.
- Escobar-Ocampo, M. y S. Ochoa-Gaona. 2007. Estructura y composición florística de la vegetación del Parque Educativo Laguna Bélgica, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78:391-419.
- Fahey, R. T. y K. J. Puettmann. 2007. Ground-layer disturbance and initial conditions influence gap partitioning of understorey vegetation. *Journal of Ecology* 95:1098-1109.
- Fahrig, L. y G. Merriam. 1985. Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology* 66:1762-1768.
- Fahrig, L. y G. Merriam. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* 8:50-59.
- Fleming, T. H., R. Breitwisch y G. H. Whitesides. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 18:91-109.
- Gobierno del Estado de Tabasco. 1997. Municipio de Tenosique. Secretaría de Desarrollo Social y Protección Ambiental, Gobierno del Estado de Tabasco. Villahermosa. 23 p.
- Godínez-Ibarra, O. y L. López-Mata. 2002. Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de selva mediana perennifolia. *Anales del Instituto*

- de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica 73:283-314.
- Grimm, V. y C. Wissel. 1997. Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and guide for avoiding confusion. *Oecologia* 109:323-334.
- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola y J. Laborde. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pasture. *Journal of Vegetation Science* 3:65-664.
- Gutiérrez, D., J. León-Cortés, R. Menéndez, R. Wilson, J. Cowley y C. Thomas. 2001. Metapopulations of four lepidopteran herbivores on a single host plant, *Lotus corniculatus*. *Ecology* 82:1371-1386.
- Habit, E., P. Victoriano y A. Rodríguez-Ruiz. 2003. Variaciones espacio-temporales del ensamble de peces de un sistema fluvial de bajo orden del centro-sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 76:3-14.
- Hammer, Ø., D. Harper y P. Ryan. 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Paleontología Electrónica* 4: 1-9. http://paleo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm; última consulta: 14.VII.2008.
- Harvey, C. y W. Haber. 1999. Remnant trees and the conservation of biodiversity in Costa Rican pastures. *Agroforestry Systems* 44:37-68.
- Harvey, C., O. Komar, R. Chazdon, B. Ferguson, B. Finegan, D. Griffith, M. Martínez-Ramos, H. Morales, R. Nigh, L. Soto-Pinto, M. Van Breugel y M. Wishnie. 2008. Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the Mesoamerican hotspot. *Conservation Biology* 22:8-15.
- Hernández-Daumás, S. 2005. La frontera de colonización asistida. La ganadería bovina en la frontera de reciente colonización: el caso de Balancán y Tenosique, Tabasco. *In* *Frontera Sur de México: cinco formas de interacción entre sociedad y ambiente*, S. Hernández-Daumás (coord.). El Colegio de la Frontera Sur, Tapachula, Chiapas. p 89-97.
- Herrando-Pérez, S. 2002. Manual de ecología matemática. Un enfoque práctico al análisis multivariado (PCA, CLUSTER y MDS) para detectar patrones en ecología. Manual de Referencia, segunda edición. ECOSUR, Chetumal, Quintana Roo. 60 p.
- Higgs, E. 2003. Nature for design: People, natural processes and ecological restoration. Massachusetts Institute of Technology, Massachusetts. 57 p.
- Holling, C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:1-23.
- Holling, C. S. 2001. Understanding the complexity of economic, ecological and social systems. *Ecosystems* 4:390-405.
- Ibarra-Manríquez, G., B. Sánchez-Garfias y L. González-García. 1991. Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálida-húmeda de México. *Biotropica* 23:242-254.
- Isaac-Márquez, F., B. de Jong, A. Eastmond, S. Ochoa-Gaona y S. Hernández. 2005. Estrategias productivas campesinas: un análisis de los factores condicionantes del uso de suelo en el Oriente de Tabasco, México. *Universidad y Ciencia* 21:56-72.
- Isaac-Márquez, F., B. de Jong, A. Eastmond, S. Ochoa-Gaona, S. Hernández y J. L. Sandoval. 2008. Programas gubernamentales y respuestas campesinas en el uso del suelo: El caso de la zona oriente de Tabasco, México. *Región y Sociedad* 20:97-129.
- Jobbágy, E. G., M. Vasallo, K. A. Farley, G. Piñeiro, M. F. Garbulsky, M. D. Noretto, R. B. Jackson y J. M. Paruelo. 2006. Forestación en pastizales: Hacia una visión integral de sus oportunidades y costos ecológicos. *Agrociencia* 10:109-124.
- Kinoshita, L. S., R. Buzanelli-Torres, E. R. Forni-Martin, T. Spinelli, Y. J. Ahn y S. Silva-Constâncio. 2006. Composição florística e síndromes de polinização e de dispersão da mata do Sitio São Francisco, Campinas, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasílica* 20:313-327.
- Korning, J. y H. Balslev. 1994. Growth and mortality of trees in Amazonian tropical rain forest in Ecuador. *Journal of Vegetation Science* 5:77-86.
- Lepš, J. y P. Šmilauer. 2005. Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. Cambridge University Press. 269 p.
- Levy-Tacher, S. I., J. R. Aguirre Rivera, J. D. García Pérez y M. M. Martínez Romero. 2006. Aspectos florísticos de Lacanhá Chansayab, Selva Lacandona, Chiapas. *Acta Botanica Mexicana* 77:69-98.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey. 179 p.
- Maldonado-Sánchez, E. A. y F. Maldonado-Mares. 2010. Estructura y diversidad arbórea de una selva alta perennifolia en Tacotalpa, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia* 26:235-245.
- MacDonald, M. A. 2003. The role of corridors in biodiversity conservation in production forest landscapes: a literature review. *Tasforests* 14:41-52.
- Martin, P., R. E. Sherman y T. J. Fahey. 2004. Forty year of tropical forest recovery from agriculture: structure and floristics of secondary and old-growth riparian forests in the Dominican Republic. *Biotropica* 36:297-317.
- Martínez, D. 2003. Protected areas, indigenous peoples and the western idea of nature. *Ecological Restoration* 21: 247-250.
- Masera, O., M. Astier y S. López-Ridaura. 1999. Sustentabilidad y manejo de los recursos naturales: El marco de la evaluación MESMIS. Mundi-Prensa, México, D.F. 109 p.
- Morrison, E. 1999. *Introduction to SPSS*. Center for Social Science Computation and Research, Universidad de Washington. 14 p.
- Moya-García, X., A. Caamal, B. Ku-Ku, E. Chan-Xool, I. Armendáriz, J. Flores, J. Moguer, M. Noh-Poot, M. Rosales y J. Xool-Domínguez. 2003. La agricultura campesina de los

- mayas en Yucatán. *LEISA Revista de Agroecología* 19:7-17.
- Ochoa-Gaona, S. y G. Domínguez-Vázquez. 2000. Distribución y fenología de la flora leñosa de Chajul, Selva Lacandona, Chiapas, México. *Brenesia* 54:1-24.
- Ochoa-Gaona, S., M. González-Espinosa, J. Meave y V. Sorani-Dal Bon. 2004. Effect of forest fragmentation on the woody flora of highlands of Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13:867-884.
- Ochoa-Gaona, S., F. Hernández-Vázquez, B. H. J. De Jong y F. Gurri-García. 2007. Pérdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación del sistema agrícola de roza-tumba-quema: un estudio de caso en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81:65-80.
- Ochoa-Gaona, S., I. Pérez-Hernández y B. De Jong. 2008. Fenología reproductiva de las especies arbóreas del bosque tropical de Tenosique, Tabasco, México. *Revista de Biología Tropical* 56:657-673.
- Opdam, P., R. van Apeldoorn, A. Schotman y J. Kalkhoven. 1993. Population responses to landscape fragmentation. *In* Landscape ecology of a stressed environment, C. C. Vos y P. Opdam (eds.). Chapman and Hall, New York. p. 147-177.
- Ortiz-Espejel, B. y V. Toledo. 1998. Tendencias en la deforestación de la Selva Lacandona (Chiapas, México): el caso de Las Cañadas. *Interciencia* 23:318-327.
- Pérez, A. M., G. Borneman, L. Campo, M. Sotelo, F. Ramírez e I. Arana. 2005. Relaciones entre biodiversidad y producción en sistemas silvopastoriles de América Central. *Ecosistemas* 14:132-141.
- Pérez, A. M., M. Sotelo, I. Siria, R. Alkemade y L. Aburto. 2007. Developing a species based model for biodiversity assessment in an agricultural landscape in Nicaragua. *Gaia* 8:1-54.
- Quintana-Ascencio P. F., M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial, G. Domínguez-Vázquez y M. Martínez-Icó 1996. Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica* 28:192-209.
- Ramírez-González, A. 2006. Ecología: métodos de muestreo y análisis de poblaciones y comunidades. Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá. p. 273.
- Sánchez, D., C. Harvey, A. Grijalva, A. Medina, S. Vilchez y B. Hernández. 2005. Diversidad, composición y estructura de la vegetación en un agropaisaje ganadero en Matiguás, Nicaragua. *Revista de Biología Tropical* 53:387-414.
- Sandoval-Cumes, K. J. 1999. Análisis estructural de la vegetación arbórea y sotobosque del Parque Nacional Laguna El Tigre, Petén, Guatemala. Tesis, Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala. 104 p.
- Schroth, G., G. Da Fonseca, C. Harvey, C. Gascón, L. Vasconcelos y A. Izac. 2005. Farmers and the forest: can the agroforestry actually conserve biodiversity? *Conservation Biology* 19:2043-2044.
- Schulze, C., M. Waltert, P. Kessler, R. Pitopang, Shahabuddin, D. Veddele, M. Mühlberg, R. Gradstein, C. Leuschner, I. Steffan-Dewenter y T. Tschardt. 2004. Biodiversity indicator groups of tropical land-use system: comparing plants, birds, and insects. *Ecological Applications* 14:1321-1333.
- SEDESPA (Secretaría de Desarrollo Social y Protección al Ambiente). 2006. Programa de Ordenamiento Ecológico del Estado de Tabasco, Villahermosa. 99 p.
- Sekercioglu, C., S. Loarie, F. Oviedo, P. Ehrlich y G. Daily. 2007. Persistence of forest birds in the Costa Rican agricultural countryside. *Conservation Biology* 21:482-494.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2008. Decreto por el que se declara área natural protegida con la categoría de área de protección de flora y fauna, la región conocida como cañón del Usumacinta, localizada en el municipio de Tenosique, en el estado de Tabasco. Diario Oficial de la Federación, 22 de septiembre de 2008. 16 p. <http://vlex.com.mx/vid/categoria-flora-fauna-usumacinta-tenosique-42835362>; última consulta: 23.VIII.2008.
- Silva, I. A., M. V. Cianciaruso y M. A. Batalha. 2009. Dispersal modes and fruiting periods in hyperseasonal and seasonal savannas, central Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 32:155-163.
- Smith, T. M., H. H. Shugart y F. I. Woodward. 1998. Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change. *International Geosphere-Biosphere Programme Books Series*, Cambridge University Press. 369 p.
- Snow, D. W. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica* 13:1-14.
- Spellerberg, I. F. 2005. Monitoring ecological change, segunda edición. Cambridge University Press. 391 p.
- Stevens, M. 1996. SER-'95 Indigenous peoples program. *Restoration and Management Notes* 14:35-38.
- Tobar, D., M. Ibrahim y F. Casasola. 2007. Diversidad de mariposas en un paisaje agropecuario del Pacífico Central de Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* 45:58-65.
- Toledo, V. 2002. Agroecología, sustentabilidad y reforma agraria: la superioridad de la pequeña producción familiar. *Agroecología e Desarrollo Rural Sustentável* 3:27-36.
- Tun-Dzul, F. J. 2007. La estacionalidad de la selva baja inundable: su análisis mediante percepción remota. Tesis Maestría, El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo. 96 p.
- Vandemeer, J. e I. Perfecto. 2007. The agricultural matrix and a future paradigm for conservation. *Conservation Biology* 21:274-277.
- Vázquez-Negrin, I. y O. Castillo-Acosta. 2007. Heterogeneidad estructural de un remanente de selva alta perennifolia en el ejido Niños Héroes, Tenosique, Tabasco. *In* Memorias de

- la Semana de Divulgación y Video Científico, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Villahermosa. p. 503-506.
- Vieira, D. L. M., K. D. Holl y F. M. Peneireiro. 2009. Agro-succesional restoration as a strategy to facilitate tropical forest recovery. *Restoration Ecology* 17:451-459.
- Vieira, I. C. G., A. Silva, E. A. Davidson, T. A. Stone, C. J. Reis y J. B. Guerrero. 2003. Classifying successional forests using Landsat spectral properties and ecological characteristics in eastern Amazonia. *Remote Sensing of Environment* 87:470-481.
- Vílchez, S., C. Harvey, D. Sánchez, A. Medina y B. Hernández. 2004. Diversidad de aves en un paisaje fragmentado de bosque seco en Rivas, Nicaragua. *Encuentro* 4:60-75.
- Wendt, T. 1998. Composición, afinidades florísticas y orígenes de la flora arbórea del dosel de los bosques tropicales húmedos de la vertiente mexicana del Atlántico. *In* Diversidad biológica de México: orígenes y distribución, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (comps.). Instituto de Biología, UNAM, México, D.F. p. 581-664.
- Williams-Linera, G. y F. Lorea. 2009. Tree species diversity driven by environmental and anthropogenic factors in tropical dry forest fragments of central Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 18:3269-3293.
- Yepes, A. P., J. I. Del Valle, S. L. Jaramillo y S. A. Orrego. 2010. Recuperación estructural en bosques sucesionales andinos de Porce (Antioquia, Colombia). *Revista de Biología Tropical*, 58:427-445.
- Zamora-Crescencio, P., G. García, J. Flores y J. Ortiz. 2008. Estructura y composición florística de la selva mediana subcaducifolia en el sur del estado de Yucatán, México. *Polibotánica* 26:33-66.
- Zonneveld, I. 1989. The land unit: a fundamental concept in landscape ecology, and its application. *Landscape Ecology* 3:67-83.
- Zuur, A., E. Ieno y G. Smith. 2007. Analyzing ecological data. *In* Statistics for biology and health, M. Gail, K. Krickeberg, J. Samet, A. Tsiatis y W. Wong (eds.). Springer Science+Business Media, New York. p. 163-179.

Apéndice 1. Datos de las especies arbóreas con dap ≥ 5 cm en los ecosistemas estudiados (la nomenclatura se basa en la página del Missouri Botanical Garden <http://www.tropicos.org/>).

Claves. FI: fidelidad a hábitats. C, común, que existe en ambos ecosistemas; MA, sólo en la matriz agropecuaria; RE, sólo en el remanente de selva mediana perennifolia. GF: grupo funcional. Aa, arbustivo alto; Ab, arbustivo bajo; AE, árbol emergente; APA, árbol persistente alto; APB, árbol persistente bajo; APi, árbol pionero; Cu, árbol cultivado; Li, liana; Pa, pionero arbustivo; Pl, palma. MD: mecanismo dispersor. Vnv, vertebrados no voladores principalmente mamíferos; Vv, vertebrados voladores principalmente aves; Vnv-v, vertebrados no voladores y voladores; W, anemocoria; G, gravedad; Expl., autocoria explosiva; H, sólo dispersada por humanos. FC: fases de crecimiento. 1, árboles o arbustos con dap ≥ 5 cm y altura ≥ 1.5 m; 2, arbustos o árboles jóvenes $1.5 \text{ cm} \leq \text{dap} < 5 \text{ cm}$ y altura < 1.5 m; 3, plántulas. *Especie introducida. No nativa.

| Núm. | Familia Especies | FI | GF | MD | FC |
|------|---|----|-----|-------|-------|
| | Actinidiaceae | | | | |
| 1 | <i>Saurauia yasicae</i> Loes. | C | APB | Vv | 1,2,3 |
| | Anacardiaceae | | | | |
| 2 | <i>Astronium graveolens</i> Jacq. | C | APi | Vv | 1,2,3 |
| 3 | <i>Metopium brownei</i> (Jacq.) Urb. | C | APi | Vnv-v | 1,2,3 |
| 4 | <i>Mosquitoxylum jamaicense</i> Krug et Urb. | C | APA | Vv | 1,2,3 |
| 5 | <i>Spondias mombin</i> L. | MA | APi | Vnv-v | 1,2,3 |
| | Annonaceae | | | | |
| 6 | <i>Annona reticulata</i> L. | MA | Cu | Vnv-v | 1,2 |
| 7 | <i>Cymbopetalum penduliflorum</i> (Dunal) Baill. | RE | APA | Vv | 1 |
| 8 | <i>Guatteria anomala</i> R.E. Fr. | RE | AE | Vv | 1,2,3 |
| 9 | <i>Oxandra belizensis</i> (Lundell) Lundell | RE | APA | Vnv-v | 1,2,3 |
| 10 | <i>Rollinia membranacea</i> Triana et Planch. | RE | APB | Vnv-v | 1 |
| 11 | <i>Rollinia mucosa</i> (Jacq.) Baill. | C | APB | Vnv-v | 1,2 |
| | Apocynaceae | | | | |
| 12 | <i>Aspidosperma cruentum</i> Woodson | RE | APA | W | 1,2,3 |
| 13 | <i>Aspidosperma megalocarpon</i> Müll. Arg. | C | APA | W | 1,2,3 |
| 14 | <i>Stemmadenia donnell-smithii</i> (Rose) Woodson | C | APB | Vnv-v | 1,2,3 |
| | Aquifoliaceae | | | | |
| 15 | <i>Ilex costaricensis</i> Donn. Sm. | C | APA | Vv | 1,2,3 |
| | Araliaceae | | | | |

Apéndice 1. Continúa

| Núm. | Familia Especies | FI | GF | MD | FC |
|------|--|----|-----|-------|-------|
| 16 | <i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. et Planch. Arecaceae | C | APB | Vv | 1,2,3 |
| 17 | <i>Cryosophila argentea</i> Bartlett | C | PI | Vv | 1,3 |
| 18 | <i>Geonoma binervia</i> Oerst. Asteraceae | RE | PI | Vnv | 1,2,3 |
| 19 | <i>Eupatorium morifolium</i> Mill. Bignoniaceae | MA | Pa | W | 1,2,3 |
| 20 | <i>Parmentiera aculeata</i> (Kunth) Seem. | MA | APi | Vnv | 1,3 |
| 21 | <i>Spathodea campanulata</i> P. Beauv.* | MA | Cu | W | 1,2,3 |
| 22 | <i>Tabebuia donnell-smithii</i> Rose | MA | APB | W | 1,2,3 |
| 23 | <i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC. Bombacaceae | MA | APi | W | 1,2,3 |
| 24 | <i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn. | MA | AE | W | 1,2 |
| 25 | <i>Pseudobombax ellipticum</i> (Kunth) Dungand | C | APi | W | 1,2,3 |
| 26 | <i>Quararibea funebris</i> (La Llave) Vischer Boraginaceae | C | APB | Vv | 1,2,3 |
| 27 | <i>Cordia alliodora</i> (Ruiz et Pav.) Oken | C | APA | W | 1,2,3 |
| 28 | <i>Cordia dodecandra</i> DC. | RE | APA | Vnv-v | 1 |
| 29 | <i>Cordia stellifera</i> I.M. Johnst. Burseraceae | C | APA | Vv | 1,2,3 |
| 30 | <i>Bursera instabilis</i> McVaugh et Rzed. | C | APi | Vv | 1,2 |
| 31 | <i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg. | MA | APi | Vv | 1,2,3 |
| 32 | <i>Protium copal</i> (Schltdl. et Cham.) Eng. Caricaceae | C | APB | Vv | 1,2,3 |
| 33 | <i>Jacaratia dolichaula</i> (Donn. Sm.) Woodson | C | APi | Vv | 1,2 |
| 34 | <i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol. Cecropiaceae | C | APi | Vnv-v | 1,3 |
| 35 | <i>Coussapoa purpusii</i> Standl. | MA | APi | Vv | 1 |
| 36 | <i>Wimmeria bartlettii</i> Lundell Celastraceae | RE | APA | W | 1 |
| 37 | <i>Couepia dodecandra</i> (Moc. et Sessé ex DC) Hemsl. Chrysobalanaceae | C | APA | Vnv | 1,2,3 |
| 38 | <i>Licania platypus</i> (Hemsl.) Fritsch. | MA | APA | Vnv | 1,2 |
| 39 | <i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess. Clusiaceae | C | APA | Vnv | 1 |
| 40 | <i>Clusia flava</i> Jacq. | MA | APB | Vv | 1 |
| 41 | <i>Garcinia intermedia</i> (Pittier) Hammel Cochlospermaceae | RE | APB | Vnv-v | 1,2,3 |
| 42 | <i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng. | MA | APi | W | 1 |
| 43 | <i>Terminalia amazonia</i> (J.F. Gmel.) Exell. Combretaceae | C | AE | W | 1,2,3 |
| 44 | <i>Dracaena americana</i> Donn. Sm. Dracaenaceae | C | APB | Vv | 1,3 |
| 45 | <i>Acalypha macrostachya</i> Jacq. Euphorbiaceae | MA | Pa | Vnv | 1,2,3 |
| 46 | <i>Alchornea latifolia</i> Sw. | C | APA | Vv | 1,2,3 |
| 47 | <i>Cestrum nocturnum</i> L. | RE | APB | Vv | 1 |
| 48 | <i>Sebastiania tuerckheimiana</i> (Pax et K. Hoffm.) Lundell Fabaceae | C | APB | Vv | 1,2,3 |
| 49 | <i>Acacia mayana</i> Lundell | C | APi | Vv | 1,2,3 |
| 50 | <i>Bauhinia divaricata</i> L. | RE | APB | Vv | 1,2,3 |

Apéndice 1. Continúa

| Núm. | Familia Especies | FI | GF | MD | FC |
|-----------------|---|----|-----|-------|-------|
| 51 | <i>Caesalpinia gaumeri</i> Greenm. | MA | APB | W | 1,2,3 |
| 52 | <i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton et Rose | MA | APB | Vv | 1 |
| 53 | <i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith. | C | AE | Vnv-v | 1,2,3 |
| 54 | <i>Erythrina berteriana</i> Urb. | MA | APi | G | 1,2,3 |
| 55 | <i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth ex Walp. | MA | Cu | G | 1,2 |
| 56 | <i>Haematoxylum campechianum</i> L. | MA | APi | G | 1,3 |
| 57 | <i>Inga inicuil</i> Schltdl. et Cham. ex G. Don | MA | APB | Vnv-v | 1 |
| 58 | <i>Inga laurina</i> (Sw.) Willd. | C | APB | Vnv-v | 1,2,3 |
| 59 | <i>Inga vera</i> Willd. | C | APB | Vnv-v | 1,2,3 |
| 60 | <i>Lonchocarpus castilloi</i> Standl. | C | APB | G | 1,2,3 |
| 61 | <i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth. | C | APB | G | 1,2,3 |
| 62 | <i>Lysiloma acapulcense</i> (Kunth) Benth. | RE | APB | W | 1,2 |
| 63 | <i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F. Macbr. | MA | APB | W | 1,3 |
| 64 | <i>Lysiloma latisiliquum</i> (L.) Benth. | C | APB | W | 1,2,3 |
| 65 | <i>Machaerium biovulatum</i> Micheli | RE | Li | W | 1,2,3 |
| 66 | <i>Machaerium cirrhiferum</i> Pittier. | MA | APi | W | 1 |
| 67 | <i>Ormosia macrocalyx</i> Ducke | C | APB | G | 1 |
| 68 | <i>Ormosia schippii</i> Pierce ex Standl. et Steyerl. | RE | APB | G | 1 |
| 69 | <i>Piscidia piscipula</i> (L.) Sarg. | MA | APi | W | 1,3 |
| 70 | <i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth. | MA | APi | Vnv-v | 1,3 |
| 71 | <i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) S. F. Blake | RE | APi | W | 1 |
| 72 | <i>Swartzia cubensis</i> (Britton et P. Wilson) Standl. | C | APA | Vnv-v | 1,2,3 |
| 73 | <i>Vatairea lundellii</i> (Standl.) Killip ex Record | C | APA | W | 1,2,3 |
| 74 | <i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm. | RE | APA | W | 1,2,3 |
| Flacourtiaceae | | | | | |
| 75 | <i>Casearia commersoniana</i> Cambess. | RE | APB | Vnv-v | 1,3 |
| 76 | <i>Casearia nitida</i> (L.) Jacq. | MA | Pa | Vv | 1 |
| 77 | <i>Casearia sylvestris</i> Sw. | C | APA | Vv | 1,2,3 |
| 78 | <i>Casearia tacanensis</i> Lundell. | C | APB | Vnv-v | 1,2,3 |
| 79 | <i>Zuelania guidonia</i> (Sw.) Britton et Millsp. | C | APA | Vnv-v | 1,2,3 |
| Lauraceae | | | | | |
| 80 | <i>Aiouea inconspicua</i> van der Werff | RE | APB | Vv | 1,2 |
| 81 | <i>Cinnamomum grisebachii</i> Lorea-Hern. | RE | APA | Vnv-v | 1 |
| 82 | <i>Licaria cervantesii</i> (Kunth) Kosterm. | RE | APB | Vv | 1,2,3 |
| 83 | <i>Nectandra lundellii</i> C.K. Allen | RE | APB | Vv | 1,2,3 |
| 84 | <i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees | C | APB | Vv | 1,2,3 |
| 85 | <i>Ocotea helicterifolia</i> (Meins.) Hemsl. | RE | APB | Vv | 1,2,3 |
| 86 | <i>Persea americana</i> Mill. | MA | Cu | Vnv-v | 1,2 |
| Magnoliaceae | | | | | |
| 87 | <i>Talauma mexicana</i> (DC.) Don | MA | APB | Vnv-v | 1,2,3 |
| Malpighiaceae | | | | | |
| 88 | <i>Bunchosia</i> sp. | MA | Pa | Vv | 1,2,3 |
| 89 | <i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth | MA | Cu | Vnv-v | 1,2 |
| Malvaceae | | | | | |
| 90 | <i>Hampea stipitata</i> S. Watson | C | APi | Vv | 1,2,3 |
| Melastomataceae | | | | | |
| 91 | <i>Miconia argentea</i> (Sw.) DC. | RE | Aa | Vv | 1,2,3 |
| 92 | <i>Miconia impatiolaris</i> (Sw.) D. Don. ex DC. | RE | Aa | Vv | 1,2,3 |
| Meliaceae | | | | | |
| 93 | <i>Cedrela odorata</i> L. | MA | APA | W | 1,2,3 |
| 94 | <i>Guarea glabra</i> Vahl. | C | APA | Vv | 1,2,3 |

Apéndice 1. Continúa

| Núm. | Familia Especies | FI | GF | MD | FC |
|-------------|--|----|-----|-------|-------|
| 95 | <i>Guarea petenensis</i> Coronado | RE | APA | Vv | 1 |
| 96 | <i>Swietenia macrophylla</i> King. | C | APA | W | 1,2,3 |
| Monimiaceae | | | | | |
| 97 | <i>Siparuna andina</i> (Tul.) A. DC. | C | APi | Vv | 1,2,3 |
| 98 | <i>Siparuna guianensis</i> Aubl. | C | Ab | Vv | 1,2,3 |
| Moraceae | | | | | |
| 99 | <i>Brosimum alicastrum</i> Sw. | C | APA | Vnv-v | 1,2,3 |
| 100 | <i>Brosimum lactescens</i> (S. Moore) C.C. Berg. | C | APA | Vnv-v | 1,2,3 |
| 101 | <i>Ficus benjamina</i> L.* | MA | Cu | Vv | 1 |
| 102 | <i>Ficus cotinifolia</i> Kunth | C | APB | Vv | 1 |
| 103 | <i>Ficus glabrata</i> Kunth | MA | APB | Vv | 1 |
| 104 | <i>Ficus insipida</i> Willd. | C | APA | Vnv-v | 1 |
| 105 | <i>Ficus pertusa</i> L. f | C | APB | Vv | 1,2,3 |
| 106 | <i>Ficus petiolaris</i> Kunth | MA | APB | Vv | 1,3 |
| 107 | <i>Ficus tecolutensis</i> (Liebm.) Miq. | MA | APA | Vnv-v | 1,2,3 |
| 108 | <i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl. | RE | APA | Vnv-v | 1,2,3 |
| 109 | <i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn. Sm. | C | APB | Vnv-v | 1,2,3 |
| 110 | <i>Trophis racemosa</i> (L.) Urb. | RE | APB | Vv | 1,2,3 |
| Myrtaceae | | | | | |
| 111 | <i>Eugenia biflora</i> (L.) DC. | C | APB | Vv | 1,2,3 |
| 112 | <i>Eugenia capuli</i> (Schldl. et Cham.) Hook. et Arn. | MA | Aa | Vv | 1,2,3 |
| 113 | <i>Eugenia capuloides</i> Lundell | MA | Aa | Vv | 1 |
| 114 | <i>Eugenia</i> sp. | C | APB | Vv | 1,2,3 |
| 115 | <i>Pimenta dioica</i> (L.) Merr. | C | APB | Vv | 1,2,3 |
| 116 | <i>Psidium guajava</i> L. | MA | APi | Vnv-v | 1,2,3 |
| 117 | <i>Psidium sartorianum</i> (O. Berg.) Nied. | RE | APA | Vnv-v | 1 |
| Ochnaceae | | | | | |
| 118 | <i>Ouratea lucens</i> (Kunth) Engl. | RE | APB | Vv | 1,2,3 |
| Olacaceae | | | | | |
| 119 | <i>Ximenia americana</i> L. | MA | Aa | Vv | 1,2,3 |
| Oleaceae | | | | | |
| 120 | <i>Chionanthus ob lanceolatus</i> (B.L. Rob.) P.S. Green | RE | Aa | Vnv-v | 1,2,3 |
| Piperaceae | | | | | |
| 121 | <i>Piper amalago</i> L. | C | Aa | Vnv | 1,2,3 |
| Rosaceae | | | | | |
| 122 | <i>Prunus occidentalis</i> Sw. | RE | APA | Vv | 1,2 |
| Rubiaceae | | | | | |
| 123 | <i>Alseis yucatanensis</i> Standl. | C | APB | Vv | 1,2,3 |
| 124 | <i>Blepharidium mexicanum</i> Standl. | C | Aa | Vv | 1 |
| 125 | <i>Chione chiapasensis</i> Standl. | RE | APA | Vnv-v | 1,2,3 |
| 126 | <i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich. | RE | Aa | Vv | 1,2,3 |
| 127 | <i>Gonzalagunia panamensis</i> (Cav.) K. Schum. | C | APi | Vv | 1,2,3 |
| 128 | <i>Guettarda combsii</i> Urb. | C | Aa | Vv | 1 |
| 129 | <i>Hamelia patens</i> Jacq. | MA | Ab | Vv | 1,2,3 |
| 130 | <i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Roem. et Schult. | C | APB | Vv | 1,2,3 |
| 131 | <i>Psychotria chiapensis</i> Standl. | C | Aa | Vv | 1,2,3 |
| 132 | <i>Psychotria costivenia</i> Griseb | RE | Ab | Vv | 1,2,3 |
| 133 | <i>Psychotria pubescens</i> Sw. | RE | Ab | Vv | 1,2,3 |
| 134 | <i>Rondeletia stenosphon</i> Hemsl. | C | Aa | Vv | 1,2,3 |
| 135 | <i>Simira salvadorensis</i> (Standl.) Steyerm. | C | APA | Vv | 1,2,3 |
| Rutaceae | | | | | |

Apéndice 1. Continúa

| Núm. | Familia Especies | FI | GF | MD | FC |
|---------------|---|----|-----|-------|-------|
| 136 | <i>Citrus aurantiifolia</i> (Christm.) Swingle* | MA | Cu | H | 1 |
| 137 | <i>Citrus limetta</i> Risso* | MA | Cu | H | 1 |
| 138 | <i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck* | MA | Cu | H | 1 |
| 139 | <i>Zanthoxylum riedelianum</i> Engl. | C | APi | Vv | 1,2,3 |
| Sapindaceae | | | | | |
| 140 | <i>Cupania dentata</i> DC. | C | APB | Vnv-v | 1,2,3 |
| 141 | <i>Sapindus saponaria</i> L. | MA | APB | Vv | 1,2,3 |
| 142 | <i>Talisia oliviformis</i> (Kunth) Radlk. | C | APA | Vnv-v | 1,2,3 |
| Sapotaceae | | | | | |
| 143 | <i>Manilkara chicle</i> (Pittier) Gilly | C | APA | Vnv-v | 1,2,3 |
| 144 | <i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen | C | APA | Vnv-v | 1,2,3 |
| 145 | <i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni | RE | APA | Vnv | 1,2,3 |
| 146 | <i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eymma | C | APA | Vnv | 1,2,3 |
| 147 | <i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H. E. Moore et Stearn. | RE | APA | Vnv | 1,2,3 |
| 148 | <i>Pouteria</i> sp. 1 | C | APA | Vnv-v | 1,2,3 |
| 149 | <i>Pouteria</i> sp. 2 | RE | APA | Vnv-v | 1,2,3 |
| 150 | <i>Pouteria</i> sp. 3 | RE | APA | Vnv-v | 1,2,3 |
| 151 | <i>Sideroxylon</i> aff. <i>foetidissimum</i> (Pittier) T.D. Penn. | C | APA | Vnv-v | 1 |
| 152 | <i>Sideroxylon persimile</i> (Hemsl.) T. D. Penn. | RE | APA | Vnv-v | 1,2,3 |
| Simaroubaceae | | | | | |
| 153 | <i>Simarouba glauca</i> DC. | C | APA | Vnv-v | 1,2,3 |
| Sterculiaceae | | | | | |
| 154 | <i>Guazuma ulmifolia</i> Lam. | MA | APi | Vnv-v | 1,2,3 |
| Theaceae | | | | | |
| 155 | <i>Ternstroemia tepezapote</i> Schltld. et Cham. | MA | APi | Vv | 1 |
| Tiliaceae | | | | | |
| 156 | <i>Berrya cubensis</i> (Griseb.) M. Gómez | RE | APB | Vv | 1,2 |
| 157 | <i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz. | C | APi | W | 1,3 |
| 158 | <i>Heliocarpus donnell-smithii</i> Rose | C | APi | W | 1,2,3 |
| 159 | <i>Luehea speciosa</i> Willd. | MA | APi | W | 1 |
| 160 | <i>Mortoniendron guatemalense</i> Standl. et Steyerm. | C | APB | Vnv-v | 1,2,3 |
| 161 | <i>Trichospermum mexicanum</i> (DC.) Baill. | C | APi | G | 1,2 |
| Ulmaceae | | | | | |
| 162 | <i>Ampelocera hottlei</i> (Standl.) Standl. | C | APA | Vv | 1,2,3 |
| 163 | <i>Aphananthe monoica</i> (Hemsl.) Leroy | C | APA | Vnv-v | 1,2,3 |
| 164 | <i>Trema micrantha</i> (L.) Blume | MA | APi | Vnv-v | 1,3 |
| Urticaceae | | | | | |
| 165 | <i>Myriocarpa longipes</i> Liebm. | C | Pa | G | 1,2,3 |
| Verbenaceae | | | | | |
| 166 | <i>Aegiphila monstrosa</i> Moldenke | C | APA | Vnv-v | 1,2,3 |
| 167 | <i>Gmelina arborea</i> Roxb.* | MA | Cu | G | 1 |
| 168 | <i>Lippia cardiostegia</i> Benth. | C | Pa | W | 1,2,3 |
| 169 | <i>Rehdera penninervia</i> Standl. et Moldenke | C | P | W | 1,2,3 |
| 170 | <i>Tectona grandis</i> L.f.* | MA | Cu | G | 1 |
| 171 | <i>Vitex gaumeri</i> Greenm. | C | APA | Vnv-v | 1,2,3 |
| Violaceae | | | | | |
| 172 | <i>Rinorea guatemalensis</i> (S. Watson) Bartlett | C | Aa | Expl. | 1,2,3 |