



# El Colegio de la Frontera Sur

Efecto de la fragmentación sobre el nicho de regeneración de  
especies de árboles tolerantes a la sombra en Los Altos de  
Chiapas, México

TESIS

presentada como requisito parcial para obtener el grado de Maestría en Ciencias en Recursos  
Naturales y Desarrollo Rural

por

Vianney Beraud Macías

2011

## 1. Contenido

I	<b>Resumen</b>	1
II	<b>Introducción</b>	2
III	<b>Objetivo general</b>	7
	a. Objetivos particulares	8
	b. Hipótesis	8
IV	<b>Materiales y métodos</b>	
	1. <i>Área de estudio</i>	9
	2. <i>Nicho de regeneración</i>	
	2.1 Elección de especies e individuos focales	11
	2.2 Densidad de adultos y regeneración	13
	2.3 Capacidad reproductiva actual	14
	3. <i>Análisis de la fragmentación y disturbio local</i>	
	3.1 Características espaciales del paisaje y los fragmentos	14
	3.2 Métrica del paisaje	16
	3.3 Intensidad y frecuencia del disturbio local	19
	4. Análisis estadístico	20
V	<b>Resultados</b>	
	1. <i>Densidad de individuos adultos y regeneración</i>	21
	2. <i>Características espaciales del paisaje y los fragmentos</i>	22
	3. <i>Disturbio local y composición de especies en los fragmentos</i>	24
	4. <i>Relación entre la fragmentación y la densidad de individuos</i>	25
	5. <i>Relación entre el disturbio local y la densidad de individuos</i>	26
VI	<b>Discusión</b>	
	1. <i>Características del paisaje y los fragmentos</i>	27
	2. <i>Relación entre la fragmentación y la densidad de individuos</i>	30
	3. <i>Relación entre el disturbio local y la densidad de individuos</i>	36
	4. <i>Recomendaciones para la conservación de las especies</i>	37
VII	<b>Conclusiones</b>	41
VIII	<b>Literatura citada</b>	42
	<b>Cuadros</b>	63
	<b>Figuras</b>	72
	<b>Anexos</b>	77

## I. Resumen

Se evaluó la estructura demográfica y el desempeño reproductivo actual (un componente del nicho de regeneración) de tres especies de árboles tolerantes a la sombra (*Cleyera theaeoides*, *Cornus disciflora* y *Persea americana*) de los bosques mesófilos de montaña y bosques de encino-pino del centro de Chiapas, en función de la fragmentación a escala de paisaje (área, forma, contraste del borde, aislamiento y conectividad) y el disturbio reciente en su vecindario cercano en parcelas de 1000m<sup>2</sup> (densidad, área basal de tocones, porcentaje de cobertura, composición y estructura del bosque). Las variables de fragmentación explicaron más del 75 % de la variación y tienen que ver con los síndromes de dispersión de las especies cuyas poblaciones se distribuyen con una estructura metapoblacional. Las relaciones de los adultos con las variables de fragmentación reflejan las condiciones pasadas de los bosques cuando los fragmentos eran de mayor tamaño y existía mayor conectividad entre ellos. Las variables de disturbio local no explicaron más de 58% de la variación. La densidad de plántulas y juveniles de *C. theoides* se asoció directamente con el disturbio, mientras que lo opuesto se encontró en *P. americana* y *C. disciflora* no mostró tener una relación con las variables que definen a este factor. La composición y estructura resultantes de la fragmentación del paisaje forestal en la región de estudio, así como la intensidad y atributos del disturbio local afectan en diferente grado a las especies y a cada componente de su ciclo de vida. Se sugiere el establecimiento estrategias de manejo de las poblaciones y su restauración con base en la autoecología de cada especie.

**Palabras clave:** Bosque mesófilo de montaña, disturbio, especies nativas, extracción de leña

## II. Introducción

El impacto humano sobre la estructura, composición y funcionamiento de los sistemas bióticos ha alcanzado niveles severos y ocurre de forma acelerada a nivel mundial y en todos los ecosistemas terrestres y acuáticos (Mooney *et al.* 2009; Pereira *et al.* 2010 a, b). Para los ecosistemas boscosos, la fragmentación y la destrucción del hábitat han sido reconocidas como las principales amenazas para su biodiversidad, funcionamiento y para la sustentabilidad de los servicios ecosistémicos (Tilman *et al.* 1994; Maass *et al.* 2005; Echeverría *et al.* 2007; Krauss *et al.* 2010, Pereira *et al.* 2010a; FAO 2011). La fragmentación forestal se puede definir como el reemplazo de áreas continuas de bosques (entendido como todo territorio que tiene árboles de al menos 5 m de altura con cubierta de dosel de al menos 10 % en una superficie mayor a 0.5 ha; no se incluyen plantaciones forestales) (FAO 2010) por otros tipos de ecosistemas que ocasionan un aumento en el número y aislamiento de los fragmentos con predominio de cobertura arbórea (Saunders *et al.* 1991; Murcia 1995).

Estos cambios, que típicamente ocurren en una escala espacial del paisaje (decenas de kilómetros) y en periodos de varios años o decenios, afectan atributos y procesos ecológicos que suelen agruparse en cuatro componentes (Turner 1989; Laurance *et al.* 1998; Forman 1999): (1) la división del fragmento original en otros de menor tamaño reduce el espacio que puede ser utilizado por las especies (Menges 1991; Steffan-Dewenter y Tscharnke 1999; Honnay *et al.* 2005); (2) los bordes creados entre los ecosistemas originales y los que los sustituyen facilitan la llegada y establecimiento de especies pioneras generalistas (incluidas aquellas con atributos de

especies invasoras) y hacen vulnerables a las especialistas que ocupaban los hábitats originales maduros (Murcia 1995; Laurance *et al.* 2006; López-Barrera *et al.* 2007); (3) las áreas de vegetación remanente están aisladas espacialmente entre sí y rodeadas por una matriz compuesta de elementos diferentes a los originales que pueden limitar la dispersión de los organismos (Honnay *et al.* 2005; Damschen *et al.* 2006; del Castillo y Pérez 2008); y (4) el microclima dentro de los fragmentos cambia en función de los efectos de borde y del área relativa entre los nuevos hábitats y el sistema original (Saunders *et al.* 1991; Young y Mitchell 1997; Romero-Nájera 2000; Davies-Colley *et al.* 2000; Denyer *et al.* 2006; López-Barrera *et al.* 2006, 2007; Heithecker y Halpern 2007). Los efectos de la fragmentación sobre la biodiversidad varían de acuerdo con la capacidad de las especies que constituyen el conjunto original de la región (*species pool* sensu Zobel 1992) para adaptarse a las nuevas condiciones creadas por el disturbio del sistema original, un proceso en el cual algunas especies pueden resultar beneficiadas y otras perjudicadas (Chen *et al.* 1999; Aurambout *et al.* 2005). No obstante, los fragmentos forestales remanentes se convierten en el único hábitat disponible para las especies originales (Steffan-Dewenter y Tscharnke 1999; Honnay *et al.* 2005).

Los estudios que tratan los efectos de fragmentación a menudo tienen un enfoque de metapoblaciones (Hanski 2001; Bowman *et al.* 2002; Valdivia y Simonetti 2006; del Castillo y Pérez 2008). Una metapoblación se define como un conjunto de poblaciones de la misma especie que interactúan entre sí mediante la dispersión de individuos o flujo de genes (Stiling 2002). En un sistema de metapoblaciones se relacionan variables espacio- temporales que condicionan la presencia de los organismos en los fragmentos, por ejemplo: los organismos pueden persistir en hábitats

insostenibles, inviábiles o efímeros (sumideros) siempre y cuando la inmigración proveniente de hábitats sostenibles (fuentes) sea suficientemente alta (Hanski 1998). En este ejemplo, las tasas de migración bajas en conjunto con la reproducción limitada de las especies, pueden disminuir el reclutamiento en los sitios fuente y a la postre limitar la distribución de las especies (Pulliam 2000). Se considera que la estructura de las poblaciones cambia de acuerdo con la variación espacial y temporal del ambiente físico y biótico. Estos cambios, pueden ser el resultado de las perturbaciones naturales o humanas que modifican en uno o varios atributos de los ecosistemas, comunidades o poblaciones (Pickett *et al.* 1989), y puede esperarse que los efectos del régimen de disturbio sean diferentes dependiendo del nicho de regeneración de las especies.

El nicho de regeneración de las especies vegetales se define como una expresión de las condiciones requeridas para alcanzar éxito en el reemplazo de un individuo maduro por otros individuos de su misma especie en las próximas generaciones (Grubb 1977). La definición del nicho de regeneración incluye la posibilidad de que cada etapa del ciclo de vida de una especie puede resultar favorecida con ciertas condiciones o requerimientos que no necesariamente coinciden. Por ejemplo, una plántula puede establecerse bajo condiciones de sombra pero el adulto podría sobrevivir en espacios abiertos (Adams 2009). Estas diferencias permiten identificar grupos funcionales que varían en sus requerimientos de regeneración y que responden de manera diferente ante condiciones ambientales cambiantes (Quintana-Ascencio *et al.* 1992; Galindo-Jaimes *et al.* 2002; Cornelissen *et al.* 2003; Ramírez-Marcial *et al.* 2006, 2008; Díaz *et al.* 2007, Lake y Ostling 2009; Lebrija-Trejos *et al.* 2010). No obstante, el entendimiento de la dinámica de los grupos funcionales ante

factores determinantes de la fragmentación es poco conocido, particularmente cuando se trata de comunidades altamente diversas, con la coexistencia de cientos de especies y donde las variaciones dentro de las poblaciones parecen ser fundamentales para el entendimiento de las dinámicas demográficas y los patrones de diversidad (Comita *et al.* 2010; Clark 2010), como es el caso del bosque mesófilo de montaña.

El bosque mesófilo de montaña (BMM), también denominado bosque de niebla o bosque húmedo de montaña, es uno de los ecosistemas forestales de las montañas de latitudes tropicales más seriamente amenazados por las actividades humanas a nivel mundial (Hamilton 1995; Bubb *et al.* 2004; Villaseñor 2010; Toledo-Aceves *et al.* 2010). El BMM se caracteriza por mantener una presencia persistente o estacional de nubes que favorece el establecimiento de abundantes epífitas vasculares y no vasculares y tener una distribución análoga a la de un archipiélago (Breedlove 1981). Se ha estimado que en México este tipo de bosque ha perdido alrededor del 50 % de su superficie original y su distribución actual se ha reducido de aproximadamente 14,119 km<sup>2</sup> en 1993 a aproximadamente 8,800 km<sup>2</sup> en la actualidad (Challenger 1998; CONABIO 2010). Se sugiere que estos bosques albergan alrededor de 3,000 especies de plantas vasculares, lo que representa ca.12% de la riqueza de plantas vasculares del país (Rzedowski 1996; Challenger 1998; Villaseñor 2010). Además de ser un importante reservorio de biodiversidad, estos bosques desempeñan un papel importante en el mantenimiento de los ciclos hídricos y de nutrimentos (Bubb *et al.* 2004; Toledo-Aceves *et al.* 2010).

De acuerdo con la priorización de sitios para la conservación, la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) sitúa a la región

de Los Altos de Chiapas como una subregión con alta prioridad al considerar que la mayor proporción de las áreas arboladas son sucesionalmente secundarias debido a su uso intensivo durante el último siglo (CONABIO, 2010; Toledo-Aceves *et al.* 2010). Estos bosques generalmente presentan una cobertura del dosel mayor a 80% (Quintana-Ascencio *et al.* 1992) sus especies características son tolerantes a la sombra y tienen una distribución local restringida al interior de los fragmentos. Como en los bosques tropicales húmedos, se sugiere que bajo un dosel cerrado las plántulas son probablemente los elementos más importantes en la regeneración (Benítez-Malvido 1998; Galindo-Jaimes *et al.* 2002) y para lograr su establecimiento es necesaria la existencia de cobertura arbórea previa (Quintana-Ascencio *et al.* 1992, 2004). Por lo tanto, puede esperarse que estas especies sean negativamente afectadas por el disturbio y algunas estén amenazadas con su extinción local dada la baja tasa de recuperación de sus poblaciones (Metzger 2000; Newton *et al.* 2009; Ramírez-Marcial *et al.* 2010).

Se estima que la riqueza de árboles nativos en los varios tipos de bosques que se pueden encontrar en la región de Los Altos de Chiapas es de 250-300 especies (Ramírez-Marcial 2001; González-Espinosa *et al.* 2005; Cayuela *et al.* 2006a). Con base en la realización de varios cientos de inventarios realizados en los últimos 10 años (Ramírez-Marcial 2001; Ramírez-Marcial *et al.* 2010; Galindo-Jaimes *et al.* 2002; Cayuela *et al.* 2006 a, b) se dispone de información sobre algunas especies para las cuales no se han podido registrar etapas tempranas del ciclo de vida (detalles en Galindo-Jaimes *et al.* 2002). En algunos pocos casos en que ha sido posible el estudio de la estructura genética de las poblaciones, se arguye que especies como *Pinus*



*chiapensis* (Martínez-Carrasco 1998; del Castillo *et al.* 2009, 2010) y *Magnolia sharpii* (Newton *et al.* 2008) muestran índices de variación genética relativamente bajos en algunas poblaciones, probablemente resultante de la endogamia provocada por el aislamiento de los fragmentos forestales (Newton *et al.* 2009). De una manera más amplia, se dispone de evidencias que señalan que la fragmentación y el disturbio crónico relacionado con el patrón predominante de uso del suelo han estado afectando la estructura de los bosques y el conjunto original de especies de flora (González-Espinosa *et al.* 1995, 2009, Ramírez-Marcial *et al.* 2001, Ochoa-Gaona *et al.* 2004). Sin embargo, se desconocen las respuestas poblacionales relacionadas con el nicho de regeneración de este tipo de especies ante los efectos de la fragmentación y su estudio se complica cada vez más debido a su baja abundancia. En este trabajo se propuso un análisis a nivel poblacional local de varios atributos del nicho de regeneración de algunas especies de árboles tolerantes a la sombra, habitantes del bosque mesófilo y otros bosques afines, que pueden relacionarse con la dinámica de la fragmentación del paisaje (características de los fragmentos y 2.5 km de radio en torno a ellos) y el disturbio reciente en su vecindario cercano (parcelas 1000m<sup>2</sup>).

### **III. Objetivo general**

Evaluar el nicho de regeneración de individuos de especies de árboles tolerantes a la sombra en bosques sometidos a la fragmentación de origen humano en función del tamaño, forma, grado de aislamiento de los fragmentos e intensidad y frecuencia del disturbio local por tala para extracción de madera y leña.

### *a. Objetivos particulares*

1. Determinar la capacidad de los individuos adultos para aportar nuevos individuos a la población a través de su reproducción (potencial demográfico) mediante la densidad de sus plántulas, infantiles, juveniles y adultos jóvenes en fragmentos con distinto grado de fragmentación y disturbio a nivel local.
2. Evaluar el desempeño reproductivo actual (abundancia de plántulas, infantiles y juveniles) de individuos adultos en fragmentos de bosque con diferentes grados de disturbio a nivel local y escala de paisaje.
3. Identificar las posibles prácticas para el incremento del potencial demográfico de las especies estudiadas en sitios perturbados.

### *b. Hipótesis*

1. Los fragmentos más aislados y pequeños serán también aquellos con mayor extracción de leña y menor cobertura de dosel.
2. La capacidad de los individuos para aportar nuevos individuos a la población a través de su reproducción (potencial demográfico) en todas la especies, bajo diferentes escenarios de fragmentación disminuirá conforme aumente el grado aislamiento y disminuya el área de los fragmentos.
3. El nicho de regeneración de las especies será afectado de manera o grado diferente de acuerdo a la etapa del ciclo de vida de los individuos (semillas, plántulas, juveniles y adultos) y en función de su tolerancia ante las condiciones de disturbio local. Las tres

especies serán afectadas de forma negativa por los cambios en la estructura del paisaje y su vecindario cercano.

#### **IV. Materiales y métodos**

##### *1. Área de estudio*

La región de Los Altos de Chiapas o Meseta Central de Chiapas es un área montañosa que se ubica en el centro del estado, abarca una extensión de aproximadamente 3,500 km<sup>2</sup> e incluye a 17 municipios (Parra-Vázquez 1989). La topografía es abrupta con algunas laderas de pendientes suaves (Mülleried 1957). Los suelos incluyen Rendzinas, Acrisoles húmicos y Luvisoles crómicos (INEGI 1985). Prevalen los climas semi cálidos (Am y Aw) y templados (Cm y Cw) con lluvias en verano y una estación seca en invierno (García 1987), que varían de acuerdo al gradiente altitudinal que va de los 1200- 2700 m y a la exposición de los vientos aliseos (Parra-Vázquez 1989). Las formaciones boscosas se dividen en dos grupos: “formaciones óptimas”, que no tienen una estación seca apreciable (bosque mesófilo de montaña o bosque perennifolio de neblina) y “formaciones estacionales”, con una estación seca de 1-6 meses (bosque pino-encino-liquidámbar, bosque de encino y áreas secundarias de bosque de pino) (Breedlove 1981, González-Espinosa y Ramírez-Marcial, en prensa).

En décadas recientes se ha perdido en la región más de la mitad del área original de los bosques principalmente por la expansión de la frontera agrícola (de Jong *et al.* 1999; Ochoa-Gaona y González-Espinosa 2000; Cayuela *et al.* 2006 b). Las tasas de deforestación son variables entre municipios (Ochoa-Gaona y González-Espinosa

2000). Se estima que la tasa de deforestación anual fue 1.3% y 4.8% en los periodos que comprenden los años 1975-1990 y 1990-2000 respectivamente. El grado de aislamiento así como el número de fragmentos de bosque incrementaron de 3,520 fragmentos forestales en 1975 a 10,542 fragmentos en 2000 (Ochoa-Gaona 2001, Cayuela *et al.* 2006 c y d). Adicionalmente a estos procesos de fragmentación, es posible identificar un proceso de disturbio crónico a una escala local, de baja intensidad relativa pero frecuente. Entre los principales componentes de este disturbio local se pueden mencionar la tala selectiva de especies de *Quercus*, antes de que alcancen tallas y(o) edades reproductivas, para leña y producción de carbón, así como la tala de especies maderables para construcción y el pastoreo por ovejas y bovinos (Ramírez-Marcial *et al.* 2001, Barrón-Sevilla 2002, González-Espinosa *et al.* 2009). Estos procesos extractivos selectivos sobre las especies de *Quercus* se presentan al tiempo que se dejan crecer en los mismos fragmentos a los individuos de *Pinus* spp. hasta que alcanzan tallas maderables y cuando ya han podido tener varios eventos reproductivos. En un lapso de pocas décadas (2-4) es posible apreciar el cambio en el predominio de las especies de *Pinus* sobre las de *Quercus* y otras latifoliadas en un proceso de degradación de la diversidad, estructura y funcionamiento de los bosques de amplia ocurrencia conocido como “pinarización” (González-Espinosa *et al.* 1995, 2008, 2009; Romero-Nájera 2000; Galindo-Jaimes *et al.* 2002; García-Barrios y González-Espinosa 2004).

## 2. Elección de Fragmentos

Durante el periodo de enero a agosto de 2010 se muestrearon nueve fragmentos forestales: cuatro correspondientes a bosques mesófilos de montaña

(Rancho Merced Bazom, San Antonio Caridad, Reserva Biológica Huitepec y volcán Tzontehuitz) y cinco correspondientes a bosques de *Pinus-Quercus* húmedos (Cholol, Epalchén, Mitzitón y San José Yashtinín 1 y San José Yashtinín 2), los cuales fueron elegidos con base en inventarios previos de González-Espinosa *et al.* 1991, 1995; Ochoa-Gaona (2001), Galindo-Jaimes *et al.* (2002), Ochoa-Gaona *et al.* 2004; Cayuela *et al.* (2006b) y con base en las consultas directas a Miguel Martínez Icó (Herbario ECOSUR, CH) quien ha participado en la elaboración de los mismos, tomando en cuenta la presencia de las especies de interés y las posibilidades de acceso. Los sitios se localizaron entre 2000 y 2720 m s n m y pendientes de entre 11y 30° (Cuadro 1; Fig. 1).

### 3. Nicho de regeneración

#### 3.1. Elección de especies e individuos focales

Se eligieron originalmente cinco especies de árboles del interior tolerantes a la sombra: *Clethra chiapensis* L.M.González (Clethraceae), *Cleyera theaeoides* (Sw.) Choisy (Pentaphylacaceae), *Cornus disciflora* DC. (Cornaceae), *Persea americana* Mill. (Lauraceae) y *Styrax magnus* Lundell (Styracaceae). Estas especies fueron elegidas con base en supuestos sobre la abundancia de individuos con diámetro a la altura del pecho (dap) > 25 cm y la información disponible publicada que incluía su distribución, periodos de fructificación y germinación (Ramírez-Marcial *et al.* 2010). Sin embargo, sólo pudo evaluarse un número suficiente de tres de ellas: *C. theaeoides* ( $n = 27$ ), *C. disciflora* ( $n = 32$ ) y *P. americana* ( $n = 31$ ); no se encontraron individuos adultos de *S. magnus* y *C.*

*chiapensis* con diámetros mayores a los establecidos para llevar a cabo el estudio ( $\geq 25$  cm dap).

*Cleyera theaeoides* (en adelante *Cleyera*) es una especie arbórea que alcanza los 20 m de altura y 15-45 (-80) cm de dap. Sus frutos son bayas de aproximadamente 1.0 cm de diámetro que pueden recolectarse en abril; en condiciones de vivero las plántulas emergen 30 ó 40 días después de su siembra (Ramírez-Marcial *et al.* 2010). De acuerdo a un estudio reciente (Gonzalez-Espinosa *et al.* en prensa) se ha asignado la categoría de conservación “especie Casi Amenazada” (NT, *Near Threatened*) (UICN 2001) después de evaluar su distribución global. *Cornus disciflora* (en adelante *Cornus*) es una especie arbórea de hasta 23 m de altura y 30-40 (-90) cm dap; la recolección de sus frutos (drupas 8-15 mm) se puede realizar entre marzo y abril y las plántulas emergen alrededor de 60 días después de la siembra en vivero (Ramírez-Marcial *et al.* 2010). Esta especie ha sido catalogada en la categoría de conservación Vulnerable (VU B1a) (UICN 2001), evaluada en su distribución global (González- Espinosa *et al.* en prensa); *Persea americana* (en adelante *Persea*) es una especie arbórea de 15-20 (-30) m de altura y  $> 50$  cm de dap; sus frutos son drupas de hasta 12cm de largo por 9 cm de ancho aproximadamente y su recolección se realiza de noviembre a enero (Ramírez-Marcial *et al.* 2010). De acuerdo a su distribución global se le ha asignado la categoría de conservación Amenazada (EN B1ab(iii)) (UICN 2001; González-Espinosa *et al.* en prensa) Las tres especies son tolerantes a la sombra, sucesionalmente intermedias y su establecimiento se favorece en ambientes con sombra y humedad alta; los resultados de estudios previos permiten suponer que el régimen de disturbio actual tiende a reducir la viabilidad de sus poblaciones (Quintana-Ascencio *et al.* 1992; Ramírez-Marcial *et al.* 2001; Galindo-Jaimes *et al.*, 2002).

En cada uno de los nueve fragmentos elegidos se buscaron individuos focales con  $dap \geq 25$  cm, aislados en lo posible de sus conspecíficos por al menos 25 m, con una alta probabilidad de que el individuo ha estado en el fragmento desde antes o durante la mayor parte del periodo en que han ocurrido las mayores tasas de deforestación en la región (Ochoa-Gaona y González-Espinosa 2000; Cayuela *et al.* 2006a). Se eligieron individuos que presentaban señales de fructificaciones previas o que se encontraban en floración o fructificación. Cada árbol focal se marcó con pintura en aerosol, se numeró consecutivamente por especie por fragmento y fue georreferenciado con un GPS Bushnell Onix cr 200.

## *2.2. Densidad de adultos y regeneración*

En parcelas circulares de 17.8 m de radio ( $1000 \text{ m}^2$ ) cuyo centro fue un árbol focal de alguna de las tres especies, se estimó la densidad de adultos jóvenes (5-10 cm  $dap$ ) y adultos ( $dap \geq 10$  cm), tanto de la especie focal como del resto de las especies que compartían el vecindario. Dentro de estas parcelas se trazaron dos círculos concéntricos: uno de  $100 \text{ m}^2$  (5.6 m de radio) donde se obtuvo el número de plántulas (individuos con cotiledones) e infantiles (plantas sin cotiledones < 50 cm de altura) y otro de  $500 \text{ m}^2$  (12.6 m de radio) en el que se contaron los juveniles de la especie focal (plantas  $\geq$  a 50 cm de altura y  $dap < 5$  cm). Cada parcela fue visitada dos veces: los inventarios y conteo de juveniles y adultos se llevaron a cabo de enero a julio de 2010 y la estimación de plántulas e infantiles de mayo a agosto de 2010, de manera que las plántulas correspondieron a los individuos nacidos en la temporada de crecimiento previa y que sobrevivieron a las condiciones frías y secas del invierno y de la primera

parte de la primavera (a excepción de Mitzitón, donde no hubo posibilidades de acceso después de marzo, lo que impidió obtener el número de plántulas e infantiles).

### 2.3. Capacidad reproductiva actual (*Potencial demográfico*)

Se contempló al inicio del estudio la recolecta de frutos y (o) semillas de los árboles focales y su posterior siembra bajo condiciones de jardín común; sin embargo, esto no pudo concretarse antes de septiembre de 2010 debido a la fenología de las especies que impidió encontrar semillas en los fragmentos durante el periodo de muestreo.

## 4. Análisis de la fragmentación y el disturbio local

### 4.1. Características espaciales del paisaje y los fragmentos

Se identificaron los nueve fragmentos forestales estudiados, con base en cuatro escenas SPOT multiespectrales con una resolución de 10×10 m (correspondientes a diciembre de 2008 y enero de 2009). Con el fin de comparar entre paisajes, en cada fragmento se realizó un recorte circular de la imagen utilizando un radio de 2.5 km (1,963 ha) a partir del centro simétrico (centroide) del fragmento de interés. Para la caracterización del paisaje se asignaron cinco categorías de formaciones vegetales primarias: (1) bosque mesófilo de montaña (BMM), (2) bosque de *Quercus* (BQ), (3) bosque de *Pinus-Quercus* (BPQ), (4) bosque de *Pinus* (BP), (5) vegetación secundaria (VSEC), y tres categorías de uso de suelo: (1) agrícola y(o) ganadera (AA), (2) cafetales (CAF) y (3) asentamientos humanos (AS). Estas categorías coinciden con las categorías utilizadas por Cayuela *et al.* (2006). Las coberturas fueron clasificadas



mediante un método mixto que implica en primera instancia la clasificación no supervisada con las ocho categorías elegidas *a priori*. Posteriormente se realizó una clasificación supervisada en el programa Erdas Imagine v.8.7. Para ello se delimitaron manualmente áreas de entrenamiento generadas con puntos a través de un sistema de posicionamiento global (GPS) Bushnell Onix cr 200 que correspondieron a cada categoría identificada en el terreno, con el uso de la regla paramétrica de máxima verosimilitud que asigna a las celdas clasificadas el valor más probable con base en las áreas de entrenamiento (Chuvieco 2002). Se clasificaron manualmente las nubes y sombras asignándoles un valor de 0 debido a que no fue posible separarlas de otras categorías. Para disminuir la cantidad de celdas aisladas en las imágenes clasificadas se aplicó un filtro de vecindad (*neighborhood*) en el cual cada celda en la imagen fue analizada espacialmente con respecto a las contiguas con una ventana rectangular de 3×3 celdas.

La exactitud de las imágenes clasificadas se evaluó con 270 puntos de verificación: 200 correspondieron a coordenadas obtenidas mediante un muestreo aleatorio simple en el cual los elementos a evaluar tenían la misma probabilidad de ser seleccionados, de manera que la selección de uno no influyó en la del siguiente (Chuvieco 2002); éstas se verificaron en Google Earth (2010) comparando la cobertura asignada en la clasificación con la observada en la imagen satelital. Otras 70 coordenadas fueron obtenidas directamente de los sitios de muestreo; con ellas se construyó una matriz de confusión que permitió conocer los conflictos entre las clases de cobertura reales (referencia) y las producidas como resultado de la clasificación. A partir de la matriz se estimó la exactitud global de la clasificación que es la razón del total de elementos clasificados correctamente entre el total de los puntos verificados. Se

calculó el coeficiente de Kappa ( $\kappa$ ), que evalúa si la clasificación ha discriminado las clases de interés con exactitud significativamente mayor a la que se hubiese obtenido con una clasificación al azar. Un valor de  $\kappa = 1.0$  indica una coincidencia total entre la clasificación y la realidad, mientras que un valor de  $\kappa \leq 0$  indica que la coincidencia entre la clasificación y la realidad es debida al azar, en el caso de valores negativos, supone una clasificación pobre o con escaso tamaño de muestra (Congalton y Green 1999; Chuvieco 2002).

### 3.2. Métrica del paisaje

Los mapas temáticos obtenidos a partir de las clasificaciones con una resolución de  $10 \times 10$  m se analizaron con Fragstats v.3.3 (McGarigal *et al.* 2002). El análisis de fragmentación se realizó de forma independiente para cada fragmento, evaluando cuatro características del fragmento: (1) tamaño, (2) forma, (3) aislamiento y (4) contraste del borde, y dos del paisaje: (1) la conectividad entre fragmentos (considerando su división y agregación) y (2) la composición del paisaje (explicado como el porcentaje de cada tipo de cobertura y número de fragmentos). Para estas últimas se analizaron paisajes de 2.5 km y 1 km de radio a partir del centroide de cada fragmento para diferenciar efectos entre fragmentos más cercanos.

El tamaño del fragmento se calculó considerando el área (ha) ocupada por los bosques. Asumiendo que los fragmentos con una extensión mayor o igual a 5 ha tenían mayores probabilidades de conservar los requerimientos de estructura y composición de los bosques (Ochoa-Gaona *et al.* 2004), se dividió el número de fragmentos

forestales de cada clase de acuerdo a su tamaño en dos categorías: pequeños ( $\leq 5$  ha) y grandes ( $> 5$  ha). La forma del fragmento, que determina la relación borde-núcleo de los fragmentos y su vulnerabilidad hacia dividirse, se determinó mediante el índice del círculo circunscrito (*CIRCLE*), el cual proporciona el grado de concreción o elongación del fragmento:

$$CIRCLE = 1 - \left[ \frac{a_{ij}}{a_{ij}^s} \right]$$

donde:  $a_{ij}$  es el área del fragmento  $ij$  y  $a_{ij}^s$  es al área del círculo circunscrito más pequeño alrededor del fragmento  $ij$ . El índice se expresa con valores entre  $0 \leq CIRCLE \leq 1.0$ ; un valor de cero representa una forma circular y un valor de 1.0 representa una forma alargada (McGarigal *et al.* 2002).

El grado de aislamiento del fragmento se calculó mediante dos medidas: (1) la distancia euclidiana al fragmento vecino más cercano, representada por la distancia en metros del fragmento focal hacia el borde del fragmento del mismo tipo más cercano y (2) la distancia al fragmento  $\geq 5$  ha más cercano (considerado como una posible fuente de frutos y semillas). La evaluación de los posibles efectos de borde y la relación con la matriz se hizo con el porcentaje de contraste entre el fragmento y la matriz circundante mediante el índice de contraste (*ECON*):

$$ECON = \sum_{k=1}^m \frac{p_{ij} * d_{ik}}{p_j} (100)$$

donde  $p_{ij}$  representa la longitud del borde del fragmento  $ij$  adyacente al fragmento  $jk$ ;  $d_{ij}$  es la disimilitud entre los fragmentos  $i$  y  $k$  para lo cual el índice presenta valores que van de  $0 \leq ECON \leq 1.0$  donde cero señala que no existe contraste entre los tipos de

vegetación o uso de suelo; a medida que se acerca a 1.0 uno se incrementa el contraste (Anexo I) y  $p_j$  es la longitud (m) del perímetro del fragmento  $ij$  (McGarigal *et al.* 2002).

La conectividad del paisaje expresa la permeabilidad y textura del mosaico en relación con el movimiento de los organismos o materiales (Turner 1989). Para evaluarla se utilizó el índice de agregación ( $AI$ ) el cual fue calculado a partir de una matriz de adyacencias tomando en cuenta solamente a la clase focal, que en este caso fue bosque mesófilo o bosque de *Pinus-Quercus* de acuerdo al fragmento analizado (Hong *et al.* 2000).

$$AI = \left[ \frac{g_{ii}}{\max \rightarrow g_{ii}} \right] (100)$$

donde  $g_{ii}$  representa el número de adyacencias entre fragmentos del mismo tipo ( $i$ ) y  $\max \rightarrow g_{ii}$  es el número máximo de adyacencias entre las celdas de la clase  $i$ .  $\max \rightarrow g_{ii}$  puede tomar tres valores de acuerdo al número de celdas adyacentes ( $n$ ) en razón al área total de la clase  $i$  ( $a_i$ ). Con ello se calcula  $m$  que es la diferencia entre el área de la clase de interés menos el número de celdas adyacentes elevada al cuadrado ( $m = a_i - n^2$ ). Así  $\max \rightarrow g_{ii}$ :

$$\max \rightarrow g_{ii} = 2n(n - 1), \text{ cuando } m = 0$$

$$\max \rightarrow g_{ii} = 2n(n - 1) + 2m - 1, \text{ cuando } m \leq n$$

$$\max \rightarrow g_{ii} = 2n(n - 1) + 2m - 2, \text{ cuando } m > n$$

El índice toma valores  $0 \leq AI \leq 100$ , donde cero indica la desagregación total de la clase y 100 representa que el paisaje se forma básicamente de un solo fragmento.

El índice de división (*DIVISION*) mide el grado en el que las clases forman una subdivisión en varios fragmentos independientemente de su tamaño ubicación o configuración espacial (Jaeger 2000):

$$DIVISION = \left[ 1 - \sum_{j=1}^n \left( \frac{a_{ij}}{A} \right)^2 \right]$$

donde:  $a_{ij}$  representa el área ( $m^2$ ) del fragmento  $ij$  y  $A$  es el área total del paisaje ( $m^2$ ). Los valores van de  $0 \leq DIVISION \leq 1.0$ , donde cero indica que el paisaje se forma de un solo fragmento mientras que las aproximaciones a uno sugieren el aumento en el número de fragmentos.

Finalmente, el porcentaje de fragmentos de cada categoría (*PLAND*) es igual a la suma de las áreas ( $a_{ij}$ ) de todos los fragmentos correspondientes a la clase focal ( $P_i$ ) divididos entre el área total del paisaje ( $A$ ) multiplicado por 100 para llevarlo a porcentaje. Los valores de *PLAND* están calculados entre  $0 < PLAND \leq 100$ :

$$PLAND = P_i = \frac{\sum_{j=i}^n a_{ij}}{A} (100).$$

### 3.3. Intensidad y frecuencia del disturbio local

Se evaluó el disturbio local en un vecindario de  $1000 m^2$  alrededor de cada uno de los individuos adultos focales con base en tres variables: (1) área basal de tocones por tala, (2) el porcentaje de cobertura del dosel, y (3) la composición y estructura del bosque. En el primer caso se midió el diámetro a la altura del corte de los tocones ( $d_{ac}$ ) en parcelas circulares de 17.8 m de radio y se calculó el área basal ( $m^2/ha$ ) ocupada por los mismos. El porcentaje de cobertura del dosel se determinó con un densitómetro

convexo (Newton 2007), con 96 observaciones en 16 puntos en cada parcela en dirección a cada punto cardinal y a distancias de 2, 4, 8 y 16 m partiendo del individuo focal (cuatro puntos a cada distancia)(Anexo II).

La composición y estructura del bosque se evaluó con base en el área basal de las parcelas centradas en los individuos focales y con la densidad de individuos de especies clasificadas de acuerdo a su estatus sucesional definido como: (1) pioneras, especies cuyas plántulas se encuentran en sitios abiertos o con sombra escasa, (2) intermedias, especies que predominan en comunidades secundarias con dosel bien desarrollado; aunque sus plántulas se desarrollan bajo sombra se ven favorecidas por la apertura de claros en el interior de los bosques; y (3) tardías, especies cuyas plántulas toleran la sombra (Anexo III) (González-Espinosa *et al.* 2005). Los individuos registrados fueron divididos en dos categorías de tamaños: árboles pequeños, con dap < 10 cm y árboles grandes, con dap  $\geq$  10 cm.

#### 4. Análisis estadístico

Debido a que las variables evaluadas en cada especie focal no mostraron una distribución normal y dado que el número de muestra fue diferente para cada fragmento, se realizó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para evaluar las diferencias entre fragmentos en cuanto a los atributos estructurales, número de especies de diferentes estados sucesionales y los atributos poblacionales de las especies. Se utilizó el programa SPSS v.15.0 para realizar estas pruebas. Los fragmentos se ordenaron de acuerdo a la composición sucesional de las especies mediante un análisis de correspondencia canónica (*Canonical Correspondence*

*Analysis*, CCA). Para interpretar los grupos se ajustaron los vectores de las variables del disturbio local sobre los ejes de ordenación con la función “envfit” en el programa R v.2.11.1, utilizando la rutina Vegan (Oksanen 2010). Se realizó un análisis de regresión lineal múltiple por pasos hacia atrás (*backwards*) en SPSS v.15.0 para evaluar las posibles relaciones entre las variables de fragmentación (variables independientes) sobre los atributos poblacionales de las especies (variables dependientes) y otro para el efecto del disturbio local (variables independientes) sobre los atributos poblacionales de las especies (variables dependientes); para la densidad de plántulas, infantiles, juveniles y adultos jóvenes se agregó la densidad de Adultos como variable independiente en conjunto con el resto de las variables de disturbio local. Debido a que las variables dependientes originales no cumplían con los supuestos de normalidad fueron transformadas a sus logaritmos naturales.

## **V. Resultados**

### *1. Densidad de individuos adultos y regeneración de las especies*

Se evaluaron 90 parcelas para el mismo número de individuos adultos ( $n$ , dap promedio  $\pm$  1 error estándar [e.e.]) de las tres especies focales: *Cleyera* ( $n = 27$ ,  $43.5 \pm 2.60$  cm), *Cornus* ( $n = 32$ ,  $37.5 \pm 2.57$  cm) y *Persea* ( $n = 31$ ,  $55.1 \pm 3.94$  cm). Los individuos de mayor talla correspondieron a *Persea* (5 individuos de  $> 80$ cm dap) (Fig. 2). Ninguna especie estuvo presente en todos los fragmentos y, en general, se evaluaron 2-6 individuos de cada especie en un mismo fragmento, la estructura de los fragmentos fue diferente entre los sitios (Cuadro 1).

Se encontraron diferencias entre fragmentos en la densidad de plántulas de *Cleyera* y *Cornus*, juveniles de *Persea*, adultos jóvenes de *Cleyera* y *Cornus* y adultos grandes de *Cleyera* y *Persea*. La categoría de infantiles no mostró diferencias entre fragmentos para ninguna especie (Cuadro 2, Anexos IV, V, VI). En el caso de *Cleyera* sólo se registraron plántulas en dos fragmentos (San Antonio Caridad y San José Yashtinín 1); a excepción de San José Yashtinín 1 y San José Yashtinín 2 todos los fragmentos tuvieron densidades más altas de adultos que de las categorías de tamaño pequeñas (plántulas, infantiles y juveniles). La densidad de plántulas de *Cornus* fue variable entre fragmentos, con una proporción excepcionalmente alta (>80 %) en Epalchén y ausente en la Reserva Biológica Huitepec; los adultos jóvenes de *Cornus* se encontraron sólo en tres fragmentos. En el caso de *Persea* no se registraron las categorías pequeñas (plántulas e infantiles) en San Antonio Caridad pero éstas categorías fueron más abundantes que los adultos en la mayoría de los otros fragmentos donde la especie fue encontrada (Fig. 3).

## *2. Características espaciales del paisaje y los fragmentos*

La fiabilidad global del mapa temático fue de 87% y el coeficiente kappa fue  $K = 0.8380$ . La precisión del mapa más alta obtenida en la clasificación de coberturas fue la categoría de asentamientos (AS), mientras que la más baja se obtuvo para vegetación secundaria (VSEC), la cual se confundió con áreas abiertas (AA). Todas las categorías de bosques sugirieron alta precisión para el usuario (>70%) y las clases con un mayor



traslape en la respuesta espectral se encontraron entre bosque de *Pinus-Quercus* (BPQ) con bosque de *Pinus* (BP) o con bosque de *Quercus* (BQ) (Cuadro 3).

El área de los fragmentos visitados fue marcadamente diferente, con fragmentos pequeños (<20 ha) en Epalchén, Reserva Biológica Huitepec y San José Yashtinín 2, medianos (entre 20 y 100 ha) en Rancho Merced Bazom, San Antonio Caridad, Cholol, y San José Yashtinín 1, y grandes (>100 ha) en Mitzitón y volcán Tzontehuítz. La forma de los fragmentos fue alargada (valores del índice de forma cercanos a 1.0) con excepción de Caridad (0.48). El grado de contraste entre los bordes de los bosques fue bajo para San José Yashtinín 1 y San José Yashtinín 2, cuyos fragmentos estuvieron inmersos en otros tipos de bosque. Se encontraron contrastes de borde abruptos en fragmentos como Caridad y Mitzitón (60%), donde los fragmentos estuvieron rodeados mayormente por una matriz de áreas de cultivo; el resto de los fragmentos compartieron áreas de bosque con áreas agrícolas a sus alrededores.

El índice de división mostró que los fragmentos de bosque focales (BMM y BPQ) se encontraron distribuidos de forma independiente uno de otro, lo que sugiere que todos los sitios están formados por un alto número de fragmentos ( $DIV = 0.999$ ) al considerar paisajes de 2.5 km de radio los fragmentos se aglomeraron en un gradiente de 60-90 % de fragmentos adyacentes o cercanos a una distancia de 500 m con respecto al fragmento focal y de 57-96% en paisajes de 1 km de radio (índice de agregación, Cuadro 4). La distancia promedio entre fragmentos vecinos más cercanos fue de 32 m, mientras que la distancia a fragmentos grandes, que pudieran considerarse como la fuente de frutos y(o) semillas más cercana (fragmentos relativamente circulares >5 ha), fue mayor a un kilómetro en Caridad (1400 m), siendo el fragmento más aislado; en el resto de los fragmentos incluidos esta distancia varió

desde 27 m en el volcán Tzontehuitz hasta 640 m en San José Yashtinín 1 (Cuadro 3.). En todos los sitios se encontraron casi todas las clases de cobertura, a excepción de los cafetales (CAF), que sólo estuvieron presentes en el paisaje de Caridad y el BMM que no se encontró en Cholol. En todos los sitios la matriz del paisaje en que se encontraban los fragmentos forestales incluyó en menor proporción a las áreas con bosques maduros (BMM, BQ y BPQ), a excepción del volcán Tzontehuitz (Fig. 4a).

El número de fragmentos grandes ( $> 5$  ha) fue ca. 250 veces menor que el de los fragmentos pequeños ( $\leq 5$  ha); en el caso del BMM los fragmentos grandes sólo fueron encontrados en Rancho Merced-Bazom, San Antonio Caridad, Reserva Huitepec y volcán Tzontehuitz. San José Yashtinín 1 fue el sitio con mayor número de fragmentos grandes mientras que Epalchén sólo mostró 10 fragmentos forestales grandes (Fig. 4b; ver detalles en el Anexo VI).

### 3. *Disturbio local y composición de especies en los fragmentos*

Se encontraron diferencias significativas, después de un ajuste con la probabilidad crítica de Bonferroni ( $p \leq 0.004$ ), entre los fragmentos en cuanto a las variables de disturbio local (área basal, porcentaje de cobertura, densidad y área basal de tocones) y la densidad de especies tardías pequeñas ( $dap < 10$  cm). El análisis de correspondencia canónica (ACC) para la ordenación de fragmentos de acuerdo a la composición sucesional de especies mostró una inercia total de 0.24. Los dos primeros ejes explicaron 90.5% de la variación del modelo (0.64 y 0.26, respectivamente). De acuerdo con esto se distinguieron dos grupos de fragmentos: uno de bosques

relativamente conservados con área basal alta y presencia de especies tardías (volcán Tzontehuitz, Reserva Biológica Huitepec, San Antonio Caridad y Rancho Merced Bazom) y otro de bosques con áreas basales bajas, mayor densidad de tocones y mayor abundancia de especies pioneras y sucesionalmente intermedias (Cholol, Epalchén, San José Yashtinín 1 y San José Yashtinín 2); el fragmento de Mitzitón se ubicó como intermedio entre estos dos grupos de fragmentos (Fig. 5).

#### 4. Relación entre la fragmentación y la densidad de individuos

De los 15 modelos de regresión múltiple ajustados, en seis no se encontró evidencia de relaciones entre las variables de la fragmentación y la densidad de las cinco categorías de tamaño en cada una de las tres especies: infantiles de *Cleyera* y *Cornus*, juveniles de *Cornus* y *Persea* y adultos de *Cleyera* y *Cornus*; con la excepción de juveniles de *Cleyera* ( $R^2 = 0.51$ ) y adultos de *Persea* ( $R^2 = 0.62$ ), el resto de los modelos ajustados explicaron más de 75% de la variación ( $R^2 \geq 0.75$ ) (Cuadro 6).

La densidad de plántulas de *Cornus* aumentó con la distancia a la fuente de propágulos más cercana y disminuyó al aumentar la distancia al fragmento más cercano, el grado de agregación, y el área del fragmento. El modelo de regresión para la densidad de adultos jóvenes de *Cornus* presentó una alta colinearidad (tolerancia < 0.29) entre las variables explicativas (valores de tolerancia menores a 0.5), pero sugiere una relación inversa de esta variable con la forma, el grado de contraste del borde, la distancia al fragmento vecino más cercano, la fuente de frutos y semillas, y directa con el área del fragmento (Cuadro 6).

La densidad de plántulas de *Cleyera* mostró una relación positiva con la distancia a la fuente de frutos y semillas e inversa con la distancia al fragmento vecino más cercano. La densidad de juveniles de *Cleyera* se relacionó inversamente con la agregación de fragmentos y la densidad de adultos jóvenes mostró una relación inversa con las tres variables de respuesta que explican el modelo: distancia al fragmento vecino más cercano, forma y contraste (Cuadro 6).

Para los individuos de *Persea* la densidad de plántulas disminuyó al aumentar el aislamiento de los fragmentos y conforme estos fueron más alargados mientras que aumentó directamente con el área del fragmento. La densidad de infantiles y adultos jóvenes respondió de forma inversa al aislamiento y de forma directa con al área del fragmento. La densidad de adultos mostró una relación inversa con el aislamiento (Cuadro 6).

##### 5. Relación de las variables de disturbio local y el nicho de regeneración

Las densidades de infantiles y adultos de *Cornus* y de adultos reproductivos de *Cleyera* no mostraron relación con ninguna variable de disturbio local. El resto de los modelos de regresión lineal múltiple explicaron menos del 58% de la variación (en su mayoría  $R^2 < 0.36$ ). En el caso de *Persea* se encontró densidad-dependencia positiva de las plántulas, infantiles, juveniles y adultos jóvenes con la densidad de adultos. La densidad de adultos de *Persea* mostró una respuesta directa con el área basal del bosque e inversa con la intensidad del disturbio (área basal de los tocones) (Cuadro 7).

La densidad de plántulas de *Cornus* mostró una relación inversa con el área basal del bosque y la cobertura del dosel. La densidad de juveniles aumentó con la

densidad de adultos y la densidad de árboles y disminuyó con el área basal del bosque. La densidad de adultos jóvenes aumentó con la densidad de adultos (Cuadro 7).

La densidad de plántulas de *Cleyera* se asoció negativamente con el área basal del bosque y con la densidad de especies tardías pequeñas y de manera directa con el área basal de los tocones. La densidad de infantiles aumentó con la densidad de tocones y disminuyó con el área basal del bosque. La densidad de juveniles presentó relación directa con la densidad de adultos y la densidad de árboles e inversa con el área basal del fragmento, la cobertura y la densidad de especies tardías pequeñas. Se encontró una relación positiva entre la densidad de adultos jóvenes y la densidad de adultos y negativa con el área basal del bosque (Cuadro 7).

## **VI. Discusión**

Los resultados de este estudio indican que el disturbio crónico local y los procesos de fragmentación influyen de forma diferente el nicho de regeneración de las tres especies estudiadas. Ambos permiten explicar las dinámicas poblacionales y el reclutamiento de plántulas, infantiles y juveniles a lo largo de diferentes gradientes de sucesión.

### *1. Caracterización del paisaje y los fragmentos*

El nivel de precisión del mapa temático obtenido en este estudio cumple con los estándares de calidad propuestos por Landis y Koch (1977) y Chuvieco (2002). Se señala que el valor de  $K = 1$  indica un acuerdo total entre el mapa y la realidad, de forma que el mapa con el coeficiente  $K = 0.83$  puede aceptarse como confiable. Las

inexactitudes encontradas pueden atribuirse la heterogeneidad ambiental que ocurre de manera común en los bosques montanos tropicales como resultado de la topografía que influye sobre los ángulos de iluminación del sol (Foody 2002). Cayuela *et al.* (2006a) obtuvieron errores similares entre el bosque de *Pinus-Quercus* con bosque de *Pinus* o bosque de *Quercus* utilizando un método bayesiano de clasificación en la misma región. Es probable que en estos bosques los errores sean resultado de modificaciones en las propiedades de reflectancia de la vegetación debida a la estructura y composición de las comunidades a pequeña escala espacial derivadas de su patrón de disturbio (Ramírez-Marcial *et al.* 2001; Galindo-Jaimes *et al.* 2002).

Los cambios en la estructura del paisaje y en las tasas de deforestación a través del el tiempo han sido documentados anteriormente en la región (González-Espinosa *et al.* 1991, 1995, 2009; De Jong *et al.* 1999; Ochoa-Gaona y González-Espinosa 2000; Ochoa-Gaona *et al.* 2004, Cayuela *et al.* 2006 a,b,c,d). En este estudio se ha detectado que existe un fenómeno de “atomización” de las masas forestales, con la formación de fragmentos que no sobrepasan 5 ha en su extensión y que en apariencia se aglomeran con los fragmentos remanentes más grandes en los nueve sitios estudiados (índice de agregación > 50 %, índice de división = 0.99; Cuadro 3, Fig. 4b). Sin embargo, la conectividad es ampliamente variable entre sitios: la distancia entre el fragmentos de tamaño > 5 ha más cercanos varió desde 27 m en el volcán Tzontehuitz hasta 1.4 km en Caridad (*FPR*, Cuadro 3). Esto indica que aunque el fenómeno de fragmentación ocurre en toda la región, su intensidad es diferente en cada sitio. Como se ha encontrado en esta y otras regiones, los resultados de este trabajo probablemente sean una consecuencia de la diversidad en el patrón de uso de suelo que prevalece en la región y que varía por el potencial de sustento local, el tipo de propiedad, la historia de

colonización del sitio y las posibilidades de acceso a la tecnología o a innovaciones que tienen las comunidades (Parra y Moguel 1998; Scherr 2000; Cortina *et al.* 2005; González-Espinosa *et al.* 2008).

Los bosques estudiados conservan densidades similares de especies intermedias y pioneras (prueba de Kruskal-Wallis,  $p > 0.004$  g.l. = 8) y en todos los casos se encontraron especies que pudieron clasificarse en alguna de las tres etapas sucesionales adoptadas en este trabajo. Esto confirma la noción de que en la región de estudio el disturbio se deriva del aprovechamiento indígena ligado a la agricultura de milpa y el aprovechamiento forestal que mantiene a los bosques en diferentes etapas de sucesión (González-Espinosa *et al.* 1991; Ochoa-Gaona y González-Espinosa 2000; Ramírez-Marcial *et al.* 2001; Duarte 2010). La presencia de especies generalistas (intermedias y pioneras) como *Arbutus xalapensis*, *Morella serifera*, *Nyssa sylvatica* y, *Pinus* spp. entre otras, en conjunto con individuos de algunas especies propias de etapas avanzadas de sucesión (*i.e.* *Cyathea fulva*, *Olmediella betschleriana*, *Ocotea* spp y *Prunus brachybotrya*) en todos los fragmentos, evidencia que todos los bosques estudiados están o estuvieron sometidos al disturbio. Al igual que ocurre en otros sitios donde la composición de especies refleja la alteración de los fragmentos (Sheil y Burslem 2003; Janzen 2008).

Aunque el disturbio es común a todos los fragmentos, se observa un gradiente de intensidad entre ellos. De acuerdo al ACC (Fig. 5) los fragmentos más conservados corresponden a bosques con áreas basales grandes, pendientes abruptas y baja densidad de tocones (volcán Tzontehuitz y Reserva Biológica Huitepec), seguidos de fragmentos con pendientes moderadas y extracciones ligeras con baja densidad de

tocones de gran tamaño (Rancho Merced Bazom y San Antonio Caridad), y bosques con mayor densidad de tocones y áreas basales pequeñas con predominio de especies pioneras e intermedias (Epalchén, Cholol, San José Yashtinín 1 y 2). Sin embargo, debe notarse que el mapa obtenido tiene un valor de inercia bajo (0.216), lo que sugiere que otras variables físicas (precipitación, temperatura, exposición, tipo de suelo, altitud, entre otras) (Duivenvoorden 1995; Cayuela *et al.* 2006b) o de origen socioeconómico o formas de aprovechamiento (Scher 2000; Cortina *et al.* 2006); inciden en la composición de los fragmentos. Esto concuerda con los resultados de Ochoa-Gaona y González-Espinosa (2000) quienes sugieren que el nivel de conservación de los bosques se relaciona con las posibilidades de expandir la agricultura y la calidad del suelo para este fin.

En el volcán Tzontehuitz y la Reserva Biológica Huitepec prevalecen las condiciones de fragmentos forestales más conservados. La cima del volcán Tzontehuitz (ca.413 ha) aún permanece como bosque comunal del municipio de San Juan Chamula, mientras que la Reserva Biológica Huitepec es un área natural protegida privada a cargo de Pronatura Sur, A. C.(ca. 113 ha), donde desde 1985 han suspendido las actividades de extracción de leña o agricultura de milpa que prevalecen a sus alrededores (ca. 866 ha en el volcán Tzontehuitz y ca. 423 ha en el volcán Huitepec) (Ramírez-Marcial *et al.* 1998; Cayuela *et al.* 2006a). El resto de los fragmentos estudiados, presentan un mayor grado de disturbio debido a que se mantiene un aprovechamiento directo y continuo de los bosques (Cuadro 1; Fig. 4a).



## *2.Relación entre la fragmentación y la densidad de individuos*

Se encontró que la densidad de adultos no se relaciona con las variables de fragmentación, lo cual refleja que las poblaciones estudiadas corresponden a los relictos forestales que probablemente aún no experimentan los efectos de mortalidad ocasionados por la disminución en la extensión de los bosques. Se ha encontrado en otros estudios de fragmentación de bosques que el efecto sobre la supervivencia de los individuos y su presencia en los sitios remanentes ocurre a lo largo de algunas décadas después del inicio del disturbio (Laurance *et al.* 2011). Sin embargo, el pastoreo, la tala selectiva de especies que prevalecen en la región modifican la estructura y composición de los bosques. Muchos detalles de la interacción entre el disturbio y la persistencia de las poblaciones de especies de árboles son todavía poco conocidos; las investigaciones son todavía escasas y complicadas por la longevidad de las especies arbóreas cuando se estudian los efectos sobre individuos adultos reproductivos (Laurance *et al.* 1997; Bruna *et al.* 2009).

Se encontró evidencia de la relación entre los índices de fragmentación con las categorías de tamaños menores. Los cambios en la estructura del paisaje y el disturbio crónico producen efectos que son directos sobre la abundancia de plántulas, infantiles y juveniles, por otra parte, la relación de las variables de fragmentación sobre la abundancia es indirecta con los adultos jóvenes y adultos reproductivos. Probablemente sus efectos se relacionan con interacciones con sus mutualistas (polinizadores, dispersores) o patógenos no son detectadas con las métricas a escala del paisaje directamente sobre la abundancia de los árboles (Hobbs y Yates 2003).

El tamaño de los fragmentos es la variable con mayor influencia en los tamaños poblacionales de acuerdo a numerosos estudios (Benítez-Malvido 1998; Cunningham 2000; Newton *et al.* 2009). En este estudio se encontró que el área tiene relación directa con la densidad de plántulas, infantiles y adultos jóvenes de *Persea*, lo cual sugiere que a mayor área de los bosques la capacidad de regeneración de esta especie es mayor mientras existan adultos reproductivos. Esto obedece al comportamiento de las poblaciones estudiadas bajo el concepto clásico de la teoría de la biogeografía de islas, en el que se predice que la abundancia de los individuos aumenta de forma lineal con el área de las islas o los fragmentos (McArthur y Wilson 1963). Sin embargo, deben considerarse otros factores como la dispersión y la relación matriz-fragmento que también pueden afectar la densidad de individuos sin tener una relación con el área, sino más bien con los hábitos de los dispersores y las características *per se* de la matriz del paisaje (Bowman *et al.* 2002; del Castillo y Pérez 2008). Que afecta en primer instancia a los dispersores especialistas (aves de interior de bosques y mamíferos medianos y grandes).

Malanson y Clairns (1997), Bohrer *et al.* (2005) y Bacles *et al.* (2006) señalan a la dispersión como el proceso que más influye en la permanencia de una población, en su diferenciación genética así como en la diversidad y estructura de las comunidades. No se estudió la dispersión de semillas de forma directa pero no se encontró una relación entre la densidad de plántulas e infantiles de *Cleyera* y *Cornus* con la densidad local de sus adultos, lo cual puede deberse a que una porción de las plántulas provenga de otras poblaciones; por ejemplo, es probable que la alta densidad de plántulas de *Cleyera* en San José Yashtinín sea el resultado de la llegada de semillas provenientes

de otros fragmentos que corresponden al mismo tipo de bosque y que se encuentran relativamente cercanos ( 25 m) (Cuadro 3; Anexo III). Esta falta de relación entre la densidad de adultos y sus plántulas observada en *Cleyera* y *Cornus* también puede deberse a que su reclutamiento está determinado por la contribución de sólo una fracción de los adultos. No se dispone por ahora de elementos para sugerir cómo la fragmentación puede determinar la variación en la probabilidad de éxito reproductivo de diferentes individuos (potencial demográfico) que comparten el mismo fragmento (Foré *et al.* 1992; Bruna *et al.* 2009). Pero hay evidencia que señala que algunas especies pueden experimentar cambios fenotípicos en respuesta a las condiciones ambientales que se presentan en tiempos con escala ecológica (pocos años o décadas) (“*feedback loop*” *sensu* Schoener 2011). Hasta ahora los estudios de fragmentación para especies vegetales han considerado las consecuencias genéticas y demográficas sólo en poblaciones pequeñas (Hobbs y Yates 2003), sin distinguir la aportación demográfica de cada individuo en la población. Los estudios sobre los factores que determinan el reclutamiento de árboles a largo plazo son escasos. Connell y Green (2000) encontraron con datos de 32 años que los adultos de *Crysophyllum* sp. (Sapotaceae) difieren en sus tasas reproductivas entre años, que sólo una porción de los individuos participan en la producción de semillas cada año y que el número de plántulas que se establecen se relaciona con la temperatura de los años que precedieron a la floración. Foré *et al.* (1992) encontraron diferenciación genética entre adultos y juveniles de *Acer negundo* que sugiere el aumento en el flujo de genes entre fragmentos. Recientemente Moreira *et al.* (2009) encontraron que poblaciones no fragmentadas de *Tabebuia ochracea* (Bignoniaceae) sirven de fuentes semilleras para áreas fragmentadas, donde se han observado bajos niveles de polimorfismo y diversidad genética y alta

endogamia. Esto sugiere que bajo las condiciones actuales de fragmentación observadas en Los Altos de Chiapas, especies como *Cleyera* y *Cornus* viven en fragmentos que se comportan en años diferentes o a la vez, como sitios fuente y (o) sumidero; como resultado, algunas etapas de su ciclo de vida están ausentes o no guardan proporción con las poblaciones de adultos dentro de los fragmentos, como es el caso de la alta regeneración de *Cornus* observada en el fragmento de Epalchén asociada a una baja densidad de adultos (Fig. 3). No obstante se requiere corroborar estas observaciones en estudios futuros que impliquen la diversidad y el flujo de genes entre las generaciones de individuos en los diferentes fragmentos.

La densidad de plántulas de *Cleyera* y *Cornus* e infantiles de *Persea* disminuye al aumentar el aislamiento de los fragmentos sin importar su tamaño y forma, lo que sugiere que al aumentarse la conectividad entre los fragmentos las poblaciones tienen la capacidad de reclutar nuevos individuos, tal como se desprende de otros estudios (Quintana-Ascencio y Menges 1996; Ostfield *et al.* 1997; Metzger 2000). La densidad de plántulas se relaciona con los síndromes de dispersión de las especies cuando se considera la distancia hacia los fragmentos grandes y circulares (distancia a la posible fuente de frutos o semillas más cercana). En *Cleyera* y *Cornus*, cuyas semillas probablemente pueden ser dispersadas por aves a mayor distancia, la densidad de plántulas tiene relación directa con la distancia a la posible fuente de frutos o semillas más cercana, mientras que en *Persea*, que probablemente es dispersada por mamíferos pequeños o aves (*Didelphis* spp., *Peromyscus* spp., *Sciurus aureogaster*, *Turdus* sp. entre otras) que no consumen la semilla y la dispersan sólo unas decenas de metros, la densidad de infantiles disminuye al aumentar la distancia a

los fragmentos grandes (Cuadro 7). Se ha demostrado que existe relación de la forma y tamaño de las semillas en relación con la distancia de dispersión, puesto que en el caso de las aves suelen regurgitar las semillas grandes a pocos metros del sitio donde las consumen (Mazer y Wheelwright 1993; Moles *et al.* 2005; Bacles *et al.* 2006; Melo *et al.* 2010) que puede ser el caso de las semillas de *Persea* (diámetro de la semilla ca. 5 cm). No contamos con información acerca de los dispersores de estas especies, pero dadas las condiciones de disturbio de la mayor parte de los fragmentos, es probable que por las condiciones actuales de defaunación se trate de especies generalistas que pueden desplazarse entre los sitios y cuya frugivoría se relacione con la abundancia de frutos (Tuomisto *et al.* 2003; Vergara *et al.* 2010). Este patrón ha sido encontrado en otros estudios en los que se concluyó que los paisajes conectados benefician las tasas de supervivencia y reclutamiento de especies con dispersión limitada, ya sean animales o plantas (Laurence *et al.* 1998; Lawes *et al.* 2000, Jaquemyn *et al.* 2003); lo contrario ocurre en especies que tienen la capacidad de dispersarse a grandes distancias y se ven favorecidas por los ambientes fragmentados (Bacles *et al.* 2006). De esta manera, las especies dispersadas sobre distancias cortas pueden ser más susceptibles a los cambios generados por el aislamiento de los fragmentos (Metzger 2000; Melo *et al.* 2010), como parece suceder en *Persea*, cuyo reclutamiento se limita a la capacidad de los individuos para reproducirse y establecerse en la población local.

Se encontraron adultos jóvenes de las tres especies en la mayor parte de los fragmentos (Fig. 3), cuya densidad disminuye al aumentar el grado de contraste del borde, el alargamiento de los fragmentos y el aislamiento (Cuadro 6). Esto sugiere que dichos individuos se reclutaron probablemente antes de que ocurrieran las tasas más

altas de deforestación, en un momento en que las condiciones de los bosques eran diferentes a las actuales tales como mayor conectividad y extensión. La matriz del paisaje induce cambios en las condiciones abióticas del interior de los fragmentos (Saunders *et al.* 1991; Camargo y Kapos 1995; Chen *et al.* 1999) y los hace susceptibles a la invasión de otras especies probablemente generalistas (Meiners *et al.* 2002). Sin embargo, esto dependerá de la estructura del fragmento, sus condiciones ambientales (cobertura, densidad de árboles, entre otras) y el conjunto de especies disponibles a nivel del paisaje y la región (Schmida y Wilson 1985; Bustamante *et al.* 2003).

### 3. *Relación entre el disturbio local y la densidad de individuos*

La viabilidad de las poblaciones tiene que ver con su respuesta al disturbio, su ciclo biológico y su fenología (Tuomisto *et al.* 2003; Moreira *et al.* 2009). Está bien documentado que la riqueza de especies arbóreas en Chiapas es muy amplia y de distribución heterogénea (González-Espinosa *et al.* 2005); el marco en el cual se explica esta riqueza incluye elementos locales y regionales que se relacionan con las diferencias en el nicho de regeneración de las especies que ocurren de acuerdo a sus requerimientos de microhábitat (Schmida y Wilson 1985; Ricklefs 1987, 2004; Chase *et al.* 2010). No puede descartarse que parte de la variación en el reclutamiento de individuos de las especies estudiadas, sobre todo de las plántulas, se deba al componente fenológico de las especies cuya tasa de producción de semillas muy probablemente no sea la misma cada año, como sucede en otras especies vegetales (Connell y Green 2000). Es común que se señale que la luz es el factor ambiental

limitante más importante en la regeneración de los bosques (Walter y Reis 1996; Ferreira y Laurence 1997; Kiama y Kiyiapi 2000) y en el caso de las especies tolerantes a la sombra sus individuos infantiles y juveniles crecen de forma lenta pero constante bajo coberturas cerradas (Canham 1989; Price *et al.* 2001). Méndez-Dewar (2000) y Pérez-Espinosa (2006) sugieren que para *Cornus excelsa* y *Persea americana* la asociación del crecimiento con la luz se produce durante los primeros dos años y posteriormente se diluye esta relación (al cabo de seis años después del trasplante solamente algunas variables de heterogeneidad de luz mostraron relación con el incremento en altura en *P. americana* y solo una para *C. excelsa*; Méndez-Dewar, datos no publicados). En este estudio se encontró que existe una relación inversa del aumento de la cobertura de dosel con la densidad de plántulas de *Cornus* y juveniles de *Cleyera*. Méndez-Dewar (2000) y González-Espinosa *et al.* (2007) sugieren que la heterogeneidad lumínica en el interior de los bosques favorece el establecimiento de especies con diferente tolerancia a la luz. El reclutamiento de *Cleyera* y *Cornus* se relacionan positivamente con la apertura de claros lo cual es congruente con la asignación de su categoría como especies sucesionalmente intermedias ya que la apertura de claros facilita su regeneración (González-Espinosa *et al.* 2005; Ramírez-Marcial *et al.* 2010).

La densidad de infantiles y juveniles de *Cornus* fue similar entre los sitios (Cuadro 3). Se encontraron diferencias en la densidad de plántulas, la cual fue baja tanto en sitios con disturbio ligero como en aquellos con disturbio moderado (Bazóm, Caridad y Yashtinín). La única variable de disturbio asociada con las categorías de tamaños de la especie fue el área basal de los bosques. Es probable que la calidad del

suelo y otras condiciones físico-ambientales (exposición, temperatura, humedad, tipo de suelo, entre otros) tengan implicaciones en la germinación de semillas y el establecimiento de los individuos. En un estudio previo (Camacho-Cruz *et al.* 2000) no se encontraron diferencias en la supervivencia de individuos de *Cornus disciflora* y *Liquidambar styraciflua* que germinaron sobre la hojarasca de bosques con diferente composición, estructura de hojarasca y edad sucesional. En este estudio no encontramos ninguna relación de las variables que definieron al disturbio local con la densidad de individuos de *Cornus* en los bosques estudiados.

Las densidades de plántulas e infantiles de *Cleyera* no parecen perjudicadas por la intensidad y características de disturbio local de los sitios estudiados. Se encontró que la densidad de plántulas e infantiles disminuye al incrementar el área basal de los bosques y la densidad de especies tardías y aumenta con el área basal y la densidad de los tocones (Cuadro 7). Esto concuerda con lo especificado por Ramírez-Marcial *et al.* (2010), quienes mencionan que esta especie se distribuye en sitios con condiciones más secas de manera que su establecimiento se facilita en áreas abiertas (Mejía-Domínguez *et al.* 2004; González-Espinosa *et al.* 2008). La densidad de juveniles se relaciona de forma directa con la densidad de árboles y mantiene la relación negativa con el área basal. Por tanto sugiero que *Cleyera* es una especie que sólo se recluta en las etapas tempranas de la regeneración de los bosques.

De forma contraria, *Persea* es una especie considerada como tolerante a la sombra pero intolerante a la sequía y se ha encontrado que tiene lento crecimiento cuando se encuentra cerca de bordes (Pérez-Espinosa, 2006). En este estudio se encontraron evidencias de que además existe densidad-dependencia de todas las etapas



del ciclo de vida con los adultos (Cuadro 7), de forma que la eliminación gradual de los adultos reproductivos o pre-reproductivos puede ser una de las causas de la ausencia de las plántulas de especies arbóreas del interior en sitios con disturbio (Ramírez-Marcial 2001). La eliminación de adultos ocasiona menores densidades de individuos jóvenes que, además, en su fase de plántula o infantiles, logran establecerse sólo cuando las condiciones de sombra y humedad son considerables ( $\geq 25\%$  humedad relativa) (González-Espinosa *et al.* 2007). Aunado a esto es probable que los vecinos conespecíficos puedan tener un efecto de denso-dependencia negativa reduciendo las probabilidades de supervivencia de los juveniles, como lo han sugerido Chase *et al.* (2010) para especies de distribución rara o escasa. Esto puede explicar que las densidades más altas de juveniles de *Persea* se hayan encontrado en los sitios de Huitepec, Tzontehuitz y Rancho Merced Bazom, que son los fragmentos con disturbio moderado (Fig. 3 y 5).

#### 4. Recomendaciones para la conservación de las especies

Bajo las condiciones de fragmentación recientes y actuales es necesario mantener áreas que aseguren la fuente de frutos o semillas y su posterior dispersión hacia otros rodales (*sensu* Moreira *et al.* 2009); además, es necesario implementar medidas como evitar la poda selectiva de renuevos para asegurar la supervivencia de las etapas iniciales del ciclo de vida una vez que se ha dado la germinación y el reclutamiento para mantener o restaurar la diversidad de los bosques que han sufrido fragmentación y degradación en su composición y estructura. Dado, que las tres especies estudiadas al parecer resisten las condiciones del disturbio local, el enriquecimiento de rodales con plantas nativas producidas en vivero sigue siendo una estrategia viable para conservar

a las especies de dispersión limitada (Chazdon 2008), ya que mantienen la composición de especies y posibilitan que estos bosques sigan brindando servicios hidrológicos y la productividad del suelo (Mejía-Domínguez *et al.* 2011).

Las áreas de vegetación secundaria o de otros tipos de bosque que rodean a los fragmentos de BMM, BQ y BPQ deben, en lo posible ser conservadas, ya que al parecer mantienen la conectividad de los fragmentos y el flujo de organismos entre ellos. No obstante, dadas las condiciones de marginación y pobreza que prevalecen en la región de Los Altos de Chiapas esta medida puede ser poco viable por sí misma. Otros sistemas de uso de la tierra más amables con el ambiente pero que tienen alguna posibilidad de brindar rentabilidad pueden contribuir al enriquecimiento de la matriz del paisaje y a mantener la conectividad entre los fragmentos (Vieira *et al.* 2009; FAO 2011). Entre estos se pueden mencionar los sistemas agroforestales con especies arbóreas nativas, el aprovechamiento de recursos forestales no maderables, el manejo de los acahuales, y otros. Sin embargo, esto debe tomarse con algunas reservas pues además de que deben probar ser una alternativa económicamente viable a largo plazo, estos sistemas también deben demostrar ser ambientalmente limpios y no contribuir con especies que se comporten como invasoras y compitan con las nativas y a la postre empobrezcan la diversidad y afecten el funcionamiento de los ecosistemas originales (Bustamante y Simonetti 2005; Norton 2009).

La producción de semillas y la capacidad de regeneración natural de las especies estudiadas son ampliamente diferentes entre los sitios. Debido a que se desconoce la variabilidad genética de las poblaciones y que hay un alto riesgo de que esta se reduzca dentro de unas pocas generaciones al permitir el reclutamiento de

pocos individuos progenitores (Sezen *et al.* 2005). Es importante que la producción de plantas en vivero se realice a partir de semillas que provengan de los sitios con poblaciones que incluyan todas las clases de tamaños y que por lo tanto, exista evidencia de reclutamiento natural proveniente de más de un individuo. Esto contribuiría al mantenimiento de la variación genética de las plantas producidas, a reserva de continuar indagando cuáles son las condiciones que determinan la estructura de las poblaciones de árboles en el resto de los sitios.

## **Conclusiones**

1. Los cambios en la estructura del paisaje no se relacionan con el disturbio al interior de los fragmentos.
2. La dispersión y el establecimiento de plántulas, infantiles y juveniles de las tres especies estudiadas se beneficia por la conectividad de los paisajes y se relaciona estrechamente con favorecer el hábitat de sus dispersores potenciales.
3. La reducción en la extensión de los bosques y el contraste abrupto de la matriz del paisaje, probablemente ejerce selección favorable sobre el potencial demográfico de *Cornus* y *Cleyera* que son tolerantes a los niveles de disturbio que se han dado en la región. Y limita la regeneración de *Persea*.
5. La densidad de las plántulas y juveniles de las especies estudiadas también responde de forma diferente a la intensidad y frecuencia del disturbio local: la regeneración de *Cleyera* se beneficia por la abertura del dosel y la extracción de madera. La regeneración de *Persea* se perjudica por las mismas actividades. La regeneración de *Cornus* no se relaciona con ninguna de las variables evaluadas en este estudio.

7. Se requiere mantener la conectividad de los bosques y su diversidad mediante el enriquecimiento de rodales con especies nativas, principalmente aquellas de dispersión limitada.

8. La recolección de semillas para la producción de plántulas en viveros *ex situ* debe realizarse en poblaciones que presenten todas las etapas del ciclo de vida, que incluya la cosecha de más de un individuo, deseablemente un conjunto de individuos de edad avanzada y preferentemente en fragmentos conservados.

## VII. Literatura citada

Adams J. 2009. Species Richness, Patterns in the diversity of life. Springer, Praxis. Berlin, Alemania.

Aurambout J.P., Endress A. y Deal B. 2005. A spatial model to estimate habitat fragmentation and its consequences on long-term persistence of animal populations. *Environmental Monitoring and Assessment* **109**:199-225.

Bacles C.F.E., Lowe A.J. y Ennos R.A. 2006. Effective seed dispersal across a fragmented landscape. *Science* **311**:628.

Barrón-Sevilla J. A. 2002. Efecto del disturbio antropogénico sobre la estructura y riqueza arbórea en bosques de pino-encino de Los Altos de Chiapas, México. Tesis de Maestría en Ciencias. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.

- Benítez-Malvido J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* **12**:380-389.
- Bohrer G., Nathan R. y Volis S. 2005. Effects of long-distance dispersal for metapopulation survival and genetic structure at ecological time and spatial scales. *Journal of Ecology* **93**:1029-1040.
- Bowman J., Cappuccino N. y Fahrig L. 2002. Patch size and population density: the effect of immigration behavior. *Conservation Ecology* **6**:9.
- Breedlove D.E. 1981. Flora de Chiapas. Introducción a la flora de Chiapas. Academia de Ciencias de California. San Francisco, E.U. A.
- Bubb O., May I., Miles L., Sayer, and J. 2004. Cloud forest agenda. UNEP-WCMC. Cambridge, Reino Unido.
- Bustamante R.O., Serey I.A. y Pickett S.T.A. 2003. Forest fragmentation, plant regeneration and invasion processes across edges in Central Chile. En: Bradshaw G.A. y Marquet P.A. (Eds.) *How landscapes change: Ecological Studies* pp. 145-160. Springer, Berlin, Alemania.
- Bustamante R.O. y Simonetti J.A. 2005. Is *Pinus radiata* invading native vegetation in Central Chile? Demographic responses in fragmented forest. *Biological Invasions* **7**:243-249.
- Bruna E.M., Fiske I.J. y Trager M.D. 2009. Habitat fragmentation and plant populations: is what we know demographically irrelevant? *Journal of Vegetation Science* **20**:569-576.

- Camargo J.L.C. y Kapos V. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* **11**:205-221.
- Camacho-cruz A., González-Espinosa M., Wolf J.H.D. y de Jong B.H.J. 2000. Germination and survival of tree species in disturbed forest of the highlands of Chiapas, Mexico. *Canadian Journal of Botany* **78**: 1309-1318.
- Canham C.D. 1989. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology* **70**:548-550.
- Cayuela L., Rey-Benayas J.M., Justel A. y Salas-Rey J. 2006a. Modeling tree diversity in a highly fragmented tropical montane landscape. *Global Ecology and Biogeography*. **15**:602-613.
- Cayuela L., Golicher D.J., Rey-Benayas J.M., González-Espinosa M. y Ramírez-Marcial N. 2006b. Fragmentation, disturbance and tree diversity conservation in tropical montane forest. *Journal of Applied Ecology* **43**:1172-1181.
- Cayuela L., Golicher J. y Rey-Benayas J.M. 2006c. The extend, distribution and fragmentation of vanishing Montane Cloud Forest in the Highlands of Chiapas, Mexico. *Biotropica*. **38**:544-554.
- Cayuela L., Rey-Benayas J.M. y Echeverría C. 2006 d. Clearance and fragmentation of tropical montane forest in the Highlands of Chiapas, Mexico. *Forest ecology and management* **226**: 208-218.
- Clark J.S. 2010. Individuals and the variation needed for high species diversity in forest trees. *Science* **327**:1129-1132.

- Challenger A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. CONABIO, U.N.A.M. y Agrupación Sierra Madre. Distrito Federal, México.
- Chase J.M. 2010. Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science* **328**:1388-1391.
- Chazdon R.L. 2008. Beyond deforestation: Restoring forest and ecosystem services on degraded lands. *Science* **320**:1458-1460.
- Chen S., Saunders S.C. Crow, F.R. Brososke, G.D., Mroz G.D., Brookshire B.L. y Franklin J.F. 1999. Microclimate in forest ecosystem and landscape: Ecology variations in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimens. *BioScience* **49**: 288-297.
- Chuvieco, S.E. 2002. Teledetección ambiental. Ariel S.A., Barcelona, España.
- Comita L.S., Muller-Landau H.C., Aguilar S., Hubbell S.P. 2010. Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community. *Science* **329**:330-332.
- CONABIO 2010. El Bosque mesófilo de montaña en México: Amenazas y oportunidades para su conservación y manejo sostenible. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Distrito Federal, México.
- Congalton R.G. y Green K. 1999. Assessing the accuracy of remote sense data: Principles and Practices. Lewis. Florida, E.U.A.

- Connell J.H. y Green P.T. 2000. Seedling dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree. *Ecology* **81**:568-584.
- Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Díaz S., Buchmann N., Gurvich D.E., Reich P.B., ter Steege H., Morgan D., van der Heijden M.G.A., Pausas J.G. y Poorter H. 2003. Handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**:335-380.
- Cortina V.C., Pizano P.A., Golicher D. y Vázquez S.M.A. 2005. Factores que influyen en el mantenimiento de áreas forestales bajo propiedad social en Los Altos de Chiapas, México. En: Nazar A., Bello E. y Morales H. (Eds.) *Sociedad y entorno en la Frontera Sur de México*. pp. 45-64 Red de Estudios Poblacionales de la Frontera Sur, Chiapas, México.
- Cunningham S.A. 2000. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in Malle woodland. *Conservation Biology* **14**: 758-768.
- Damschen E.I., Haddad N.M., Orrock J.L., Tewksbury J.J. y Levey D.J. 2006. Corridors increase plant species richness at large scales. *Science* **313**:1284-1286.
- Davies-Colley R.J., Payne G.W. y van Elswijk M. 2000. Microclimate gradient across a forest edge. *New Zealand Journal of Ecology* **24**:111-121.
- Díaz S., Lavorel S. de Bello F., Quétier F., Grigulis K. y Robson T.M. 2007. Incorporating plant functional effects in ecosystem service assessments. *PNAS* **104**:20684-20689.



- Duarte M.A.F. 2010. Manejo forestal comunitario y biodiversidad en Los Altos de Chiapas. Tesis de maestría en ciencias. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de las Casas, Chiapas.
- Duivenvoorden J.F. 1995 Tree species composition and rain forest-environmental relationships in the middle Caquetá area, Colombia, NW Amazonia. *Vegetatio* **120**:91-113.
- del Castillo R.F. y Pérez R.M.A. 2008. Changes in seed rain during secondary succession in a tropical montane cloud forest region in Oaxaca, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **24**:433-444.
- del Castillo R.F., Trujillo A.S. y Sáenz-Romero C. 2009. *Pinus chiapensis*, a keystone species: Genetics, ecology and conservation. *Forest Ecology and Management* **257**:2201-2208.
- de Jong B.H., Cairns M.A., Haggerty P.K., Ramírez-Marcial N., Ochoa-Gaona S., González-Espinosa M. y March-Mifsut I. 1999. Land-Use change and carbon flux between 1970s and 1990s in Central Highlands of Chiapas, Mexico. *Environmental Management*. **23**:373-385.
- Denslow J.S. 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia* **46**:18-21.
- Denyer K., Burns B. y Ogden J. 2006. Buffering of native forest edge microclimate by adjoining tree plantations. *Austral Ecology* **31**:478-489.

- Echeverría C., Cayuela L. Manson R.H., Coomes D.A., Lara A., Rey-Benayas J.M. y Newton A.C. 2007. Spatial and temporal patterns of forest loss and fragmentation in Mexico and Chile. En: Newton, A.C. (Ed.) *Biodiversity loss and Conservation in fragmented landscapes*. pp. 14-42. CAB International. Wallingford, Reino Unido.
- FAO 2010. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2010. Informe principal. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Roma, Italia.
- FAO 2011. Situación de los bosques en el mundo 2011. Organización de las naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma, Italia.
- Ferreira L.V. y Laurance W.F. 1997. Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in Central Amazonia. *Conservation Biology* **11**:797-801.
- Foody G.M. 2002. Status of land cover classification accuracy assessment. *Remote sensing of the environment* **80**:185-201.
- Foré S.A., Hickey J., y Vankat J.L. 1992. Genetic structure after forest fragmentation: a landscape ecology perspective on *Acer saccharum*. *Canadian Journal of Botany* **70**: 1659-1668.
- Forman R.T.T. 1999. Land mosaics. The ecology of landscapes and regions. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Galindo-Jaimes L., González-Espinosa M., Quintana-Ascencio P. y García-Barrios L. 2002. Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by *Pinus* spp. in the Highlands of Chiapas, Mexico. *Plant Ecology* **162**:259-272.

- García-Barrios L. y González-Espinosa M. 2004. Change in oak to pine dominance in secondary forest may reduce shifting agriculture yields: experimental evidence from Chiapas, Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **102**:389-401.
- García E. 1987. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México.
- González-Espinosa M., Quintana-Ascencio P.F., Ramírez-Marcial N. y Gaytán-Guzman P. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forest in the Highlands of Chiapas, Mexico. *Journal of Vegetation Science* **2**:351-360.
- González-Espinosa M., Ochoa-Gaona S., Ramírez-Marcial N. y Quintana-Ascencio F. 1995. Current land use trends and conservation of old growth forest habitats in the highlands of Chiapas, México. En: Wilson M.H. y Sader S.A. (Eds.) *Conservation of Neotropical Migratory Birds in México*, pp. 190-198, Maine Agriculture and Forest Experiment Station, Miscellaneous publication 727, Canada.
- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Méndez-Dewar G., Galindo-Jaimes L. y Golicher D. 2005. Riqueza de especies de árboles en Chiapas: variación espacial y dimensiones ambientales asociadas a nivel regional. En: González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N. y Ruiz-Montoya L. (Coords.) *Diversidad Biológica en Chiapas*. pp. 81-125. Plaza y Valdés. Distrito Federal, México.
- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N. y Galindo-Jaimes L. 2006. Secondary succession in montane pine-oak forest of Chiapas, Mexico. En: Kappelle M. Ed.

*Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forest, Ecological Studies*  
185. pp.209-221 Springer. Berlin. Alemania.

González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Camacho-Cruz A. y Rey-Benayas J.M.  
2008. Restauración de bosques en montañas tropicales de territorios indígenas de  
Chiapas, México. En: González-Espinosa M. Rey-Benayas J.M. y Ramírez-Marcial  
N. Eds. *Restauración de bosques en América Latina*. pp. 137-162 Fundación  
Internacional para la Restauración de Ecosistemas (FIRE) y Editorial Mundi-  
Prensa. Distrito Federal, México.

González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Galindo-Jaimes L., Camacho-Cruz A.,  
Golicher D. y Rey-Benayas J.M. 2009. Tendencias y proyecciones del uso del  
suelo y la diversidad florística. *Investigación Ambiental* 1:40-53.

González-Espinosa M. y Ramírez-Marcial N. Comunidades vegetales terrestres de  
Chiapas. En: CONABIO (Ed.) *La Biodiversidad de Chiapas, Estudio de Estado* pp.  
96-119. CONABIO. Distrito Federal, México. En prensa.

González-Espinosa, M., Meave, J.A., Lorea-Hernández, F.G. y Ibarra-Manríquez, G.  
*Red List of Mexican Cloud Forest Tree Species*. Fauna & Flora International,  
Cambridge, Reino Unido. En prensa.

Grubb P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the  
importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 55:107-145.

Hamilton L.S. 1995. Montane cloud forest conservation and research: a synopsis.  
*Mountain research and development* 15:259-266.

- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* **396**:41-49.
- Hanski, I. 2001. Spatially realistic theory of metapopulation ecology. *Naturwissenschaften* **88**:372-381.
- Heithecker T.D. y Halpern C.B. 2007. Edge-related gradients in microclimate in forest aggregates following structural retention harvest in Western Washington. *Forest Ecology and Management* **248**:163-173.
- Hobbs R.J. y Yates C.J. 2003. Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalizing the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany* **51**:471-488.
- Honnay, O., Jacquemyn, H., Bossuyt, B. y Hermy, M. 2005. Forest fragmentation effects on patch occupancy and population viability of herbaceous plant species. *New Phytologist*. **166**:723-736.
- Hong S.H, Barry E., de Zonia E. y Mladenoff D.J. 2000. An Aggregation Index (AI) to quantify spatial patterns of landscapes. *Landscape Ecology* **15**:591-601.
- INEGI. 1985. Carta edafológica escala 1:250 000, hoja E 15-11. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes, México.
- Jacquemyn, H., Butaye, J. y Hermy M. 2003. Influence of environmental and spatial variables on regional distribution of forest plant species in a fragmented and changing landscape. *Ecography*. **26**:768-776.

- Jaeger, H. 2000. Landscape division, splitting index and effective mesh size new measures of landscape fragmentation. *Landscape ecology*. **15**:115-130.
- Janzen D.H. 2008. Restauracion del bosque seco tropical: Área de Conservación Guanacastle (ACG), noreste de Costa Rica. En González-Espinosa M., Rey-Benayas J.M. y Ramírez-Marcial N. (eds.) *Restauración de bosques en América Latina*. pp. 181-210. Fundación Internacional para la Restauración de Ecosistemas (FIRE) y Editorial Mundi-Prensa, Distrito Federal, México.
- Kiama D. y Kiyiapi J. 2000. Shade tolerance and regeneration of some tree species of a tropical rain forest in Western Kenya. *Plant Ecology* **00**:1-9.
- Krauss J., Bommarco R., Guardiola M., Heikkinen R.K., Helm A. Kuussaari M., Lindborg R., Öckinger E., Pärtel M., Pino J., Pöyry J., Raatikainen K.M., Sang A., Stefanescu C., Teder T, Zobel M. y Steffan-Dewenter I. 2010. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology letters* **13**:597-605.
- Lake J.K. y Ostling A. 2009. Comment on “functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest”. *Science* **324**:1015c.
- Landis R.J. y Koch, G.G. 1977. The measurement of observer agreement for categorical data. *Biometrics* **33**:159-174.
- Laurance W.F, Laurance S.G., Ferreira L.V., Rankin-De Merona J.M., Gascon C. y Lovejoy T.E. 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science*. **278**:1117-1118.

- Laurance W.F., Ferreira L.V., Rankin-De Merona J.M., Laurence S.G. Hutchings R.W. y Lovejoy T.E. 1998. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conservation Biology* **12**:460-464.
- Laurance W.F., Nascimiento H.E.M., Laurance S.G., Andradde A.C., Fearnside P.M., Ribeiro J.E.L. y Capretz R.L. 2006. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology* **87**:469-482.
- Lawes M.J., Mealin P.E., Piper S.E. 2000. Patch occupancy and potential metapopulation dynamics of three forest mammals in fragmented afro-montane forest in South Africa. *Conservation Biology*. **14**:1088-1098.
- Lebrija-Trejos E., Pérez-García E.A., Meave J.A., Bongers F. y Poorter L. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* **91**:386-398.
- López-Barrera F., Manson R.H., González-Espinosa M. y Newton A.C. 2006. Effects of the type of montane forest edge on oak seedling establishment along forest-edge-exterior gradients. *Forest Ecology and Management* **225**:234-244.
- López-Barrera, F., Manson, R.H., González-Espinosa, M. y Newton, A.C. 2007. Effects of varying forest edge permeability on seed dispersal in a neotropical montane forest. *Landscape Ecology* **22**:189-203.
- Maass J.M., Balvanera P., Castillo A., Daily G.C., Mooney H.A., Ehrlich P., Quesada M., Miranda A., Jaramillo V.J., García-Oliva F., Martínez-Yrizar A., Cotler H., López-Blanco J., Pérez-Jiménez A., Búrquez A., Tinoco C., Ceballos G., Barraza L.,

- Ayala R. y Sarukhán J. 2005. Ecosystem services of tropical and Social Research on the pacific Coast of Mexico. *Ecology and Society* **10**:17.
- Malanson G.P. y Cairns D.M. 1997. Effects of dispersal, populations delays and forest fragmentation on tree migration rates. *Plant Ecology* **131**:67-79.
- Martínez-Carrasco N. 1998. Atributos poblacionales y reproductivos de *Pinus chiapensis* en Chiapas, México. *Anales del instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* **69**:119-134.
- Mazer S.J. y Wheelwright N.T. 1993. Fruit size and shape: allometry at different taxonomic levels in bird-dispersed plants. *Evolutionary Ecology* **7**: 556-575.
- McArthur, R.H. y Wilson, E.O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* **17**:373-387.
- McGarigal K., Cushman S.A., Neel M.C. y Ene E. 2002. FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for categorical maps. University of Massachusetts. E.U.A.
- Meiners S.J., Pickett S.T.A. y Handel S.N. 2002. Probability of tree seedling establishment changes across a forest-old field edge gradient. *American Journal of Botany* **89**:466-471.
- Mejía-Domínguez N.R., Meave J.A., Ruiz-Jiménez C.A. 2004. Análisis estructural de un bosque mesófilo de montaña en el extremo oriental de la Sierra Madre del Sur (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **74**:13-29.



- Melo F.P.L., Martínez-Salas E., Benitez-Malvido J. y Ceballos G. 2010. Forest fragmentation reduces recruitment of large – seeded tree species in a semi-deciduous tropical forest of southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **26**:35-43.
- Méndez-Dewar G. 2000. Contrastes espaciales de luz en claros, bordes y hábitats perturbados en Los Altos de Chiapas, México. Tesis de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de las Casas, Chiapas, 29pp.
- Menges E. 1991. Seed germination percentage in grasses with population size in a fragmented prairie species. *Conservation Biology*. **5**:158-164.
- Metzger J.K. 2000. Tree functional group richness and landscape structure in a Brazilian tropical fragmented landscape. *Ecological Applications*. **10**:1147-1161.
- Moles A.T., Ackerly D.D., Webb C.O., Tweedle J.C., Dikie J.B. y Westoby M. 2005. A brief history of seed size. *Science* **307**: 576-580.
- Mooney H., Larigauderie A., Cesario M., Elmquist T., Hoegh-Guldberg O., Lavorel S., Mace G.M., Palmer M., Scholes R. y Yahara T. 2009. Biodiversity, climate change and ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability*. **1**: 46-54.
- Moreira P.A., Fernandes G.W. y Collevatti R.G. 2009. Fragmentation and spatial genetic structure in *Tabebuia ochracea* (Bignoniaceae) a seasonally dry Neotropical tree. *Forest Ecology and Management* **258**: 2690–2695.
- Müllerried F. K.G. 1982. Geología de Chiapas. Colección libros de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.

- Murcia C. 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* **10**:58-62.
- Newton, A.C. 2007. *Forest Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido.
- Newton A.C., Gow J., Robertson A., Williams-Linera G., Ramírez-Marcial N., González-Espinosa M., Allnutt T.R. y Ennos R. 2008. Genetic variation in two rare endemic mexican trees *Magnolia sharpii* y *Magnolia schiedeana*. *Silvae Genetica* **57**:348-356.
- Newton A.C., Cayuela L., Echeverria C., Armesto J.J. Del Castillo R.F., Golicher D., Geneletti D., González-Espinosa M., Huth A., López-Barrera F., Malizia L., Manson R., Premoli A., Ramírez-Marcial N., Rey-Benayas J.M., Rüger N., Smith-Ramírez C. y Williams-Linera G. 2009. Toward integrated analysis of human impacts on forest biodiversity: lessons from Latin America. *Ecology and Society* **14**:2.
- Norton D.A. 2009. Species invasions and the limits to restoration: Learning from the New Zealand experience. *Science* **325**:569-571.
- Ochoa-Gaona S. y González-Espinosa M. 2000. Land use and deforestation in the Highlands of Chiapas, Mexico. *Applied Geography* **20**:17-42.
- Ochoa-Gaona S. 2001. Traditional land-use systems and patterns of forest fragmentation in the highlands of Chiapas, Mexico. *Environmental Management* **27**:571-586.

- Ochoa-Gaona S., González-Espinosa M., Meave J.A. y Sorani V. 2004. Effects of forest fragmentation on the woody flora of the highlands of Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* **13**:867-884.
- Oksanen J. 2010. Multivariate analysis of ecological communities in R: Vegan tutorial en línea: <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/vegantutor.pdf>
- Ostfield R.S., Manson R.H. y Canham, C.D. 1997. Effects of rodents on survival of tree seeds and seedlings invading old fields. *Ecology*.**78**:1531-1542.
- Parra-Vázquez M. 1989. El subdesarrollo agrícola en los Altos de Chiapas. Universidad Autónoma Chapingo, Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste. Distrito Federal, México.
- Parra-Vázquez M. y Moguel R. 1998. La emergencia de organizaciones no gubernamentales de cafeicultores indígenas en Chiapas. Estrategias frente a las políticas agrícolas. En: Méndez J.L. (Coord.) *Organizaciones civiles y políticas públicas en México y Centroamérica*. pp 321-367. Porrúa/ISRT/ Academia Mexicana de Investigación en Políticas Públicas. Distrito Federal, México.
- Pereira H.M., Leadley P.W., Proença V., Alkemade R., Scharlemann J.P.W., Fernandez-Manjarrés J.F., Araújo M.B., Balvanera P., Biggs R., Cheung W.W.L., Chini L., Cooper H.D., Gilman E.L., Guénette S., Hurtt G.C., Huntington H.P., Mace G.M., Oberdorff T., Revenga C., Rodrigues P., Scholes R.J., Sumaila U.R. y Ealpole M. 2010a. Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science* **330**:1496-1501.

Pereira H.M., Belnap J., Brummitt N., Collen B., Ding H., González-Espinosa M., Gregory R.D., Honrado J., Jongman R.H.G., Julliard R., McRae L., Proença V., Rodrigues P., Opige M., Rodríguez J.P., Schmeller D.S., van Swaay C. y Vieira C. 2010 b. Global biodiversity monitoring. *Frontiers in Ecology and the Environment* **8**:459-460.

Pérez-Espinosa, B.A. 2006. Crecimiento y supervivencia de árboles juveniles de cinco especies nativas en bosques perturbados en los Altos de Chiapas, México. Tesis de licenciatura, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.

Pickett T.A., Kolasa J., Armesto J.J. y Collins S.L. 1989. The ecological Concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* **54**:129-136.

Pulliam H.R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*. **3**:349-361.

Quintana-Ascencio, P.F., González-Espinosa, M. y Ramírez-Marcial, N. 1992. Acorn removal, seedling survivorship and seedling growth of *Quercus crispipilis* in successional forest of the highlands of Chiapas, Mexico. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **119**:6-18.

Quintana-Ascencio P.F. y Menges E.S. 1996. Inferring metapopulation dynamics from patch-level incidence of Florida scrub plants. *Conservation biology* **10**:1210-1219.

- Quintana-Ascencio P.F., Ramírez-Marcial N., González-Espinosa M. y Martínez-Ico M. 2004. Sapling survival and growth of coniferous and broad-leaved trees in successional highland habitats in Mexico. *Applied Vegetation Science* **7**: 81-88.
- Ramírez-Marcial N., Ochoa-Gaona S., González-Espinosa M. Quintan-Ascencio P.F. 1998. Análisis florístico y sucesional en la estación biológica Cerro Huitepec, Chiapas, México. *Acta botánica Mexicana* **44**: 59-85.
- Ramírez-Marcial N. 2001. Diversidad florística del bosque mesófilo en el Norte de Chiapas y su relación con México y Centroamérica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **69**:63-76.
- Ramírez-Marcial N., González-Espinosa M., Williams-Linera G. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forest in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management*. **154**:311-326.
- Ramírez-Marcial, N., Camacho-Cruz, A., González-Espinosa, M. y López-Barrera, F. 2006. Establishment, survival and growth of tree seedlings under successional Montane oak forest in Chiapas, Mexico. En: Kapelle, M. (Ed.) *Ecology and conservation of neotropical montane Oak forest*, pp. 177-189. Springer, Berlín.
- Ramírez-Marcial, N., Camacho-Cruz, A. y González-Espinosa, M. 2008. Clasificación de Grupos funcionales vegetales para la restauración del bosque mesófilo de montaña En: Sánchez-Velásquez, L.R, Galindo-González y Díaz-Fleiser, F. (Eds.) *Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México*, pp. 1-23. Mundiprensa. México, D.F.

- Ramírez-Marcial N, Camacho-Cruz A., Martínez M.I., Luna A.G., Golicher D. y González-Espinosa M. 2010. Árboles y arbustos de los bosques de montaña de Chiapas. El Colegio de La Frontera Sur, San Cristóbal de las Casas, Chiapas.
- Ricklefs R.E. 1987. Community Diversity: Relative Roles of local and regional processes. *Science* **235**: 167-171.
- Ricklefs R.E. 2004. A comprehensive frame work for global patterns in biodiversity. *Ecology letters* **7**:1-15.
- Romero-Nájera I. 2000. Estructura y condiciones microambientales en bosques perturbados de Los Altos de Chiapas, México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal. México.
- Rzedowski J. 1996 Análisis preliminar y de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana* **35**:25-44.
- Saunders D.A., Hobbs R.J. y Margules C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology* **5**:18-32.
- Schoener T.W. 2011. The newest synthesis: understanding the interplay of evolutionary and ecological dynamics. *Science* **331**:426-429.
- Sezen U.U., Chazdon R.L. y Holsinger K.E. 2005. Genetic consequences of tropical second-growth forest regeneration. *Science* **307**:891
- Sheil D. y Burslem D.F.R.P. 2003. Disturbing hypotheses in tropical forest. *Trends in Ecology and Evolution* **18**:18-26.

- Scherr S.J. 2000. A downward spiral? Research evidence on the relationship between poverty and natural resource degradation. *Food Policy* **25**:479-498.
- Schmida A. y Wilson M.V. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* **12**: 1-20.
- Sokal, R. R., Rohlf, F.J., 1995. Biometry, third ed. W.H. Freeman. Nueva York. E.U.A.
- Steffan-Dewenter, I. y Tscharnke, T. 1999. Effects of habitat isolation and pollinator communities and seed set. *Oecologia* **121**:432-440.
- Stiling P. 2002. Ecology. Theories and Applications. Prentice Hall. New Jersey E.U.A.
- Tilman D., May. R.M., Lehman C.L. y Nowak M.A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* **371**:65-66.
- Toledo-Aceves T., Meave J.A., González-Espinosa M. y Ramírez-Marcial N. 2010. Tropical montane cloud forest: current threats and opportunities for their conservation and sustainable management in Mexico. *Journal of Environmental Management*, doi:10.1016/j.jenvman.2010.11.007.
- Tuomisto H., Roukolainen K. y Yli-Halla M. 2003. Dispersal environment and floristic variation of western Amazonian forest. *Science* **299**:241-244.
- Turner M. G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics* **20**:171-197.
- UICN. 2001. Categorías y Criterios de la lista roja de la UICN: Versión 3.1. Comisión de supervivencia de especies de la UICN. UICN. Gland Suiza.

- Valdivia C.E. y Simonetti J.A. 2007. Decreased frugivory and seedling recruitment rates of *Aristotelia chilensis* in a fragmented forest. *Biodiversity Conservation* **16**:1593-1602.
- Vergara P.M., Smith C., Delpiano C.A., Orellana I. Gho D. y Vazquez I. 2010. Frugivory on *Persea lingue* in temperate Chilean forest: interaction between fruit availability and habitat fragmentation across multiple spatial scales. *Oecologia* **104**:981-991.
- Vieira D.L.M., Holl K.D. y Peneireiro F.M. 2009. Agro-succession a restoration as a strategy to facilitate tropical forest recovery. *Restoration Ecology* **17**:451-459.
- Villaseñor .J.L. 2010. El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico taxonómico. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México.
- Young A. y Mitchell N. 1994. Microclimate and vegetation edge effects in a fragmented Podocarp-Broadleaf forest in New Zealand. *Biological Conservation* **67**:63-72.
- Zobel M. 1992. Plant species coexistence: the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos* **65**:314-320.



Cuadro 1. Condiciones fisiográficas y estructura (promedio  $\pm$  e.e) de los nueve fragmentos visitados en la región de Los Altos de Chiapas. N=número de parcelas ALT= altitud (m  $\pm$  1 e.e.), PEND= pendiente (grados  $\pm$  e.e.), SUELO= tipo de suelo (clasificación de la FAO-UNESCO) (INEGI 1985), TEMP= temperatura media anual ( $^{\circ}$ C) y PP= precipitación media anual, COB= porcentaje de cobertura, DEN= densidad de árboles  $\geq$  10 cm dap (ind /ha), AB= área basal de los árboles ( $m^2$ / ha), TOC= densidad de tocones (TOC/ha) y ABTOC= área basal de los tocones ( $m^2$ /ha). Acrónimo de los fragmentos como en Fig. 1

N	ALT	PEND	SUELO	TEMP	PP	DEN	AB	TOC	ABTOC	COB
BA 16	2460 $\pm$ 7.7	11 $\pm$ 1.5	Ah Lc	14-18	1500-2000	1020 $\pm$ 45	38.7 $\pm$ 1.9	78 $\pm$ 10.5	8.08 $\pm$ 1.7	81.5 $\pm$ 0.8
CA 14	2116 $\pm$ 13	16 $\pm$ 3.1	Lc Hn	20-22	1200-1500	900 $\pm$ 38	39.2 $\pm$ 3.2	107 $\pm$ 8.6	15.7 $\pm$ 1.8	76.9 $\pm$ 1.4
CH 12	2080 $\pm$ 85	25 $\pm$ 3.8	Ah E	20-22	1500-2000	1020 $\pm$ 48	29.9 $\pm$ 2.8	105 $\pm$ 16	2.9 $\pm$ 0.7	84.4 $\pm$ 1.8
EP 2	2443 $\pm$ 11	15 $\pm$ 3	Hn Lc	16-18	1200-1500	1065 $\pm$ 25	26.9 $\pm$ 7.6	75 $\pm$ 15	3.2 $\pm$ 2	81.5 $\pm$ 1.5
HU 13	2466 $\pm$ 93	23 $\pm$ 5.6	Lc Ah	14-16	1500-2000	971 $\pm$ 67	46.6 $\pm$ 4.7	83 $\pm$ 14	2.7 $\pm$ 0.6	85.7 $\pm$ 78
MI 7	2472 $\pm$ 20	14 $\pm$ 1.4	Ah Lv	14-16	1500-2000	1125 $\pm$ 91	40.2 $\pm$ 5.5	114 $\pm$ 19	10.8 $\pm$ 2.5	82.5 $\pm$ 1.5
TZ 10	2720 $\pm$ 70	27 $\pm$ 2.6	Lc Ah	14-18	1500-2000	747 $\pm$ 72	38 $\pm$ 3.1	113 $\pm$ 21.8	5.2 $\pm$ 1.1	78.5 $\pm$ 1.5
Y1 12	2317 $\pm$ 53	17 $\pm$ 3.2	Lc Ah Re	14-16	1500-2000	894 $\pm$ 16	25.4 $\pm$ 2	292 $\pm$ 2.3	16.45 $\pm$ 2.3	77.4 $\pm$ 2
Y2 4	2468 $\pm$ 7.7	22 $\pm$ 1.4	Lc Ah Re	14-26	1500-2000	750 $\pm$ 83	28.3 $\pm$ 5	130 $\pm$ 38.7	3.7 $\pm$ 1.7	62.6 $\pm$ 2.9

Cuadro 2. Matriz de confusión para la evaluación del mapa temático. BMM= bosque mesófilo de montaña, BQ= bosque de *Quercus*, BPQ= bosque de *Pinus-Quercus*, BP= bosque de *Pinus*, VSEC= vegetación secundaria, AA= áreas abiertas, CAF= cafetales y AS= asentamientos humanos.

Clasificación	Referencia										Total clasificación
	No datos	BMM	BQ	BPQ	BP	VSEC	AA	CAF	AS		
No datos	60	0	0	1	0	0	0	1	0	0	61
BMM	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	11
BQ	0	1	28	7	0	0	1	0	0	0	37
BPQ	0	0	6	32	2	0	0	0	0	0	40
BP	0	0	0	4	22	0	1	0	0	0	27
VSEC	0	0	0	0	0	8	1	0	0	0	9
AA	0	0	1	1	0	5	65	1	0	0	73
CAF	0	0	0	0	0	0	0	4	1	5	5
AS	0	0	0	0	0	0	1	0	5	6	6
Total Referencia	60	12	35	45	24	13	69	6	6	270	
Precisión usuario	100	91.6	80	71.1	91.67	61.54	94.2	66.67	100		
Precisión productor	100	100	75.68	80	81.48	88.89	86.67	100	83.33		

Cuadro 3. Valor de los índices de fragmentación para nueve fragmentos en Los Altos de Chiapas. *TBO* = tipo de bosque, *EXT* = área (ha), *FRA*= fragmento, *FOR* = forma, *CON*= contraste del borde (%) *VEC*= distancia al vecino más cercano (m), *FPR*= distancia al fragmento  $\geq 5$  ha, *AGR*= porcentaje de agregación del fragmento, *DIV*= grado de división del fragmento. Acrónimos de los fragmentos como en Fig. 1

<i>SIT</i>	<i>TBO</i>	<i>EXT</i>	<i>FOR</i>	<i>CON</i>	<i>VEC</i>	<i>FPR</i>	<i>AGR</i>	<i>DIV</i>		
							2.5 km	1 km	2.5 km	1 km
BA	BMM	37.2	0.67	43.16	43.83	130	60.06	60.38	1	0.99
CA	BMM	46.16	0.48	57.34	54.55	1400	90.35	96.90	0.99	0.98
CH	BPQ	54.37	0.69	47.31	28.98	220	84.37	90.88	0.99	0.97
EP	BPQ	5.72	0.74	45.48	21.78	470	69.06	57.23	0.99	1
HU	BMM	19.43	0.71	42.43	44.54	44.54	86.27	92.84	0.99	0.99
MI	BPQ	175.79	0.73	60.00	21.04	430	79.54	86.55	0.99	0.99
TZ	BMM	146.48	0.86	42.71	26.98	26.98	85.76	86.55	0.99	0.99
Y1	BPQ	65.42	0.84	25.03	22.54	640	70.78	87.92	0.99	0.97
Y2	BPQ	7.1	0.76	28.03	24.10	330	80.12	72.95	0.98	0.99

Cuadro 4. Valores promedio ( $m$ ) de las variables de disturbio local ( $m \pm 1$  e.e.) y resultados de la prueba de Kruskal-Wallis para determinar las diferencias entre nueve fragmentos de bosque en Los Altos de Chiapas en cuanto a las características estructurales relacionadas con el disturbio local y el estatus sucesional y tamaño de las especies encontradas en el vecindario cercano. Ajuste de la probabilidad crítica de Bonferroni  $\alpha' = 0.004$ .

Disturbio local	$m \pm 1$ e.e	$\chi^2$	$P$
<b>Estructura</b>			
Densidad de árboles (ind/ha)	947 $\pm$ 23	21.55	0.006
Área basal de árboles (m <sup>2</sup> /ha)	36.3 $\pm$ 1.3	24.76	0.002
Densidad de tocones (toc/ha)	124 $\pm$ 9.7	29.60	<0.001
Área basal de tocones (m <sup>2</sup> /ha)	8.5 $\pm$ 0.8	47.38	<0.001
Cobertura (%)	70 $\pm$ 0.73	30.07	<0.001
<b>Densidad de especies por estatus sucesional (ind/ha)</b>			
Pioneras <10 dap	79 $\pm$ 8	20.74	0.008
Pioneras >10 dap	218 $\pm$ 18	15.48	0.05
Intermedias <10 dap	144 $\pm$ 11	13.31	0.101
Intermedias >10 dap	188 $\pm$ 9	21.45	0.006
Tardías < 10 dap	169 $\pm$ 16	33.58	<0.001
Tardías > 10 dap	142 $\pm$ 14	21.64	0.006

Cuadro 5. Densidad de individuos en varias categorías de tamaño (promedio  $\pm$  1 e.e.) y resultados de pruebas de Kruskal-Wallis para determinar las diferencias de *Cleyera*, *Cornus* y *Persea* entre fragmentos de bosque con distintos grados de disturbio en Los Altos de Chiapas, México.

	<i>Cleyera</i>			<i>Cornus</i>			<i>Persea</i>		
	$n \pm 1 \text{ e.e.}$	$\chi^2$	<i>P</i>	$n \pm 1 \text{ e.e.}$	$\chi^2$	<i>P</i>	$n \pm 1 \text{ e.e.}$	$\chi^2$	<i>P</i>
Plántulas	481 $\pm$ 238	17.43	0.002	391 $\pm$ 190	17.57	0.004	168 $\pm$ 69	4.22	0.378
Infantiles	89 $\pm$ 34	2.27	0.687	141 $\pm$ 64	6.47	0.263	1565 $\pm$ 490	5.03	0.284
Juveniles	472 $\pm$ 298	9.81	0.081	565 $\pm$ 183	7.50	0.277	1355 $\pm$ 335	15.34	0.009
Adultos jóvenes	22 $\pm$ 6	12.90	0.024	26 $\pm$ 7	15.20	0.019	22 $\pm$ 5	6.59	0.253
Adultos grandes	89 $\pm$ 25	11.18	0.048	56 $\pm$ 8	6.88	0.332	44 $\pm$ 7	12.75	0.026

Cuadro 6. Resultados del análisis de regresión lineal múltiple (por pasos hacia atrás, *backwards*) para la densidad por cada categoría de tamaño de las especies (variables dependientes) y los índices de fragmentación (variables independientes). Las celdas vacías corresponden a las variables que fueron excluidas en el modelo final ( $p > 0.05$ ).  $\beta$  = coeficiente ajustado,  $t$  =  $t$  de Student,  $P$  = probabilidad asociada a la prueba,  $T$ = tolerancia a la colinealidad, PLA= plántulas, INF= infantiles, JUV= juveniles, ADJ= adultos jóvenes y ADU= adultos reproductivos. EXT = área (ha), FOR = forma, CON= contraste del borde, VEC= distancia al vecino más cercano (m), FPR= distancia al fragmento  $\geq$  5 ha, AGR= porcentaje de agregación del fragmento.

	Cleyera				Cornus				Persea						
	PLA	INF	JUV	ADJ	ADU	PLA	INF	JUV	ADJ	ADU	PLA	INF	JUV	ADJ	ADU
EXT															
$\beta$						-0.32		1.44			0.53	0.49		0.45	
$t$						-6.97		8.26			4.23	4.18		3.55	
$P$						0.006		0.014			0.01	0.01		0.16	
$T$						0.85		0.25			0.84	0.97		0.91	
FOR															
$\beta$															
$t$															
$P$															
$T$															

Cuadro 6. (continuación)

	<i>Cleyera</i>				<i>Cornus</i>				<i>Persea</i>						
	PLA	INF	JUV	ADJ	ADU	PLA	INF	JUV	ADJ	ADU	PLA	INF	JUV	ADJ	ADU
CON															
$\beta$				-0.68											-2.07
$t$				-3.2											-9.24
$P$				0.024											0.012
$T$				0.59											0.156
AGR															
$\beta$						-0.43									
$t$						-8.68									
$P$						0.003									
$T$						0.75									
VEC															
$\beta$	-0.73			-1.34		-0.58									-0.78
$t$	-3.61			-4.87		-12.06									-5.74
$P$	0.015			0.005		0.001									0.002
$T$	0.85			0.35		0.788									0.8
FPR															
$\beta$	0.87					0.79									-0.78
$t$	4.27					16.536									-6.43
$P$	0.008					<0.001									0.001
$T$	0.85					0.795									0.87
$R^2$	0.75					0.987									0.881
						0.511									0.62

Cuadro 7. Resultados del análisis de regresión lineal múltiple (por pasos hacia atrás, *backwards*) para la densidad de cada categoría de tamaño de las especies (variables dependientes) y las características de disturbio en el vecindario cercano (variables independientes). Las celdas vacías corresponden a las variables que fueron excluidas en el modelo final ( $p > 0.05$ ).  $\beta$  = coeficiente ajustado,  $t = t$  de Student,  $P$  = probabilidad asociada a la prueba,  $T$  = tolerancia a la colinealidad, DEN= Densidad de árboles, AB= área basal de los árboles, TOC= densidad de tocones, ABT= área basal de los tocones, COB= cobertura, TAR= especies de sucesión tardía. Acrónimos de las variables dependientes como en la leyenda del Cuadro 6.

	<i>Cleyera</i>				<i>Cornus</i>				<i>Persea</i>						
	PLA	INF	JUV	ADJ	ADU	PLA	INF	JUV	ADJ	ADU	PLA	INF	JUV	ADJ	ADU
ADU	$\beta$		0.55	0.47				0.41	0.47		0.30	0.62	0.76	0.70	
	$t$		6.896	5.193				4.306	4.91		2.808	7.081	10.474	8.787	
	$p$		<0.001	<0.001				<0.001	<0.001		0.006	<0.001	<0.001	<0.001	
	$T$		0.933	0.944				0.971	1		1	1	1	1	
DEN	$\beta$		0.19												
	$t$		2.255												
	$p$		0.027												
	$T$		0.79												
AB	$\beta$	-0.29	-0.24	-0.27	-0.21					-0.36					0.33
	$t$	-2.872	-2.26	-2.367	-2.266					-3.504					3.259
	$p$	0.005	0.02	0.005	0.026					0.001					0.002
	$T$	0.829	0.89	0.811	0.944					0.921					0.965



Cuadro 7. (continuación)

	<i>Cleyera</i>				<i>Cornus</i>				<i>Persea</i>						
	PLA	INF	JUV	ADJ	ADU	PLA	INF	JUV	ADJ	ADU	PLA	INF	JUV	ADJ	ADU
TOC	$\beta$	0.27													
	$t$	2.54													
	$p$	0.01													
	T	0.92													
ABT	$\beta$	0.27													-0.25
	$t$	2.914													-2.462
	$p$	0.005													0.016
	T	0.911													0.965
COB	$\beta$														
	$t$			-0.20											
	$p$			0.02											
	T			0.811											
TAR	$\beta$	-0.23													
	$t$	-2.32													
	$p$	0.023													
	T	0.874													
$R^2$	0.13	0.516	0.351			0.2	0.245	0.22			0.079	0.358	0.576	0.488	0.187

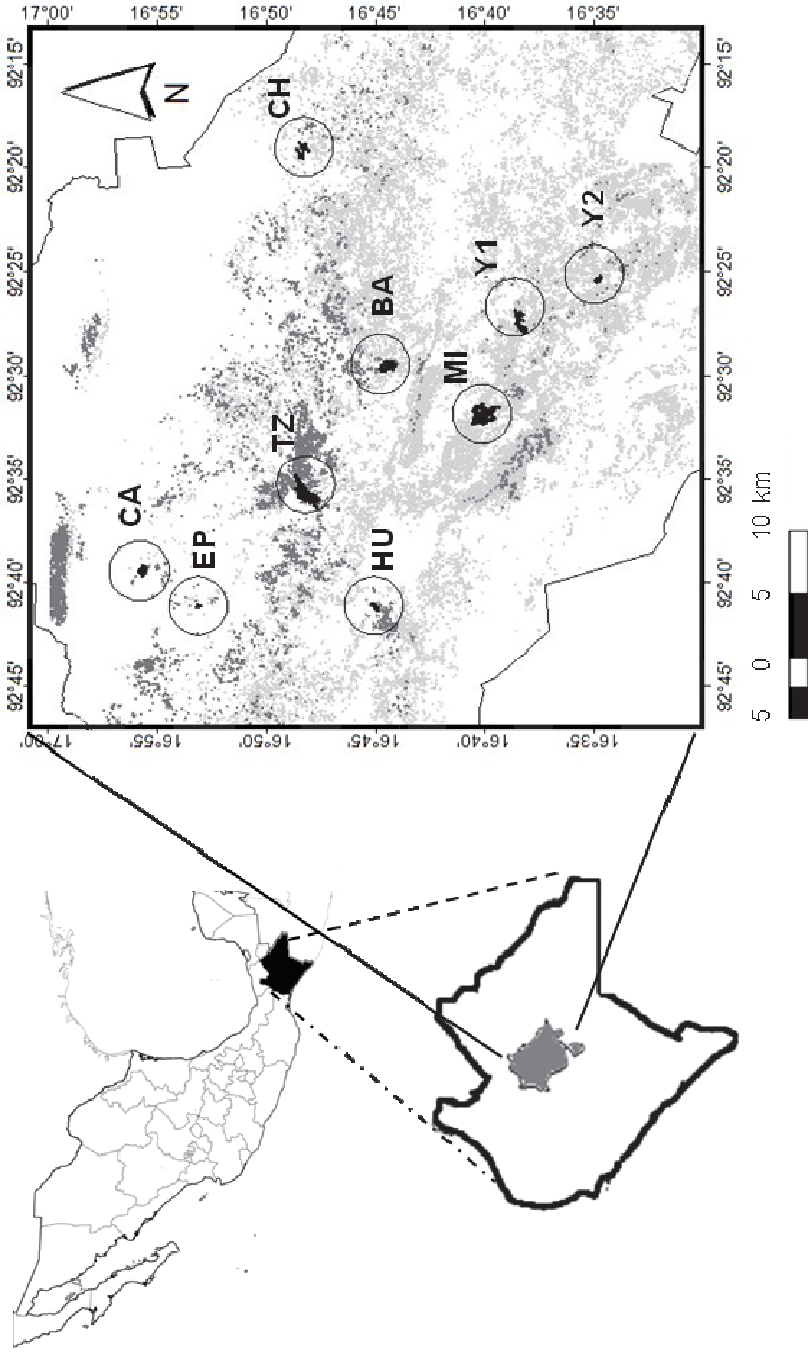
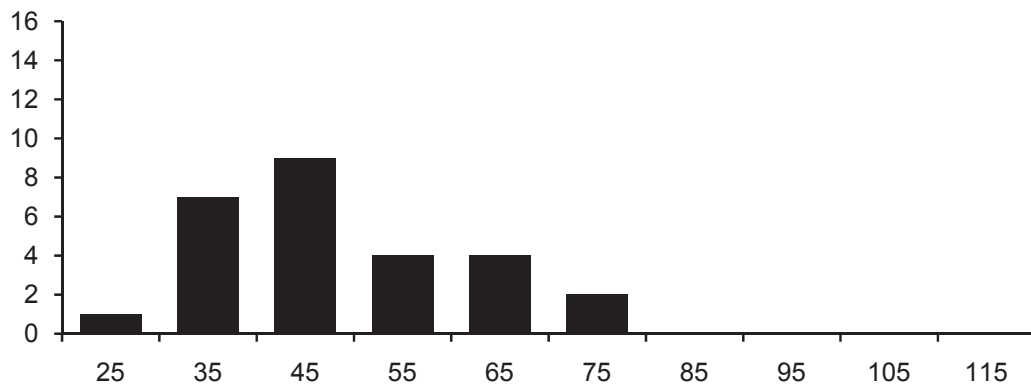
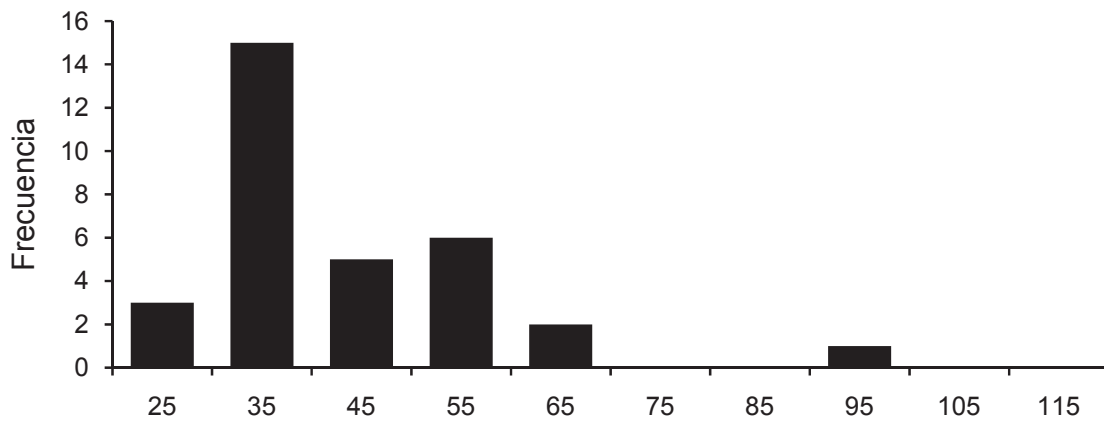


Figura 1. Localización de los nueve fragmentos forestales estudiados en Los Altos de Chiapas, México. En gris claro se muestran los bosques de *Pinus-Quercus*, en gris oscuro el bosque mesófilo de montaña (modificado de Cayuela et al. 2006 a), los círculos indican los paisajes circundantes (radio de 2.5 km) a cada fragmento y el polígono marca el límite político de los 17 municipios que conforman la región de Los Altos de Chiapas.

*Cleyera*



*Cornus*



*Persea*

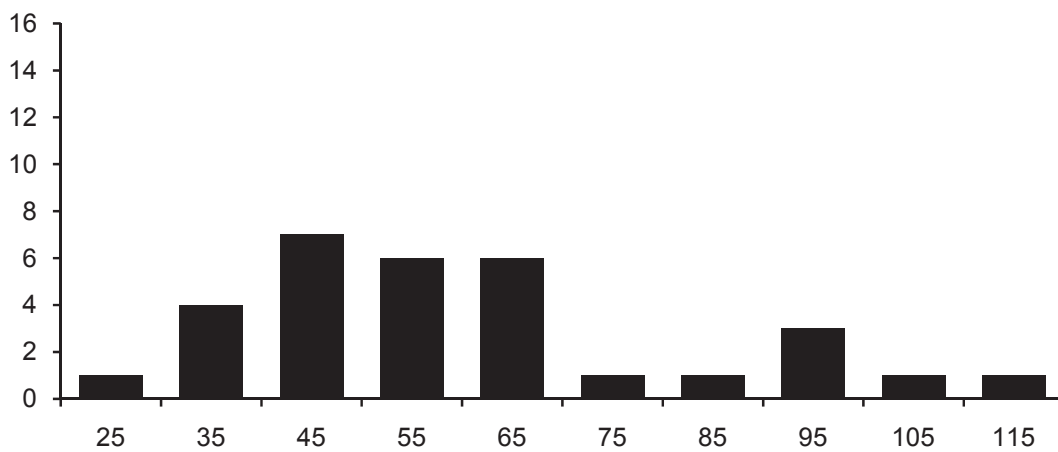


Figura 2. Histogramas de frecuencia de los dap de las tres especies arbóreas seleccionados.

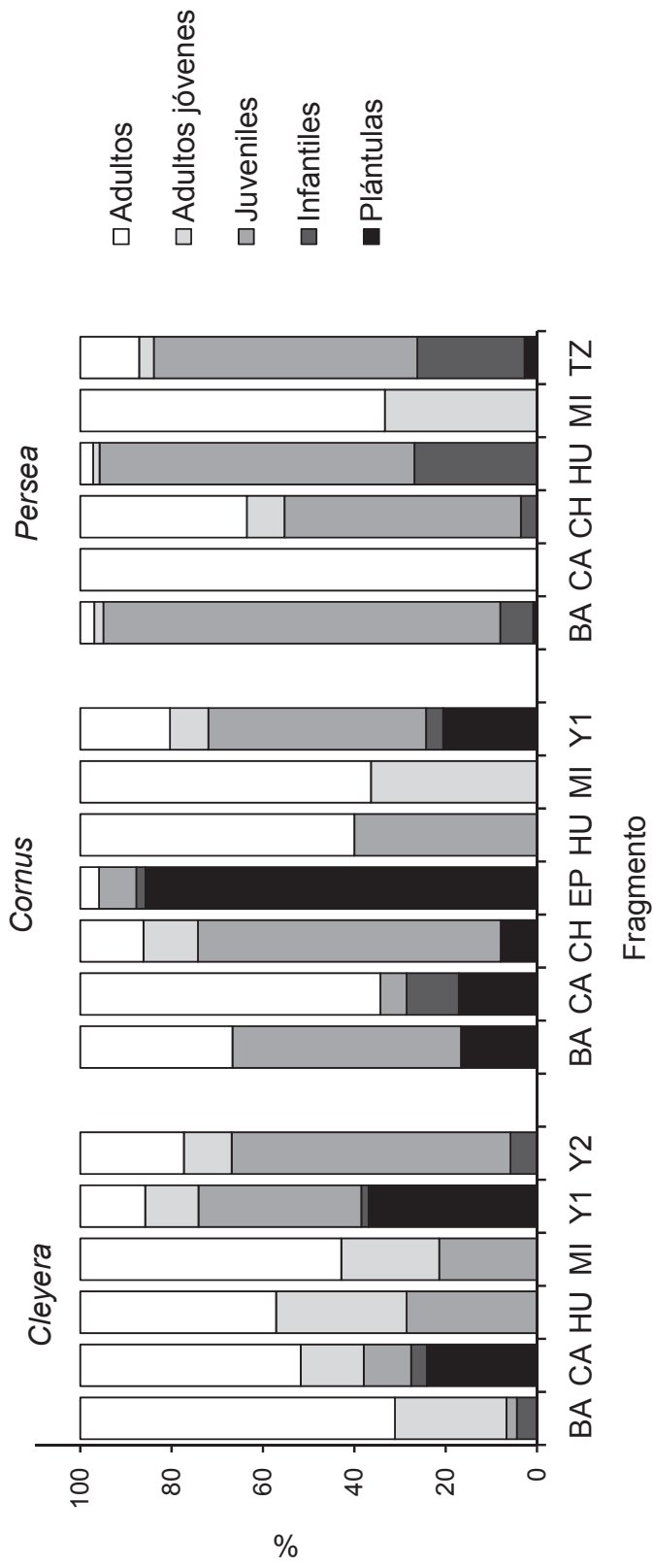


Figura 3. Porcentaje de cada categoría de tamaño de Cleyera, Cornus y Persea en los nueve fragmentos estudiados. Acrónimos de los sitios igual que en la leyenda de la Fig. 1. En Mitzitón (MI) no fue posible volver al

sitio para evaluar las plántulas e infantiles.

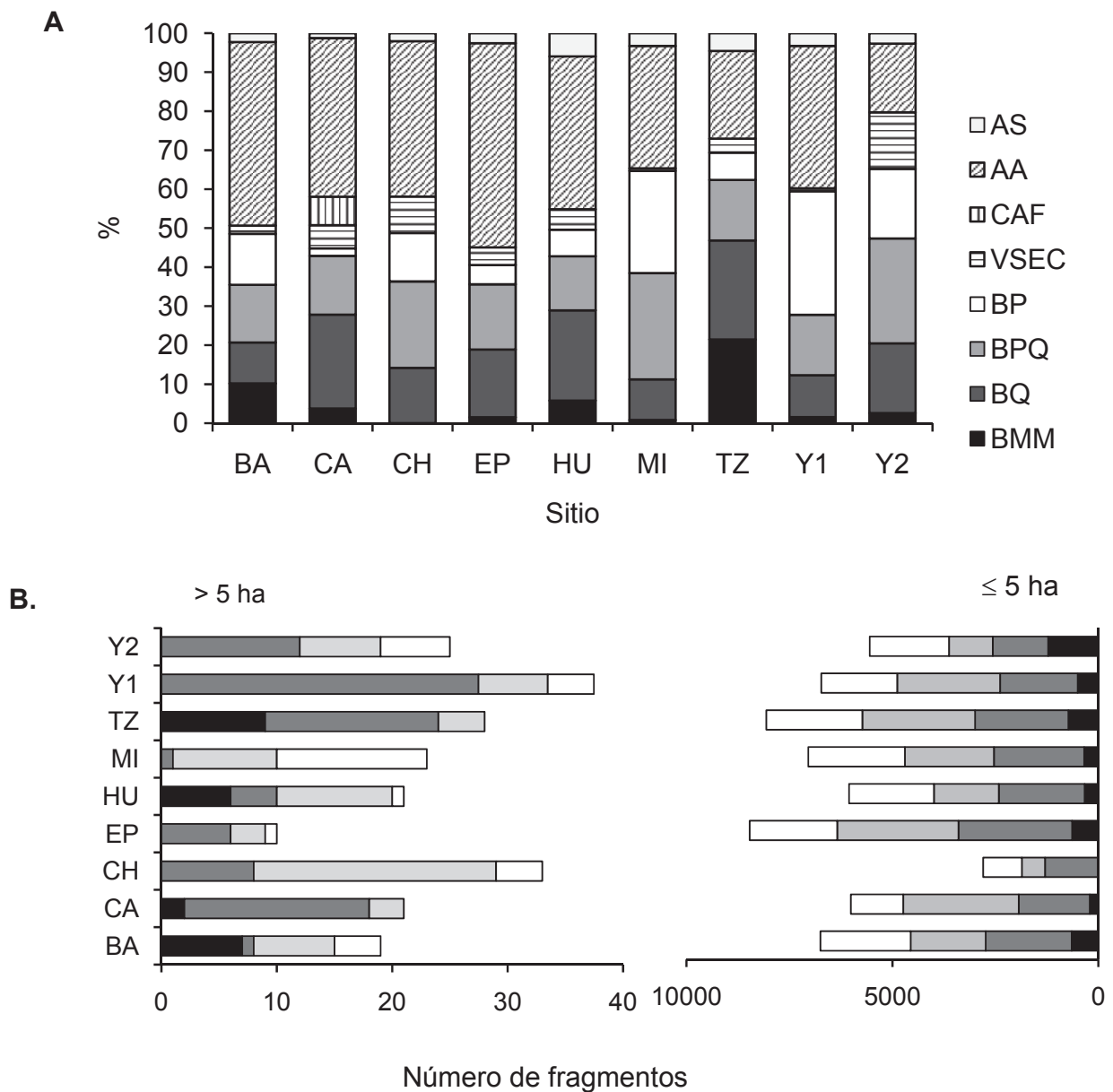


Figura 4. A. Porcentaje de cada categoría de cobertura en los diferentes sitios; B. Número de fragmentos forestales de acuerdo a su tamaño. AS= asentamientos humanos, AA= Áreas agrícolas ganaderas, CAF= cafetales, VSEC= vegetación secundaria, BP= bosque *Pinus*, BPQ= bosque de *Pinus-Quercus*, BQ= bosque de *Quercus* y BMM= bosque mesófilo de montaña. Acrónimos de los sitios igual a Fig. 1.

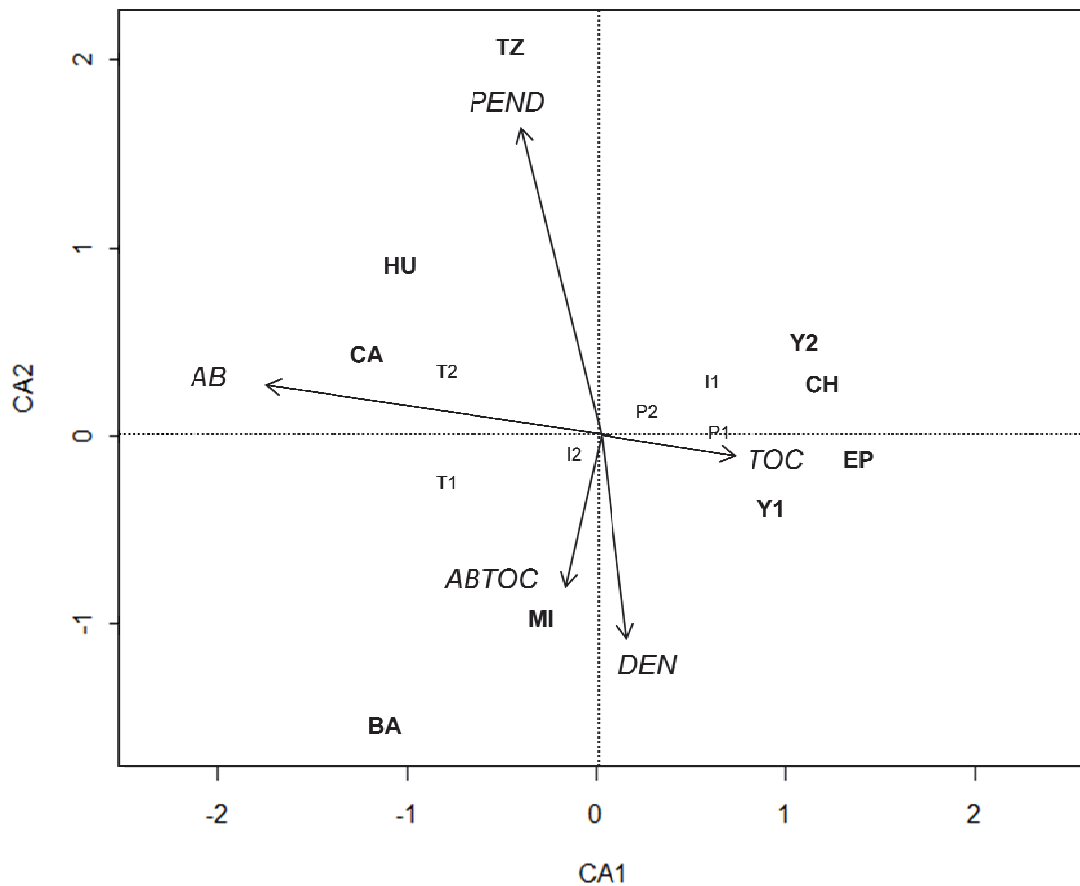
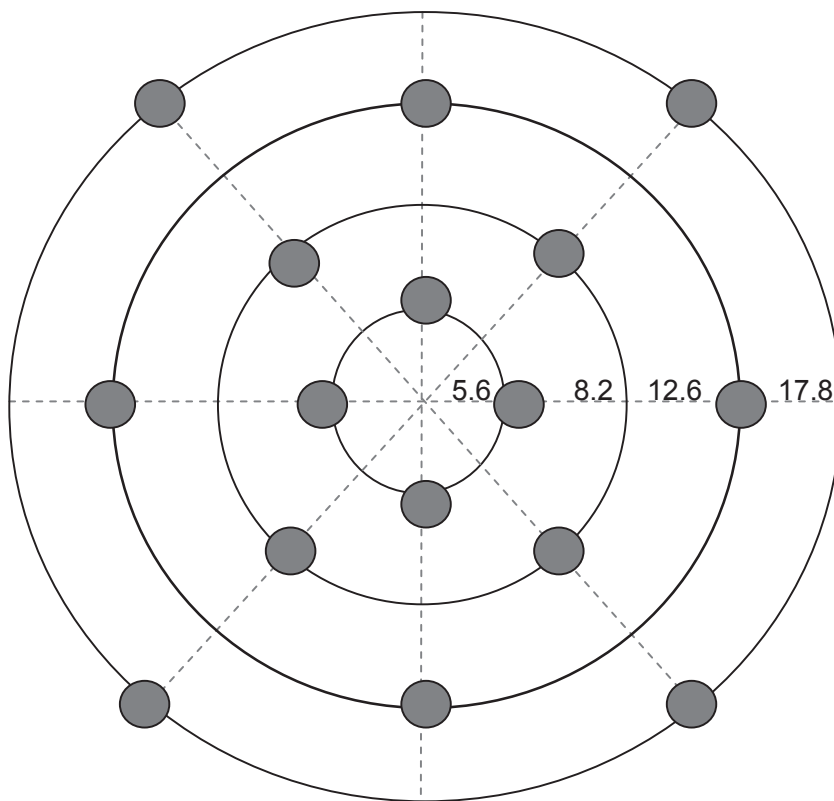


Figura 5. Análisis de correspondencia canónica (ACC) para la ordenación de fragmentos de acuerdo a su composición de especies en cuanto a su respectivo estatus sucesional. Los vectores representan un filtro con las variables asociadas al disturbio. AB= área basal de los árboles, DEN= densidad de árboles TOC= densidad de tocones, ABTOC= área basal de tocones, PEND= pendiente; P1=especies pioneras  $\leq 10$  dap, P2= especies pioneras  $>10$ , I1=especies intermedias  $\leq 10$  dap, I2= especies intermedias  $>10$ dap, T1= especies tardías  $\leq 10$  dap y T2 especies tardías  $>10$ DAP. Acrónimos de los fragmentos igual a Fig. 1.

Anexo I. Matriz de contraste entre los bordes del fragmento. BMM= bosque mesófilo de montaña, BQ= bosque de *Quercus*, BPQ= bosque de *Pinus-Quercus*, BP= Bosque de *Pinus*, VSEC= vegetación secundaria, AA= áreas abiertas, CAF= cafetal, AS= asentamientos.

	BMM	BQ	BPQ	BP	VSEC	AA	CAF	AS
BMM	0							
BQ	0.3	0						
BPQ	0.4	0.2	0					
BP	0.8	0.5	0.3	0				
VSEC	0.9	0.7	0.6	0.7	0			
AA	1	1	1	1	1	0		
CAF	1	1	1	1	1	1	0	
AS	1	1	1	1	1	1	1	0

Anexo II. Forma, tamaño y detalle de las parcelas utilizadas para evaluar el disturbio; los círculos grises indican los 16 puntos donde se estimó el porcentaje de cobertura, los círculos concéntricos se refieren a la distancia en metros entre cada punto.





Anexo III. Listado florístico y estatus sucesional de acuerdo a la clasificación de González-Espinosa et al. (2005) de las especies leñosas encontradas en los nueve fragmentos visitados en la región de los Altos de Chiapas.

Familia	Especie	Nombre común	Etapa sucesional
Aceraceae	<i>Acer negundo</i> var. <i>mexicanum</i> (DC) Kuntze	acecinte, icoj, kantela	Tardía
Actinidiaceae	<i>Saurauia latipetala</i> Hemsl.		Intermedia
	<i>Saurauia scabrida</i> Hemsl.		Intermedia
Aquifoliaceae	<i>Ilex</i> sp.		Intermedia
	<i>Ilex vomitoria</i> Aiton	nichim te'	Intermedia
Araliaceae	<i>Oreopanax arcanus</i> A.C. Sm.		Tardía
	<i>Oreopanax peltatus</i> Linden	mano de león, tronador	Intermedia
	<i>Oreopanax xalapensis</i> (Kunth) Decne. & Planch	yich'akmut	Intermedia
Asteraceae	<i>Ageratina ligustrina</i> (Dc.) R. M. King & H. Rob.		Pionera
	<i>Baccharis vaccinioides</i> Gardner	escoba, mesté	Pionera
	<i>Critoniadelphus nubigenus</i> (Benth.) R.M. King & H. Rob.	árbol de miel	Tardía
	<i>Montanoa leucantha</i> subsp. <i>arborescens</i> (DC.) V.A. Funk	kail, chakarasht	Pionera
	<i>Verbesina perymenioides</i> Sch. Bip. ex Klatt		Pionera
	<i>Vernonia canescens</i> Kunth		Pionera
Betulaceae	<i>Alnus acuminata</i> subsp. <i>arguta</i> (Schtdl.) Furlow	nok	Pionera
	<i>Ostrya virginiana</i> var. <i>guatemalensis</i> J.F. Macbr.	tzutujté	Pionera
Boraginaceae	<i>Ehretia luxiana</i> Donn. Sm.		Pionera
	<i>Tournefortia acutiflora</i> M. Martens & Galeotti		Intermedia
Brunelliaceae	<i>Brunellia mexicana</i> Standl.		Intermedia
Buddlejaceae	<i>Buddleja americana</i> Kunth	tepozán	Pionera
	<i>Buddleja cordata</i> Kunth	telepat	Pionera
	<i>Buddleja nitida</i> Benth.		Tardía
Capparidaceae	<i>Capparis</i> sp.		No determinada

Anexo III (continuación)

Familia	Especie	Nombre común	Etapa sucesional
Caprifoliaceae	<i>Sambucus mexicana</i> Presl. ex DC.		Pionera
	<i>Viburnum hartwegii</i> Benth.		Intermedia
	<i>Viburnum jucundum</i> C.V. Morton	tzop	Intermedia
Celastraceae	<i>Perrottetia ovata</i> Hemsl.	mes te'ka'	Tardía
	<i>Quetzalia contracta</i> Lundell		Tardía
Chloranthaceae	<i>Hedyosmum mexicanum</i> Cordem.		Intermedia
Clethraceae	<i>Clethra chiapensis</i> L.M. González	kajkéj'te	Tardía
	<i>Clethra oleoides</i> L.O. Williams		Tardía
	<i>Clethra suaveolens</i> Turcz.		Pionera
Clusiaceae	<i>Clusia salvinii</i> Donn. Sm.		Intermedia
Cornaceae	<i>Cornus disciflora</i> Moc. & Sessé ex. DC	sacbayan té, isbón blanco	Intermedia
	<i>Cornus excelsa</i> Kunth	isbón	Pionera
Cyatheaceae	<i>Cyathea fulva</i> Fée		Tardía
Ericaceae	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	on-té, madroño	Pionera
	<i>Cavendishia</i> sp.		Intermedia
	<i>Gaultheria odorata</i> Willd.		Intermedia
	<i>Vaccinium</i> sp.		Tardía
Euphorbiaceae	<i>Croton glabellus</i> L.		Intermedia
Fabaceae	<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton & Rose		Tardía
	<i>Erythrina chiapasana</i> Krukoff		Pionera
	<i>Inga</i> sp.		No determinada
	<i>Lonchocarpus</i> sp.		No determinada
Fagaceae	<i>Quercus benthamii</i> A. DC.	chiquinib	Intermedia
	<i>Quercus candicans</i> Née	ahuamextli, tzaquioco	Intermedia
	<i>Quercus crassifolia</i> Humb. & Bonpl.	roble, bochjé	Intermedia
	<i>Quercus crispipilis</i> Trel.	encino blanco, chquinib	Pionera

Anexo II. (continuación)

Familia	Especie	Nombre común	Etapas sucesional
Fagaceae	<i>Quercus lancifolia</i> Schtdl. & Cham		Tardía
	<i>Quercus laurina</i> Humb. & Bonpl.	chquinib, bik'tal-anal	Pionera
	<i>Quercus rugosa</i> Née	roble, tulán	Pionera
	<i>Quercus sapotifolia</i> Liebm.	zapotillo	Pionera
	<i>Quercus skutchii</i> Trel.	chiquinib	Pionera
	<i>Quercus trinitatis</i> Trel.	chiquinib	Intermedia
Flacourtiaceae	<i>Olmediella betschleriana</i> (Göpp.) Loes	k'olomash	Tardía
	<i>Xylosma chiapensis</i> Lundell		Tardía
Garryaceae	<i>Garrya laurifolia</i> Hartw. ex Benth	bi'tal ik'al, tza'los te	Intermedia
Hamamelidaceae	<i>Liquidambar styraciflua</i> L.	sots-té	Intermedia
Juglandaceae	<i>Juglans</i> aff. <i>pyriformis</i> Liebm.		Tardía
Lauraceae	<i>Cinnamomum areolatum</i> (Lundell) Kosterm		Pionera
	<i>Licaria campechiana</i> (Standl.) Kosterm		Tardía
	<i>Licaria glaberrima</i> (Lundell) C.K.Allen		Tardía
	<i>Licaria peckii</i> (I.M. Johnst) Kosterm.		Tardía
	<i>Litsea glaucescens</i> Kunth	tzis-uch, tzajaltzilzil zujch	Intermedia
	<i>Ocotea effusa</i> (Meisn.) HemsL.		Tardía
	<i>Ocotea helecterifolia</i> (Meisn.) HemsL.		Intermedia
	<i>Persea americana</i> Mill.	aguacate, on, tsits-mut	Intermedia
	<i>Persea liebmannii</i> Mez		Intermedia
Magnoliaceae	<i>Magnolia sharpii</i> Miranda	tojcho, tajchaj	Tardía
Melastomataceae	<i>Miconia glaberrima</i> Naudin	capulín	Intermedia
Moraceae	<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau		Pionera

Anexo III (continuación)

Familia	Especie	Nombre común	Etapa sucesional	
Myrsinaceae	<i>Myrsine juergenseni</i> (Mez) Ricketson & Pipoly		Tardía	
	<i>Parathesis chiapensis</i> Fernald		Tardía	
	<i>Parathesis leptopa</i> Lundell		Tardía	
	<i>Rapanea myricoides</i> (Schtdl.) Lundell		Intermedia	
	<i>Stylogyne ramiflora</i> Mez		Tardía	
	<i>Synardisia venosa</i> (Mast. ex Donn. Sm.) Lundell	pajal té	Intermedia	
	<i>Morella cerifera</i> (L.) Small	satín, cera-té	Pionera	
	<i>Eugenia capulioides</i> Lundell		Intermedia	
	<i>Nyssia sylvatica</i> Marshall	cabó de luc, chisté, petcui	Pionera	
	<i>Fuchsia paniculata</i> Lindl.	aretillo, canelillo, nichim-té	Intermedia	
Papaveraceae	<i>Bocconia arborea</i> S. Watson		Intermedia	
Pentaphylacaceae	<i>Cleyera theaeoides</i> (Sw.) Choisy	yxinché, coshosh té	Intermedia	
	<i>Pinus ayacahuite</i> Ehrenb. ex Schtdl.	ocote	Intermedia	
Pinaceae	<i>Pinus chiapensis</i> (Martinez) Andresen	pinabete, kúj toj	Pionera	
	<i>Pinus maximinoi</i> H.E. Moore	ocote, toj	Pionera	
	<i>Pinus montezumae</i> Lamb.	toj	Pionera	
	<i>Pinus oocarpa</i> var. <i>oocarpa</i> Shiede ex. Schtdl.	shtaj, ocote	Pionera	
	<i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i> (Lindl.) Shaw	sac toj, ocote	Pionera	
	<i>Pinus tecunumanii</i> F.Schwerdtf. ex Eguiluz & J.P. Perry	ocote	Pionera	
	Piperaceae	<i>Piper yucatanense</i> C. DC.		Pionera
	Rhamnaceae	<i>Rhamnus sharpii</i> M.C. Johnst. & L.A. Johnst.	palo amarillo, kan ou-té	Intermedia
	Rosaceae	<i>Crataegus pubescens</i> C. Presl.		Pionera
		<i>Holodiscus argenteus</i> (Pursh) Maxim.		Intermedia
	<i>Photinia</i> sp.		ND	

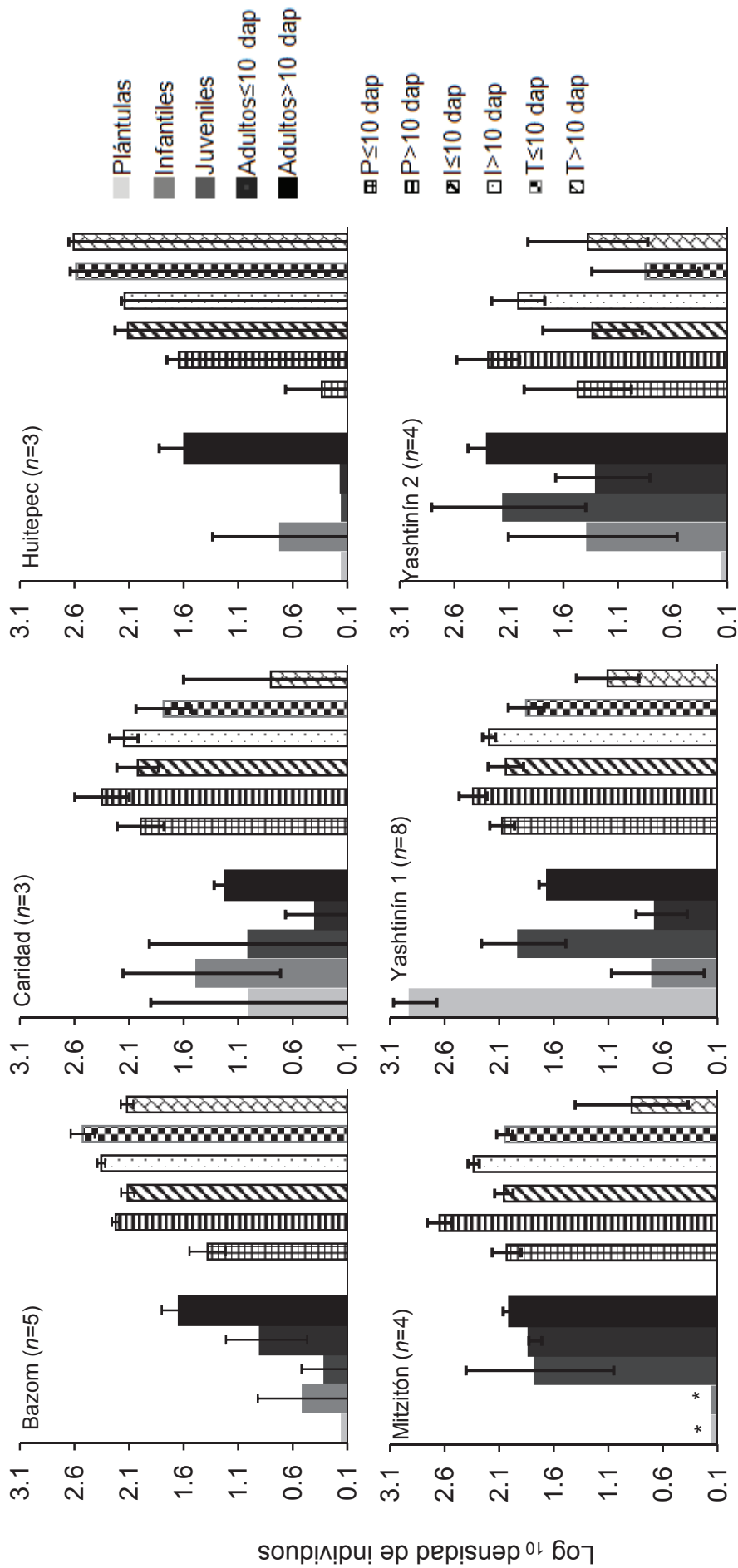
Anexo III. (continuación)

Familia	Especie	Nombre común	Etapas sucesional
Rosaceae	<i>Prunus brachybotrya</i> Zucc.	cerezo	Tardía
	<i>Prunus barbata</i> Koehne	cerezo, tecunthé	Tardía
	<i>Prunus lundelliana</i> Standl.	taquicui, escobo, puc	Tardía
	<i>Prunus rhamnoides</i> Koehne	iza, mataiza	Tardía
	<i>Prunus serotina</i> Ehrh.	capulín, cerezo	Pionera
	<i>Palicourea padifolia</i> (Wild.ex Roem. & Schult.) C.M. Taylor & Lorence		Intermedia
Rubiaceae	<i>Rondeletia stenosphon</i> Hemsl.		Intermedia
	<i>Rondeletia</i> sp.		Intermedia
Rutaceae	<i>Casimiroa edulis</i> Llave & Lex.		Pionera
	<i>Zanthoxylum foliosum</i> Donn. Sm.		Intermedia
	<i>Zanthoxylum melanostictum</i> Schltdl. & Cham.		Tardía
Sabiaceae	<i>Meliosma dentata</i> Urb.	encinillo	Intermedia
	<i>Meliosma grandiflora</i> C. V. Morton ex A. H. Gentry		Intermedia
Solanaceae	<i>Solanum nudum</i> Humb.& Bonpl. ex Dunal		Pionera
	<i>Solanum schlechtendalianum</i> Walp.		Pionera
Staphyleaceae	<i>Turpinia paniculata</i> Vent.	chijilte	Tardía
		lechillo, palo liso, árbol de la manita	Tardía
Sterculiaceae	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i> Larreat.		Tardía
Sthaphyleaceae	<i>Daphnopsis malacophylla</i> Standl. & Steyerf.		Tardía
Styracaceae	<i>Styrax magnus</i> Lundell		Tardía
Symplocaceae	<i>Symplocos</i> aff. <i>johnsonii</i> Standl.		Tardía
	<i>Symplocos limoncillo</i> Humb. & Bonpl.		Intermedia
Theaceae	<i>Symplococarpon purpusii</i> (Brandegee) Kobuski		Tardía
	<i>Ternstroemia lineata</i> DC.	coshisté	Tardía
Ulmaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume		Pionera
Urticaceae	<i>Myriocarpa cordifolia</i> Liebm.		Pionera

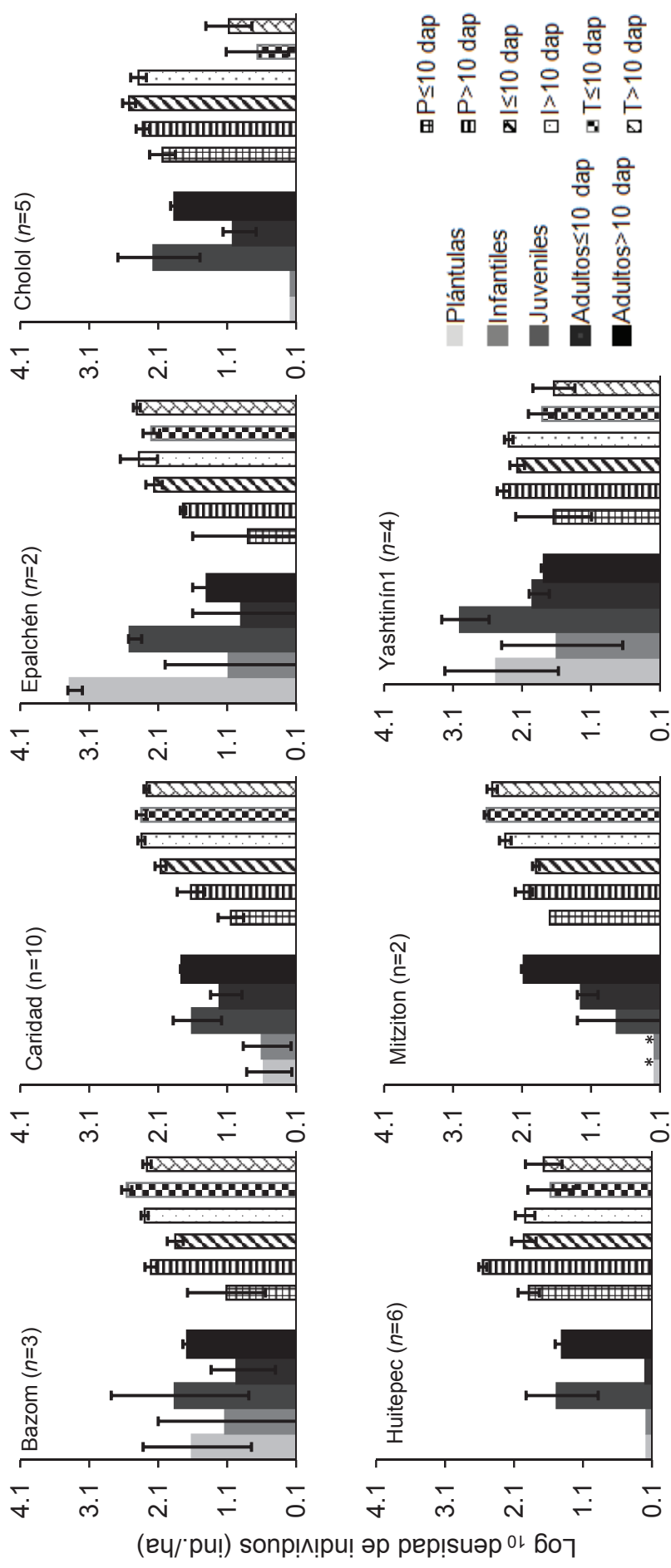
Anexo III. (continuación)

Familia	Especie	Nombre común	Etapa sucesional
Urticaceae	<i>Phenax</i> sp.		ND
Verbenaceae	<i>Citharexylum donnell-smithii</i> Greenm.		Pionera
Winteraceae	<i>Drimys granadensis</i> var. <i>mexicana</i> (Moc. & Sessé ex. DC.) A.C. Sm.	chuchichim, al-ca-puc	Tardía

Anexo IV. Densidad promedio ( $\pm 1$  e.e.) de las clases de tamaños de *Cleyera theaeoides* y árboles de otras especies de acuerdo a su etapa sucesional. P= pioneras, I= intermedias y T= tardías. \* plántulas e infantiles no fueron determinados en Mitzitón.

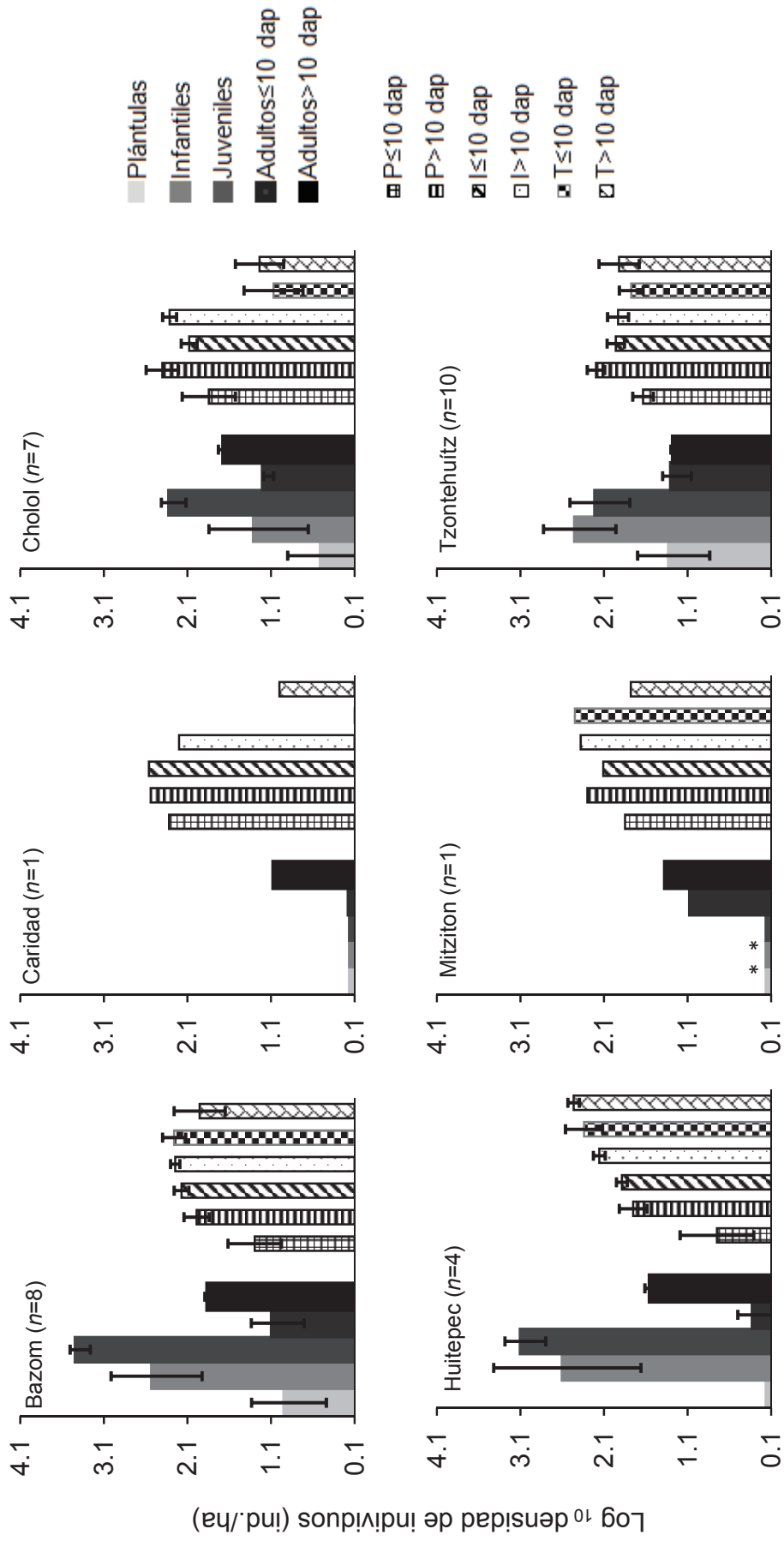


Anexo V. Densidad promedio ( $\pm 1$  e.e.) de las clases de tamaños de *Cornus disciflora* y árboles de otras especies de acuerdo a su etapa sucesional. P= especies pioneras, I= especies intermedias y T= especies tardías. \* señalan que las plántulas e infantiles no fueron determinados en Mitzitón.





Anexo VI. Densidad promedio ( $\pm 1$  e.e.) de las clases de tamaños de *Persea americana* y árboles de otras especies de acuerdo a su etapa sucesional. P= especies pioneras, I= especies intermedias y T = tardías. Los \* señalan que plántulas e infantiles no fueron determinados en Mitzitón.



Anexo VII. Número de fragmentos y área (ha) ocupada por cada categoría de uso de suelo en diferentes localidades de Los Altos de Chiapas. NUM= número de fragmentos, EXT= Área total de los fragmentos en paisajes de 2.5 km de radio.

Los acrónimos de los sitios y los tipos de bosque (TBO) igual a la Fig. 1 y Cuadro 3.

TBO	BA		CA		CH		EP		HU		MI		TZ		Y1		Y2		
	NUM	EXT	NUM	EXT	NUM	EXT	NUM	EXT	NUM	EXT	NUM	EXT	NUM	EXT	NUM	EXT	NUM	EXT	
BMM	<5ha	648	102	208	20	0	0	637	29	332	28	342	16	724	137	501	30	1216	47
	≥5ha	7	97	2	52	0	0	0	0	6	85	0	0	9	282	0	0	0	0
BQ	<5ha	2088	199	1724	221	1293	197	2757	263	2083	154	2192	192	2269	263	1884	182	1346	202
	≥5ha	1	6	16	244	8	79	6	71	4	298	1	9	15	231	27.47	418	12	128
BPQ	<5ha	1823	178	2806	264	564	145	2946	303	1578	160	2163	212	2737	270	2498	195	1065	165
	≥5ha	7	110	3	27	21	287	3	18	10	110	9	315	4	33	6	108	7	330
BP	<5ha	2188	204	1271	37	937	124	2125	88	2058	126	2344	247	2331	136	1844	201	1925	254
	≥5ha	4	57	0	0	4	119	1	7	1	7	13	260	0	4	418	6	74	
VSEC	<5ha	1231	41	1308	88	1366	143	1869	87	1443	70	494	12	1185	70	547	15	1714	168
	≥5ha	0	0	3	27	3	39	0	0	2	32	0	0	0	0	0	0	6	100
AA	<5ha	307	98	1596	204	368	57	792	108	502	83	395	122	557	98	304	51	452	143
	≥5ha	16	829	0	0	14	720	10	868	12	652	10	503	10	340	7	662	9	182
AS	<5ha	533	44	289	24	325	40	533	49	544	92	224	25	400	71	448	49	521	26
	≥5ha	0	0	0	0	0	0	0	0	1	24	1	38	2	17	2	15	1	23
CAF	<5ha	0	0	937	130	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	≥5ha	0	0	2	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0