
The Mexican Naturalist

Revista Oficial del Curso de Campo

Ecología y Conservación del Bosque Tropical Húmedo



Campamento Tamandúa (selva Lacandona)

Ejido Flor de Marqués, Chiapas

5 al 16 de abril 2015

Volumen 6

Coordinador:

Dr. Víctor Arroyo-Rodríguez (IIES – UNAM campus Morelia)

Profesores Invitados:

Dra. Inara R. Leal (Universidad Federal de Pernambuco, Recife, Brasil)

Dr. Marcelo Tabarelli (Universidad Federal de Pernambuco, Recife, Brasil)

Dr. Felipe P. L. Melo (Universidad Federal de Pernambuco, Recife, Brasil)

Dra. Eliana Cazetta (Universidad Estadual de Santa Cruz, Ilheus, Brasil)

Dr. Bráulio A. Santos (Universidad Federal de Paraíba, João Pessoa, Brasil)

Dr. Edgar E. Santo-Silva (Universidad Federal de Pernambuco, Recife, Brasil)

Dr. Romeo A. Saldaña-Vázquez (IIES – UNAM campus Morelia)

Estudiantes:

Yocoyani Meza Parral	yocoyani.meza@gmail.com
Erandi Saucedo Morquecho	easm100986@hotmail.com
Rubén Salinas Galicia	rgp5b@ciencias.unam.mx
Carmen Galán Acedo	cgalanac@gmail.com
Martín de Jesús Cervantes López	dragon_snake1988@hotmail.com
Maira Abigail Ortiz Cordero	ortizcorderom@gmail.com
David Ortiz Salgado	sydefko@gmail.com
Cynthia Flores	dcynthia.fa@gmail.com
Daniel Avila Aguilar	biodaniel.a.a@gmail.com
María Fernanda Cruz Torres	mafercruzt@gmail.com
Leonora Torres Knoop	ltorresknoop@gmail.com
Iván Reséndiz Cruz	ivanresendiz_90@hotmail.com
Aldo Dominguez	solfelino@hotmail.com
María de Lourdes Vázquez	biolilu@ciencias.unam.mx
Raúl Gómez Trejo Pérez	ragotp87@hotmail.com
Marco Tulio Oropeza Sánchez	mtos0290@gmail.com
Sergio Vidal Campos	vidal_emilia@hotmail.com
José Carlos Morante-Filho	jcmfilho9@hotmail.com
Edyla Ribeiro de Andrade	edylaa@hotmail.com
Kátia Fernanda Rito Pereira	rito_pereira@yahoo.com.br
Melina Oliveira Melito	mel.melito@usp.br

Trabajos grupales

Evaluación de la resiliencia de un sistema socioecológico productivo tropical. Melito MO, Meza Y, Saucedo E, Dominguez A & Melo FPL 1

Efecto de la proximidad del bosque en el control de plagas de cultivos por hormigas. Galán C, Flores C, Andrade E, Tulio Oropeza M, Leal IR 6

Dispersión de semillas de *Casearia sylvestris* (Salicaceae) por hormigas cortadoras *Atta* sp. en un bosque tropical húmedo mexicano. Cervantes-López MJ, Avila Aguilar D, Fernanda Rito K, Vidal Campos S & Tabarelli M 10

Efecto del tipo de hábitat sobre la herbivoría en hojas de un bosque tropical húmedo. Reséndiz-Cruz I, Torres-Knoop L, Ortíz-Cordero MA, Cruz-Torres MF, Cazetta E 14

La diversidad de plántulas en claros contribuye a mantener la diversidad de los bosques tropicales. Ortiz-Salgado DA, Morante-Filho JC, Salinas-Galicia R, Vazquez MLL, Saldaña R, Silva E 17



Evaluación de la resiliencia de un sistema socioecológico productivo tropical

Melina O. Melito^{1*}, Yocoyani Meza², Erandi Saucedo³, Aldo Dominguez³ & Felipe P. L. Melo⁴

¹Instituto de Ecología, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.

²Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz, México.

³Instituto de Ecología. UNAM, Distrito Federal, México.

⁴Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco, Brasil.

*Autor para la correspondencia: mel.melito@usp.br

Resumen: Los disturbios antrópicos han generado paisajes con diferentes grados de conservación, funcionalidad y degradación. La capacidad de un sistema biológico de regresar a su estructura y función originales después de un disturbio es denominada resiliencia. En un sistema socioecológico (i.e. asociación de sistemas naturales y sociales), la resiliencia está relacionada con la capacidad de auto organización, adaptación y/o aprendizaje de las comunidades y sus actividades productivas. En el Ejido Flor de Marqués, Marqués de Comillas, Chiapas, México, evaluamos 20 indicadores de resiliencia que miden la relación entre el uso de tierra, bienestar humano y capacidad de adaptación de comunidades rurales. El método consiste en atribuir valores ordinales de (1) baja resiliencia a (5) alta resiliencia a estas dimensiones, permitiendo generar tendencias generales de indicadores claves de resiliencia de esos sistemas. La comunidad evaluada obtuvo un promedio general de 3.75 mostrando que el sistema es medianamente resiliente y con tendencia hacia al incremento gradual de la resiliencia a largo plazo. Específicamente, el ejido posee áreas conservadas de bosque que generan servicios de provisión (i.e. agua y control de plagas) y culturales (i.e. ecoturismo). En general, tienen conocimiento tradicional acumulado y alta soberanía alimentaria (consumen mayormente lo que producen localmente) y su estructura comunal es organizada con participación igualitaria de géneros. Sin embargo, no poseen registro del conocimiento tradicional para su transmisión. La baja eficacia de su agricultura los conduce hacia una mayor dependencia de productos externos a su sistema, aumentando su vulnerabilidad a cambios futuros. Implementar prácticas agrícolas más eficientes puede promover un paisaje donde el uso de suelo está en equilibrio con la conservación de la biodiversidad.

Palabras claves: bosque tropical húmedo, comunidades humanas, paisaje funcional, perturbación, servicios ecosistémicos.

INTRODUCCIÓN

El estilo de vida de la humanidad ha transformado los ecosistemas en mosaicos de bosques con diferente nivel de conservación, cultivos agrícolas y tierras abandonadas en sucesión (Malhi et al. 2014, Melo et al. 2013). Los paisajes antrópicos resultantes de las perturbaciones humanas están asociados con la resiliencia de los sistemas naturales (i.e. capacidad de regresar a su estructura y función posterior a una perturbación; Malhi et al. 2014, Walker et al. 2004). Durante la recuperación del ecosistema se pueden dar diferentes escenarios. Uno de ellos es retornar a su estado original ó entrar en un estado alternativo menos favorable para la biodiversidad (Folke 2006, Melo et al. 2013).

Los sistemas sociales (i.e. comunidades humanas) también pueden ser resilientes a los disturbios externos (e.g. variaciones económicas y cambios en la políticas vigentes en su estructura social; Adger 2000). La asociación de los sistemas sociales con la naturaleza forman un sistema socio-ecológico, en donde la auto organización, adaptación y/o aprendizaje son procesos clave que pueden soportar perturbaciones (Folke 2006). Un tipo de sistema socio-ecológico es el socio-ecológico productivo (SEPLs: Socioecological Production Landscape), donde las comunidades humanas buscan su bienestar social, el mantenimiento de la biodiversidad y de los servicios ecosistémicos (Gu & Subramanian 2012). La resiliencia de estos sistemas se ve afectada por múltiples factores: sociales (e.g. densidad poblacional, conflicto de intereses, inequidad de género, pérdida de la identidad cultural), políticos (e.g. políticas de explotación ineficiente), económicos (e.g. pobreza) y ambientales (e.g. huracanes, inundaciones).

Los procesos de fragmentación forestal; por ejemplo, afectan los recursos naturales y la provisión de servicios ecosistémicos (i.e. los beneficios que proveen los ecosistemas al ser humano) afectando el desarrollo de las comunidades humanas (Mitchell et al. 2015). La polinización de los cultivos, el control de plagas, la conservación y recarga de agua, suelo y aire de calidad, son solo algunos ejemplos de los servicios ecosistémicos esenciales para el mantenimiento del ser humano. Sin embargo, estos beneficios directos e indirectos de los ecosistemas dependen de la estructura social (organización y participación) y de la forma del uso de suelo y de los recursos naturales para la sociedad.

La resiliencia de los ecosistemas fragmentados ha sido ampliamente estudiada. Sin embargo, hasta el momento la inclusión de los actores sociales en esta resiliencia ha sido limitada y poco entendida. Debido a esto es necesario incorporar indicadores que reflejen objetivamente la resiliencia de los sistemas socioecológicos. De la misma forma, el conocimiento de las limitantes de la resiliencia del sistema socioecológico puede ayudar a promover prácticas que aumenten su resiliencia y aseguren su sustentabilidad a largo plazo. En este contexto, el objetivo de este estudio fue determinar la capacidad de resiliencia de un sistema socio-ecológico productivo en un paisaje fragmentado del bosque húmedo. Nuestra hipótesis es que el sistema socio-ecológico productivo presenta una alta resiliencia aunque se puede identificar debilidades importantes (e.g. prácticas agrícolas poco rentables y pobreza) que deben ser combatidas para incrementar la resiliencia del sistema.

MÉTODOS

Sitio de estudio

El estudio se realizó en el Ejido Flor de Marqués (EFM) localizado (16°08' N, 90°51' O). El ejido se localiza en el Municipio Marqués de Comilla, Chiapas, México (Figura 1). El EFM tiene una altitud promedio de 169 msnm, con varios lomeríos. Su clima es cálido-húmedo y subhúmedo con lluvia en verano (junio y septiembre) con temperatura media anual de 22 a 16 °C (en verano e invierno, respectivamente) y precipitación media anual de 2143 mm (CONABIO, disponible en www.conabio.gob.mx). La vegetación característica del EFM está compuesta por un mosaico de selva alta perennifolia, selva de acahuales (parches de vegetación secundaria de 1-15 años) y potreros de ganado. Dentro de la flora y fauna se pueden encontrar especies importantes de conservación como la guacamaya roja (*Ara macao*), el tapir (*Tapirus bairdii*), el jaguar (*Panthera onca*) y el mono saraguato (*Alouatta pigra*).

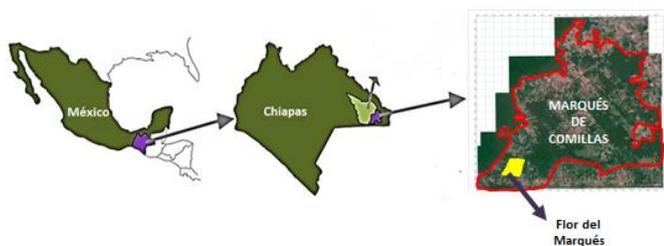


Figura 1. Ubicación geográfica del sistema socio-ecológico productivo del Ejido Flor de Marqués, municipio del Marqués de Comillas, Chiapas, México.

Aspectos socio-ecológicos e infraestructura

En los años 70's el gobierno implementó políticas públicas de redistribución poblacional, incentivando la inmigración hacia el EFM, al igual que hacia otros estados del sureste de México (Tejada 2003). Esto trajo como consecuencia el cambio de uso de suelo para producción agropecuaria y apertura de carreteras. Actualmente por lo menos 1375 ha del ejido están ocupados por selva conservada (80%), 214 ha corresponden a acahuales (12%), 125 ha (7%) a pastizales para ganado, y 13 ha (1%) a campos de cultivo (Centro Geo 2010). En el ejido habitan 160 personas, de las cuales aprox. 27 son ejidatarios.

Colecta de datos

Evaluamos la resiliencia del sistema socio-ecológico productivo del EFM (SEPLs: Socio Ecological Production Landscapes) siguiendo un conjunto de indicadores de resiliencia desarrollados por la organización no gubernamental, Biodiversidad Internacional y el instituto de estudios avanzados de la Universidad de las Naciones Unidas (Bergamini et al. 2013). Los indicadores evaluados son 20 divididos en cuatro categorías: (1) protección del ecosistema y mantenimiento de la biodiversidad, (2) diversidad agrícola, (3) conocimiento, aprendizaje e innovación y (4) equidad social e infraestructura. Estos indicadores pueden ser cuantitativos utilizando escalas de puntuación, en donde el valor '1' es para aquellos datos que reflejan un sistema que no es resiliente, '2' indica un sistema poco resiliente, '3' un sistema medianamente resiliente, '4' un sistema resiliente y '5' para un sistema muy

resiliente. Otro elemento importante evaluado fue la tendencia de las categorías a proyectar en futuros cercanos crecimiento o pérdida de la resiliencia en un futuro cercano, esta evaluación depende del criterio del evaluador sobre los datos de vulnerabilidad obtenidos. El valor para la tendencia tiene un rango de '1' al '5', el valor '5' representa un crecimiento acelerado, '4' crecimiento lento, '3' sin cambio, '2' decremento lento y '1' decremento acelerado (Bergamini et al. 2013).

La evaluación se obtuvo a partir de aplicar un cuestionario a cuatro personas de la comunidad del EFM. Tres hombres de 20 a 40 años y una mujer de aprox. 40 años. El método aplicado para realizar la encuesta fue de "libre conversación", conducida mediante una serie de preguntas previamente seleccionadas para cada apartado (Tabla 1). Las respuestas de los entrevistados fueron deducidas a partir de este libre relato. Los entrevistados seleccionados ayudaron a dibujar un mapa del ejido para evaluar la heterogeneidad del paisaje (Figura 2). Todas las respuestas de cada grupo de indicadores fueron promediados para obtener valores absolutos de la resiliencia tanto específica cuanto general del EFM (Tabla 1).

RESULTADOS

Considerando el conjunto de los cuatro indicadores registramos un promedio general de 3.75. La tendencia a un incremento lento en la resiliencia del sistema socioecológico productivo del EFM por un periodo largo de tiempo.

Protección y mantenimiento de la biodiversidad

Obtuvimos puntuación de 4.5 y tendencia a incremento lento en la resiliencia del sistema socio-ecológico productivo del EFM (Tabla 1). Se encontró heterogeneidad en el ejido, con diferentes tipos de uso de suelo destinados a actividades agropecuarias y asentamientos humanos. La mayor parte del área del ejido es destinada a la conservación del BTH y se encuentra bien conectado entre sí. Los pobladores explotan poco los recursos del bosque (madera principalmente) y mantienen la integridad de BTH y con él sus servicios ecosistémicos. El BTH tiene una alta tasa de recuperación (valor) ante eventos extremos ambientales y perturbaciones.

Agricultura y biodiversidad

Obtuvimos puntuación de 4.5 y la resiliencia tuvo una tendencia a mantenerse sin cambio en el EFM (Tabla 1). El cultivo de sus alimentos la realizan de manera tradicional y consumen gran diversidad de alimentos (maíz y frijol principalmente) producidos localmente desde variedades criollas y con poca influencia de insumos externos.

Conocimiento, aprendizaje e innovación

Se obtuvo un puntaje de 3.2 con una tendencia a mantenerse sin cambio. Los miembros de la comunidad son receptivos al cambio y a la innovación (Tabla 1). Además, mantienen intercambio de conocimiento entre comunidades. Las prácticas agrícolas tradicionales son conocidas por todos los miembros y transmitidas a los miembros más jóvenes; dicha información no se encuentra documentada. No existen tradiciones culturales ni religiosas en el sitio.

Tabla 1. Se muestran los grupos indicadores y las preguntas asociadas con su valor promedio utilizadas para realizar la entrevista a los pobladores del ejido Flor de Márquez, Chiapas, México.

Indicador	Pregunta	Media
Protección de ecosistemas y biodiversidad La salud del ecosistema mantiene la diversidad de especies y sus interacciones, esta diversidad contribuye a los servicios de provisión útiles para la sociedad.	¿Las prácticas de manejo y uso de la tierra mantienen el paisaje heterogéneo?	5
	¿Cuántos componentes del paisaje protegen la función del ecosistema y sus servicios?	5
	¿Existen conexiones entre los componentes del paisaje y la producción?	4
	¿El bosque tropical húmedo del ejido tiene la capacidad de recuperarse de cambios ambientales extremos?	4
Diversidad agricultura Conexión entre la salud del ecosistema, el consumo de productos locales y la comunidad humana.	¿Qué variedades locales se cultivan principalmente en el ejido?, ¿se conservan las prácticas tradicionales de cultivo?, ¿estas prácticas se han documentado?	4.75
	¿Los alimentos que se producen en el ejido también se consumen localmente?	5
Conocimiento, aprendizaje innovación Adopción de nuevas prácticas de manejo del uso de suelo para mantener un ambiente sustentable, la transmisión del conocimiento tradicional y su documentación	¿Están dispuestos a adoptar nuevas prácticas de manejo con el fin de fomentar la sustentabilidad en su ejido?	3.5
	¿Hay intercambio de sus productos agrícolas entre los habitantes del ejido y en otros ejidos?	3
	¿Los conceptos clave y las prácticas son conocidos por todos los miembros de la comunidad y son transmitidos a los miembros más jóvenes?	5
	¿Las tradiciones culturales (e.g. festivales, rituales) para el mantenimiento de la biodiversidad que se practican son transmitidas y continúan en las generaciones más jóvenes?	1
	¿Cuántas generaciones están incluidos en el manejo del ejido?	5
	¿Hay documentación sobre las prácticas de cultivo y prácticas que se efectúan en el ejido?	2.5
	¿La gente que habita en el ejido habla algún dialecto?	1.25
	¿Las mujeres participan en las decisiones ejidales y tienen posiciones de importancia?	4.25
Equidad social e infraestructura La Sociedad eficiente, tendrá una conexión si es incluyente y con buena infraestructura física y social	¿Cómo se organizan y cómo es la administración en el ejido para la toma de decisiones?	5
	¿El ejido tiene autonomía y libre acceso a sus recursos?	5
	¿Las mujeres tienen los mismos derechos que los hombres? ¿Son incluidas en la toma de decisiones?	5
	¿Cuentan en el Ejido con los servicios básicos de infraestructura (e.g. escuelas, telecomunicaciones, mercado)?	3.75
	¿Los servicios de salud son accesibles para los pobladores del ejido?	1.5
	¿Tienen prácticas de prevención de enfermedades (contaminación, epidemias)?	3.75

Equidad social e infraestructura

Obtuvimos puntuación de 4.1 y una tendencia a un incremento lento (Tabla 1). El ejido se encuentran bien organizado políticamente y los recursos se utilizan de manera consensada. Las mujeres son importantes y participan en la toma de decisiones. Ellas tienen acceso a la educación y los recursos del ejido. La comunidad cuenta con la mayoría de los servicios básicos, como educación, telecomunicaciones, escuelas, mercados, energía eléctrica y carreteras que permite su movilidad. Sin embargo la comunidad no cuenta con centro de salud pero tienen programas de prevención como la recolección de basura, limpieza de solares y prevención de enfermedades como el dengue y paludismo.

DISCUSIÓN

El sistema socio-ecológico productivo del EFM demostró ser un sistema resiliente a nivel de paisaje y la tendencia sugiere un incremento lento de la resiliencia en el futuro. El paisaje es heterogéneo y presenta áreas destinadas a la conservación, que incluye bosques primarios y secundarios. Además, la diversidad de prácticas agrícolas favorece la resiliencia del sistema. La producción y consumo alimentario es variada y local, esto también incrementa la resiliencia del sistema socio-ecológico productivo del EFM. Tienen transmisión del conocimiento tradicional y estructura comunal organizada con participación igualitaria de géneros, reforzando la resiliencia del sistema a lo largo del tiempo.

La resiliencia del sistema socio-ecológico productivo del EFM es bajo (puntaje de 3.75) comparado con los sistemas

socio ecológico productivos de Cuba, considerados resilientes (puntaje 4,05) y con gran valor para la conservación (Bergamini et al. 2013). Los sistemas socio-ecológicos productivos del EFM se asemejan a sistemas complejos de agrupamientos rurales en México que combinan la producción agropecuaria de autoconsumo y comercial de baja intensidad con extensas áreas de conservación (“subsistencia extensiva orientada a la conservación”; Chowdhury 2010).

El EFM experimenta un proceso de transición forestal, en las que áreas dedicadas a la agricultura y pecuarias han sido abandonadas permitiendo una regeneración forestal en estas áreas. La transición forestal representa un beneficio para el ecosistema y su regeneración, pero indica una ineficiencia del uso del suelo. Los potreros son de baja intensidad y la agricultura necesita de insumos externos, como fertilizantes y pesticidas, llevando a un alto costo de la producción agropecuaria con baja rentabilidad. La regeneración forestal ocurrió debido a incentivos financieros externos, a través del pago de servicios ecosistémicos, para la conservación de reservorios de carbono forestales. Este tipo de transiciones pueden ser fomentadas debido políticas internacionales como el programa REDD++ (Reduce Emissions from Deforestation and Degradation), que realiza pagos por servicios ecosistémicos para países en desarrollo como políticas para mitigar la deforestación (Culas 2012), como en México. En el caso del EFM, el pago de servicios ecosistémicos está siendo realizado por una institución no-gubernamental (Natura México). De esta manera, a pesar de que el EFM se puede encontrar un paisaje fragmentado, el incentivo financiero permite la conservación de una extensa área de BTH.

La prevalencia de áreas de bosque primario en relación a las áreas de bosque secundario, la densidad poblacional baja y el perfil de agricultura familiar practicada en el EFM caracterizan este SEPL como un ecosistema funcional (Melo et al. 2013). El EFM presenta un gran potencial para transformarse en un paisaje de conservación, especialmente si se incrementa la efectividad del uso de tierra (Melo et al. 2013). La pérdida de fertilidad de las tierras dedicadas a la agricultura actualmente, es indicio de un uso inadecuado y poco efectivo.

Hay mantenimiento y conservación de la diversidad agropecuaria, pero la falta de documentación sobre la diversidad de variedades y prácticas de cultivo es un factor de riesgo para la disminución de la resiliencia de esta diversidad, reduciendo el valor de conservación del paisaje. Aunque, la falta de un mercado local podría ser un factor de alto riesgo para que la diversidad agropecuaria y sus prácticas.

La falta de documentación sobre la diversidad de variedades criollas y de las prácticas tradicionales de cultivo disminuye la resiliencia de la diversidad agropecuaria al propiciar su desaparición en el futuro si la tradición oral se interrumpe. Sin embargo, las actividades agropecuarias y de manejo del ecosistema, aunadas a las oportunidades de subsistencia, como el parque ecoturístico “Tamandúa” y el pago de servicios ecosistémicos, fomentan que estas prácticas no sean abandonadas, lo que puede favorecer la resiliencia del sistema.

La eficiencia gubernamental dentro del ejido y su autonomía en la toma de decisiones es una ventaja para adaptarse a cambios provenientes del exterior, ya sean eventos climáticos extremos o cambios políticos, así como para manejar adecuadamente a sus recursos. La participación de las mujeres como ejidatarias es limitada, por una falta de inclusión

debido al rol que juegan como amas de casa. Esta es una situación común en países subdesarrollados, pero si la equidad de género es promovida puede generar resultados positivos para la resiliencia de estas comunidades. Mujeres empoderadas tienden a tender menos hijos, aportar económicamente a las residencias y tienden a manejar los recursos con visión de más largo plazo, como se ha demostrado en países africanos y asiáticos (Wan et al. 2011).

La permanencia de los incentivos financieros es esencial para la protección y conservación de estos paisajes a largo plazo, con el fin de evitar qué factores económicos incentivan la deforestación. Nuevas prácticas agrícolas deben ser fomentadas, e.g. cultivos de sombra en bosques secundarios o silvicultura, que lleven a un desarrollo sustentable del sistema y a una mayor provisión de servicios ecosistémicos. De esta forma se podría fortalecer la resiliencia del EFM, tendiendo un típico paisaje de “land-sharing”, en donde el uso del suelo está en equilibrio con la conservación de la biodiversidad (Phalan et al. 2011).

AGRADECIMIENTOS

M.O.M. agradece el financiamiento otorgado por FAPESP (grant n° 2014/05052-1). El equipo agradece a todos los revisores por sus sugerencias para mejorar este manuscrito. A nuestros compañeros del curso por su valiosa compañía. A todas las personas encargadas del campamento Tamandúa. Finalmente, agradecemos al Posgrado de Ciencias Biológicas de la UNAM y al CONACyT por su financiación para hacer este estudio.

LITERATURA CITADA

- ADGER, W. N. 2000. Social and ecological resilience: are they related? *Progress in Human Geography* 24:347–364.
- BERGAMINI, N., BLASIAK, R., EYZAGUIRRE, P., ICHIKAWA, K., MIJATOVIC, D., NAKAO, F. & SUBRAMANIAN, S. 2013. Indicators of resilience in socio-ecological production landscapes (SEPLs). Singapore, 44 pp.
- CENTRO GEO. 2010. Fascículo informativo ejidal. Ejido Flor de Marqués, México, 45 pp.
- CHOWDHURY, R. R. 2010. Differentiation and concordance in smallholder land use strategies in southern Mexico’s conservation frontier. *Proceedings of National Academy of Science* 107: 5780–5785.
- CULAS, R. J. 2012. REDD and forest transition: Tunneling through the Environmental Kuznets curve. *Ecological Economics* 79: 44–51.
- FOLKE, C. 2006. Resilience: The emergence of a perspective for social-ecological systems analyses *Global Environmental Change* 16: 253–267.
- GU, H. & SUBRAMANIAN, S. M. 2012. Socio-ecological production landscapes: relevance to the green economy agenda. United Nations University Institute of Advanced Studies Policy Report, New York, 79 pp.
- MALHI, Y., GARDNER, T. A., GOLDSMITH, G. R., SILMAN, M. R. & ZELAZOWSKI, P. 2014. Tropical Forests in the Anthropocene. *The Annual Review of Environment and Resources* 39:125–59.
- MELO, F. L., ARROYO-RODRIGUEZ, V., FAHRIG, L., MARTINEZ-RAMOS, M. & TABARELLI, M. 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 462–468.
- MITCHELL, M. G. E., SUAREZ-CASTRO, A. S. F., MARTINEZ-HARMS, M. MARON, M., MCALPINE, C., GASTON, K. J., JOHANSEN, K. & RHODES, J. R. 2015. Reframing landscape fragmentation’s effects on ecosystem services. *Trends in Ecology & Evolution* 30: 190–199.
- PHALAN, B., ONIAL, M., BALMFORD, A., & GREEN, R. E. 2011. Reconciling food production and biodiversity conservation: land sharing and land sparing compared. *Science* 333: 1289–1291.
- SMITH B. & WANDEL, J. 2006. Adaptation, adaptive capacity and vulnerability. *Global Environmental Change* 16: 282–292.
- WALKER, B. H., HOLLING, C. S., CARPENTER, S. R. & KINZIG, A. 2004. Resilience, adaptability and transformation of social-ecological systems. *Ecology and Society* 9:2.

WAN, M., COLFER, C. J. P & POWELL B. 2011. Forests, women and health: opportunities and challenges for conservation. International Forestry Review 13: 369-387.

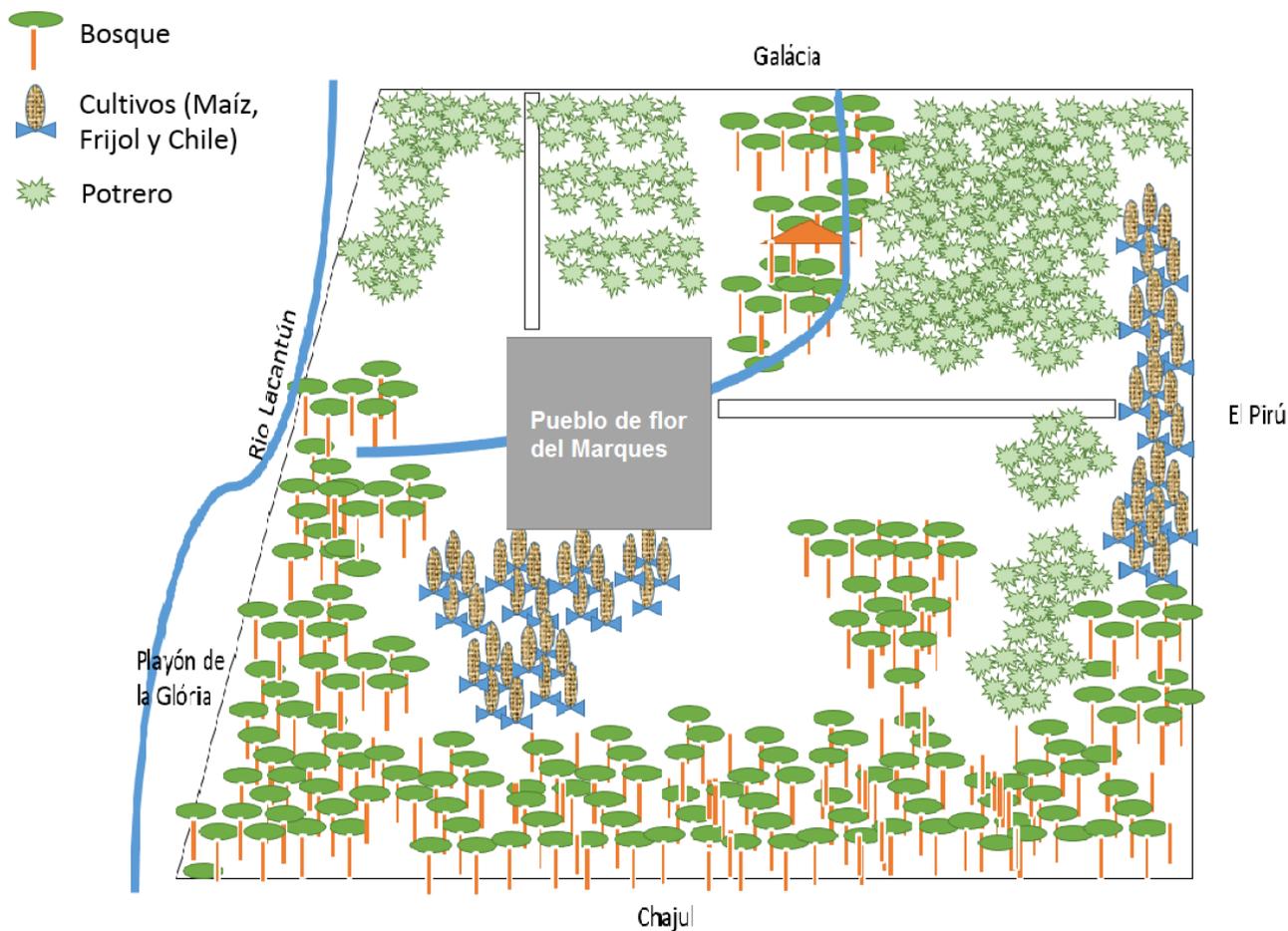


Figura 2. Ejido Flor de Marqués, Chiapas, México. Se muestra la distribución de los distintos usos de suelo y las áreas de conservación de bosque tropical.

Efecto de la proximidad del bosque en el control de plagas de cultivos por hormigas

Carmen Galán¹, Cynthia Flores^{2*}, Edyla Andrade³, Marco Tulio Oropeza⁴ & Inara R. Leal⁵

¹Posgrado de Ciencias Biológicas. Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México. Morelia, México.

²Posgrado de Ciencias Biológicas. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México.

³PPG Ecologia e Conservação da biodiversidade, Laboratório de Ecologia Aplicada à Conservação, Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, Brasil.

⁴Programa de Maestría en Ciencias. Instituto de Ecología. A. C. Xalapa, Veracruz, México.

⁵Departamento de Botânica. Universidade Federal de Pernambuco. Recife, Pernambuco, Brazil.

*Autor para la correspondencia: dcynthia.fa@gmail.com

Resumen: La manutención de los bosques tropicales húmedos (BTH) permite la preservación de especies que pueden prestar servicios ecosistémicos, como el control biológico de plagas. La proximidad del BTH a los cultivos puede funcionar como fuente de depredadores naturales de los insectos herbívoros que perjudican a las plantaciones. En este trabajo evaluamos la influencia de la proximidad de parches de bosques en la actividad de depredación de hormigas a herbívoros simulados (i.e. termitas) y en la frecuencia de hojas con daños de herbívoros en milpas del Ejido Flor de Marques, Chiapas, México. Nuestra expectativa fue que la tasa de ataque sería mayor cerca del bosque que lejos, mientras que el tiempo de ataque y la frecuencia de hojas con daños sería menor. Observamos ataques en 4 de 40 (10%) de los puntos en que ofrecimos termitas, y no hubo diferencia en las tasas de ataque en los tratamientos cerca y lejos del bosque (10% cerca versus 10% lejos). El tiempo en que ocurrieron los ataques tampoco fue diferente en los tratamientos (9.4 ± 1.62 minutos cerca vs. 6.08 ± 4.92 minutos lejos del bosque), así como en el número de hojas depredadas (38.75% cerca vs. 46.25% lejos). Nuestros resultados indican que la proximidad del bosque no influencia el ataque a herbívoros y los daños que ellos causan en la vegetación. Sugerimos que estudios futuros investiguen esta cuestión con métricas del paisaje como el porcentaje de bosque alrededor de las milpas.

Palabras claves: bosques tropicales húmedos, herbivoría, cultivos, servicios ecosistémicos, depredación.

INTRODUCCIÓN

Los servicios ecosistémicos son definidos como procesos derivados de los ecosistemas y sus organismos para el beneficio humano (Groot et al. 2002). Estos servicios pueden ser clasificados como de regulación, provisión, soporte y cultural (Groot et al. 2002). Los servicios de regulación incluyen una gran variedad de procesos ecológicos como regulación de agua, descomposición de basura, regulación de clima y control biológico (Costanza et al. 1997). El control biológico es la regulación de plagas y enfermedades en sistemas naturales o agrícolas a través de la depredación o la competencia (Costanza et al. 1997). Así, el interés en investigaciones que enfoquen la interacción entre los servicios ecosistémicos y la integridad de ecosistemas naturales y su biodiversidad ha aumentado en los últimos años.

Los bosques tropicales húmedos (BHT) son una de las principales fuentes mundiales de servicios ecosistémicos (Mullan 2014). Sin embargo, éstos han sufrido las mayores tasas de deforestación y fragmentación en el mundo (Hansen et al. 2013), principalmente por las demandas generadas por el acelerado crecimiento poblacional humano. Entre las principales amenazas, se destaca la conversión de áreas boscosas a zonas agrícolas (Aide et al. 2013). En este sentido, entre las consecuencias de la retirada del bosque, destacarían la pérdida de diversidad y la interrupción de los servicios ecosistémicos (Brandon 2014). Demostrar los servicios que proporcionan los bosques tropicales, así como la pérdida económica de su falta de uso es un modo de incentivar la preservación de los bosques tropicales húmedos (Aluja et al. 2014).

Los cultivos pueden ser afectados por una gran cantidad de plagas, como los insectos herbívoros, que pueden reducir la

productividad del cultivo por la disminución del área foliar de las plantaciones, o causar daños en las partes reproductivas. Así, la ausencia de depredadores naturales aumenta la necesidad de una mayor utilización de pesticidas (Swift & Anderson 1993). En un paisaje con cultivos integrados con bosques, éstos podrían funcionar como fuente de depredadores naturales de insectos (Armbrecht & Gallego 2007), que actuarían como control biológico. En este sentido, los bosques tropicales pueden ayudar a los agricultores a controlar las plagas, reduciendo pérdidas de cultivos así como los gastos que generan los pesticidas (Aluja et al. 2014).

Entre los agentes de control biológico de insectos herbívoros en los agroecosistemas se destacan las hormigas (Way & Khoo 1992). Algunos estudios han demostrado que las hormigas actúan como depredadores de herbívoros en agroecosistemas como plantaciones de café y cacao sombreadas por bosques (Philpott & Armbrecht 2006, Armbrecht & Gallego 2007). Sin embargo, nuestro entendimiento del papel de las hormigas como control biológico de plagas todavía es incompleto (Brandon 2014) y esto podría disminuir el valor que los bosques tropicales tienen como fuentes de servicios ecosistémicos (Brandon 2014).

De este modo, en este estudio evaluamos la influencia de la proximidad de parches de BTH en la actividad de depredación por hormigas como un importante servicio ecosistémico: el control de plagas en cultivos de maíz. Hipotetizamos que los parches de bosque actuarán como fuente de hormigas depredadoras, provocando que las áreas cerca del bosque (1) tengan una mayor tasa de depredación de herbívoros, (2) ocurren en menor tiempo y (3) que la frecuencia de hojas con daños sea menor que lejos del bosque.

MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio se realizó en el ejido Flor de Marqués, en Chiapas, México ($16^{\circ} 08' 16'' \text{N}$, $90^{\circ} 51' 39'' \text{O}$). La temperatura media anual es de 25°C , y la precipitación anual oscila entre los 2500 y 3500mm (Centro Nacional de Investigaciones Agraria 1982). En el pasado, el bioma dominante en esta región era el BTH y actualmente el paisaje está compuesto por parches de bosque secundario inmersos en matrices de pastizales y cultivos de maíz, frijoles, chile, calabaza, plátano y aceite de palma.

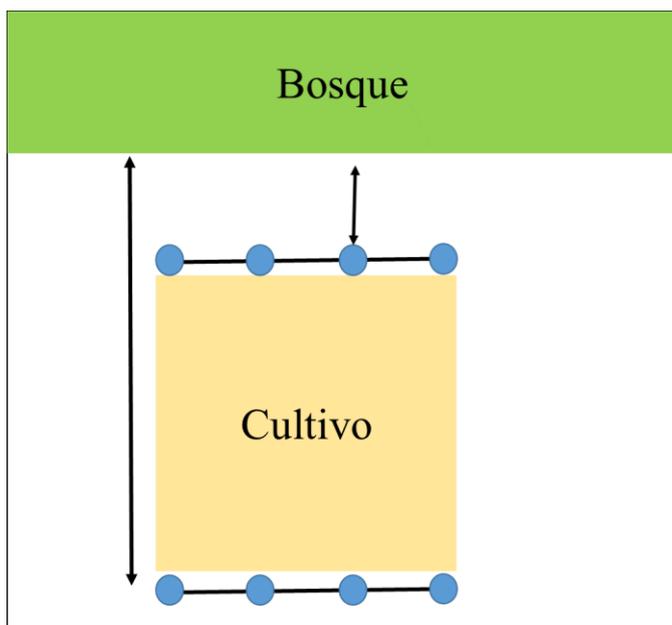


Figura 1. Ubicación de los transectos de cada categoría de distancia con respecto al bosque en la periferia del cultivo de maíz. Los círculos azules representan los puntos donde se realizaron las observaciones de ataque de hormigas a herbívoros.

Diseño experimental

Se muestrearon cinco áreas de cultivos de maíz haciendo omisión a si ya se había efectuado cosecha o no. El muestreo fue realizado en un único día, entre las 09:00 y 18:00 horas, estableciendo un transecto en la parte del cultivo más cerca del bosque (tratamiento cerca) y uno en la parte más alejada (tratamiento lejos). Se utilizó la categoría cerca y lejos ya que los cultivos estaban localizados a diferentes proximidades del bosque, por lo que se midió la distancia del bosque hasta los transectos cerca y lejos. En cada transecto se seleccionaron cuatro puntos separados por 10 metros para observar los ataques de las hormigas a herbívoros simulados (Figura 1), con un total de 40 puntos, 20 próximos al bosque y 20 lejanos al bosque. Como herbívoros simulados utilizamos termitas, un método ampliamente utilizado en la literatura científica (e.g. Leal et al. 2006). En cada punto de muestreo se seleccionaron tres plantas herbáceas, sin tener en cuenta la especie, ubicadas de manera que el observador pudiera tener a la vista todas las termitas durante cada experimento. Se colocaron 2 termitas en hojas diferentes de las plantas (6 termitas por punto). Se utilizó una gota de pegamento blanco para impedir el desplazamiento a cualquier otro punto de la planta, pero permitiendo el movimiento para atraer a la hormiga predatora (Leal et al. 2006). Una vez colocada la sexta termita, cada punto fue observado durante 15 minutos. En el momento del primer

ataque de una hormiga paramos el experimento y registramos el lapso de tiempo ocurrido desde el inicio de la observación y la especie de hormiga que hizo el ataque. Un individuo de la especie que atacó la termita fue colectado y preservado en alcohol (70%) para identificarlos posteriormente.

Para identificar la frecuencia de hojas con daños de herbívoros en los transectos cerca y lejos del bosque se colectaron cuatro hojas en cada punto de muestreo del ataque de herbívoros simulados (con un total de 160). Para ello, utilizamos el método de punto cuadrante. En cada cuadrante, se colectó una hoja del tercer internodo del lado derecho de la planta más cercana a donde se colocaron a las termitas, sin tener en cuenta la especie. Las hojas colectadas fueron asignadas en las categorías “con daño” (con presencia de herbivoría) o “sin daño” (sin presencia de herbivoría).

Análisis de datos

Para evaluar el efecto de la proximidad del bosque en los servicios de control de plagas se hizo un análisis de covariancia con los tratamientos cerca y lejos como variable explicativa y la distancia del bosque como covariable. Las variables de respuesta fueron las tasas de ataque, el tiempo de ataque y el porcentaje de hojas con daño.

RESULTADOS

En total, observamos ataques en 4 de los 40 puntos en que ofrecimos termitas (10%). Para cada categoría de distancia (cerca vs. lejos), el 10% de los puntos de muestreo tuvieron ataques por hormigas a termitas (o sea 2 ataques en 20 puntos). Así, 50% de los ataques ocurrió en el transecto cerca del bosque y el 50% ocurrió en el transecto lejos.

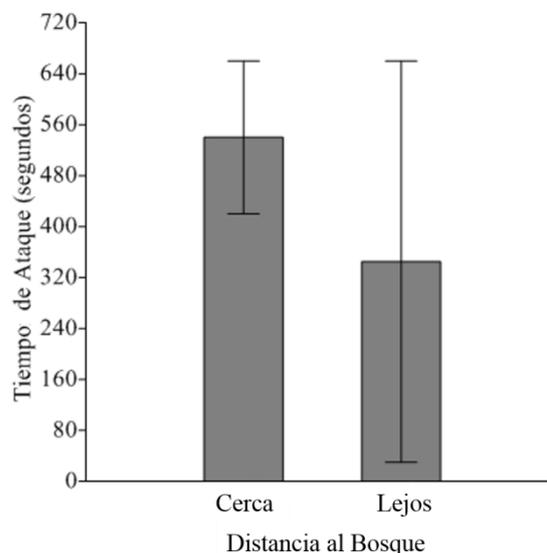


Figura 2. Tiempo de ataque de las hormigas a los herbívoros simulados en dos tratamientos, transecto cerca del bosque y transecto en extremo del cultivos de maíz (promedio y desviación estándar).

Cada ataque fue realizado por una especie de hormiga diferente y las siguientes especies fueron observadas *Pheidole* sp. (Myrmicinae), *Pachycondyla* sp. (Ponerinae), *Crematogaster* sp. (Myrmicinae) e *Pseudomyrmex* sp. (Pseudomyrmicinae). El tiempo promedio (\pm DE) de ataque tampoco fue diferente en los transectos cerca y lejos del bosque (9.4 ± 1.62 minutos cerca vs. 6.08 ± 4.92 minutos lejos del bosque; Figura 2).

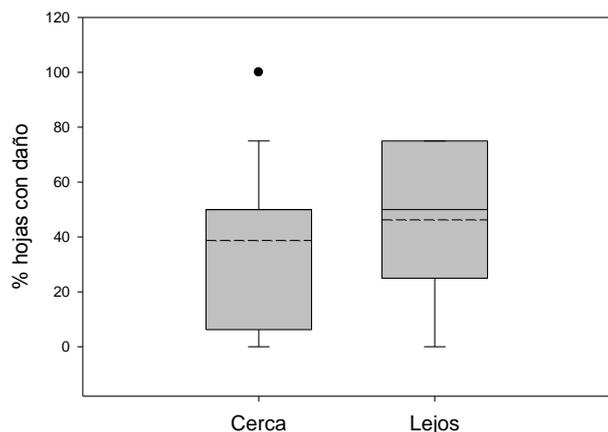


Figura 3. Proporciones de hojas con daño por herbivoría en cultivos de maíz cerca y lejos del bosque en ejido Flor de Marqués, Chiapas, México. El diagrama de cajas muestra la media (línea recta), la mediana (línea puntuada) y las distribuciones de los cuartiles (rango de las cajas). El punto representa un outlier. Los extremos de las líneas verticales representan los valores mínimo y máximo del rango de los datos.

En cuanto a los datos de herbivoría, de las 160 hojas colectadas, 68 presentaron algún tipo de daño foliar. En los transectos cerca del bosque observamos el 38.75% de hojas con daños y el 46.25% lejos, pero estas diferencias no fueron significativas ($t = -0.74$, $gl = 19$, $P = 0.47$; Figura 3). El número de hojas con daño tampoco fue influenciado por la distancia de los cultivos al parche de bosque más cercano ($R^2 = 0.031$; $P = 0.25$; Figura 4).

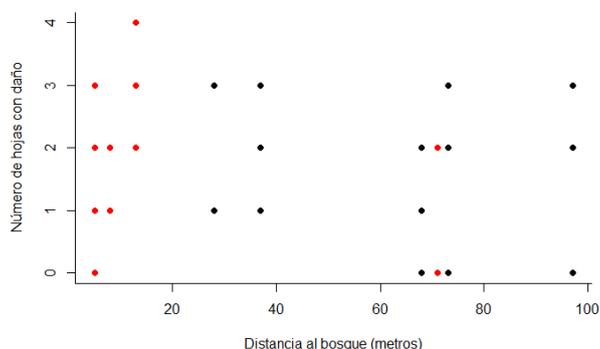


Figura 4. Número de hojas con presencia de actividad herbívora con diferentes distancias al bosque (metros; puntos rojos lejos, puntos negros cerca) en cultivos de maíz.

DISCUSIÓN

En este estudio investigamos si la proximidad del bosque influencia el servicio de control de plagas por hormigas. La tasa de ataque a herbívoros en áreas de milpas cerca del bosque fue similar a la que observamos lejos del bosque. El tiempo de ataque y la frecuencia de hojas con daños tampoco difirieron entre tratamientos. Así, no encontramos evidencias de que la proximidad de los cultivos de maíz a los bosques tropicales promueva una mayor frecuencia de ataques de hormigas a insectos herbívoros.

Los resultados obtenidos en este estudio contrastan con otros trabajos donde se muestra una actuación efectiva de las hormigas como agentes de control biológico en agroecosistemas cercanos a bosques tropicales (Perfecto & Castiñeiras 1998, Van Mele & Cuc 2003, Way & Khoo 1992).

Por ejemplo, Armbrrecht & Gallego (2007) encontraron que los cultivos de café presentan menores tasas de depredación cuando se encuentran sombreadas por árboles nativos. El mismo patrón ocurre con cultivos de cacao sombreados, donde las hormigas atacan herbívoros en tasas más altas que en cultivos sin bosque (Armbrrecht & Gallego 2007).

Algunas especies de hormigas con hábitos depredadores se pueden dispersar por distancias muy grandes, de centenas de metros o de algunos kilómetros (Inara R. Leal, com. pers.). En nuestro estudio se utilizaron cultivos de maíz pequeños (con cerca de 100 m²) con una distancia máxima de 100 m del parche de bosque. Por eso, es posible que las hormigas provenientes del bosque puedan llegar a ambos transectos, cerca y lejos del bosque, promoviendo un control similar en estos dos tratamientos. También es importante mencionar que en este estudio no se tuvieron en cuenta aspectos como el tamaño del fragmento del bosque cercano a los cultivos o la cantidad de cobertura forestal a escala de paisaje. Esto es importante puesto que se ha visto que la pérdida de hábitat altera las interacciones entre las especies de animales (Taylor & Merriam 1995), el radio de depredación (Bergin et al. 2000), y aspectos comportamentales que modifican el forrajeo (Mahan & Yahner 1999). De este modo, sería necesario realizar una aproximación a escala de paisaje para conocer aspectos como la distribución espacial y la frecuencia de fragmentos de vegetación nativa y secundaria así como el porcentaje de cobertura forestal de la zona. Es importante considerar estos aspectos puesto que pueden influenciar en el comportamiento de las hormigas en cultivos cercanos a los bosques.

Además, debe considerarse que la actuación de pesticidas por parte de los agricultores de la zona puede influenciar en los resultados obtenidos puesto que estos químicos también pueden afectar a diferentes especies de hormigas. Colonias establecidas en la milpa también pueden estar negativamente afectadas por los pesticidas, reduciendo el número de obreras o muriendo toda la colonia.

En conclusión, los resultados muestran que no hay una mayor depredación por parte de las hormigas en las zonas de los cultivos de maíz más cercanos a los bosques. Estos resultados indican una falta de evidencia del servicio de control biológico de las hormigas. Sugerimos que en estudios futuros sobre el papel de las hormigas como controladoras de plagas se evalúen aspectos como la configuración del paisaje (e.g. milpas en áreas con distinto grado de pérdida de hábitat y fragmentación) para ayudar a la comprensión de este servicio ecosistémico. Por último, hacen falta estudios con mayores extensiones de cultivos así como controlar el uso de pesticidas de las áreas de estudio.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al campamento Tamandua por el apoyo que otorgaron durante nuestra estancia, al posgrado en ciencias biológicas (UNAM) por su apoyo financiero y a todos los asesores del curso de campo de ecología de paisajes fragmentados que contribuyeron en todas las discusiones científicas.

LITERATURA CITADA

AIDE, T.M., CLARK, M.L., GRAU, H.R., et al. 2013. Deforestation & reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica* 45:262-271.

- ARMBRECHT, I. & GALLEGO, M.C. 2007. Testing ant predation on the coffee Berry borer in shaded and sun coffee plantations in Colombia. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 124:261-267.
- BERGIN, T.M., BEST, L.B., FREEMARK, K.E. & KOEHLER, K.J. 2000. Effects of landscape structure on nest predation in roadsides of a Midwestern agroecosystem: a multiscale analysis. *Landscape Ecology* 15:131-43.
- BRANDON, K. 2014. Ecosystem Services from tropical forests: review of current science. CGD Working paper 380. Washington DC: Center of global development.
- CENTRO NACIONAL DE INVESTIGACIONES AGRARIAS. 1982. Determinación de estrategias de desarrollo incorporando criterios ecológicos en el noreste de Chiapas. Memoria de la investigación. México. Tomo 1-5.
- COSTANZA, R., D'ARGE, R., DE GROOT, R., FARBER, S., GRASSO, M., HANNON, B., LIMBURG, K., NAEEM, S., O'NEILL, R.V., PARUELO, J., RASKIN, R.G. & SUTTON, P. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253-260.
- GROOT, R.S., WILSON, M.A. & BOUMANS, R.M.J. 2002. A typology for the classification, description and valuation of ecosystem function, good and services. *Ecological Economics* 41:393-408.
- FISCHER, E. & LEAL, I. R. 2006. Effect of néctar secretion rate on pollination success of *Passiflora coccinea* (Passifloraceae) in the central amazon. *Brazilian Journal of Biology* 66: 747-754.
- HANSEN, M.C., POTAPOV, P.V., MOORE, R., et al. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science* 342:850-853.
- HILTY, J.L., LIDICKER JR, W.Z., & MERENLENDER, A.M. 2006. Potential pitfalls of linking landscapes. Pp. 167-194 en Hilty, J.L., Lidicker Jr, W. Z. & Merenlender, A. M (eds.). *Corridor ecology: the science and practice of linking landscapes for biodiversity conservation*. Island Press, Washington, DC.
- LEAL, I.R., FISCHER, E., KOST, C., TABARELLI, M. & WIRTH, R. 2006. Ant protection against herbivores and néctar thieves in *Passiflora coccinea* flowers. *Ecoscience* 13:431-438.
- LEAL, I.R., FILGUEIRAS, B. K.C., GOMES, J.P., IANNUZZI, L. & ANDERSEN A.N. 2012. Effects of habitat fragmentation on the richness and functional composition in Brazilian Atlantic forest. *Biodiversity Conservation* 21:1687-1701.
- MAHAN, C.G. & YAHNER, R.H. 1999. Effects of forest fragmentation on behavior patterns in the eastern chipmunk (*Tamias striatus*). *Journal of Zoology* 77:1991-1997
- MULLAN, K. 2014. The Value of Forest Ecosystem Services to Developing Economies. Center for Global Development Working Paper Series.
- PHILPOTT, S.M. & ARMBRECHT, I. 2006. Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function. *Ecological Entomology* 31:369-377.
- RICKETTS, T.H., DAILY, G.C., EHRLICH, P.R. & MICHENER, C.D. 2004. Economic value of tropical forest to coffee production. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* 101:125.
- SWIFT, M.J. & ANDERSON, J.M. 1993. Biodiversity and Ecosystem Function in Agricultural Systems. Pp. 15-42 en Schulze, E.D. & Mooney, H. (eds.). *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer, Berlin.
- TAYLOR, P.D. & MERRIAM, G. 1995. Habitat fragmentation and parasitism of a forest damselfly. *Landscape Ecology* 11:181-89.
- VANDERMEER, J., PERFECTO, I., IBARRA-NUÑEZ, G., PHILPOTT, S. & GARCÍA-BALLINAS, A. 2003. Ants (*Azteca* sp.) as potential biological control agents in shade coffee production in Chiapas, Mexico. *Agroforestry Systems* 56:271-276.
- WAY, M.J. & KHOO, K.C. 1992. Role of ants in pest management. *Annual Review of Entomology* 37:479-503.
- WIRTH, R. & LEAL, I. R. 2001. Does rainfall affect temporal variability of ant protection in *Passiflora coccinea*? *Ecoscience* 8:450-453.

Dispersión de semillas de *Casearia sylvestris* (Salicaceae) por hormigas cortadoras *Atta* sp. en un bosque tropical húmedo mexicano

Martín de Jesús Cervantes-López^{1*}, Daniel Avila Aguilar², Kátia Fernanda Rito³, Sergio Vidal Campos⁴ & Marcelo Tabarelli³

¹Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México. Morelia, México

²Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Querétaro, Querétaro, México.

³Departamento de Botánica, Universidade Federal de Pernambuco. Recife, Pernambuco, Brazil

⁴Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.

*Autor para la correspondencia: dragon_snake1988@hotmail.com

Resumen: El estudio de la dispersión de especies de árboles pioneras en bosques secundarios es necesario para comprender la dinámica sucesional. Evaluamos la efectividad de hormigas cortadoras *Atta* sp. como dispersor de semillas de *Casearia sylvestris*, cuyo síndrome de dispersión es ornitocórica. Se estableció un transecto de 60 x 0.40 m a partir de una planta madre hasta una colonia distante 60 m, siguiendo el sendero de las hormigas y otro transecto control (sin hormigas). Observamos un total de 1237 semillas (41.2 ± 38.8 semillas; media \pm DE por cada 10 m de sendero) y 229 plántulas (33 ± 7.6 plántulas) a lo largo del sendero con hormigas. En el transecto sin hormigas observamos 214 semillas (18.8 ± 7.1 semillas) y 18 plántulas (1.3 ± 0.6 plántulas). La tasa de remoción de semillas fue mayor en hormigas que en aves (5 semillas/min vs 1 semilla/min). No encontramos diferencias entre la frecuencia de semillas y plántulas entre el sendero de las hormigas y el transecto control. Las hormigas colectaron frutos directamente del árbol (i.e. dispersión primaria) y también aquellos frutos del suelo derribados por las aves (i.e. dispersión secundaria). Así, encontramos que las hormigas *Atta* sp. pueden desempeñar el papel de dispersor primario y secundario. Sin embargo, dada la elevada acumulación de semillas debajo del árbol madre y cerca del nido de hormigas, sugerimos que el beneficio de *Atta* sp. en la dispersión de semillas y el reclutamiento de plántulas será más importante para semillas dispersadas a distancias intermedias, ya que estas distancias pueden escaparse de la influencia de la planta madre y de la mortalidad causada por la denso-dependencia cercana a la colonia de las hormigas.

Palabras claves: Denso-dependencia, diplocoria, herbivoría, mirmecoria, reclutamiento de plántulas.

INTRODUCCIÓN

La dispersión de semillas determina la dinámica y estructura de poblaciones y comunidades plantas (Tilman & Kareiva 1997) y contribuye a mantener la coexistencia de especies al permitir la colonización de diferentes ambientes (Tilman 1997). La dispersión de semillas tiene como beneficios: (1) escapar de la mortalidad denso dependiente, causada por depredadores, patógenos o competencia de las plántulas, en la cercanía de la planta madre (Connell 1971, Janzen 1970), (2) permitir la colonización de sitios adecuados para el reclutamiento de plántulas (Silva et al. 2012), y (3) permitir la colonización de nuevos sitios ubicados a larga distancia de los parentales (Wenny 2001).

La dispersión de semillas y de propágulos puede ocurrir en dos fases (diplocoria), la primera llevada a cabo por dispersores primarios, y la segunda llevada a cabo por dispersores secundarios (e.g. anemocoria y zoocoria; autocoria y mirmecocoria). En general, la dispersión primaria lleva las diásporas a largas distancias y la dispersión secundaria sirve para reducir la depredación (Vander Wall & Longland, en prensa). Este proceso resulta en una doble ventaja para la planta en el proceso de dispersión. En los bosques neotropicales, las hormigas son importantes dispersores secundarios porque eliminan la pulpa que rodea las semillas que son cargadas, reduciendo así la probabilidad de ataques de hongos. Además, dispersan las semillas a sitios más favorables para la germinación, como aquellos ubicados entre los árboles parentales y los nidos de las hormigas (Leal et al. 2014; Pizo & Oliveira 2001).

Las hormigas cortadoras de hojas del género *Atta* spp. representan uno de los herbívoros más importantes en los bosques neotropicales. Son especies generalistas y oportunistas que pueden verse beneficiadas por medio del cambio de uso de suelo y de las alteraciones del bosque primario por actividades humanas como a agricultura en base de roza-tumba-quema. Son considerados “pequeños mega-herbívoros”, ya que tienen el potencial de modificar la composición de las comunidades vegetales, alterando las condiciones edáficas y el régimen de luz, que como consecuencia imponen filtros que limitan el reclutamiento de muchas especies de plantas (Leal et al. 2014). Las hormigas cortadoras pueden habitar y proliferar en los bosques secundarios, pueden imponer filtros ambientales para gremios particulares de plantas, alterando la composición, riqueza y densidad de plántulas y la dinámica de regeneración de bosque (Silva et al. 2012). Sin embargo, su rol como dispersoras es aún poco conocido, pero se sabe que durante el forrajeo además de cortar hojas pueden llevar semillas (Silva et al. 2012).

Este trabajo tiene como objetivo evaluar cuál es el papel de las hormigas cortadoras *Atta* sp. como dispersoras de *Casearia sylvestris* (Flacoutiaceae) en un bosque tropical secundario joven (10 años de edad). *C. sylvestris* fue escogida como modelo de estudio porque, aunque primariamente son dispersas por aves y mamíferos (Arredondo 2004, Morales et al. 2001), pueden ser dispersas secundariamente por hormigas cortadoras de hojas. Esperamos que las hormigas favorezcan el escape de semillas de la planta madre y el reclutamiento de plántulas lejos de la planta madre. Así, el número de semillas y el

número de plántulas establecidas incrementará con la distancia a la planta madre.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en un fragmento de bosque tropical secundario con 10 años de regeneración pos agricultura, ubicado en el Ejido de Flor de Marques Chiapas, México. El sitio colinda al este con el ejido de Playón la Gloria, y al oeste con Guatemala. El clima es cálido húmedo con lluvias la mayor parte del año, con una precipitación anual de 2500-3500 mm y una temperatura de 24-26 °C (INE 2000).

Evaluación del potencial dispersor de *Atta* sp.

Evaluamos el papel funcional de las hormigas cortadoras del género *Atta* como dispersoras de semillas de la especie *Casearia sylvestris*. Para cuantificar la abundancia de semillas removidas por las hormigas y calcular la tasa de dispersión e identificar el destino final de las semillas dispersas, se estableció un transecto de 60 x 0.40 m a partir de una planta madre (árbol focal) hasta el nido de una única colonia distante 60 m, siguiendo la vereda/sendero hecha por las hormigas. La vereda fue dividida en segmentos de 10 m y se contabilizaron todas las semillas de *C. sylvestris* y posteriormente se removieron para evitar el recuento. Para registrar si las semillas dispersadas por las hormigas se establecen a lo largo del camino se contabilizaron también las plántulas (< 20 cm de altura) de *C. sylvestris*. Para evaluar la relación entre las semillas dispersadas por las hormigas y las plántulas a lo largo del camino establecimos un transecto de 60 m, también saliendo del árbol focal, pero sin actividades de hormigas, en el que también contamos el número de semillas y plántulas establecidas. Partimos del supuesto que las semillas y plántulas en este transecto se originaron a partir de dispersión por aves.

Para estimar el potencial de las hormigas como dispersor de semillas de *C. sylvestris* cotejamos la tasa de dispersión de las hormigas en relación a la tasa de dispersión de las aves frugívoras que se alimentan de esta planta. Para registrar las aves que utilizan los frutos de *C. sylvestris* y evaluar su papel como dispersoras de semillas, realizamos un monitoreo a dos individuos de *C. sylvestris* en fructificación, separados entre sí a una distancia de 50 m. Llevamos a cabo seis puntos de observación ubicados al azar debajo del árbol, por periodos de 20 minutos alternados por 10 minutos de descanso durante dos horas por individuo de *C. sylvestris* en un único día.

Las aves las registramos con ayuda de binoculares 8x42. Las especies de aves se identificaron con la ayuda de una guía de campo (Howell & Webb 1995). Se calculó la frecuencia de visitas (i.e. número de registros de la misma especie que consumieron frutos) y número de frutos removidos por cada individuo de cada especie de ave. Únicamente registramos como visitas de aves al árbol si estas consumieron parcial o totalmente los frutos.

Análisis estadísticos

Se utilizó la prueba de Kolmogorov-Smirnov para comparar las curvas de distribución de frecuencia de semillas dispersadas y plántulas por clases de distancia a la planta madre.

RESULTADOS

Observamos un total de 1237 semillas (41.2 ± 38.8 semillas; media \pm DE por cada 10 m de sendero) y 229 plántulas (33 ± 7.6 plántulas) a lo largo del sendero de las hormigas que conecta la planta madre con el nido. En el sendero control se colectaron 214 semillas (18.8 ± 7.1 semillas) y 18 plántulas (1.3 ± 0.6 plántulas). No se encontraron diferencias entre las curvas de distribución de la proporción de semillas y plántulas por clase de distancia entre el sendero de hormigas y el transecto sin hormigas (Fig. 1A y 1B).

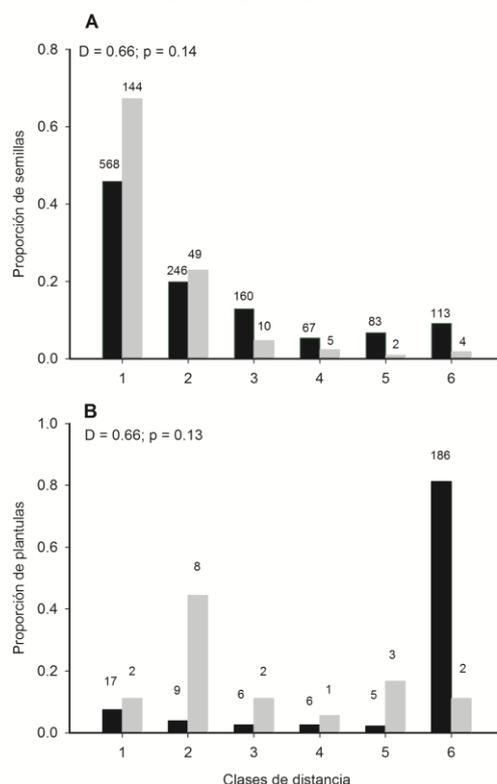


Figura 1. Curvas de distribución de la proporción de semillas y plántulas por las clases de distancia (a cada 10 metros) de la planta madre en *Casearia sylvestris* en un fragmento de bosque húmedo secundario ubicado en el Ejido de Flor de Marques, Chiapas. Barras negras = sendero de hormigas; Barras grises = transecto sin hormigas. Los números indican los valores absolutos de semillas y plántulas.

En total, registramos 14 especies de aves consumiendo frutos de *C. sylvestris* (Fig. 2). De éstas, sólo 3 especies de aves engulleron los frutos y volaron sin dejar caer las semillas debajo de la planta madre. Estas especies fueron: *Turdus gravi* (10 frutos), *Cyanocorax murio* (14 frutos) y *Trogon melanocephalus* (8 frutos). La especie con mayor número de visitas fue *Cantharus* sp. (37 visitas; Fig. 3), pero esta especie no tragó ningún fruto, por lo que todas las semillas fueron depositadas debajo de la planta madre (Fig. 2).

Las hormigas colectaron frutos directamente del árbol (i.e. dispersión primaria) y también aquellos frutos del suelo derribados por las aves (i.e. dispersión secundaria). Así, encontramos que las hormigas *Atta* sp. pueden desempeñar el papel tanto como dispersor primario y secundario. Su tasa de dispersión de semillas fue superior a la de las aves (5 semillas/min vs 1 semilla/min). Una gran cantidad de semillas y plántulas se quedaron sobre el nido de la colonia, formando grandes agrupamientos de semillas y plántulas en este hábitat muy específico.

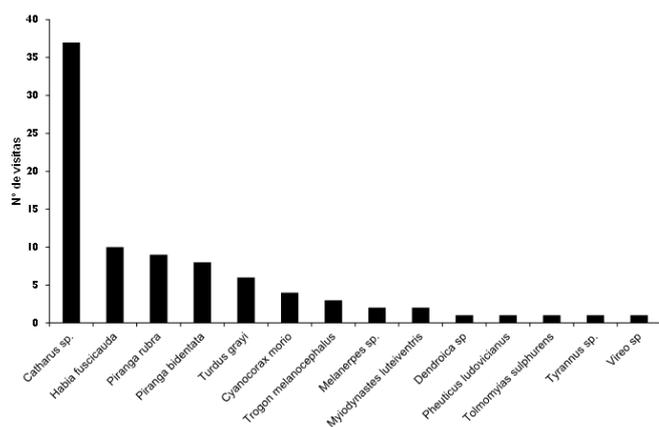


Figura 2. Frecuencia de visitas de especie de aves que consumieron los frutos de *Caesaria sylvestris* en un fragmento de bosque húmedo secundario ubicado en el Ejido de Flor de Marques, Chiapas.

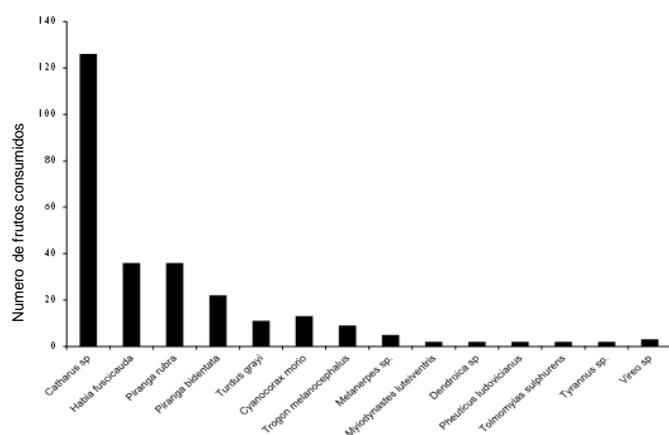


Figura 3. Número de frutos consumidos de *Caesaria sylvestris* por diferentes especies de aves en un fragmento de bosque húmedo secundario ubicado en el Ejido de Flor de Marques, Chiapas.

DISCUSIÓN

Nuestros resultados sugieren que a pesar de que la hormiga cortadora *Atta* sp. incrementa la dispersión de semillas de *C. sylvestris*, es posible que no favorezca el escape de semillas de la planta madre ni el reclutamiento de *C. sylvestris*, ya que muchas plántulas fueron encontradas a lo largo de su sendero. Sin embargo, los altos valores absolutos de semillas y plántulas en senderos de hormigas en comparación al transecto sin hormigas sugieren que el servicio de dispersión otorgado por las hormigas podría ser complementario a los servicios prestados por las aves.

C. sylvestris presenta una dispersión primaria “facultativa” por *Atta* spp., ya que estas hormigas colectaron frutos localizados en el árbol, y aquellos que se encontraban disponibles en el suelo. No obstante, es posible que ambos tipos de dispersión no favorezcan a esta especie de árbol, aun cuando llevan las semillas lejos de la planta madre. Eso se debe a que las hormigas tienden a acumular las semillas de manera agregada alrededor de la colonia, lo que puede tener un efecto negativo al aumentar la densidad de plántulas, favoreciendo así

la mortalidad denso-dependiente (Vander Wall & Longland 2003).

Aunque observamos un alto número de especies de aves manipulando los frutos de *C. sylvestris*, sólo tres de estas especies engulleron los frutos y volaron lejos de la planta madre favoreciendo la dispersión. El resto de las especies sólo consumieron parcialmente los frutos y los dejaron caer debajo de la planta madre, de los cuales algunos son dispersados por las hormigas. Esto puede ocurrir porque no todas las especies que utilizan los frutos de una planta son capaces de dispersar las semillas y engullir los frutos. Cortês et al. (2009) reporta que conforme el tamaño del fruto aumenta o disminuye en una misma especie vegetal también cambian los dispersores y la calidad de dispersión que ofrecen. En este sentido podemos sugerir que la ineficiencia de dispersión ocasionada por aves generalistas puede ser complementada parcialmente por las hormigas cuando no son acumuladas cerca de la colonia.

Por lo tanto, aunque se ha demostrado que el servicio de dispersión ofrecido por las hormigas a esta planta puede llegar a promover el escape, esto puede tener un impacto positivo o negativo (Meyer et al. 2013). Es conocido que en los hormigueros el suelo es removido por las hormigas, llevando los minerales a las superficie del suelo y con esto disminuyendo la disponibilidad de nutrientes, lo cual modifica la probabilidad de reclutamiento dentro del nido (Meyer et al. 2013). Además de esto, se sabe que conforme las hormigas llevan a mayor profundidad las semillas dentro de su nido, tienen menor probabilidad de germinación o bien, si son depositadas en los “basureros” del nido las semillas que lleguen a germinar tienden a los problemas de denso dependencia o a la depredación por las mismas hormigas (Leal et al. 2014, Silva et al. 2012). A nivel de especie, estas hormigas pueden promover la dispersión a cortas distancias y altos niveles de agregación de semillas, así como reducción de sobrevivencia bajo la planta madre (Silva et al. 2007).

Nuestros resultados sugieren que el beneficio de la hormiga cortadora en relación a la dispersión de semillas y reclutamiento de plántulas puede ser más importante para aquellas semillas dispersadas a distancias intermedias entre los árboles y el nido, ya que a estas distancias pueden escaparse de la influencia de la planta madre y del efecto de la denso-dependencia de establecerse en las periferias del nido. Sin embargo, es necesario evaluar la dispersión realizada por las hormigas en una mayor escala en relación a cada uno de los dispersores de esta planta y conocer su influencia para la germinación y el establecimiento de nuevas plántulas en los bosques tropicales húmedos. Esto nos permitirá conocer si existe un patrón de distribución espacial entre nidos de *Atta* sp. y *C. sylvestris*, lo cual es importante para lograr comprender el rol de las hormigas cortadoras en el desarrollo y ensamble de la vegetación de árboles bosques secundarios tropicales.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Universidad Nacional Autónoma de México, Universidad Autónoma de Querétaro y Campamento Tamandúa por el apoyo logístico. A los maestros V. Arroyo-Rodríguez, F.P.L. Melo, M. Tabarelli, E. Cazetta, I.R. Leal, R. Saldaña y E. Silva que hicieron el Curso de Campo de Ecología y Conservación del Bosque Tropical Húmedo y contribuyeron para el desarrollo de este trabajo.

LITERATURA CITADA

- ARREDONDO, A. L. 2004. Tipos de dispersión de los árboles de la selva baja caducifolia de Colima, México. Tesis de Biología. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México. 56 p.
- CONNELL, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and rain forest trees. Pp. 298-312 in den Boer, P. J. & Gradwell, G. R. (eds). Dynamics of population. Pudoc, Wageningen.
- CORTÉS, M. C., CAZETTA, E., STAGGEMEIER, V. G. & GALETTI, M. 2009. Linking frugivore activity to early recruitment of a bird dispersed tree, *Eugenia umbelliflora* (Myrtaceae) in the Atlantic rainforest. *Austral Ecology* 34:249-258.
- HOWELL, S.N.G. & WEBB, S. 1995. A guide to the birds of México and Central America. Oxford University Press, New York. 851pp.
- INE. 2000. Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules. Instituto Nacional de Ecología, México DF.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *The American Naturalist* 104: 501-528.
- MEYER, S.T., NEUBAUER, M., SAYER, E. J., LEAL, I.R., TABARELLI, M. & WIRTH, R. 2013. Leaf-cutting ants as ecosystem engineers: topsoil and litter perturbations around *Atta cephalotes* nests reduce nutrient availability. *Ecological Entomology* 36:14-24.
- MORALES, F.R., FONSECA, M. & DIEGO-PÉREZ, N. 2001. Flacourtiaceae. Flora de Guerrero. Fascículo 9. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México DF.
- PERES, C.A. & BAIDER, C. 1997. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of brazilnut trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 13: 595-616.
- PIZO, M. A. & OLIVEIRA, P. S. 2001. Size and lipid content of nonmyrmecochorous diaspores: effects on the interaction with litter-foraging ants in the Atlantic rain forest of Brazil. *Plant Ecology* 157: 37-52.
- SILVA, P. S. D., LEAL, I. R., WIRTH, R. & TABARELLI, M. 2007. Harvesting of *Protium heptaphyllum* (Aubl.) March. seeds (Burseraceae) by the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. promotes seed aggregation and seedling mortality. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 553-560.
- SILVA, P. S. D., LEAL, I. R., WIRTH, R., MELO, F. P. L., & TABARELLI, M. 2012. Leaf-cutting ants alter seedling assemblages across second-growth stands of Brazilian Atlantic forest. *Journal of Ecology* 28: 361-368.
- TILMAN, D. & KAREIVA, P. 1997. *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*. Princeton University Press, Princeton.
- TILMAN, D. 1997. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland. *Biodiversity Ecology* 78: 81-92.
- VANDER WALL, S. B. & LONGLAND, W.S. 2004. Diplochory: are two seed dispersers better than one? *Trends in Ecology and Evolution* 19: 155-161.
- WENNY, D. G. 2001. Advantages of seed dispersal: A re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research* 3: 51-74.
- LEAL, I. R., WIRTH, R. & TABARELLI, M. 2014. The multiple impacts of leaf-cutting ants and their novel ecological role in human-modified Neotropical forests. *Biotropica* 46: 516-528.

Efecto del tipo de hábitat sobre la herbivoría en hojas de un bosque tropical húmedo

Iván Reséndiz-Cruz¹, Leonora Torres-Knoop², Maira Abigail Ortiz-Cordero², María Fernanda Cruz-Torres^{3*}, Eliana Cazetta⁴

¹Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-399, Delegación Coyoacán. C.P. 04510 México, Distrito Federal.

²Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-153, Delegación Coyoacán. C.P. 04510 México, Distrito Federal.

³Universidad Autónoma de Querétaro. Cerro de Las Campanas s/n, Colonia Las Campanas, C.P. 76010 Querétaro, Querétaro.

⁴Universidad Estadual de Santa Cruz. Rodovia Jorge-Amado km. 16, CEP 45.662-900, Ilheus, BA, Brasil.

*Autor para la correspondencia: mafercruz@gmail.com

Resumen: Los bosques tropicales del sureste mexicano experimentan grandes tasas de pérdida de hábitat causadas por las actividades antrópicas. Esto puede inducir cambios en la estructura y composición de los bosques y altera procesos ecológicos estructuradores de las comunidades biológicas como la herbivoría. En este estudio calculamos el daño foliar como medida de la herbivoría en tres tipos de hábitat (bosque maduro, borde y bosque secundario), en el municipio de Marqués de Comillas, Chiapas. Colectamos hojas de cuatro parcelas por tipo de hábitat y calculamos el porcentaje de daño foliar y la densidad de plantas en cada sitio. El grado de herbivoría no mostró diferencias significativas entre los tratamientos cuando fue controlada la densidad de plantas. Aunque se conoce que áreas perturbadas sometidas a efecto de borde experimentan un incremento en la densidad de herbívoros generalistas, y por consecuencia en la herbivoría, este efecto no siempre es observado. Para estudios futuros se recomienda considerar la similitud en términos de estructura y composición de los tipos de hábitat y los efectos tróficos ascendentes y descendentes que puedan explicar los patrones de variación de la herbivoría.

Palabras claves: densidad, efecto de borde, insectos, control trófico.

INTRODUCCIÓN

En los bosques tropicales húmedos sobresalen interacciones entre plantas y animales, como la herbivoría y la depredación de semillas. Estas interacciones son consideradas clave para el mantenimiento de la diversidad y la regulación del tamaño poblacional de las poblaciones de plantas y sus herbívoros (DeMattia et al. 2004, Howe 1990, Janzen 1970, Wirth et al. 2008).

La herbivoría se ve afectada por dos procesos que actúan directamente sobre las poblaciones de herbívoros influenciando su abundancia y distribución, conocidos como control trófico ascendente y descendente (Coley et al. 1985, Ode 2006). El control trófico ascendente consiste en la regulación de las poblaciones de herbívoros a través de la calidad y disponibilidad de recursos (Matsson & Addy 1975), mientras que el descendente consiste en la regulación de herbívoros a través de la presencia de depredadores y parásitos que limitan su crecimiento poblacional (Hairston et al. 1960).

Se ha documentado que la herbivoría se ve afectada de manera positiva por las perturbaciones antrópicas, ya que a través de estos dos procesos tróficos los herbívoros se ven favorecidos por un aumento de plantas pioneras y una disminución de sus depredadores (Mithöfer & Boland 2012, Wirth et al. 2008). Por lo tanto, es razonable esperar que hábitats sujetos a perturbación antrópica presenten niveles más altos de herbivoría en hojas dado que la proliferación de plantas pioneras relaja el control ascendente sobre los herbívoros.

En este trabajo, evaluamos como varió el porcentaje de daño foliar en distintos tipos de hábitat tales como borde forestal, bosque secundario y bosque primario. Esperamos que los hábitats más dominados por especies de plantas pioneras

como los bordes y los bosques secundarios presenten mayores niveles de herbivoría que el bosque maduro.

MÉTODOS

Área de estudio

El presente estudio lo llevamos a cabo en el Campamento Tamandúa ubicado en el Ejido Flor de Marqués de Comillas, en la selva Lacandona, al sureste del estado de Chiapas. El campamento limita al noroeste con la Reserva de la Biosfera Montes Azules. El clima es cálido húmedo (García 1987) con una precipitación anual de 2850 mm y una temperatura media anual que oscila entre 24 y 28 °C (INE 2000). La vegetación predominante es selva alta perennifolia y subperennifolia (Arriaga et al. 2000).

Diseño experimental

Seleccionamos tres sitios que representaron diferencias con relación al tipo de perturbación. Para esto, elegimos un bosque maduro, un bosque secundario y un área de borde. Los bordes se caracterizaron por un área de transición entre el bosque y la matriz de milpa, que son caracterizadas principalmente por efecto de la proliferación de pioneras y plantas de sucesión (árboles, lianas y arbustos). El bosque secundario creció a partir del abandono de una milpa hace 10 años. El bosque maduro presenta un dosel conectado con grandes árboles que son señal de que no ha habido tala en el pasado.

Para evaluar la herbivoría, delimitamos cuatro parcelas de 5×20 m separadas 30 m entre sí en cada uno de los sitios. En cada parcela establecimos un transecto central de 20 m, donde a partir del metro cuatro, en intervalos de 5 m, colectamos de forma azarosa cuatro hojas de la planta más cercana al transecto, con un total de 80 hojas en total por tratamiento. Para controlar el efecto de la densidad sobre la herbivoría contamos todas las plantas leñosas con una altura entre 1.3 a 2.5 m dentro de cada parcela. Posteriormente, colocamos las hojas en una placa de color blanco para fotografiarlas y calcular el grado de herbivoría expresado como el porcentaje de daño foliar mediante el programa ImageJ.

Análisis de datos

Para probar la existencia de diferencias significativas entre hábitats, utilizamos un Análisis de Covarianza (ANCOVA) considerando la densidad como covariable con el programa estadístico SPSS (versión 21.0).

RESULTADOS

En el bosque maduro obtuvimos un promedio de daño foliar (\pm error estándar) de $6.7 \pm 1.3\%$ y una densidad promedio de 62 ± 4.6 ind./100 m². El daño foliar promedio en el bosque secundario fue de $4.9 \pm 1.8\%$ y la densidad de 81 ± 7.7 ind./100 m². Por último, obtuvimos $8.9 \pm 1.4\%$ de daño foliar y una densidad de 35 ± 4.5 ind./100 m² en el borde (Fig. 1). Al controlar el efecto de la covariable (densidad de plantas), no encontramos diferencias en el porcentaje de herbivoría entre los tratamientos ($F_{3,11} = 0.7$, $P = 0.5$).

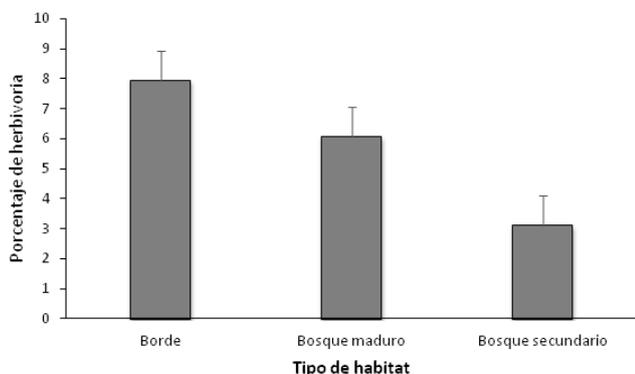


Figura 1. Porcentaje promedio (\pm DE) de herbivoría foliar en tres tipos de hábitat en un paisaje fragmentado del Ejido Flor de Marqués, Municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México.

DISCUSIÓN

Este trabajo no arrojó evidencias de que el porcentaje de herbivoría varía en función del tipo de perturbación. Estos resultados pueden deberse a que una homogeneización de las comunidades de depredadores insectívoros puede tener un efecto diluido a lo largo del mosaico de vegetación sobre las poblaciones de insectos, y por lo tanto, sobre el porcentaje de herbivoría (Coley et al. 1985, Ode 2006).

Estudios anteriores documentan que la perturbación provocada por los efectos de bordes puede incrementar la abundancia de herbívoros generalistas y el grado de herbivoría ocasionado por mecanismos de control trófico descendente y ascendente (Fowler et al. 1993, Brown & Hutchings 1997,

Laurance et al. 1997, Wahungu et al. 1999, 2002). Sin embargo, en otros estudios el borde no tiene efecto (Asquith & Mejia-Chang 2005, Benítez-Malvido & Lemus-Albor 2005, Green et al. 2004) e incluso puede tener un efecto negativo sobre la abundancia, diversidad y densidad de herbívoros, lo que puede disminuir la tasa de herbivoría en bosques tropicales húmedos (Arnold & Asquith 2002, Benítez-Malvido 2001, Green et al. 2004).

Un efecto positivo del borde en el grado de herbivoría puede estar mediado por mecanismos de control trófico descendente, en el cual hay una disminución en las poblaciones de depredadores de herbívoros que están asociados a bosques conservados. La disminución de la depredación ocasiona una liberación poblacional de los herbívoros, y como consecuencia, un aumento en la tasa de herbivoría (Wahungu et al. 1999, 2002, Wirth et al. 2008). Sin embargo, otros trabajos han demostrado que algunas aves y mamíferos generalistas se ven beneficiados por los cambios ocasionados por el efecto de borde, por lo que sus poblaciones aumentan ejerciendo una mayor presión sobre las poblaciones de herbívoros (Brown & Hutchings 1997).

Alternativamente, los mecanismos de control trófico ascendente que actúan a partir de la limitación de los recursos (Madson & Addy 1975) también pueden tener un efecto positivo sobre las poblaciones de herbívoros cuando hay un efecto de borde, ya que éste está relacionado a cambios en la composición de la vegetación asociada a la perturbación. Entre estos cambios se identifica un aumento en la abundancia de especies pioneras que se caracterizan por carecer de defensas contra la herbivoría, lo que ocasiona un incremento en la cantidad de recursos y por lo tanto en las poblaciones de herbívoros (Brown & Hutchings 1997, Coley 1980, Fowler et al. 1993, Wahungu et al. 1999, 2002). Sin embargo, pocos estudios han cuantificado de manera directa la relación entre los cambios en la composición vegetal y el aumento de la herbivoría (Wirth et al. 2008).

Estudios adicionales deberán enfocarse en la evaluación directa de factores que permitan conocer el efecto trófico descendente y ascendente sobre la herbivoría en sitios con distintos tipos de perturbación en regiones tropicales. Entre estos factores se encuentran la presencia de estrategias de defensa en grupos de plantas filogenéticamente relacionadas, diferencias en la composición y estructura de la comunidad tanto de depredadores de insectos como de las comunidades de herbívoros asociadas a hábitats con distinto tipo de perturbación, entre otros.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por aportar los recursos para la realización de este proyecto, así como al Campamento Tamandúa por las facilidades que nos brindaron durante nuestra estancia. Al coordinador del curso, el Dr. Víctor Arroyo-Rodríguez, al Dr. Felipe Melo por la asesoría brindada durante los análisis y a los que colaboraron directa e indirectamente en la realización de esta investigación.

LITERATURA CITADA

ARNOLD, A. E. & ASQUITH, N. M. 2002. Herbivory in a fragmented tropical forest: patterns from islands at Lago Gatun, Panama. *Biodiversity Conservation* 11:1663-1680.

- ARRIAGA, L., ESPINOZA, J. M., AGUILAR, C., MARTÍNEZ, E., GÓMEZ, L. & LOA, E. 2000. Lacandona. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. Pp. 149-152.
- ASQUITH, N. M. & MEJIA-CHANG, M. 2005. Mammals, edge effects, and the loss of tropical forest diversity. *Ecology* 86:379-390.
- COLEY, P. D. 1980. Effects of leaf age and plant life-history patterns on herbivory. *Nature* 284:545-546.
- COLEY, P. D., BRYANT, J. P. & CHAPIN, F. S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895-899.
- DEMATTIA, E. A., CURRAN, L. M. & RATHCKE, J. 2004. Effects of small rodents and large mammals on Neotropical seeds. *Ecology* 85:2161-2170.
- GARCÍA, E. 1987. Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen. Offset, México.
- GREEN, P. T., LAKE, P.S. & O'DOWD, D. J. 2004. Resistance of island rainforest to invasion by alien plants: influence of microhabitat and herbivory on seedling performance. *Biological Invasions* 6:1-9.
- HAIRSTON, N. G., SMITH, F. E. & SLOBODKIN, L. B. 1960. Community structure, population control and competition. *The American Naturalist* 94:421-425.
- HOWE, H. 1990. Seed dispersal by birds and mammals: Implications for seedling demography. Pp. 191-218 en Bawa, K. S. & Handley, M. (eds.). *Reproductive Ecology of tropical forest plants*. UNESCO and Parthenon Publishing Group, París.
- INE. 2000. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Montes Azules. Instituto Nacional de Ecología. México.
- JANZEN, D. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104:501-528.
- LAURENCE, W. F., LAURANCE, S. G., FERREIRA, L. V. RANKIN-DE MERONA, J. M. GASCON, C. & LOVEJOY, T. E. 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science* 278:1117-1118.
- MARQUIS, R.J. 1984. Leaf herbivores decreased fitness of a tropical plants. *Science* 226:537-539.
- MATTSON, W. J. & ADDY, N. D. 1975. Phytophagus insects as regulators of forest primary production. *Science* 190:515-522.
- ODE, P. 2006. Plant chemistry and natural enemy fitness: effect on herbivore and natural enemy interactions. *Annual Review Entomology* 51:163-185
- WAHUNGU, G. M., CATTERALL, C. P. & OLSEN, M. F. 1999. Selective herbivory by red-necked pademelon *Thylogale thetis* at rainforest margins: factors affecting predation rates. *Australian Journal of Ecology* 24:577-586.
- WAHUNGU, G. M., CATTERALL, C. P. & OLSEN, M. F. 2002. Seedling predation and growth at a rainforest-pasture ecotone, and the value of shoots as seedling analogues. *Forest Ecology and Management* 162:251-260.
- WIRTH, R., MEYER, S. T., LEAL, I. R. & TABARELLI, M. 2008. Plant herbivore interactions at the forest edge. *Plantecology & Systematics*. *Progress in Botany* 69:423-448.

La diversidad de plántulas en claros contribuye a mantener la diversidad de los bosques tropicales

David A. Ortiz-Salgado^{1*}, José C. Morante-Filho², Rubén Salinas-Galicia³, María de Lourdes Vazquez³, Romeo Saldaña¹ & Edgar Silva⁴

¹Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, México.

²Programa de Pós-graduação de Ecologia e Conservação, Universidade Estadual de Santa Cruz, Bahia, Brasil

³Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.

⁴Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil.

*Autor para la correspondencia: dortiz@cieco.unam.mx

Resumen: Varios procesos han sido propuestos para explicar la elevada diversidad de los bosques tropicales húmedos. Entre ellos, la creación de claros producidos por la caída de árboles incrementa la heterogeneidad ambiental en estos bosques, limitando la distribución de especies. Si la formación de claros funcionan como un mecanismo de mantenimiento de diversidad, existirá un elevado recambio de especies (elevada diversidad β) entre claros y sitios dentro del sotobosque. Sin embargo, la similitud de condiciones abióticas dentro de ellos (e.g. alta radiación solar y temperatura, y baja humedad) funcionará como filtros ambientales que reducirán la diversidad β de plantas dentro y entre claros, comparado con sitios dentro del sotobosque. Nosotros probamos esta hipótesis midiendo la diversidad β de plántulas a diferentes escalas (i.e. entre claros y sotobosque, dentro y entre claros, y dentro y entre sitios de sotobosque). Para ello usamos una descomposición multiplicativa de la diversidad con números de Hill. La riqueza media de morfoespecies fue menor en claros que en el sotobosque. La diversidad β dentro y entre parcelas de sotobosque fue similar que dentro y entre parcelas de claros. Sin embargo, encontramos una gran diferenciación florística entre claros y sotobosque. Estos resultados podrían ser explicados por los cambios en las características bióticas y abióticas en los claros, los cuales pueden funcionar como filtros ecológicos que favorecen el establecimiento de pocas especies adaptadas a las condiciones preponderantes. En conjunto, estos resultados apoyan la idea de que la formación de claros funciona como un mecanismo de mantenimiento de la diversidad.

Palabras claves: Chiapas, dinámica de claros, filtros ecológicos, heterogeneidad de hábitat, recambio de especies, selva Lacandona.

INTRODUCCIÓN

El bosque tropical húmedo (BTH) mantiene cerca de dos terceras partes de la biodiversidad global (Challenger & Soberón 2008). Entre los mecanismos que contribuyen a mantener esta gran diversidad, se han sugerido la diferenciación genética, cambios ambientales y la diferenciación de nicho (Hill & Hill 2001). Los disturbios naturales (huracanes, tormentas, caída de árboles) también contribuyen a mantener una gran heterogeneidad ambiental en este ecosistema, lo que permite la coexistencia de un mayor número de especies adaptadas a establecerse y reproducirse en diferentes tipos de hábitat dentro del BTH.

Los claros que se forman en el bosque a causa de disturbios naturales o la muerte natural de árboles forman parte importante en la dinámica del BTH, y generan una gran heterogeneidad espacial y temporal en este tipo de hábitat (Montagnini & Jordan 2005). Dentro de los claros se forman condiciones distintas a las que hay en zonas de sotobosque con dosel cerrado (e.g. mayor temperatura y radiación solar y menor humedad; Montagnini & Jordan 2005). Estos cambios ambientales alteran la composición de especies, al funcionar como filtros ecológicos que favorecen el establecimiento y proliferación de pocas especies adaptadas a las condiciones ambientales dominantes dentro de los claros.

Si la formación de claros funciona como un mecanismo de mantenimiento de diversidad, existirá un elevado recambio de especies (elevada diversidad β) entre claros y sitios dentro del sotobosque. Sin embargo, la similitud de condiciones abióticas dentro y entre claros (e.g. alta radiación solar y temperatura, y

baja humedad) funcionarán como filtros ambientales que reducen la diversidad β de plantas dentro y entre de los claros, comparado con sitios dentro del sotobosque. En este trabajo probamos estas hipótesis midiendo la diversidad β de plántulas a diferentes escalas: entre claros y sotobosque, y dentro y entre parcelas dentro claros y sitios de sotobosque.

MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se localiza en el campamento Tamandúa, en el ejido de Flor de Marqués, municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México (16°05'58" N, 90°52'36" O; Fig. 1). El clima de la región es cálido húmedo, con una precipitación anual entre 2500-3500 mm y con una temperatura promedio entre 24-26 °C. El tipo de vegetación dominante en la región es bosque tropical húmedo. Esta zona se caracteriza por la presencia de fragmentos de BTH conservado embebidos en una matriz heterogénea (i.e. campos de cultivo, potreros y vegetación secundaria).

Diseño experimental

Dentro de un fragmento de BTH seleccionamos 4 claros y 4 sitios de sotobosque con dosel cerrado. Colocamos 4 parcelas de 1 m² con una distancia entre ellos de 2 m en el centro de

cada claro y sotobosque (Fig. 2). Colectamos todas las plántulas entre 10 cm y 30 cm de altura, y las clasificamos en morfoespecies. Registramos las coordenadas geográficas de cada sitio para evaluar la posible correlación espacial en la composición de las morfoespecies entre sitios.

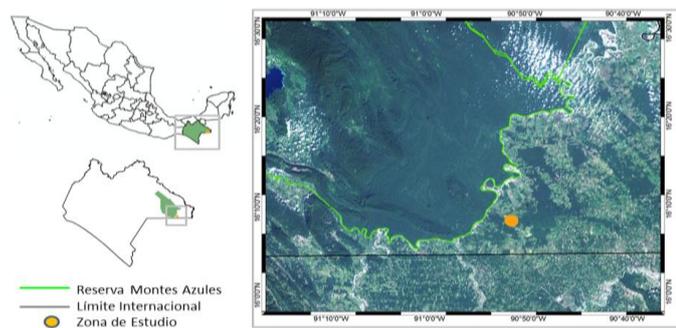


Figura 1. Zona de estudio. Ubicación del campamento Tamandúa al sureste de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas, México.

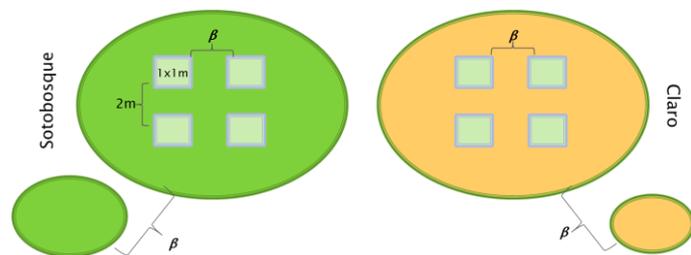


Figura 2. Esquema de muestreo. Cada círculo representa un sitio y el color del relleno representa a un hábitat distinto (verde = sotobosque; naranja = claros)

Análisis de datos

La diversidad β fue usada para evaluar el recambio de especies en las comunidades de plántulas entre parcelas localizadas dentro de cada claro y dentro de cada sitio de sotobosque. Usamos una descomposición multiplicativa de la diversidad β con números de Hill: ${}^qD_\beta = {}^qD_\gamma / {}^qD_\alpha$, donde ${}^qD_\gamma$ es la diversidad gama y ${}^qD_\alpha$ es la diversidad alfa promedio (Jost 2007). Este análisis de β es sensible a la abundancia de las especies.

Este análisis se hizo a dos escalas: (i) la diversidad β entre las parcelas dentro de cada sitio (β_{parcela}); y (ii) la diversidad β entre los sitios de cada hábitat (β_{sitio}). Medimos la diversidad de orden 0 (${}^0D_\beta$), que está basado en la presencia de las especies, sin importar su abundancia, y por tanto, da un valor exagerado a las especies raras, ya que estas tienen un valor idéntico al de las especies abundantes y dominantes. También medimos la diversidad de orden 1 (${}^1D_\beta$), el cual da un valor proporcional a la abundancia de las especies (i.e. el índice es poco influenciado por las especies raras y más influenciado por las especies abundantes y dominantes). Por último, medimos la diversidad de orden 2 (${}^2D_\beta$), que es influenciado por las especies dominantes (Jost 2007, Jost et al. 2011). Con estos tres órdenes creamos perfiles de diversidad, que permiten identificar diferencias en recambio total de especies (${}^0D_\beta$), así como recambio de especies comunes o típicas (${}^1D_\beta$) y de especies dominantes (${}^2D_\beta$) (Jost 2007).

Utilizamos una prueba de Mantel para evaluar si la variación de la diversidad β de plántulas entre sitios estuvo relacionada con la localización del sitio (distancia geográfica entre los sitios muestreados). Esta prueba fue realizada para entender si la dispersión de especies podría estar afectada por

los patrones de diversidad β , una vez que el aumento en la distancia entre sitios pudiera aumentar el recambio de morfoespecies. Para identificar diferencias en similitud composicional entre parcelas (i.e. dentro y entre hábitats) usamos un NMDS (non-metric multidimensional scaling) y el índice de Bray-Curtis basado en datos de abundancia.

RESULTADOS

Encontramos un total de 100 morfoespecies en los dos hábitats, 53 en claros y 82 en sotobosque. El número medio (\pm D.E.) de morfoespecies por sitio fue 21 ± 3.2 morfoespecies en claros, y 34.5 ± 7 morfoespecies en sotobosque. El número de morfoespecies por parcela fue de 7.3 ± 1.9 en claros y 12 ± 2.7 en sotobosque. El recambio de especies entre sitios fue similar en ambos hábitats para el número total de especies (${}^0\beta_{\text{sitios}}$) (Fig. 3A). Sin embargo, el recambio de especies comunes (${}^1\beta_{\text{sitios}}$) y dominantes (${}^2\beta_{\text{sitios}}$) fue ligeramente menor entre claros que entre sitios de sotobosque (Fig. 3A). El recambio entre parcelas (dentro de los sitios) fue similar en ambos tipos de hábitat para todos los órdenes de q , especialmente para ${}^0\beta_{\text{parcelas}}$ y ${}^1\beta_{\text{parcelas}}$ (Fig. 3B). La variación en la similitud composicional de las parcelas de claro y sotobosque fue muy similar; sin embargo, la composición de especies en los claros fue notablemente diferente que en los sitios de sotobosque (Fig. 4).

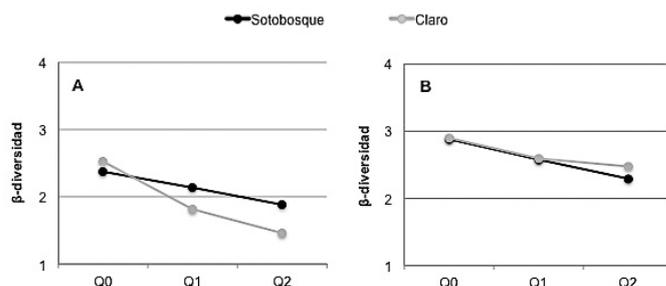


Figura 3. Perfil de diversidad β de la comunidad de plántulas en claros y sotobosque de un fragmento de Bosque Tropical Húmedo. A: diversidad β entre sitios, B: diversidad β entre parcelas.

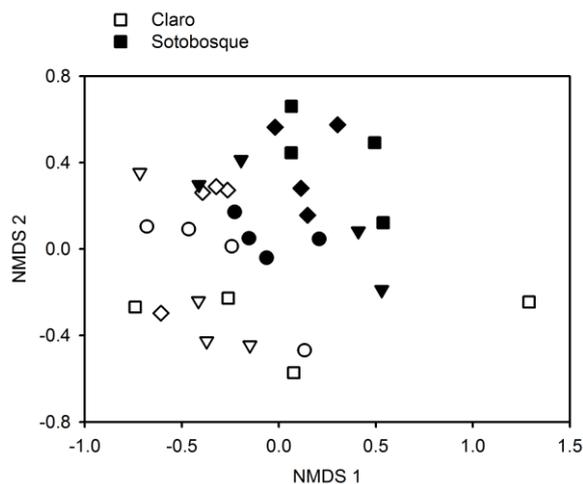


Figura 4. Ordenación NMDS (non-metric multidimensional scaling) de las 32 parcelas que fueron muestreadas. Los símbolos sin relleno representan a los sitios de claro, mientras que los símbolos con relleno negro representan a los sitios de sotobosque. En ambos casos, los símbolos con la misma forma representan las parcelas de un mismo sitio.

DISCUSIÓN

En contraste con nuestra hipótesis, la diversidad β dentro y entre claros fue similar a la diversidad β dentro y entre sitios de sotobosque. Esto puede ser debido a la heterogeneidad ambiental que existe dentro y entre los claros. Existen evidencias que dentro de los claros existe una gran heterogeneidad ambiental, ya que las condiciones en las áreas cercanas a la copa del árbol caído son generalmente diferentes a las condiciones cercanas a las raíces del mismo. Además, dependiendo del tamaño del árbol caído, así como de la edad del claro, las condiciones ambientales pueden variar significativamente entre claros. En conjunto, estas dos fuentes de variación ambiental pueden incrementar el recambio de especies dentro y entre claros, favoreciendo el mantenimiento de un mayor número de especies en el BTH (Montagnini & Jordan 2005).

Por otro lado, encontramos una notable diferenciación composicional entre los dos tipos de comunidades (claro y sotobosque). Es bien sabido que las especies que colonizan los claros son especies pioneras, demandantes de luz, de rápido crecimiento y de vida corta (e.g. *Cecropia* sp., *Piper* spp., *Heliocarpus* spp., *Acacia* spp.; Martínez-Ramos 1992). Estas especies no logran establecerse y crecer bajo la sombra del sotobosque. En contraste, en el sotobosque dominan especies tolerantes a la sombra, de lento crecimiento y larga vida (e.g. *Brosimum*, *Pouteria*, *Terminalia*; Martínez-Ramos 1992). Por tanto, ambos tipos de hábitat son dominados por diferentes especies; un factor adicional que contribuye a mantener la alta diversidad de estos bosques, al favorecer la persistencia de especies adaptadas a las diferentes condiciones ambientales que existen en estos bosques.

AGRADECIMIENTOS

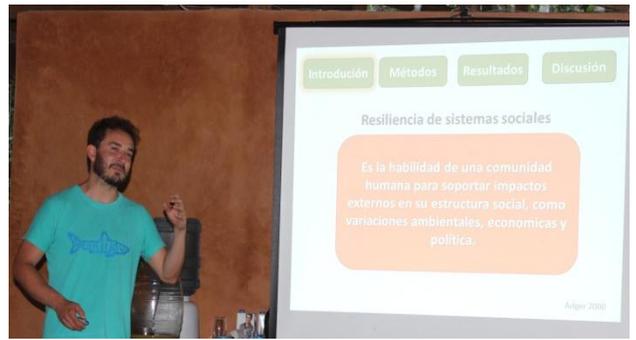
Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, a Natura y Ecosistemas Mexicanos A.C. por el apoyo financiero y logístico brindado

para la realización de este curso. Al personal del Campamento Tamandúa del Ejido Flor de Marqués por su atención y por la oportunidad que ofrece su valioso proyecto de ecoturismo. J.C.M.F. agradece la Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior (CAPES) por la beca de estudios (PDSE 7517/2014-09). Nuestro profundo agradecimiento a los profesores del curso: Víctor Arroyo, Felipe Melo, Inara Leal, Marcelo Tabarelli, Edgar Silva, Romeo Saldaña y Eliana Cazetta, por la realización del curso y por el valioso conocimiento que compartieron con nosotros. Por último, agradecemos a todos nuestros compañeros, por hacer tan diverso y enriquecedor este curso de campo.

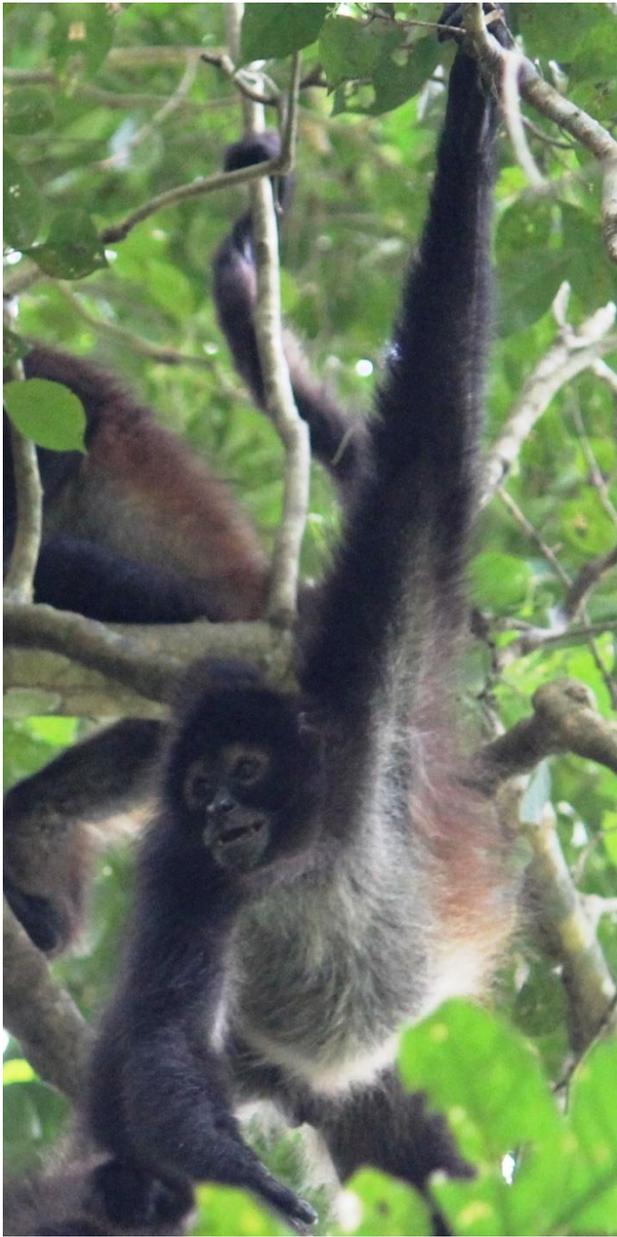
LITERATURA CITADA

- ARROYO-RODRIGUEZ, V., RÖS, M., ESCOBAR, F., MELO, F.P.L., SANTOS, B.A., TABARELLI, M. & CHAZDON, R. 2013. Plant β -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *Journal of Ecology* 101:1449–1458.
- CHALLENGER, A. & SOBERÓN, J. 2008. Los ecosistemas terrestres. P.p. 87-108 en *Capital Natural de México Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México.
- CHAO, A. & JOST, L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93:2533–2547.
- CONDIT, R., PITMAN, N., LEIGH, E.G., CHAVE, J., TERBORGH, J. & FOSTER, R.B. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295: 666–669.
- HILL, J. L & HILL, R. A. 2001. Why are tropical rain forests so species rich? Classifying, reviewing and evaluating theories. *Progress in Physical Geography* 25: 326–354.
- LAWTON, J.H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* 84:177–192.
- MONTAGNINI, F. & JORDAN, C.F. 2005. *Tropical forest ecology. The basis for conservation and management*. Springer, The Netherlands. 295 pp.
- JOST, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88:2427–2439.
- JOST, L., CHAO, A. & CHAZDON, R. 2011. Compositional similarity and β (beta) diversity. Pp. 66–84 en Magurran, A. & McGill, B (eds). *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*. Oxford University Press, New York.















HOTMAIL

- HASTA AHORA ESA ES LA RED DE INTERACCIONES ECOLÓGICAS DEL CURSO DE CAMPO
- POCO O NINGÚN MUTUALISMO
 - ZERO APAREAMIENTO HÉTERO
 - MUCHO APAREAMIENTO MODO
 - UN MIMOSO GENERALISTA
 - UN CABRUCO FORRAJEADOR DE ACECHO
 - UN ZOPÍ CAROTERO
 - UNA CAÇUAMA POLIANDRICA
 - UNA ZORRILLA FUGITIVA
 - UNA LEONA EN CELO
 - UN PABARITO CAÍDO DEL NIDO
 - UN CURURU TRISTE
 - UNA AHULLADORA PARASITADA
 -



- LISTA ACTUALIZADA DE INTERACCIONES ECOLÓGICAS DEL CURSO
- 1) PURO DISPLAY Y NADA DA ACCIÓN
 - 2) SINCRONÍA DE CELOS
 - 3) INVASIÓN BIOLÓGICA A "TESORITOS"
 - 4) HOMOGENIZACIÓN DE CARENCIAS
 - 5) CERO DIVERSIDAD BETA ENTRE TIENDAS
 - 6) MUCHAS TRAMPAS ECOLÓGICAS
 - 7) NINGUNA ACTIVIDAD NOCTURNA
 - 8) MUCHA MORTALIDAD
 - 9) DOMINANCIA DE MIMOSO
- O SEA ES UN "SEXOSISTEMA" EN PLENO COLAPSO

Vol. 1 Num 1 2015

Journal Tamandúa

Ivan Pôr-Michêlad As² (Zapi-Kotelt)

Vidal-Ouca Passarinho

» Primer registro de siete aves raras de la Selva "La Cachandonia" en el ejido Flor de Marqués, Chiapas «.

- Registramos la presencia de un ave especialista que orina las garras de los jaguares (EL PAJARO MEA GARRAS).

- Se documentó la presencia de un pájaro que incendia las Milpas. Esta especie se conoce como: "El pájaro quemá maíz"

- Obtuvimos el primer registro del pájaro que utiliza Zapatos para el cortejo. Esta especie se conoce localmente el "Pájaro con Zuevas"

- Cerca de la Iglesia registramos la presencia del Ave Santa. Los Machos de esta especie se conocen como el "Pájaro Sanbitó"

- En Campamento Tamandúa se identificó una nueva especie para la Región. El registro lo hizo la Cocinera del Campamento, la Sra Acaricia de Melo. La especie quedó como:

Penelopsis Acariciamelo

En la zona del bosque secundario, se registró la presencia de la única especie venenosa:

"El pájaro pithui mimosus"

Finalmente, en la zona de bosque maduro, se pudo ver por primera vez el "Pájaro patuanis", esta especie es única porque posee 700 plumas (i.e. Se te sientan plumas).

Agradecimientos:

A Maira la Rara, por agarrarnos el pájaro por las mañanas, a Romeo y Chubaca, por prestarnos las... Redas.

Journal Tamandúa
ISSN (versión a mano)
editor@mocetezuma_cabeza_chapeada.com

Consejo Nacional para la Depredación y Conbebenencia con las Aves.

Presidente: Dr. Droga Victor
Cuerpo de Mantis

El contenido de cada artículo es responsabilidad de los autores, ya que no siempre refleja la opinión de todos los profesores y estudiantes del curso. El contenido de esta revista puede reproducirse siempre que se citen la fuente y el autor.

Financiamiento y apoyo logístico: Este curso no podría haberse realizado sin el apoyo de Natura y Ecosistemas Mexicanos A.C. y la Universidad Nacional Autónoma de México (Posgrado en Ciencias Biológicas e Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad).

Agradecimientos especiales:

Al M. C. Javier de la Maza, M. C. Julia Carabias y todo el personal y staff de la Estación Chajul. Gracias por todo su apoyo, sin el cual este curso no habría sido posible!

A todos los ejidatarios y amigos de Flor de Marqués. En particular, a todos los miembros del grupo Tamandúa... nuestro más sincero agradecimiento por toda vuestra ayuda y amistad durante los días que estuvimos en el Campamento.

A los profesores invitados del curso, de nuevo, muchísimas gracias por compartirnos tanta sabiduría y experiencia sobre los bosques tropicales !

A todos los estudiantes del curso: Cabruco, Mimosín, Zorrillo, Leona, Caguama, Zorrilla, Aulladora, Palo de Ajo, Meela, Pajarito, La Reyna, Yoco Raya, Brandi, Marco Tuyo, La Bobosh, La Cosa, Zopi, Obi, Juana y Katia. Espero que hayan disfrutado del curso y que continúen contribuyendo al conocimiento y conservación del bosque tropical húmedo!

Edición: Dr. Víctor Arroyo-Rodríguez. Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM. E-mail: arroyo@cieco.unam.mx