

Indicadores ecológicos de hábitat y biodiversidad en un paisaje neotropical: perspectiva multitaxonómica

Noel González-Valdivia¹, Susana Ochoa-Gaona^{1*}, Carmen Pozo², Bruce Gordon Ferguson³,
Luis José Rangel-Ruiz⁴, Stefan Louis Arriaga-Weiss⁴, Alejandro Ponce-Mendoza¹
& Christian Kampichler⁴

1. El Colegio de la Frontera Sur, Sistemas de Producción Alternativos. Apdo. Postal 1042, Admón. de Correos de Tabasco 2000, 86031 Villahermosa, Tabasco, México; siankaan2003@gmail.com, sochoa@ecosur.mx
 2. El Colegio de la Frontera Sur. Conservación de la Biodiversidad. Chetumal, Quintana Roo, México; cpozo@ecosur.mx
 3. El Colegio de la Frontera Sur, Sistemas de Producción Alternativos. San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México; bferguson@ecosur.mx
 4. División de Ciencias Biológicas. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Villahermosa, Tabasco, México; christian.kampichler@web.de, slaw2000@prodigy.net.mx, ljrangel@cicea.ujat.mx
- * Correspondencia

Recibido 03-IX-2010. Corregido 16-I-2011. Aceptado 17-II-2011.

Abstract: Ecological indicators of habitat and biodiversity in a Neotropical landscape: multitaxonomic perspective. The use of indicator species to characterize specific ecological areas is of high importance in conservation/restoration biology. The objective of this study was to identify indicator species of diverse taxa that characterize different landscape units, and to better understand how management alters species composition. We identified two ecomosaics, tropical rain forest and the agricultural matrix, each one comprised of four landscape units. The taxonomic groups studied included birds (highly mobile), butterflies (moderately mobile), terrestrial gastropods (less mobile) and trees (sessile). Sampling efficiency for both ecomosaics was $\geq 86\%$. We found 50 mollusks, 74 butterflies, 218 birds and 172 tree species, for a total of 514 species. Using ordination and cluster analysis, we distinguished three habitat types in the landscape: tropical rainforest, secondary vegetation and pastures with scattered trees and live fences. The InVal ($\geq 50\%$) method identified 107 indicator species, including 45 tree species, 38 birds, 14 butterflies and 10 gastropods. Of these, 35 trees, 10 birds, four butterflies and eight gastropods were forest indicators. Additionally, 10, 28, 10 and two species, respectively per group, were characteristic of the agricultural matrix. Our results revealed a pattern of diversity decrease of indicator species along the rainforest-secondary forest-pasture gradient. In the forest, the gastropods *Carychium exiguum*, *Coelocentrum turris*, *Glyphyalinia* aff. *indentata* y *Helicina oweniana* were significantly correlated ($p < 0.05$) with 90% of the other groups of flora and fauna indicator species. These findings suggest that gastropods may be good indicators of forest habitat quality and biodiversity. The secondary vegetation is an intermediate disturbance phase that fosters high diversity in the agricultural matrix. We exemplify a multitaxa approach, including mesofauna, for ecological monitoring of agricultural landscapes. Rev. Biol. Trop. 59 (3): 1433-1451. Epub 2011 September 01.

Key words: biodiversity, cultural landscapes, habitat groups, indicator species, rainforest, Mexico.

La conservación de especies silvestres enfrenta el reto de su mantenimiento frente a una realidad caracterizada por la presión antropogénica sobre los ecosistemas terrestres (Saunders *et al.* 1991, Bustamante & Grez 1995), lo que amenaza con degradar, disminuir e incluso desaparecer los remanentes de

hábitats nativos aún disponibles (Murcia 1995). Por esto, los sistemas naturales y su biota deben ser primeramente identificados y cuantificados para su comprensión y preservación (Villavicencio-Enríquez & Valdez-Hernández 2003), con el problema adicional de la carencia de recursos suficientes para catalogar toda la

biodiversidad a proteger en estos ecosistemas (Beever *et al.* 2006). En este sentido la comunidad internacional se ha organizado para discutir estrategias para la conservación de la biodiversidad (COP-10 Biodiversidad 2010) y ha establecido criterios para determinar el nivel de riesgo de la misma (CITES 1973).

De manera complementaria, se ha considerado que la conservación biológica debe contar con una cantidad apropiada de áreas eficientemente protegidas (Turner 1996) alternadas con matrices de uso de suelo de alta calidad ecológica, que faciliten el refugio de la flora y fauna silvestre (Perfecto & Vandermeer 2002, Cook *et al.* 2004, Kupfer *et al.* 2006). En áreas tropicales, estos enfoques incluyen como estrategia de manejo adaptativo a la agroforestería en el diseño de paisajes (Forman & Godron 1986, Turner *et al.* 2001, Villavicencio-Enríquez & Valdez-Hernández 2003, Beever *et al.* 2006) y la restauración estructural y funcional de los ecosistemas que permitan su resiliencia, es decir recuperarse o reorganizarse después de periodos de perturbación causados por el ser humano y los agentes naturales (Walker *et al.* 2002, Higgs 2003, Chazdon 2008).

Aunque recientemente se ha dado mayor atención al estudio de la persistencia de la flora y fauna silvestre en paisajes culturales (Driscoll 2005, Castellón & Sieving 2006, Chazdon *et al.* 2008, Perfecto & Vandermeer 2008), el tema en el trópico aún es insuficiente (Schulze *et al.* 2004). Esto limita la comprensión de las relaciones socio-ecológicas que se desarrollan en el Neotrópico, e impide contar con insumos para la adecuada formulación de políticas de desarrollo, que concilien los objetivos de producción con los de conservación (Holling 2001, Toledo & Barrera-Bassols 2008).

Para investigar la permanencia de las comunidades de organismos terrestres nativos en paisajes culturales, se han utilizado indicadores ecológicos seleccionados debido a que son bien conocidos taxonómicamente, son fáciles de muestrear e identificar, se presentan en diferentes condiciones ambientales y muestran fuertes relaciones con otros grupos biológicos de interés (Noss 1990, Spellerberg 2005, Heino

et al. 2009), con lo que se disminuyen los costos que representa hacer inventarios totales. La estrategia ideal involucra la combinación de distintos grupos biológicos o comunidades (Metzger 2006) que presenten varios niveles de sensibilidad para medir el impacto en la biota por la acción humana a escala de paisaje.

La evaluación del papel de los paisajes culturales en la conservación de la biodiversidad solo resulta útil si se compara con ecosistemas conservados que sirven como referentes ecológicos para conocer cómo se estructuran las especies nativas (*sensu* Higgs 2003). Este método, combina abordajes provenientes de multidisciplinas sintéticas como la biología de la conservación, la ecología del paisaje y la restauración ecológica, que pretenden aportar resultados que cumplan con una visión holística (Dobson *et al.* 1997, Young 2000, Jobin *et al.* 2003, Holl & Crone 2004).

El objetivo de este estudio fue el de identificar, desde una perspectiva multitaxonómica, las especies indicadoras que caracterizan las diferentes unidades del paisaje, y conocer cómo el manejo humano altera la composición de especies. Por lo tanto, se espera que las especies identificadas se conviertan en una herramienta para el monitoreo de la calidad del hábitat del paisaje del Área Natural Protegida Cañón del Usumacinta y de las selvas adyacentes de El Petén y La Selva Lacandona.

MATERIALES Y MÉTODOS

Zona de estudio: El estudio se llevó a cabo en el ejido Niños Héroes de Chapultepec (en adelante “ejido”), municipio de Tenosique, Estado de Tabasco, Sureste de México, que se localiza entre las coordenadas 17°15'00" - 17°40'48" N y 90°59'09" - 91°38'16" O (Ochoa-Gaona *et al.* 2008). El clima es cálido y húmedo, con 26°C como promedio anual de temperatura y 2 750mm como precipitación media anual (Isaac-Márquez *et al.* 2005). El relieve de valles entre montañas tiene una altura que fluctúa entre 200 y 700msnm. El paisaje se extiende sobre una superficie de 2 066ha.

La vegetación de referencia es de tipo bosque tropical lluvioso según la propuesta de Ellenberg & Mueller-Dombois (1967), dominado por especies de las familias Sapotaceae, Moraceae, Fabaceae y Apocynaceae en el dosel (Rzedowski 2006). El sotobosque arbustivo está dominado por especies de: Rubiaceae, Violaceae y Arecaceae, mientras el herbáceo por: Araceae, Zingiberaceae y Pteridophyta. El bosque fue sometido a extracción de cedro (*Cedrela odorata*) y caoba (*Swietenia macrophylla*) desde la década de 1970 (Gobierno del Estado 1997).

En el paisaje se diferencia una matriz agropecuaria generada por la actividad agrícola, que inició con la roza-tumba-quema, y que ha sido desplazada gradualmente hacia la ganadería extensiva dejando un remanente de bosque como reserva forestal (Isaac-Márquez *et al.* 2005). Como resultado, la matriz agropecuaria es un ecosistema con un patrón de pasturas con árboles dispersos y en línea, con vegetación secundaria joven y vegetación secundaria madura. En la parte alta de las montañas y dispersas entre la matriz se presenta un ecosistema de unidades de bosque que constituye el referente ecológico. El ejido forma parte del Área Protegida Cañón del Usumacinta (Diario Oficial de la Federación 2008).

Unidades de paisaje: Se diferenciaron dos ecosistemas, el bosque tropical lluvioso (en adelante RE, por ser referente ecológico) y la matriz agropecuaria (en adelante MA). Dentro del ecosistema de la matriz agropecuaria se distinguieron cuatro unidades de paisaje (*sensu* Zonneveld 1989) que incluyen a la vegetación secundaria (también conocidos como barbechos, tacotales, guamiles o acahuales) madura de ≥ 15 años de edad (AM), ubicados generalmente en la parte superior de las lomas, las unidades de vegetación secundaria o acahuales jóvenes de < 15 años de edad (AJ) comúnmente ubicados sobre las laderas y hacia el pie de las lomas y adyacentes a unidades de potreros con árboles dispersos (PAD) y árboles en línea (AL), que ocupan las partes planas o ligeramente onduladas del ejido.

En el bosque se seleccionaron cuatro unidades, de manera que correspondieran con la distribución de las unidades de la matriz agropecuaria para tenerlas como sus referentes ecológicos. De esta manera se tuvieron unidades de bosque establecido en la parte superior de las montañas como referente de la vegetación secundaria o acahuales maduros (REAM), seguidas por las de bosque sobre laderas como referente de la vegetación secundaria o acahuales jóvenes (REAJ), el bosque al pie de los montes y partes planas como referente de los potreros (REPAD), y como referente de los árboles en línea se muestrearon los caminos de acceso al interior del bosque (REL). Las unidades de paisaje de cada ecosistema se replicaron cuatro veces.

Grupos de indicadores: Se seleccionaron tres grupos de fauna reconocidos por su valor como indicadores ecológicos. Estos representaron tres niveles de movilidad o vagilidad considerados como representativos de la gama de sensibilidades que la fauna tiene ante cambios en las condiciones del hábitat (Wilcox *et al.* 1986): muy móviles (aves), moderadamente móviles (mariposas Nymphalidae), y poco móviles (gasterópodos terrestres). Los árboles fueron el componente sésil del estudio. Se espera que los organismos con menor capacidad de movimiento, sean más sensibles a la perturbación. Los grupos biológicos escogidos han sido destacados por numerosos estudios como indicadores de tipo ecológico, útiles para monitorear la calidad de los hábitats y los cambios de su calidad por efecto de la perturbación antropogénica. Al respecto, las aves han sido mencionadas por Kattan *et al.* (1994) y Stouffer & Bierregaard (1995), las Nymphalidae frugívoras por Tobar *et al.* (2007), Marín *et al.* (2009) y Pozo *et al.* (2009), y los moluscos terrestres por Berger & Dallinger (1993), Secrest *et al.* (1996), Vera-Ardila & Linares (2005), Baqueiro-Cárdenas *et al.* (2007) y Pérez *et al.* (2007). La flora arbórea ($DAP \geq 5\text{cm}$) constituyó una cuarta comunidad indicadora que además influye en las características estructurales y ambientales de las unidades de paisaje (Ramírez-Marcial *et al.* 2001, Ochoa-Gaona *et al.* 2004).

Muestreo: Cada grupo de fauna fue muestreado durante el año 2008. Para árboles se modificó la propuesta de Ochoa-Gaona *et al.* (2004) y se establecieron 96 parcelas rectangulares de 5x100m en las que se registraron todos los individuos ($DAP \geq 5$ cm) que tuviesen al menos la mitad de su base dentro del perímetro de la parcela, con este esquema se evaluaron 6 000m² por unidad del paisaje. La ornitofauna se evaluó mediante rutas con 12 puntos de conteo con 25m de radio fijo (Bibby *et al.* 1998), completando 48 puntos por unidad del paisaje en cada estación evaluada (seca: febrero a abril y lluviosa: julio a septiembre), cada punto se observó por 10 min. La malacofauna terrestre se registró durante el periodo lluvioso, siguiendo la propuesta de Rangel-Ruiz & Gamboa-Aguilar (2000, 2006), de establecer por cada unidad un total de 40 parcelas de 1m² tomando muestras de suelo hasta 5cm de profundidad y 40 estaciones de búsqueda por tiempo (15 min de revisión) en las que se revisaron en un radio de 10m a partir de cada parcela, las plantas, troncos caídos o en pie, rocas y la superficie del suelo para recolectar macromoluscos (González-Valdivia *et al.* 2010). Las Nymphalidae frugívoras fueron capturadas por medio de trampas Van Someren-Rydon cada 50m sobre un transecto de 500m de longitud y 25m de ancho, totalizando 40 trampas en cada unidad de paisaje (Pozo *et al.* 2008); esto se realizó durante la época lluviosa, periodo de mayor fructificación de la flora arbórea local (Ochoa-Gaona *et al.* 2008). En los lugares abiertos se utilizaron los árboles dispersos para colgar las trampas. El cebo, fermentado de piña, banano y cerveza, fue reemplazado diariamente para evitar sesgos debidos a agentes climáticos o por acción de animales, y mantener constante la calidad del mismo. Las mariposas se retiraron dos veces al día al reponer el cebo.

Sólo se usó el número de registro de individuos, debido a que cada grupo utiliza diferente técnica de muestreo y no es posible homologar las unidades para calcular abundancias por unidad de área para hacer comparaciones.

La identificación taxonómica de las especies se realizó con apoyo de especialistas del

Museo de Zoología de ECOSUR Quintana Roo (Nymphalidae) los especímenes se depositaron en la Colección de Lepidóptera registro INE QNR.IN.018.0497. Para gasterópodos se recibió apoyo de especialistas del Laboratorio de Malacología adscrito a la División de Ciencias Biológicas de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco (UJAT) donde se depositaron los especímenes. La determinación botánica se hizo por comparación con material de referencia de los Herbarios de ECOSUR en San Cristóbal de las Casas, Chiapas y de la UJAT en Villahermosa, Tabasco, los especímenes se depositaron en el herbario de la UJAT. Las aves fueron identificadas en campo mediante el cotejo con las guías ilustradas de Howell & Webb (2005) y Van Perlo (2006).

Análisis estadístico: Con base en la estructura total de las especies de cada comunidad (riqueza se especies) y el registro de individuos de cada especie, se estimaron los índices ecológicos de diversidad Shannon-Wiener, dominancia de Simpson y equitatividad de Pielou siguiendo la sugerencia de Moreno (2001) y Pérez *et al.* (2007). Para éstos cálculos se utilizó EstimateS 8.0 (Colwell 2008). El porcentaje de detección (Efi) se calculó mediante el uso de porcentaje del total de especies observadas con relación al total de especies esperadas en cada unidad y ecomosaico. Asimismo, se promediaron los índices de diversidad, dominancia y equitatividad siguiendo el esquema de trabajo de Castellanos & Serrato (2008).

Se hizo una exploración de los datos mediante análisis de ordenación dimensional no métrica (NMDS) para evaluar la agrupación de las unidades de paisaje del ejido en función del total de organismos considerados. Posteriormente se hizo análisis de cúmulos con el algoritmo de grupos apareados (UPGMA) utilizando como medida de distancia al índice Bray-Curtis, que minimiza el efecto de los doble ceros (Zuur *et al.* 2007). El agrupamiento y la ordenación utilizando PAST 2.0 que es de acceso libre y con la misma robustez que otros paquetes estadísticos (Hammer *et al.* 2001), permitieron determinar el patrón de

diferenciación entre las unidades de paisaje, expresado a través de modificaciones en la composición estructural registrada en el interior de las mismas. Estos patrones de diferenciación o agrupamiento fueron la base para identificar condiciones generales de ambiente y estructura, que fueron denominados categorías de hábitat.

Una vez diferenciados los tipos de hábitats mediante la ordenación y la agrupación, se procedió a identificar las especies indicadoras de cada condición de hábitat mediante el método de asignación del Valor de Indicador o InVal propuesto por Dufrene & Legendre (1997). Este método consiste en una combinación de medidas de especificidad y fidelidad de hábitat (McGeoch *et al.* 2002) que permite distinguir aquellas especies que tienen la mayor afinidad por los diferentes hábitats presentes en un territorio bajo estudio. La herramienta InVal permite identificar a aquellos táxones asociados con mayor peso a las diferentes unidades que configuran el paisaje del ejido, siendo de mayor relevancia aquellas que identifican al bosque, como ecosistema de referencia para la zona. Las especies consideradas como características (indicadoras) de una condición de hábitat fueron aquellas con $\text{InVal} \geq 50\%$, tal como sugieren Tejeda-Cruz *et al.* (2008) y que presentaron una alta significación estadística en la prueba de Monte Carlo, con 1 000 iteraciones aleatorias. El programa utilizado en este procedimiento fue PcOrd 4.25 (McCune & Mefford 1999).

Siguiendo a Schulze *et al.* (2004) y a Heino *et al.* (2009), para evaluar la posible existencia de relaciones entre las diferentes especies indicadoras del bosque, se aplicó una correlación de Pearson, mediante el uso del número de registros de los individuos con un $\text{InVal} \geq 50\%$, se usó esta porque permite relacionar dos variables de manera adimensional (Ruiz-Díaz *et al.* 1998). De tal forma, que se seleccionó el bosque para este análisis, debido a que es el ecosistema a conservar. Con esto, se buscó determinar la existencia de especies que al correlacionarse con la mayoría, puedan funcionar como indicadoras de la biodiversidad. Aquellas especies - que previamente fueron identificadas como indicadoras del bosque

- cuyo número de registros de individuos se correlaciona significativamente con la mayoría de las especies indicadoras de los otros grupos biológicos, se consideraron como especies indicadoras de biodiversidad de dicho hábitat.

RESULTADOS

El porcentaje de detección (Efi): A nivel de unidades de paisaje, la Efi varió entre 65.0 a 77.4%. A nivel de ecomosaicos en la matriz fue 86% mientras que para el bosque 89% (Cuadro 1).

Riqueza de especies: El total de especies de moluscos registrado fue de 50, mariposas 74, aves 218 y árboles 172. En total 514 especies fueron identificadas en el paisaje. La riqueza total dentro de las unidades de paisaje osciló desde las 147 especies en los potreros hasta las 279 especies en vegetación secundaria madura. A nivel de ecomosaicos la riqueza total registrada fue de 411 y 385 especies en la matriz y en el bosque, respectivamente. Con excepción del grupo de flora arbórea, el resto de grupos biológicos comparten el 50% de las especies (Fig. 1). A nivel de grupos biológicos, las aves no mostraron diferencias ni a nivel de unidades de paisaje, ni entre mosaicos ($p > 0.05$). La riqueza de árboles presentó diferencias entre unidades, mas no entre ecomosaicos. En el caso de los gasterópodos, la riqueza de PAD fue diferente al resto de unidades, entre ecomosaicos no hubo diferencias. Las mariposas mostraron diferencias entre unidades y ecomosaicos ($p < 0.05$; Cuadro 1).

Registros de especies: En lo general, los potreros y árboles en línea mostraron mayores diferencias en el número de individuos registrados en todos los grupos biológicos ($p < 0.05$). A nivel de ecomosaicos, sólo las aves no mostraron diferencias (Cuadro 1).

Índices ecológicos: En las unidades del paisaje y con base en los valores promedio, la diversidad del índice Shannon-Wiener fluctuó entre 2.55 en unidades de potreros con árboles

CUADRO 1
Índices de diversidad en unidades y ecomosaicos del paisaje estudiado

TABLE 1
Richness and diversity indices for landscape units and ecomosaics

	GB	Unidades de paisaje							Ecomosaico		
		PAD	AL	AJ	AM	RE _{AM}	RE _{AJ}	RE _{PAD}	REL	MA	RE
S obs.	Árb	18d	57c	74bc	92a	88a	86a	83ab	83ab	128a	124a
	Aves	85a	75a	108a	112a	117a	111a	114a	98a	173a	169a
	Marip	30ab	33ab	49a	40a	36ab	34ab	27b	36ab	65a	51b
	Gast	14b	33a	34a	35a	30a	32a	31a	30a	45a	41a
	Total	147	198	265	279	271	263	255	247	411	385
S esp.	Árb	55	118	152	150	126	114	118	123	167	141
	Aves	104	94	135	142	166	142	151	133	193	191
	Marip	37	43	61	53	50	45	32	50	75	62
	Gast	30	48	43	41	35	39	38	35	42	39
	Total	226	303	291	386	377	340	339	341	477	433
Efi.	%	65.0	65.4	67.8	72.3	71.9	77.4	75.2	72.4	86.2	88.9
Ind. Reg.	Árb	38b	214b	617a	675a	687a	736a	653a	501a	1544b	2577a
	Aves	1077a	693b	743b	659b	469b	561b	571b	449b	3172a	2050a
	Marip	461a	523a	454a	228b	176b	193b	176b	194b	1666a	739b
	Gast	28c	162b	238ab	291a	255ab	267ab	239ab	302a	719b	1063a
H'	Árb	2.66	3.43	3.21	3.68	3.74	3.84	3.73	3.58	3.86	3.93
	Aves	3.16	3.50	4.07	4.17	4.33	4.23	4.28	4.1	4.09	4.46
	Marip	1.94	1.90	2.85	3.06	2.95	2.85	2.81	2.79	2.90	3.04
	Gast	2.43	2.94	3.04	3.17	2.98	2.96	2.95	2.94	3.18	3.03
D	Árb	0.09	0.06	0.09	0.05	0.04	0.03	0.04	0.05	0.05	0.03
	Aves	0.09	0.05	0.03	0.02	0.02	0.02	0.02	0.03	0.03	0.02
	Marip	0.29	0.29	0.11	0.07	0.08	0.09	0.08	0.10	0.11	0.07
	Gast	0.11	0.07	0.06	0.05	0.07	0.07	0.07	0.07	0.06	0.07
E	Árb	0.92	0.85	0.75	0.81	0.84	0.86	0.84	0.81	0.80	0.82
	Aves	0.71	0.81	0.87	0.88	0.91	0.90	0.90	0.89	0.79	0.87
	Marip	0.57	0.54	0.73	0.83	0.82	0.81	0.86	0.78	0.70	0.77
	Gast	0.92	0.84	0.86	0.89	0.88	0.85	0.86	0.87	0.84	0.82
Media	H'	2.55	2.94	3.29	3.52	3.50	3.47	3.44	3.35	3.51	3.62
	D	0.15	0.12	0.07	0.05	0.05	0.05	0.05	0.06	0.06	0.05
	E	0.78	0.76	0.80	0.85	0.86	0.86	0.87	0.84	0.78	0.82

AJ=vegetación secundaria, acahual o barbecho joven, AL=árboles en línea formando cercos vivos, AM=vegetación secundaria, acahual o barbecho maduro, MA=Matriz agropecuaria, PAD=potrero con árboles dispersos, RE=Bosque tropical lluvioso, REAJ=bosque referente de vegetación secundaria joven en ladera, REAM=bosque referente de vegetación secundaria madura en cima de montaña, REL=perturbaciones lineales o caminos en el bosque, REPAD=bosque referente de potreros en partes planas. Letras diferentes indican categorías diferentes (Tukey $p < 0.05$). S obs.=Riqueza observada, S esp.=Riqueza esperada, Ind. Reg.=Individuos registrados, H'=Diversidad de Shannon-Weiner, D=Dominancia de Simpson, E=Equitatividad de Pielou, Media=Promedios de los índices por grupo, Efi.=Eficiencia en la detección (%). GB=Grupo Biológico: Arb=Árboles, Marip=Nymphalidae frugívoras, Gast=Gasterópodos, Total=Total de especies.

AJ=young secondary vegetation or young fallow, AL=trees in a linear arrangement forming live fences, AM=mature secondary vegetation or mature fallow, MA=agricultural matrix, PAD=pasture with scattered trees, RE=tropical rainforest, REAJ=young secondary, hillside reference vegetation, REAM=mature secondary, hill crest reference vegetation, REL=linear disturbance or paths in forests, REPAD=forest reference vegetation for pastures with scattered trees in flat land. Different letters indicate different categories (Tukey $p < 0.05$). S obs.=observed species richness, S esp.=expected species richness, Ind. Reg.=number of individuals, H'=Shannon-Weiner diversity, D=Simpson's dominance index, E=Pielou's evenness index, Media=group means, Efi.=detection efficiency. GB=biological group: Arb=trees, Marip=frugivorous Nymphalidae, Gast=gastropods, Total=Total number of species.

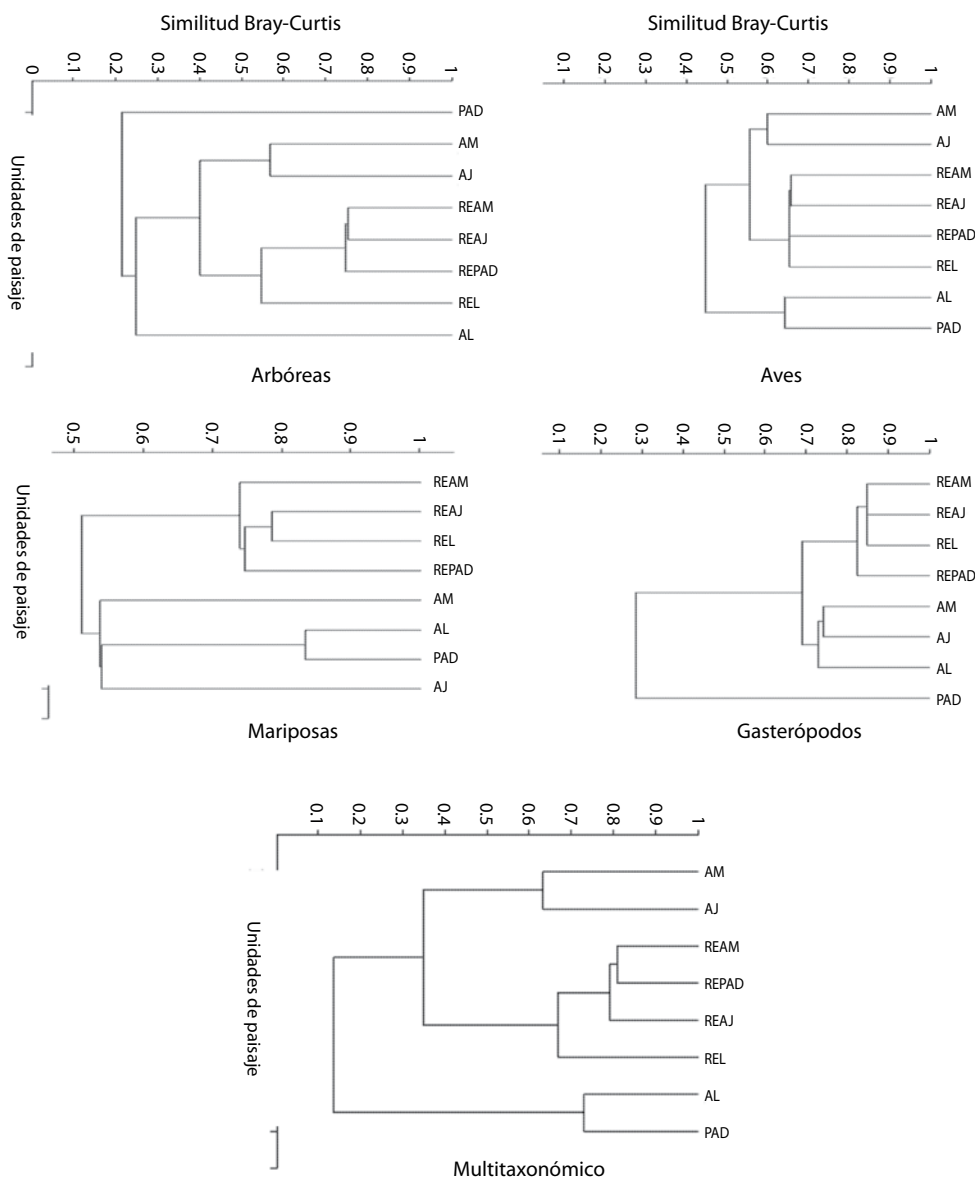


Fig. 1. Dendrogramas de similitud entre unidades de paisaje por grupo biológico y para el conjunto multitaxonómico. AJ y AM=vegetación secundaria joven y madura; AL y PAD=potrereros con árboles en línea y dispersos; REAM=referente vegetación secundaria en la cima de montaña; REAJ=referente de vegetación secundaria joven en laderas; REPAD=referente de potreros con árboles dispersos; y REL=referente de elementos lineales dentro del bosque perturbado

Fig. 1. Dendrograms of similarity between landscape units by biological group and multitaxa ensembles. AJ and AM=young and mature secondary vegetation; AL and PAD=pastureland with hedgerows and scattered trees; REAM=mature secondary vegetation reference community on hill top; REAJ = young secondary vegetation reference community on hillside; REPAD=reference vegetation for pastures with scattered trees in flat land; and REL=reference community for linear elements in disturbed forests.

dispersos y 3.52 en acahuales maduros; el índice de Pielou mostró una distribución equitativa de especies con valores ≥ 0.76 , mientras que la dominancia de Simpson fue ≤ 0.15 , indicando que se trata de poblaciones con abundancias similares. Esto mismo se observa a nivel de ecosistemas ya que los valores promedio del índice Shannon-Wiener fueron 3.51 y 3.62, la dominancia de Simpson fue 0.06 y 0.05, y la equitatividad de Pielou 0.78 y 0.82 para la matriz y para el bosque respectivamente. Por grupos biológicos, el índice de Shannon-Wiener, fluctúa entre 2.90 para mariposas y 4.09 para aves en la matriz, mientras que en el bosque esta varía entre 3.03 para gasterópodos y 4.46 para aves. A nivel de unidades de paisaje, las mariposas frugívoras mostraron baja equitatividad y con especies dominantes en potreros con árboles dispersos y en los árboles en línea ($E \geq 0.57$, $D = 0.29$; Cuadro 1).

Ordenamiento de hábitats: Con base en los cuatro grupos biológicos, se distinguieron tres grandes tipos de hábitats: a) bosque tropical, b) vegetación secundaria y, c) hábitats abiertos y fuertemente perturbados que incluyen a los potreros con árboles dispersos y los árboles en línea. El primer tipo corresponde al ecosistema de bosque, mientras que los dos últimos son parte de la matriz agropecuaria (Fig. 2).

El análisis de agrupamiento o conglomerados confirma la separación de los tres grandes tipos de hábitats arriba mencionados, tanto al analizar cada grupo biológico en particular, como cuando se incluyen todas las especies al hacer el análisis multitaxonómico (Fig. 1).

Especies indicadoras: Con excepción de los moluscos terrestres, todos los grupos biológicos mostraron al menos una especie característica para cada tipo de hábitat del paisaje (bosque, vegetación secundaria o potreros). Del total de especies, 107 (21%) resultaron indicadoras de algún tipo de hábitat, 45 especies son árboles (26%), 38 aves (18%), 14 mariposas (18%) y diez gasterópodos (20%; Apéndice). De estas, 18 especies de árboles, 19 de aves,

siete de mariposas y cinco de gasterópodos tienen un $\text{InVal} \geq 70\%$.

En los potreros, dos especies de árboles son características, *Byrsonima crassifolia* y *Guazuma ulmifolia*, de las cuales la primera es cultivada por su fruta y la segunda es conservada por su valor forrajero. Diez y ocho especies de aves resultaron características de este tipo de hábitat, destacando *Sporophila americana*, *S. torqueola*, *Tyrannus verticalis* y *Crotophaga sulcirostris* ($\text{InVal} \geq 85.2\%$, $p = 0.001$). Las mariposas Nymphalidae están representadas por siete especies, de las cuales destacan *Hamadryas feronia farinulenta* y *H. laodamia saurites*

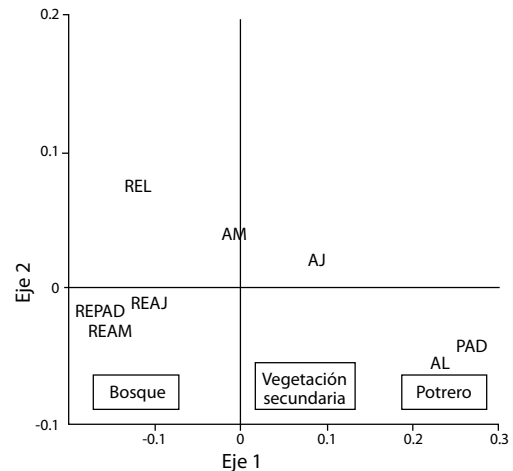


Fig. 2. Ordenamiento dimensional no métrico con base en múltiples táxones que separa los tres tipos de hábitats identificados. AJ y AM=vegetación secundaria joven y madura; AL y PAD=potreros con árboles en línea y dispersos; REAM=referente vegetación secundaria en la cima de montaña; REAJ=referente de vegetación secundaria joven en laderas; REPAD=referente de potreros con árboles dispersos; y REL=referente de elementos lineales dentro del bosque perturbado.

Fig. 2. Non-metric multi-dimensional ordination based on multiple taxa that distinguish among the three habitats types identified. AJ and AM=young and mature secondary vegetation; AL and PAD=pastureland with hedgerows and scattered trees; REAM=mature secondary vegetation reference community on hill top; REAJ=young secondary vegetation reference community on hillside; REPAD=reference community for pastureland with dispersed trees; and REL=reference community for linear elements in disturbed forests.

(InVal \geq 83.7%, $p=0.001$ respectivamente). Ninguna especie de molusco es indicadora de este tipo de hábitat.

En la vegetación secundaria, ocho especies de árboles son características de estas unidades del paisaje, sobresaliendo *Heliocarpus donnell-smithii* y *Trichospermum mexicanum* (InVal=90.1% y 77.6%, $p=0.001$ respectivamente). Diez especies de aves estuvieron asociadas con este hábitat, destacándose *Lepidoptila verreauxii* y *Ortalis vetula* (InVal \geq 80%, $p=0.001$). Las mariposas frugívoras sólo fueron moderadamente características de acahuales, de las tres especies registradas como indicadoras, los biblídinos *Catonephele mexicana* y *Hamadryas amphinome mexicana* alcanzaron un InVal \geq 61% ($p\leq 0.005$). De los gasterópodos, solamente se registraron dos especies, *Lucidella lirata* y *Bulimulus corneus* (InVal=63.3% y 60.7%, $p\leq 0.017$ respectivamente).

En el bosque tropical lluvioso, como vegetación nativa de referencia, se identificaron 35 especies de árboles características entre las que destacan *Chionanthus oblongeolatus*, *Rinorea guatemalense* y *Pouteria campechiana* (InVal \geq 90%, $p=0.001$). Las aves de bosque sumaron diez especies, y las más importantes (InVal \geq 83%, $p=0.001$) fueron las insectívoras *Lipaugus unirufus* y *Schiffornis turdinus* comunes en el sotobosque herbáceo y *Pipra mentalis* que frecuenta el estrato arbóreo bajo, seguidos por el granívoro-frugívoro del dosel *Ramphastos sulfuratus* (InVal=81.5%, $p=0.001$). Hubo cuatro mariposas características de bosque, las Ithomiinae *Oleria victorine paula* y *Napeogenes tolosa tolosa*, la Morphinae *Caligo uranus* y la Satyrinae *Taygetis virgilia* (InVal \geq 67.5%, $p\leq 0.004$). El grupo de especies más sensible por su escasa movilidad, el de los gasterópodos terrestres, que aportó ocho especies como indicadoras de bosque, sobresaliendo *Carychium exiguum mexicanus* y *Helicina oweniana* (InVal=82.6 y 80.9%, $p=0.001$ respectivamente).

Correlaciones entre especies. En el bosque, las correlaciones mostraron que los gasterópodos *Carychium exiguum mexicanus*,

Coelocentrum turris, *Glyphyalinia* aff. *indentata* y *Helicina oweniana* se relacionan significativamente (Pearson, $p<0.05$) con todas las especies indicadoras de la fauna. No obstante, la relación entre la malacofauna y la vegetación arbórea del bosque es menos consistente. Por ejemplo, *Glyphyalinia* aff. *indentata* se correlacionó con 29 especies de árboles, *Helicina oweniana* se correlacionó con 23, mientras *Carychium exiguum mexicanus* lo hizo con 18 de las 35 especies de árboles de bosque. A pesar de esto, en conjunto estas tres especies se correlacionaron con todas las especies de todos los grupos biológicos característicos del bosque, excepto por tres árboles (*Aspidosperma cruentum*, *Eugenia* sp. y *Guarea glabra*). En particular *Glyphyalinia* aff. *indentata* (Zonitidae) se correlaciona con 90% (51) de todas las especies indicadoras del bosque, con la excepción de seis especies de árboles (*Aspidosperma cruentum*, *Eugenia* sp., *Guarea glabra*, *Miconia argentea*, *Pouteria* sp. 1 y *Simira salvadorensis*; Apéndice).

DISCUSIÓN

Eficiencia de muestreo: La eficiencia de captura de los múltiples taxones mediante el método combinado de muestreo aplicado, es similar a la que encuentran Manley *et al.* (2005), en su propuesta para la evaluación y monitoreo en campo de la biodiversidad a escala ecorregional (89%). Esto, da apoyo a la utilidad de los métodos de muestreo aplicados en este estudio, con la particularidad y ventaja de que funcionan bajo condiciones neotropicales.

La diversidad en las unidades y ecosistemas del paisaje es de media a alta (*sensu* Ramírez 2006), pues en la mayoría de los casos el índice de Shannon-Wiener fluctúa entre 2.5 y 3.9, valores que son frecuentes en ambientes poco alterados o procedentes de matrices agropecuarias que presentan una estructura heterogénea (Pérez *et al.* 2007). La riqueza de especies, no obstante, se incrementa en la matriz, contrario a los resultados que Schulze *et al.* (2004) observaron en un paisaje similar en Indonesia, pues en el paisaje estudiado

la vegetación secundaria madura alcanza la mayor riqueza, superando a la del bosque. Pero al igual que Schulze *et al.* (2004) encontramos que las áreas más abiertas por efecto de la dinámica agropecuaria (potreros) son la de menor riqueza. En la matriz se ha perdido o está ausente aproximadamente la mitad de las especies que componen el referente original, lo que se ha encontrado en estudios similares en paisajes dominados por humanos en el Neotrópico (Daily *et al.* 2001, Pérez *et al.* 2006, Tobar & Ibrahim 2010), pero a diferencia de los resultados encontrados por estos autores, algunos elementos de la matriz aportan tanta riqueza y abundancia de especies como la que constituye la estructura de especies nativas de referencia, que habita el bosque original (Ochoa-Gaona *et al.* 2007).

El arreglo espacial - y de manera implícita temporal - de las unidades del paisaje se presenta en un continuo de disturbio antropogénico, en el que la vegetación secundaria representa una fase intermedia que propicia alta riqueza, y en donde se alternan especies de hábitats perturbados y especies propias del bosque (Ochoa-Gaona *et al.* 2007), esto, corresponde con lo descrito por el modelo de disturbio intermedio de Connell (1978). Por otra parte, aunque el cambio en la composición de especies es una evidencia del impacto negativo en la diversidad original de los bosques (González-Espinosa *et al.* 2004), la desaparición de esta fase de vegetación secundaria y la pérdida de remanentes de bosque nativo haría más homogéneo el paisaje y la pérdida de especies nativas del bosque sería permanente.

La conservación biológica y la producción agropecuaria en el trópico solo pueden compatibilizarse, como en el paisaje estudiado, si se mantiene un balance entre áreas boscosas conservadas y otras aprovechadas para las actividades económicas. La permanencia de áreas continuas y extensas de bosque tropical, conectadas a fragmentos dispersos del bosque, inmersos en una matriz agropecuaria heterogénea, dominada por sistemas agroforestales facilita el flujo biológico (Harvey & Ibrahim 2003). Estos arreglos varían tanto

en lo espacial como en lo temporal, pero su persistencia a través del paisaje dominado por humanos, mantiene la resiliencia de las comunidades biológicas propias de los ecosistemas boscosos por el flujo biológico desde los hábitats conservados hacia los que componen la matriz del paisaje. Ésta, a su vez es permeable debido a la composición y estructura arbórea característicos de las unidades del paisaje agropecuario del ejido, permitiendo su persistencia y su capacidad de recuperación (Folke *et al.* 2004).

Ordenamiento y agrupación: Al ordenar las unidades del paisaje, se comprobó que el bosque es el refugio de un conjunto de organismos relativamente característicos de ésta condición, y que constituyen la comunidad biótica de referencia para el bosque tropical lluvioso de la zona montañosa del paisaje tropical estudiado. La distinción de tres grupos de hábitats basada en la composición multitaxonómica, y que separa al bosque de la vegetación secundaria y, a ambas de los potreros (unidades PAD y AL), fue previamente detectada por Schulze *et al.* (2004), Sánchez *et al.* (2005), Harvey & González-Villalobos (2007) y Pérez *et al.* (2007). De manera similar a nuestros resultados, estos autores mencionan que la diversidad es modificada por el cambio de uso forestal al agropecuario, y que el bosque mantiene una porción de especies características del mismo. Asimismo, concuerdan con nosotros en que el manejo de paisajes heterogéneos, con remanentes de bosque de tamaño suficiente para albergar a las especies propias del mismo, junto a prácticas de agricultura y ganadería que produzcan matrices heterogéneas, permiten una alta conservación de la biodiversidad y funcionalidad ecológica de los paisajes dominados por humanos.

Indicadores multitaxonómicos: Nuestros resultados muestran un patrón de mayor a menor diversidad de especies características en la secuencia bosque-vegetación secundaria-potreros (Apéndice). De forma similar a nuestros resultados, Schulze *et al.* (2004)

encontraron que una proporción del 20% de los organismos resultó buen predictor para los hábitats. Al aplicar un $\text{InVal} \geq 70\%$, 49 especies serían las más consistentes y estables como indicadores ecológicas (McGeoch *et al.* 2002). Las especies de árboles características de bosque reportadas por Ochoa-Gaona *et al.* (2007): *Brosimum alicastrum*, *Chionanthus oblancheolatus*, *Dialium guianensis*, *Pouteria campechiana*, *Protium copal*, *Quararibea funebris* y *Rinorea guatemalensis* en nuestro estudio obtuvieron un $\text{InVal} \geq 70\%$. Las más importantes como indicadores de éste hábitat por presentar $\text{InVal} \geq 90\%$ resultaron ser: *C. oblancheolatus*, *R. guatemalensis* y *P. campechiana*. En la matriz agropecuaria nuestros hallazgos coinciden con las especies de árboles encontradas por Ferguson *et al.* (2003), tales como *Bursera simaruba*, *Acacia mayana* y *Cecropia obtusifolia* en vegetación secundaria y *Guauma ulmifolia* en los potreros. En cuanto a aves, Arriaga-Weiss *et al.* (2008) también mencionan como especialistas de bosque a *Lipaugus unirufus* y *Pipra mentalis* que coinciden con nuestros registros, con más de 83% de InVal , mientras que en potreros mencionan a *Crotophaga sulcirostris*, *Quiscalus mexicanus*, *Sporophila torqueola* que en nuestros registros tienen un $\text{InVal} \geq 75\%$. Por el contrario, estos mismos autores registran a *Chondrohierax uncinatus* y *Myiodynastes luteiventris* como especialistas de bosque, mientras que en nuestro estudio resultaron indicadoras de potreros con $\text{InVal} > 73\%$. De las especies de mariposas, DeVries & Walla (2001) mencionan a *Taygetis virgilia* como característica de bosques del Neotrópico, lo cual se confirma con el resultado de este estudio con un $\text{InVal} = 67\%$. En cuanto a moluscos, Snodgrass (1998) - basado en registros paleontológicos - menciona a *Carychium exiguum* como una especie indicadora del bosque conservado y muy sensible a la perturbación; en nuestro trabajo, esta especie resultó característica de bosques con $\text{InVal} = 82\%$, que es el mayor valor de todos los moluscos. En los potreros, los árboles, aves y mariposas estuvieron bien representados, pero no así los moluscos, lo cual puede deberse a su restringida movilidad y a su sensibilidad a

la insolación y menor humedad en este hábitat (Pérez *et al.* 2007), siendo por ello este grupo el más afectado por la pérdida de la cobertura del bosque tropical.

Cuatro especies de moluscos se correlacionaron con casi la totalidad de las especies pertenecientes a los otros grupos biológicos característicos del bosque. Esto es similar a lo reportado por Lawton *et al.* (1998), quienes encontraron que de ocho grupos biológicos correlacionados con base en su riqueza de especies, ninguno resultó buen predictor de la diversidad en general, por tanto, el uso de registros de individuos utilizado en ésta investigación resulta valioso metodológicamente. Estas cuatro especies podrían considerarse como predictoras de la diversidad, incluso mejor que los invertebrados indicadores reportados por Kerr *et al.* (2000), debido a que son más fáciles de muestrear e identificar. Esto, además responde a los señalamientos de Lindenmayer *et al.* (2000), quienes mencionan que aún no se han establecido las relaciones de posibles indicadores con la biodiversidad total. En este sentido, los gasterópodos se muestran como un grupo de especies indicadoras, tan efectivo como el de las aves mencionadas por Bani *et al.* (2006). A diferencia de estos autores, en nuestro estudio se correlacionaron todas las especies previamente identificadas como características del bosque, incorporando todos los grupos biológicos. Con este método, se detectaron las especies que posiblemente funcionan como indicadoras de biodiversidad del bosque tropical lluvioso estudiado, siendo estas las cuatro especies arriba mencionadas. Además, los gasterópodos por su sensibilidad a los impactos (Pérez *et al.* 2007) y su escasa vagilidad, constituyeron el grupo de organismos más relevantes como indicadores de la calidad del hábitat del bosque tropical lluvioso local.

Nuestros hallazgos confirman que los diferentes grupos biológicos contienen especies características de los diferentes tipos de hábitats del paisaje y en particular del bosque conservado. El aporte de este estudio, es el de identificar las especies de gasterópodos que resultaron indicadoras de la biodiversidad

del bosque tropical lluvioso de la zona. Esto brinda una nueva perspectiva sobre el papel de especies sensibles de la mesofauna en el enriquecimiento de opciones para el monitoreo de la calidad ecológica de los bosques y su biodiversidad.

AGRADECIMIENTOS

A los ejidatarios de Niños Héroes de Chapultepec, Tenosique por su colaboración. A Isidro Pérez Hernández, Vicente López Moreno, Orlando Lara López y Eduardo Cambranis González por su apoyo en el trabajo de campo. Por su ayuda en la identificación de especies, a Miguel Martínez Icó y Ángeles Guadarrama (árboles), Jaqueline Gamboa Aguilar (gasterópodos) y Noemí Salas Suárez (mariposas). FOMIX-CONACYT-Tabasco, financió parcialmente este trabajo bajo el proyecto: “Especies forestales de uso múltiple: caracterización de sus usos y potencial de aplicación en planes de fomento forestal, agroforestal y silvopastoril en el municipio de Tenosique, Tabasco” TAB-2007-C09-74820. A ECOSUR por las facilidades humanas, científicas, de infraestructura y logísticas. A la DIA-SRE de México por la beca 811-06-3-728.5/6457/07 para los estudios de doctorado del primer autor.

RESUMEN

El uso de especies indicadoras para caracterizar unidades ecológicas específicas es de gran importancia en la biología de la conservación/restauración. El objetivo del estudio fue identificar desde una perspectiva multitaxonómica, las especies que caracterizan distintas unidades de un paisaje. Así, se diferenciaron dos ecosistemas: bosque tropical lluvioso y matriz agropecuaria con cuatro unidades de paisaje cada uno. Se incluyeron cuatro grupos biológicos: aves (muy móviles), mariposas frugívoras diurnas (moderadamente móviles), gasterópodos terrestres (poco móviles) y árboles (sésiles). La eficiencia de muestreo en los ecosistemas fue $\geq 86\%$. Se registraron 50 especies de moluscos, 74 de mariposas, 218 de aves y 172 de árboles, totalizando 514 especies. Mediante ordenamiento y agrupamiento, se diferenciaron tres tipos de hábitats: bosque tropical lluvioso, vegetación secundaria y potreros con árboles. Aplicando el método InVal ($\geq 50\%$), se identificaron 107 especies indicadoras, de las cuales 45 fueron árboles, 38 aves, 14 mariposas y diez gasterópodos. De

éstas, 35 especies de árboles, diez de aves, cuatro de mariposas y ocho de gasterópodos son indicadoras del bosque. Diez, veintiocho, diez y dos especies (de cada grupo respectivamente) caracterizaron a la matriz agropecuaria. En el bosque, los gasterópodos *Carychium exiguum*, *Coelocentrum turris*, *Glyphyalinia* aff. *indentata* y *Helicina oweniana* se correlacionaron significativamente ($p < 0.05$) con 90% de las especies indicadoras. Estos gasterópodos pueden, además de diferenciar la calidad del hábitat, ser indicadoras de la biodiversidad del bosque. La vegetación secundaria representó una fase intermedia de perturbación que propicia alta riqueza en la matriz agropecuaria. De manera que se aporta una perspectiva multitaxonómica que incluye el papel de la mesofauna en el monitoreo ecológico de agropaisajes.

Palabras clave: especies características, bosque lluvioso, paisajes culturales, biodiversidad, grupos de hábitat, México.

REFERENCIAS

- Arriaga-Weiss, S., S. Calmé & C. Kampichler. 2008. Bird communities in rainforest fragment: guild responses to habitat variables in Tabasco, Mexico. *Biodivers. Conserv.* 17: 173-190.
- Bani, L., D. Massimino, L. Bottoni & R. Massa. 2006. A multiscale method for selecting indicator species and priority conservation areas: a case study for broadleaved forests in Lombardy, Italy. *Conserv. Biol.* 20: 512-526.
- Baqueiro-Cárdenas, E.R., L. Borabe, C.G. Goldaracena-Islas & J. Rodríguez-Navarro. 2007. Los moluscos y la contaminación. Una revisión. *Rev. Mex. Biodiv.* 78: 1-7.
- Beever, E.A., R.K. Swihart & B.T. Bestelmeyer. 2006. Linking the concept of scale to studies of biological diversity: evolving approaches and tools. *Divers. Distrib.* 12: 229-235.
- Berger, B. & R. Dallinger. 1993. Terrestrial snails as quantitative indicators of environmental metal pollution. *Environ. Monit. Assess.* 25: 65-84.
- Bibby, C., M. Jones & S. Marsden. 1998. Expedition field techniques: bird surveys. Royal Geographical Society, Londres, Inglaterra.
- Bustamante, R. & A.A. Grez. 1995. Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. *Ambient. Desarro.* 11: 58-63.
- Castellanos, P.M. & C. Serrato. 2008. Diversidad de invertebrados acuáticos en un nacimiento de río en el

- páramo de Santurbán, norte de Santander. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 32: 79-86.
- Castellón, T.D. & K.E. Sieving. 2006. An experimental test of matrix permeability and corridor use by an endemic understory bird. *Conserv. Biol.* 20: 135-145.
- Chazdon, R.L. 2008. Beyond deforestation: restoring forest and ecosystems services on degraded land. *Science* 20: 1458-1460.
- Chazdon, R.L., C. Harvey, O. Komar, M. van Breugel, B.G. Ferguson, D.M. Griffith, M. Martínez-Ramos, H. Morales, R. Nigh, L. Soto-Pinto & S.M. Philpot. 2008. Beyond reserves: A research agenda for conserving biodiversity in tropical human-modified landscapes. *Biotropica* 41: 142-153.
- CITES. 1973. Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna Silvestres. Washington DC, Washington, EEUU. (Consultado: 4 Noviembre 2010, www.cites.es/citesapp/Legislacion+CITES/LegislacionAplicacion.htm).
- Colwell, R.K. 2008. EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from samples. Version 8. University of Connecticut. (Disponible en: <http://www.viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>).
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Cook, W.M., R.M. Anderson & E.W. Schweiger. 2004. Is the matrix really inhospitable? Vole runway distribution in an experimentally fragmented landscape. *Oikos* 104: 5-14.
- COP 10 - About the Conference of the Parties. (Consultado: 19 Noviembre 2010, www.cbd.int/cop10/about/).
- Daily, G.C., P.R. Ehrlich & G.A. Sánchez-Azofeifa. 2001. Countryside biogeography: use of human-dominated habitats by the avifauna of southern Costa Rica. *Ecol. Appl.* 11: 1-13.
- DeVries, P.J. & T.R. Walla. 2001. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. *Biol. J. Linn. Soc.* 74: 1-15.
- Diario Oficial de la Federación. 2008. Decreto por el que se declara área natural protegida con la categoría de área de protección de flora y fauna, la región conocida como Cañón del Usumacinta, localizada en el Municipio de Tenosique, en el Estado de Tabasco, 22 de Septiembre de 2008. (Consultado: 29 junio 2010, vlex.com.mx/vid/categoria-flora-fauna-usumacinta-tenosique-42835362).
- Dobson, A.P., A.D. Bradshaw & A.J.M. Baker. 1997. Hopes for future: restoration ecology and conservation biology. *Science* 277: 515-522.
- Driscoll, D.A. 2005. Is the matrix a sea? Habitat specificity in a naturally fragmented landscape. *Ecol. Entomol.* 30: 8-16.
- Dufrene, M. & P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67: 345-366.
- Ellenberg, H. & D. Mueller-Dombois. 1967. Tentative physiognomic-ecological classification of plant formations of the earth. *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stifg. Rübel, Zürich* 37: 21-55.
- Ferguson, B.G., J. Vandermeer, H. Morales & D.M. Griffith. 2003. Post-agricultural succession in El Petén, Guatemala. *Conserv. Biol.* 17: 818-828.
- Folke, C., S. Carpenter, B. Walker, M. Scheffer, T. Elmqvist, L. Gunderson & C.S. Holling. 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 35: 557-581.
- Forman, R. & M. Godron. 1986. *Landscape ecology*. Wiley, Nueva York, EEUU.
- Gobierno del Estado. 1997. Municipio de Tenosique. Secretaría de Desarrollo Social y Protección Ambiental, Gobierno del Estado de Tabasco. Villahermosa, Tabasco, México.
- González-Espinosa, M., J.M. Rey-Benayas, M. Ramírez-Marcial, M.A. Huston & D. Golicher. 2004. Tree diversity in the northern Neotropics: regional patterns in highly diverse Chiapas, Mexico. *Ecography* 27: 741-756.
- González-Valdivia, N., S. Ochoa-Gaona, E. Cambranis, O. Lara, I. Pérez-Hernández, A. Ponce-Mendoza, J.L. Rangel-Ruiz, J. Gamboa-Aguilar, C. Kampichler, C. Pozo y B.G. Ferguson. 2010. Gasterópodos terrestres asociados a un paisaje agropecuario y a un referente ecológico en el sureste de México. *In* L.J. Rangel-Ruiz, J. Gamboa-Aguilar, S.L. Arriaga-Weiss & W.M. Contreras-Sánchez (eds.). *Perspectivas en Malacología Mexicana*. Colección José N. Rovirosa. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. pp. 90-122.
- Hammer, Ø., D. Harper & P. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Paleontol. Electron.* 4: 1-9. (Disponible en línea: palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm).
- Harvey, C. & J. González-Villalobos. 2007. Agroforestry systems conserve species-rich but modified

- assemblages of tropical birds and bats. *Biodivers. Conserv.* 16: 2257-2292.
- Harvey, C.A. & M. Ibrahim. 2003. Diseño y manejo de la cobertura arbórea en fincas ganaderas para mejorar las funciones productivas y brindar servicios ecológicos. *Agrof. en las Américas* 10: 39-40.
- Heino, J., K.T. Tolonen, J. Kotanen & L. Paasivirta. 2009. Indicator groups and congruence of assemblage similarity, species richness and environmental relationships in littoral macroinvertebrates. *Biodivers. Conserv.* 18: 3085-3098.
- Higgs, E. 2003. *Nature for design: People, natural processes and ecological restoration*. Massachusetts Institute of Technology, Cambridge, EEUU.
- Holl, K.D. & E.E. Crone. 2004. Applicability of landscape and island biogeography theory to restoration of riparian understorey plants. *J. Appl. Ecol.* 41: 922-933.
- Holling, C.S. 2001. Understanding the complexity of economic, ecological and social systems. *Ecosystems* 4: 390-405.
- Howell, S. & S. Webb. 2005. *A guide to the birds of México and northern Central America*. Oxford, Oxford, Nueva York, EEUU.
- Isaac-Márquez, R., B. de Jong, A. Eastmond, S. Ochoa-Gaona & S. Hernández. 2005. Estrategias productivas campesinas: un análisis de los factores condicionantes del uso de suelo en el Oriente de Tabasco, México. *Universidad y Ciencia* 21: 56-72.
- Jobin, B., J. Beaulieu, M. Grenier, L. Bélanger, C. Maisonneuve, D. Bordage & B. Filion. 2003. Landscape changes and ecological studies in agricultural regions, Québec, Canada. *Landsc. Ecol.* 18: 575-590.
- Kattan, G.H., H. Álvarez-López & M. Giraldo. 1994. Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. *Conserv. Biol.* 8: 138-146.
- Kerr, J.T., A. Sugar & L. Packer. 2000. Indicator taxa, rapid biodiversity assessment, and nestedness in an endangered ecosystem. *Conserv. Biol.* 14: 1726-1734.
- Kupfer, J.A., G.P. Malanson & S.B. Franklin. 2006. Not seeing the ocean for the islands: The mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Global Ecol. Biogeogr.* 15: 8-20.
- Lawton, J.H., D.E. Bignell, B. Bolton, G.F. Bloemers, P. Eggleton, P.M. Hammond, M. Hodda, R.D. Holt, T.B. Larsen, N.A. Mawdsley, N.E. Stork, D.S. Srivastava & A.D. Watt. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature* 391: 72-76.
- Lindenmayer, D.B., C.R. Margules & D.B. Botkin. 2000. Indicators of diversity for ecologically sustainable forest management. *Conserv. Biol.* 14: 941-950.
- Manley, P.N., M.D. Schlesinger, J.K. Roth & B. Van Horne. 2005. A field-based evaluation of a presence-absence protocol for monitoring ecoregional-scale biodiversity. *J. Wildl. Manag.* 69: 950-966.
- Marín, L., J.L. León-Cortés & C. Stefanescu. 2009. The effect of an agro-pasture landscape on diversity and migration patterns of frugivorous butterflies in Chiapas, Mexico. *Biodivers. Conserv.* 18: 919-934.
- McCune, B. & M.J. Mefford. 1999. *Multivariate analysis of ecological data*. Version 4.25. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, EEUU.
- McGeoch, M.A., B.J. Van Rensburg & A. Botes. 2002. The verification and application of bioindicators: a case of study of dung beetles in a savanna ecosystem. *J. Appl. Ecol.* 39: 661-672.
- Metzger, J.P. 2006. How deal with non-obvious rules for biodiversity conservation in fragmented areas. *Nat. Conservacao*. 4: 125-137.
- Moreno, C.E. 2001. *Método para medir la biodiversidad*. M&T-Manuales y Tesis SEA. CYTED-ORCYT/ UNESCO-SEA, Zaragoza, España.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragments: implications for conservation. *Tree* 10: 58-62.
- Noss, R.F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conserv. Biol.* 12: 822-835.
- Ochoa-Gaona, S., F. Hernández-Vázquez, B.H.J. de Jong & F. Gurri. 2007. Pérdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación del sistema agrícola de roza-tumba-quema: un estudio de caso en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 81: 65-80.
- Ochoa-Gaona, S., I. Pérez-Hernández & B. De Jong. 2008. Fenología reproductiva de las especies arbóreas del bosque tropical de Tenosique, Tabasco, México. *Rev. Biol. Trop.* 56: 657-673.
- Ochoa-Gaona, S., M. González-Espinosa, J.A. Meave & V. Sorani-Dal Bon. 2004. Effect of forest fragmentation on the woody flora of the highlands of Chiapas, Mexico. *Biodivers. Conserv.* 13: 867-884.
- Pérez, A.M., M. Sotelo, F. Ramírez, A. López & I. Siria. 2006. Conservación de la biodiversidad en sistemas

- silvopastoriles de Matiguás y Río Blanco (Matagalpa, Nicaragua). *Ecosistemas* 15: 125-141.
- Pérez, A.M., M. Sotelo, I. Siria, R. Alkemade & L. Aburto. 2007. Developing a species-based model for biodiversity assessment in an agricultural landscape in Nicaragua. *Gaia* 8: 1-54.
- Perfecto, I. & J. Vandermeer. 2002. Quality of agroecological matrix in a tropical montane landscape: ants in coffee plantations in southern of Mexico. *Conserv. Biol.* 16: 174-182.
- Perfecto, I. & J. Vandermeer. 2008. Biodiversity conservation in tropical agroecosystems: A new conservation paradigm. *Ann. NY Acad. Sci.* 1134: 173-200.
- Pozo, C., N. Salas-Suárez, B. Prado-Cuellar & E. May-Uc. 2009. Riqueza de mariposas diurnas (Lepidoptera: Rophalocera) en el Santuario del Manatí y una propuesta para su uso en el monitoreo de ambientes terrestres del área, p. 139-147. *In* J. Espinoza-Avalos, G.A. Islebe & H.A. Hernández-Arana (eds.). *El sistema ecológico de la bahía de Chetumal/Corozal: costa occidental del Mar Caribe.*, ECOSUR, Chetumal, Quintana Roo, México.
- Pozo, C., A. Luis-Martínez, J. Llorente-Bousquets, N. Salas-Suárez, A. Maya-Martínez, I. Vargas-Fernández & A. Warren. 2008. Seasonality and phenology of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea) of Mexico's Calakmul region. *Fla. Entomol.* 91: 407-422.
- Ramírez, A. 2006. *Ecología: Métodos de muestreo y análisis de poblaciones y comunidades*. Editorial Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Bogotá, Colombia.
- Ramírez-Marcial, N., M. González-Espinosa & G. Williams-Linera. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forests in Chiapas, Mexico. *Forest. Ecol. Manag.* 154: 311-326.
- Rangel-Ruiz, L.J. & J. Gamboa-Aguilar. 2000. Gasterópodos epicontinentales de la Reserva de la Biósfera Pantanos de Centla, Tabasco. *Universidad y Ciencia* 15: 129-140.
- Rangel-Ruiz, L.J. & J. Gamboa-Aguilar. 2006. Listado preliminar de gasterópodos terrestres de "Boca del Cerro" Tenosique, Tabasco, México. *Kuxulkab'* 11: 51-57.
- Ruiz-Díaz, F., F.J. Barón López, E. Sánchez Font & L. Parras Guijosa. 1998. *Bioestadística. Métodos y aplicaciones*. Facultad de Medicina, Universidad de Málaga, España.
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Distrito Federal, México. (Disponible en línea en http://www.conabio.gob.mx/institucion/centrodoc/doctos/vegetacion_de_mexico.html).
- Sánchez, D., C. Harvey, A. Grijalva, A. Medina, S. Vélchez & B. Hernández. 2005. Diversidad, composición y estructura de la vegetación en un agropaisaje ganadero en Matiguás, Nicaragua. *Rev. Biol. Trop.* 53: 387-414.
- Saunders, D.A., R.J. Hobbs & C.R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystems fragmentation: a review. *Conserv. Biol.* 5: 18-32.
- Schulze, C.H., M. Waltert, P.J.A. Kessler, R. Pitopang, R. Shahabuddin, D. Veddeker, M. Mühlenberg, S.R. Gradstein, C. Leuschner, I. Steffan-Dewenter & T. Tschamtké. 2004. Biodiversity indicator groups of tropical land-use systems: comparing plants, birds, and insects. *Ecol. Appl.* 14: 1321-1333.
- Secrest, M.F., M.R. Willig & L.L. Peppers. 1996. The legacy of disturbance on habitat associations of terrestrial snail in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica* 28: 502-514.
- Snodgrass, K.M. 1998. Theler ancient climate as inferred by land snails at the Brokenleg Bend locality, Oklahoma. *J. Undergraduate Res.* 1: 154-160.
- Spellerberg, I.F. 2005. *Monitoring ecological change*. Universidad de Cambridge, Cambridge, Inglaterra.
- Stouffer, P.C. & R.O. Bierregaard. 1995. Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology* 76: 2429-2445.
- Tejeda-Cruz, C., K. Mehltreter & V.J. Sosa. 2008. Indicadores ecológicos multitaxonómicos, p. 271-278. *In* R.H. Manson, V. Hernández-Ortiz, S. Gallina & K. Mehltreter (eds.). *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: Biodiversidad, manejo y conservación*. Instituto de Ecología e Instituto Nacional de Ecología. México.
- Tobar, D. & M. Ibrahim. 2010. ¿Las cercas vivas ayudan a la conservación de la diversidad de mariposas en paisajes agropecuarios? *Rev. Biol. Trop.* 58: 447.
- Tobar, D., M. Ibrahim & F. Casasola. 2007. Diversidad de mariposas en un paisaje agropecuario del Pacífico Central de Costa Rica. *Agrof. en las Américas* 45: 58-65.
- Toledo, V.M. & N. Barrera-Bassols. 2008. La memoria biocultural: La importancia ecológica de las sabidurías tradicionales. *Perspectivas Agroecológicas* 3, Icaria, Barcelona, España.

- Turner, I.M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *J. Appl. Ecol.* 33: 200-209.
- Turner, M., R. Gardner & R.O'Neill. 2001. *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*. Springer, Nueva York, EEUU.
- Van Perlo, B. 2006. *Birds of México and Central America. Illustrated Checklist*. Princeton, Nueva Jersey, EEUU.
- Vera-Ardila, M.L. & E.L. Linares. 2005. Gastrópodos de la región subxerofítica de La Herrera, Mosquera, Cundinamarca, Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 29: 439-456.
- Villavicencio-Enríquez, L. & J.I. Valdez-Hernández. 2003. Análisis de la estructura arbórea del sistema agroforestal rusticano de café en San Miguel, Veracruz, México. *Agrociencia* 37: 413-423.
- Walker, B., S. Carpenter, J. Anderies, N. Abel, G. Cumming, M. Janssen, L. Lebel, J. Norberg, G.D. Petersen & R. Pritchard. 2002. Resilience management in social-ecological systems: a working hypothesis for a participatory approach. *Cons. Ecol.* 6: 14.
- Wilcox, B.A., D.D. Murphy, P.R. Ehrlich & G.T. Austin. 1986. Insular biogeography of the montane butterfly faunas in the Great Basin: Comparison with birds and mammals. *Oecologia* 69: 188-194.
- Young, T.P. 2000. Restoration ecology and conservation biology. *Biol. Conserv.* 92: 73-83.
- Zonneveld, I. 1989. The land unit: A fundamental concept in landscape ecology, and its application. *Landscape Ecol.* 3: 67-83.
- Zuur, A., E. Ieno & G. Smith. 2007. Analyzing ecological data, p. 163-179. *In* M. Gail, K. Krickeberg, J. Samet, A. Tsiatis & W. Wong (eds.). *Statistics for biology and health*. Springer, Nueva York, EEUU.

APÉNDICE

Indicadores multitaxonómicos de los tipos de hábitats en que se agrupan las unidades del paisaje

APPENDIX

Multitaxa indicators of the habitats types into which the landscape units are grouped

Especies características del bosque tropical lluvioso				
Grupo biológico	Especie	Familia	InVal (%)	p
Árbol	<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	Euphorbiaceae	56.3	0.008
Árbol	<i>Aspidosperma cruentum</i> Woodson	Apocynaceae	57.1	0.002
Árbol	<i>Aspidosperma megalocarpum</i> Müll. Arg.	Apocynaceae	74.1	0.001
Árbol	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	Moraceae	87.6	0.001
Árbol	<i>Brosimum lactescens</i> (S. Moore) C.C. Berg.	Moraceae	54.4	0.010
Árbol	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	Clusiaceae	55.2	0.004
Árbol	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.*	Flacourtiaceae	89.6	0.001
Árbol	<i>Chionanthus oblongeolatus</i> (B.L. Rob.) P.S. Green*	Oleacea	100	0.001
Árbol	<i>Chione chiapasensis</i> Standl.	Rubiaceae	64.3	0.002
Árbol	<i>Cryosophila argentea</i> Bartlett ^{NOM}	Arecaceae	81.9	0.001
Árbol	<i>Dendropanax arboreum</i> (L.) Decne. & Planch.	Araliaceae	56.6	0.009
Árbol	<i>Dialium guianensis</i> (Aubl.) Sandwith	Fabaceae	70.0	0.001
Árbol	<i>Eugenia</i> sp.	Myrtaceae	73.5	0.001
Árbol	<i>Guarea glabra</i> Vahl.	Meliaceae	64.7	0.001
Árbol	<i>Ilex costaricensis</i> Donn. Sm.	Aquifoliaceae	68.8	0.001
Árbol	<i>Manilkara chicle</i> (Pittier) Gilly	Sapotaceae	71.4	0.001
Árbol	<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	Sapotaceae	83.6	0.001
Árbol	<i>Miconia argentea</i> (Sw.) DC	Melastomataceae	53.7	0.006
Árbol	<i>Nectandra lundellii</i> C.K. Allen	Lauraceae	81.9	0.001
Árbol	<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees	Lauraceae	59.1	0.001
Árbol	<i>Ouratea lucens</i> (Kunth) Engl.	Ochnaceae	57.1	0.004
Árbol	<i>Oxandra belicensis</i> (Lundell) Lundell	Annonaceae	64.3	0.001
Árbol	<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Roem. & Schult.	Rubiaceae	58.2	0.002
Árbol	<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni*	Sapotaceae	90.8	0.001
Árbol	<i>Pouteria reticulata</i> (Eng.) Eymma	Sapotaceae	83.6	0.001
Árbol	<i>Pouteria</i> sp. 1	Sapotaceae	54.2	0.005
Árbol	<i>Pouteria</i> sp. 2	Sapotaceae	64.3	0.001
Árbol	<i>Protium copal</i> (Schltdl. & Cham.) Eng.	Anacardiaceae	79.4	0.001
Árbol	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn. Sm.	Moraceae	87.0	0.001
Árbol	<i>Psychotria chiapensis</i> Standl.	Rubiaceae	58.1	0.004
Árbol	<i>Quararibea funebris</i> (La Llave) Vischer	Bombacaceae	87.7	0.001
Árbol	<i>Rinorea guatemalensis</i> (S. Watson) Bartlett*	Violaceae	95.2	0.001
Árbol	<i>Sebastiania tuerckheimiana</i> (Pax & K. Hoffm.)	Euphorbiaceae	57.2	0.010
Árbol	<i>Simira salvadorensis</i> (Standl.) Steyererm.	Rubiaceae	55.2	0.006
Árbol	<i>Trophis racemosa</i> (L.) Urb.	Moraceae	63.0	0.002
Aves	<i>Dendrocincla anabatina</i> Sclater ^{NOM}	Dendrocolaptidae	50	0.016
Aves	<i>Columba cayennensis</i> Bonnaterra	Columbidae	58.2	0.004
Aves	<i>Geotrygon montana</i> Linnaeus	Columbidae	55.6	0.005
Aves	<i>Lipaugus unirufus</i> Sclater	Cotingidae	88.5	0.001
Aves	<i>Pipra mentalis</i> Sclater	Pipridae	83.3	0.001
Aves	<i>Ramphastos sulfuratus</i> Lesson	Ramphastidae	81.5	0.001

APÉNDICE (Continuación)
Indicadores multitaxonómicos de los tipos de hábitats en que se agrupan las unidades del paisaje

APPENDIX (Continued)
Multitaxa indicators of the habitats types into which the landscape units are grouped

Grupo biológico	Especie	Familia	InVal	p
Aves	<i>Schiffornis turdinus</i> (Wied-Neuwied)	Cotingidae	83.3	0.001
Aves	<i>Trogon massena</i> Gould	Trogonidae	61.1	0.001
Aves	<i>Uropsila leucogastra</i> (Gould)	Trogloditidae	60.4	0.003
Aves	<i>Xiphorhynchus flavigaster</i> Swainson	Dendrocolaptidae	64.5	0.002
Mariposas	<i>Caligo uranus</i> Herrich-Schäffer	Morphinae	82.4	0.002
Mariposas	<i>Napeogenes tolosa tolosa</i> (Hewitson)	Ithomiinae	72.7	0.001
Mariposas	<i>Oleria victorine paula</i> (Weymer)	Ithomiinae	84.2	0.001
Mariposas	<i>Taygetis virgilia</i> (Cramer)	Satyrinae	67.5	0.004
Gasterópodos	<i>Carychium exiguum mexicanus</i> Say	Carychiidae	82.6	0.001
Gasterópodos	<i>Coelocentrum turris</i> Pfeiffer	Urocoptidae	76.3	0.001
Gasterópodos	<i>Glyphialinia</i> aff. <i>indentata</i>	Zonitidae	72.7	0.001
Gasterópodos	<i>Helicina oweniana</i> Pfeiffer	Helicinidae	80.9	0.001
Gasterópodos	<i>Miradiscops opal</i> (Pilsbry)	Systrophiiidae	62.6	0.001
Gasterópodos	<i>Neocyclotus dysonii ambiguus</i> Martens	Cyclophoridae	58.2	0.011
Gasterópodos	<i>Spiraxis</i> sp. 2	Spiraxidae	77.5	0.001
Gasterópodos	<i>Thysanophora impura</i> Morelet	Thysanophoridae	51.0	0.007
Especies características de la vegetación secundaria				
Grupo biológico	Especie	Familia	InVal	p
Árbol	<i>Acacia mayana</i> Lundell	Fabaceae	61.4	0.007
Árbol	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Burseraceae	55.9	0.003
Árbol	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol	Cecropiaceae	56.1	0.007
Árbol	<i>Heliocarpus donnell-smithii</i> Rose*	Tiliaceae	90.1	0.001
Árbol	<i>Lippia cardiostegia</i> Benth.	Lamiaceae	63.8	0.006
Árbol	<i>Myriocarpa longipes</i> Liebm.	Urticaceae	53.8	0.005
Árbol	<i>Redhera penninervia</i> Stand. & Moldenke	Verbenaceae	67.6	0.005
Árbol	<i>Trichospermum mexicanum</i> (DC.) Baill.	Ulmaceae	77.6	0.001
Aves	<i>Arremonops chloronotus</i> Salvin	Emberiziidae	54.8	0.006
Aves	<i>Cyanocorax morio</i> Wagler	Corvidae	64.3	0.002
Aves	<i>Helmitheros vermivorus</i> Gmelin	Emberiziidae	64.5	0.001
Aves	<i>Leptotila verreauxi</i> Lawrence	Columbidae	85.1	0.001
Aves	<i>Ortalis vetula</i> Wagler	Cracidae	80.5	0.001
Aves	<i>Ramphocaenus melanurus</i> Vieillot	Sylviidae	57.7	0.004
Aves	<i>Thryothorus ludovicianus</i> Vieillot	Trogloditidae	52.5	0.016
Aves	<i>Thryothorus modestus</i> Cabanis	Trogloditidae	55.8	0.005
Aves	<i>Troglodytes musculus</i> Vieillot	Trogloditidae	62.7	0.001
Aves	<i>Vermivora peregrina</i> (A. Wilson)	Emberiziidae	52.2	0.005
Mariposas	<i>Catonephele mexicana</i> (Jenkins & R.G. Maza)	Biblidinae	63.6	0.003
Mariposas	<i>Hamadryas amphinome mexicana</i> (Lucas)	Biblidinae	61.0	0.005
Mariposas	<i>Pteronymia cotytto cotytto</i> (Guérin)	Ithomiinae	53.9	0.021
Gasterópodos	<i>Lucidela lirata</i> (Pfeiffer)	Helicinidae	63.3	0.001
Gasterópodos	<i>Bulimulus corneus</i> (Sowerby)	Bulimulidae	60.7	0.017

APÉNDICE (Continuación)

Indicadores multitaxonómicos de los tipos de hábitats en que se agrupan las unidades del paisaje

APPENDIX (Continued)

Multitaxa indicators of the habitats types into which the landscape units are grouped

Especies características de potreros con árboles en línea y dispersos				
Grupo biológico	Especie	Familia	InVal	p
Árbol	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	Malphiaceae	62.5	0.001
Árbol	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Sterculiaceae	50.9	0.003
Aves	<i>Bubulcus ibis</i> Linnaeus	Ardeidae	50	0.003
Aves	<i>Chaetura vauxii</i> Townsend	Apodidae	50	0.001
Aves	<i>Chondrohierax uncinatus</i> Temminck ^{NOM}	Accipitridae	73.5	0.001
Aves	<i>Columba flavirostris</i> Wagler	Columbidae	59.6	0.015
Aves	<i>Columbina minuta</i> Linnaeus	Columbidae	70.7	0.003
Aves	<i>Crotophaga sulcirostris</i> Swainson	Cuculidae	85.2	0.001
Aves	<i>Dives dives</i> Deppe	Icteriidae	55	0.017
Aves	<i>Myiarchus crinitus</i> Linnaeus	Tyrannidae	57.3	0.004
Aves	<i>Myiodinastes luteiventris</i> Sclater	Tyrannidae	75.0	0.001
Aves	<i>Myiozetetes similis</i> Spix	Tyrannidae	73.5	0.001
Aves	<i>Pitangus sulphuratus</i> (Linnaeus)	Tyrannidae	75.1	0.001
Aves	<i>Quiscalus mexicanus</i> Gmelin	Icteriidae	75	0.001
Aves	<i>Sporophila americana</i> Gmelin*	Emberizidae	95.7	0.001
Aves	<i>Sporophila torqueola</i> Bonaparte	Emberizidae	88.7	0.001
Aves	<i>Thraupis episcopus</i> Linnaeus	Emberizidae	80.8	0.001
Aves	<i>Tyrannus melancholicus</i> Cabanis	Tyrannidae	75.4	0.002
Aves	<i>Tyrannus savanna</i> Vieillot	Tyrannidae	75.0	0.001
Aves	<i>Tyrannus verticalis</i> Say	Tyrannidae	87.5	0.001
Mariposas	<i>Adelpha iphicleola iphicleola</i> (H.W. Bates)	Apaturinae	70.3	0.002
Mariposas	<i>Dynamine postverta mexicana</i> d'Almeida	Biblidinae	65.6	0.001
Mariposas	<i>Hamadryas februa ferentina</i> (Godart)	Biblidinae	55.2	0.025
Mariposas	<i>Hamadryas feronia farinulenta</i> (Frühstorfer)*	Biblidinae	90.2	0.001
Mariposas	<i>Hamadryas guatemalena marmarice</i> (Frühstorfer)	Biblidinae	78.8	0.001
Mariposas	<i>Hamadryas laodamia saurites</i> (Frühstorfer)	Biblidinae	83.7	0.001
Mariposas	<i>Opsiphanes cassina fabricii</i> (Boisduval)	Morphinae	54.0	0.007

InVal=Valor del indicador, p=probabilidad según la prueba Monte Carlo. NOM=especies enlistadas en la Norma Oficial Mexicana como amenazadas o en peligro de extinción (SEMARNAT, 2001). *=especies de mayor valor como indicadores ecológicos (InVal≥90%).