

## BIOLOGÍA DE CONSERVACIÓN DEL GUAYACÁN BLANCO (*GUALACUM SANCTUM*) EN BOSQUES SECOS DE PUERTO RICO

José J. Fumero, Ph.D.<sup>1</sup>

Recibido 15 de junio de 2019 | Aceptado 20 de diciembre 2021

Resumen - Los bosques secos tropicales han sido transformados en terrenos para la agricultura y ganadería, causando una disminución de este ecosistema y consecuentemente afectando las poblaciones de especies de árboles que allí se encuentran. En el presente, las reservas forestales secas son bosques secundarios que se encuentran en recuperación o son parches remanentes de lo que en el pasado fueron bosques continuos. Estos bosques son reservorios de especies raras, en peligro de extinción y de importancia socioeconómica. Esta revisión de literatura se centra en el árbol de guayacán blanco (*Guaiacum sanctum*), una especie que está en peligro y que tiene una amplia distribución en los bosques secos dentro del neotrópico. A través de la revisión, se valida que esta especie sigue un comportamiento fenológico siempre verde facultativo; y es polinizado por una diversidad de insectos polinizadores, en especial las abejas. Es necesario entender si la reproducción de esta especie es influenciada diferencialmente por insectos exóticos versus nativos. Se requieren más estudios sobre la dinámica de la población y la estructura demográfica en Puerto Rico.

*Palabras clave:* Sistemas de apareamiento, demografía, visitantes florales, *Guaiacum sanctum*, polinización, bosque seco subtropical, *Zygophyllaceae*

Abstract - Tropical dry forests have been transformed into agricultural fields and decreasing the cover extensions of this ecosystem and consequently affecting the populations of tree species. Present-day dry forest reserves are often secondary forest that recover from previous land use or are remnant forest patches of what was in the past continuous forests. These forests are reservoirs of several rare and endangered species that may include important socioeconomic tree species. This study focuses on *Guaiacum sanctum* L., an endangered species of widespread distribution that inhabits dry forests within neotropics. We found that *Lignum vitae* behaves as facultative evergreen dry forest tree that is pollinated by a considerable number of pollinating insects, especially bees. It is necessary to understand if tree reproduction is influenced differently by exotic vs. native insects. More studies on population dynamics and demographic structure in Puerto Rico.

*Keywords:* Breeding system, conservation biology, flower visitors, demography; *Guaiacum sanctum*, pollination, subtropical dry forest, *Zygophyllaceae*

---

<sup>1</sup>Facultad División de Ciencias y Tecnología, Universidad Ana G. Méndez, recinto de Cupey, San Juan, Puerto Rico. Correo electrónico: jfumero2@uagm.edu

## Introducción

Los bosques secos tropicales son uno de los ecosistemas más amenazados a nivel mundial. Estos bosques históricamente han sido transformados en campos agrícolas y pasturas para ganado, disminuyendo las extensiones de cobertura original de este ecosistema, en consecuencia, esto ha causado fragmentación, afectando así las poblaciones de especies de árboles (Murphy & Lugo, 1986; Quesada et al., 1995). La mayoría de las reservas actuales de bosques secos son secundarios o fragmentos que se recuperan de la perturbación antropogénica pasada o son parches remanentes de lo que fue un bosque seco continuo (Sánchez-Azofeifa et al., 2005). Estas reservas forestales son reservorios de varias especies raras y en peligro de extinción, que pueden incluir especies socioeconómicamente importantes de árboles maderables. La evaluación del estado ecológico y de conservación de las poblaciones de especies de árboles en los bosques secos es una prioridad de investigación (Sánchez-Azofeifa et al., 2005).

La tala selectiva, la conversión de bosques para producir pastizales y campos agrícolas y la producción de carbón vegetal contribuye a la pérdida y fragmentación del hábitat, que son la causa más común de pérdida de biodiversidad en los bosques secos tropicales (Murphy & Lugo, 1985; Sánchez-Azofeifa et al., 2005). Como resultado de estas perturbaciones, la demografía y diversidad genética de las poblaciones de árboles puede ser afectada, limitando su recuperación, incluso aún después de que estas especies y sus localidades hayan sido designadas como áreas protegidas. Por ejemplo, una población remanente de la especie de árbol en peligro de extinción *Guaiacum sanctum* se encuentra en la Reserva de Lingnumvitae Key, en el estado de la Florida. Aún con protección del hábitat, la población de *G. sanctum* tiene un reclutamiento deficiente como resultado de alteraciones previas de los bosques (Duvall, 2009). Claramente, los datos sobre los procesos ecológicos y reproductivos, en última instancia, son necesarios para evaluar el nivel de vulnerabilidad de las poblaciones de las especies protegidas en todo su rango de distribución (Duvall, 2009).

Uno de los efectos notables en las poblaciones de árboles cuando se producen cambios en el uso de la tierra es una reducción dramática en su tamaño. Cuando las especies forestales son taladas selectivamente la distribución del tamaño de la población de los individuos cambia, por ejemplo, cuando se eliminan a los individuos más grandes por el interés de la madera (Alvarez-Buylla et al., 1996; Hernandez-Apolinar et al., 2006). Si los individuos más grandes se talan entonces la dinámica poblacional se afecta negativamente, porque a menudo la fecundidad de las plantas está relacionada con el tamaño de estas (Alvarez-Buylla et al., 1996;

Fumero-Cabán, 2019). Estas acciones causan que a largo plazo disminuya el éxito reproductivo de los individuos y la tasa de crecimiento de la población (Alvarez-Buylla et al., 1996; Hernandez-Apolinar et al., 2006).

La teoría ecológica clásica sobre especies en peligro de extinción enfatiza que cuando un hábitat es fragmentado en localidades donde se encuentran poblaciones pequeñas o individuos aislados hay mayor probabilidad de reducción en el tamaño poblacional y el éxito reproductivo (Schemske et al., 1994; Primack, 2006). Este concepto, conocido como *el paradigma de la población pequeña*, predice que en poblaciones pequeñas se reduce la variabilidad genética, disminuye el potencial de apareamiento causando una reducción fecundidad (Caughley & Gunn, 1996). Por ejemplo, las especies de árboles raras y en peligro de extinción a menudo tienen distribuciones dispersas que pueden afectar la estructura de apareamiento de los individuos, es decir, más endogamia (Schemske et al., 1994; Alvarez-Buylla et al., 1996; Caraballo, 2007; Dertien & Duvall, 2008). Las especies de árboles en poblaciones pequeñas también pueden recibir menores frecuencias de visitas de los polinizadores y, por lo tanto, reducir el éxito reproductivo tanto masculino como femenino, en comparación con poblaciones más grandes (Mustajarvi et al., 2001; Grindeland et al., 2005; Kwak & Bekker, 2006). Además, las especies de plantas con poblaciones pequeñas pueden ser vulnerables a la extinción debido a los efectos estocásticos demográficos y los disturbios antropogénicos y naturales a gran escala como los huracanes (Valverde et al., 2004; Rathcke, 2000; 2001).

### **Guayacán blanco en Puerto Rico**

*Guaiacum sanctum*, conocido localmente como guayacán blanco, es una especie que pertenece a la familia Zygophyllaceae y que se encuentra en el listado de especies en peligro de extinción. Esta especie es de amplia distribución y habita en bosques secos dentro del área neotropical. Esta especie maderable fue muy explotada en el pasado para fabricar hélices de barcos y aviones, para maquinarias industriales y para otros usos artesanales y medicinales (Martínez, 1959; Grow and Schwartzman, 2001; Oldfield, 2005). Una de los efectos negativos debido a la deforestación y la explotación de la madera en las poblaciones de *G. sanctum* fue la reducción de su tamaño y un aumento de aislamiento entre sus poblaciones (McCauley et al., 2008; Dertien & Duvall, 2009). Las actuales amenazas que enfrenta esta especie incluyen, tasas de regeneración lenta, sobreexplotación, pérdida de hábitat y plagas de insectos (Martínez, 1959; Schaffer & Mason, 1990; Gonzales-Espinosa, 1998; Oldfield, 2005; Otterstrom & Schwartz, 2006; Dertien & Duvall, 2009). La combinación de estos factores contribuyó a disminuir el tamaño poblacional y su rango de distribución. La especie está actualmente incluida en el apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de

Fauna y Flora Silvestres (CITES) y también figura en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales (IUNC) con un estado de en peligro de extinción (Gonzales-Espinosa, 1998).

El guayacán blanco se encuentra distribuido en la isla de Mona y en la Reserva de la Biosfera de Guánica, ubicada en el suroeste de la isla principal del archipiélago de Puerto Rico, la cual es administrada por la División de Bosques del Departamento de Recursos Naturales y Ambientales (DRNA). Su designación oficial de Reserva de la Biosfera por la UNESCO ocurrió en 1981 (Lugo et al., 1996) con políticas de zonificación diseñadas para minimizar la degradación ambiental, promover la biodiversidad local al tiempo que permite medios de vida humanos sostenibles (DeFries et al., 2007; Hansen et al., 2007; Harvey et al., 2008). Los usos pasados de terrenos documentados en estas áreas incluyen actividades como la agricultura intensiva, la ganadería, producción de carbón vegetal y la construcción de viviendas (Molina-Colón y Lugo, 2006). Los usos de las reservas están actualmente restringidos para la recreación, educación e investigación, con visitas registradas de aproximadamente 30,000 personas al año (Canales, com. pers.). A pesar de la designación de la biosfera, existen fuertes presiones de desarrollo y agricultura alrededor del núcleo de la reserva (Lugo et al., 1996; Molina-Colón & Lugo, 2006). Las poblaciones remanentes de *G. sanctum* parece haber sido fuertemente explotada y se encuentra en afloramientos rocosos frente a la línea costera, asociada con la vegetación dominada por cactus y arbustos xerofíticos (Fumero-Cabán, 2019).

La Reserva Natural de la Isla Mona está situada al oeste de la isla de Puerto Rico y es administrada por la División de Refugios y Reservas, una unidad diferente dentro del DRNA. El uso de la reserva de Mona está regido por políticas que, a diferencia de Guánica, incluyen usos permitidos como la caza regulada y la pesca recreativa. La capacidad de uso está restringida a menos de 150 personas por día, pero rara vez supera las 3,000 personas por año (García, com. pers.). Las poblaciones de *G. sanctum* están ubicadas principalmente a lo largo del bosque costero (Fumero-Cabán, 2019). A diferencia de las poblaciones que se encuentran en el bosque de Guánica, esta zona está dominada por suelos arenosos y la comunidad de vegetación típica bosque costero (Cintrón & Rogers, 1991). El uso anterior de la llanura costera incluye la agricultura (de la época precolombina) para alimentos y productos de madera y ganadería, extracción de madera de especies maderables como *G. sanctum* (Wadsworth, 2003 ; Davila-Davila, 2003).

*Guaiacum sanctum* tuvo una gran extracción de individuos en ambas reservas en el pasado. No obstante, las diferencias entre las dos reservas en accesibilidad,

la historia de uso de la tierra y el manejo en general pueden haber llevado a una distribución de edades y tamaños diferente entre los individuos de esta especie de árbol y la estructura de la población hasta un punto en el que sus dinámicas y/o vulnerabilidades demográficas también pueden diferir entre estas dos reservas. Por ejemplo, las poblaciones del guayacán en Guánica son más cercanas y accesibles para las comunidades locales y, por lo tanto, pueden haber experimentado una extracción más prolongada o más intensa, en comparación con las poblaciones en la isla de Mona. Los usos de terrenos en el pasado pueden tener un impacto posteriormente considerable en la composición del bosque, aún después del abandono de estas áreas y luego de establecida para la protección del hábitat (Thompson et al., 2002; Zimmerman et al., 1995). Las posibles diferencias en el uso del terreno en el pasado pueden haber resultado en diferencias demográficas que limitan el establecimiento y el reclutamiento de plántulas. Tomar en cuenta los factores que afectan la germinación y establecimiento de plántulas in situ puede ser extremadamente útil para identificar el estado actual de las poblaciones de *G. sanctum* (Fumero-Caban, 2019).

En esta revisión bibliográfica, me enfoqué en tres aspectos de la biología del guayacán blanco: biología reproductiva y polinización, fenología y el éxito reproductivo. Además, apliqué teorías de conservación biológica para estudiar diferencias de reproducción y procesos ecológicos entre las reservas que presentan diferencias en topografía, geología, uso de terreno y el impacto humano.

En ambas reservas, se conoce muy poco acerca de la biología reproductiva de *G. sanctum*. La variabilidad en los vectores polínicos entre sitios puede resultar en diferencias en los sistemas reproductivos. En un estudio se identificó las especies que polinizan las flores de *G. sanctum*, las cuales fueron diferentes insectos, en especial especies de abejas (Fumero-Cabán, 2019). Otro estudio encontró diferencias en el ensamblaje comunitario de las especies polinizadoras en el guayacán blanco; en la isla de Mona se identificó un total de 17 especies mientras que en el Bosque Seco de Guánica se encontró solo 5 especies de insectos polinizadores, incluyendo la abeja de miel africanizada introducida, *Apis mellifera scutellata* (Torres & Snelling, 1992). *A. mellifera* es una especie exótica naturalizada y con una amplia distribución, y tiene el potencial de invadir y competir con especies nativas, lo cual puede cambiar las comunidades de abejas nativas en todo el mundo y afectar negativamente la reproducción de las plantas locales polinizadas por otras abejas (Rubick, 1980; Butz-Huryn, 1997). En la medida en que las comunidades de polinizadores son diferentes entre localidades, los procesos de polinización y apareamiento también pueden diferir y potencialmente afectar la ecología reproductiva de *G. sanctum*.

Una hipótesis sobre los sistemas de polinización en Islas sugiere que las especies de plantas en las islas tienen más probabilidades de exhibir mecanismos reproductivos que permitan la autocompatibilidad o la autofertilización. Documentamos en dos localidades (Mona y Guánica) varios aspectos de la ecología reproductiva de *G. sanctum*, una especie de madera altamente valiosas de bosques neotropicales secos. En ambos bosques, mediante el uso de observaciones de campo y experimentos de polinización manual evaluamos la diversidad de visitantes florales, las tasas de visitación, el sistema de reproducción de la planta y el éxito relativo de la polinización propia y cruzada. Las flores fueron polinizadas por insectos y la diversidad de visitantes de las flores fue mayor en la isla de Mona, donde las abejas de miel estaban ausentes. En la localidad de Guánica las abejas fueron los polinizadores más abundantes. Sin embargo, las tasas de visita a las flores fueron significativamente más altas en Guánica que en la isla de la Mona. Las flores no eran apomíticas y las tasas de autogamia eran insignificantes, lo que sugiere que se requieren visitas de insectos para que las flores produzcan frutos en ambos bosques. Las polinizaciones cruzadas artificiales produjeron el doble de frutos y el doble de las semillas producidas por las autopolinizaciones artificiales. Estas diferencias fueron consistentes entre las poblaciones de Guánica e Isla de Mona, lo que sugiere que son parcialmente auto-incompatibles y que experimentan depresión por endogamia cuando tienen lugar las autopolinizaciones. La germinación de semillas también fue mayor en las semillas de polinización cruzada en Guánica, lo que sugiere que la depresión por endogamia es más fuerte que en la isla de Mona. A pesar de las diferencias en las tasas de visitas, ambas poblaciones de *G. sanctum* produjeron tasas similares de producción de fruta. Estos resultados sugieren que el comportamiento de las abejas podría aumentar las tasas de autopolinización, lo que puede anular cualquier aumento en las tasas de visitas experimentadas por los árboles de Guánica. Desde una perspectiva de manejo, los esfuerzos de recuperación de especies a partir de semillas pueden emplear frutas producidas naturalmente, ya que nuestros datos sugieren que las polinizaciones abiertas son tan exitosas como las polinizaciones cruzadas. Al mismo tiempo, argumentamos que incluso cuando el éxito reproductivo es equivalente entre ambas poblaciones, la localidad de Guánica puede ser más vulnerable a los fenómenos catastróficos que pueden influir en la abundancia de los polinizadores dada la menor diversidad de polinizadores y la dominancia de *Apis mellifera* (Fumero-Caban, 2019).

La fenología de las plantas tropicales de bosques secos es muy compleja. Los patrones fenológicos observados son el resultado de la interacción entre el clima (es decir, la estacionalidad), la variación de la disponibilidad de agua en el micro sitio y las adaptaciones de la planta para controlar el estrés hídrico y optimizar la condición física de la planta (Fumero-Caban 2019). Sin embargo, las especies de árboles de

bosque seco pueden mostrar diferentes estrategias para lidiar con la estacionalidad en la disponibilidad de agua. Este estudio documentó el patrón fenológico de *G. sanctum* (*Lignum-vitae*), una especie nativa de árboles madereros amenazados de crecimiento lento, característicos de las zonas de vida de bosque seco neotropical.

Llevé a cabo observaciones en dos poblaciones insulares del Estado Libre Asociado de Puerto Rico para documentar su comportamiento fenológico para anotar los cambios observados en las coronas durante el periodo de 2008 y 2009. Los resultados sugieren que esta especie es siempre verde facultativa. Las especies intercambiaron hojas antes de la floración por hojas senescentes de gota, hojas nuevas y flores al mismo tiempo en la estación seca. En ambas poblaciones, la mayor correlación entre las fenofases reproductivas se correlacionó con la temperatura y específicamente con el fotoperíodo de las frutas. En contraste, en el bosque seco de Guánica, las fenofases vegetativas se correlacionaron con la precipitación y el número de días secos, 5 meses antes y las hojas senescentes 7 meses antes. El desprendimiento de hojas y flores en trampas fenológicas también muestran una fuerte correlación con la precipitación y el número de días secos. Las frutas se correlacionaron con la temperatura y el número de semillas en las trampas se correlacionó con la precipitación sin retraso. Este resultado sugiere que para la población de Guánica la precipitación es más significativo que la temperatura. Este comportamiento fenológico mostrado por *G. sanctum* parece indicar que esta especie es siempre verde facultativa y durante estos eventos fenológicos algunos individuos pueden mostrar algunas ramas deshojadas en su corona.

Las poblaciones estudiadas de *G. sanctum* en las reservas forestales de Guánica e isla de Mona tuvieron diferencias observadas en la estructura demográfica, tamaño poblacional, la actividad reproductiva y su producción de semillas, lo cual puede deberse a las diferentes intensidades de los disturbios humanos (corte selectivo) en el uso histórico del suelo, a pesar de que cuentan con protecciones legales similares, aunque con diferentes contextos de manejo (Fumero-Cabán, 2019). En la localidad de Guánica, las poblaciones de árboles de *G. sanctum* fueron menos abundantes, de menor tamaño y con mayor dominio de la estructura de la población. Por el contrario, en la isla de Mona hubo el doble de árboles de *G. sanctum* y de mayor tamaño. Los árboles en la isla de Mona tenían en promedio más tallos por individuo y produjeron más frutos que los individuos de la localidad de Guánica. Estas diferencias poblacionales pueden ser el resultado de diferentes procesos demográficos que resulta difícil identificar su impacto en solitario o en combinación. Por ejemplo, las dos reservas difieren en sus antecedentes de extracción de madera, uso de la tierra y la presencia de mamíferos herbívoros grandes (i.e ganado, cabras y cerdos ferales), estos factores podrían explicar las diferencias en la estructura de tamaño entre

las reservas. La germinación de semillas y el establecimiento de plántulas pueden tener requerimientos lumínicos y edáficos para tener éxito. En el bosque arenoso costero de la isla de Mona observamos mayor germinación y establecimiento de plántulas de guayacán blanco y estas mostraron mayor tasa de germinación y supervivencia en condiciones de alta luminosidad (Fumero-Cabán, 2019). Sin embargo, no observamos germinación de semillas en Guánica, lo que sugiere que las condiciones de germinación no siempre son adecuadas en ese sitio. Comprender e identificar los factores ambientales que continúa influenciando la estructura poblacional y sus características demográficas entre las dos reservas sería útil antes de que se puedan implementar las estrategias destinadas a aumentar el tamaño de la población de *G. sanctum*.

### **Conclusiones y recomendaciones para la conservación del guayacán blanco**

El guayacán blanco es un árbol siempreverde facultativo que es polinizado de forma generalista por un número considerable de insectos polinizadores, en especial las abejas. Se necesita entender si la reproducción del árbol es influenciada de manera diferente por insectos exóticos versus nativos. Se requieren más estudios que analicen la dinámica poblacional y la estatura demográfica de *G. sanctum* en el caribe, tanto en condiciones isleñas y continentales.

Las siguientes recomendaciones se basan en los hallazgos de nuestro estudio sobre el guayacán blanco, así como en observaciones y experimentos desarrollados durante los períodos de estudio: Recomendamos el monitoreo a largo plazo del éxito reproductivo en la producción de frutos y semillas en presencia y ausencia de *Apis mellifera*, ya que es más probable que la abeja de miel africanizada mueva el polen dentro de un árbol, resultando en autopolinización (es decir, polinizaciones geitonogámicas). Así también, monitorear si las fluctuaciones en la diversidad y abundancia de polinizadores afectan el éxito reproductivo a través el tiempo de esta *G. sanctum*.

Se deben crear nuevas poblaciones in situ, especialmente en Guánica, con semillas producidas a partir de polinizaciones naturales y luego monitorear la supervivencia de individuos plantados en los sitios boscosos, con dosel abierto y con dosel cerrado. Recomendar el uso del guayacán blanco como árbol urbano ornamental, especialmente en el suroeste de Puerto Rico.

La relación encontrada entre la dinámica de fenología foliar con la precipitación y la producción de hojas nuevas y la floración sugiere que la reproducción de esta especie puede ser influenciada por los cambios en las precipitaciones y factores edáficos (i.e. suelos arenosos o aluviales de tierras bajas versus laderas rocosas



de roca caliza) porque el acceso al agua podría diferir en estas condiciones y esto aparenta ser importante para los individuos de *G. sanctum*. Es importante continuar con más estudios, especialmente en Guánica, para comprender los mecanismos que tienen y continúan influenciando la estructura de la población y las características demográficas en ambas reservas.

### Literatura citada

- Alvarez-Buylla, E. R., García-Barrios, R., Lara-Moreno, C., & Martínez-Ramos, M. (1996). Demographic and genetic models in conservation biology: Applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 387-421. <https://www.jstor.org/stable/2097240>
- Butz Huryn, V.M. (1995). Use of native New Zealand plants by honey bees (*Apis mellifera* L.): A review. *New Zealand Journal of Botany*, 33, 497-512. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1995.10410621>
- Caraballo-Ortiz, M. A. (2007). Mating system and fecundity of *Goetzea elegans* (Solanaceae); An endangered tree from Puerto Rico. Master of Science Thesis, University of Puerto Rico, Rio Piedras Campus.
- Caughley, G., & Gunn, A. (1996). *Conservation biology in theory and practice*. Cambridge.
- Cintron, B., & Rogers, L. (1991). Plant communities of Mona Island. *Acta Científica* 5(1-3), 10- 64. [https://www.srs.fs.usda.gov/pubs/gtr/gtr\\_srs165.pdf](https://www.srs.fs.usda.gov/pubs/gtr/gtr_srs165.pdf)
- CITES. (2005). Informe de avances del estudio Abundancia, distribución y estado de la conservación de *Guaiacum sanctum* L. en México. Decimoquinta reunión del Comité de Flora. Ginebra (Suiza).
- Dertien, J. R. & Duvall, M. R. (2008). Biogeography and divergence in *Guaiacum sanctum* (Zygophyllaceae) revealed in chloroplast DNA: Implications for conservation. *Biotropica*, 41(1), 120-127. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00453.x>
- DeFries, R., Hansen, A., Turner, B. L., Reid, R., & Liu, J. (2007). Land use change around protected areas: management to balance human needs and ecological function. *Ecological Applications*, 17(4), 1031-1038. doi.10.1890/05-1111
- González-Espinosa, M. (1998). *Guaiacum sanctum* L. In 2006 IUCN Red List of Threatened Species (ed IUCN 2006). <http://www.iucnredlist.org>.

- Grindeland, J. M., Slotvold, N., & Ims, R. A. (2005). Effects of floral display size and plant density on pollination visitation rate in a natural population of *Digitalis purpurea*. *Functional Ecology*, 19, 383-390. doi. 10.1111/j.1365-2435.2005.00988.x
- Grow, S., & Schwartzman, E. (2001). The status of *Guaiacum* species in trade. *Medicinal Plant Conservation*, 7, 19-21. <https://www.iucn.org/sites/dev/files/import/downloads/mpc7.pdf>
- Hansen, A. J., & DeFries, R. (2007). Ecological mechanisms linking protected areas to surrounding lands. *Ecological Applications*, 17(4), 974-988. <https://doi.org/10.1890/05-1098>
- Hernández-Apolinara, M., Valverdea, T., & Puratab, S. (2006). Demography of *Bursera glabrifolia*, a tropical tree used for folk woodcrafting in Southern Mexico: An evaluation of its management plan. *Forest Ecology and Management*, 223(1-3), 139-151. doi 10.1016/j.foreco.2005.10.072
- Harvey, C. A., Komar, O., Chazdon, R., Ferguson, B. G., Finegan, G., Griffith, D., M., Marinez-Ramos, M., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L., van Breugel, M., & Wishnie, M. (2008). Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the mesoamerican hotspot. *Conservation Biology*, 22(1), 8-15. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00471.x>
- Kwak, M. M. & Bekker, R. M. (2006). Ecology of plant reproduction: Extinction risk and restoration perspectives of rare plant species. In Waser, N.M. and J. Ollerton (eds.) *Plant-Pollinator interactions from specialization to generalization*. The University of Chicago Press.
- Lugo, A. E., Ramos, O., Molina, S., & Scatena, F. N. (1996). A fifty-three-year record of land use change in the Guánica forest biosphere reserve and its vicinity. International Institute of Tropical Forestry, Río Piedras, P.R.
- Martínez, M. (1959). *Plantas útiles de la flora mexicana*. Ediciones Botasx.
- Molina-Colón, S., & Lugo, A. (2006). Recovery of a subtropical dry forest after abandonment of different land uses. *Biotropica*, 38(3), 354-364. 10.1111/j.1744-7429.2006.00159.x
- Murphy, P. G., & Lugo, A. E. (1986). The ecology of tropical dry forest. *Annual Review of ecology and Systematics*, 17, 67-88. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.000435>

- Mustajarvi, K., Siikamaki, P., Ryttonen, S., & Lammi, A. (2001). Consequences of plant population size and density for plant-pollinator interactions and plant performance. *The Journal of Ecology*, 89 (1), 80-87. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00521.x>
- Oldfield, S. (2005). Analysis of trade in parts and derivatives of *Guaiacum* species from Mexico. Report Prepared for IUCN MPSG. CITES PC15 Inf. 4.
- Otterstrom, S. M., & Schawartz, M. W. (2006). Responses to fire in selected tropical dry forest trees. *Biotropica*, 38(5), 593-598. doi.10.1111/j.1744-7429.2006.00188.x
- Primack, R. (2006). *Essentials of conservation biology*. 4th Edition. Sinauer Associates. 585 pages.
- Proctor, M., Yeo, P. & Lack A. (1996). *The natural history of pollination*. Harper Collins.
- Rathcke, B. J. (2000). Hurricane causes resource pollination limitation of fruit set in a bird – pollinated shrub. *Ecology*, 81,1951-1958. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1951:HCRAPL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1951:HCRAPL]2.0.CO;2)
- Rathcke, B. J. (2001). Pollination and predation limit fruit set in a shrub, *Bourreria succulenta* (Boraginaceae), after hurricanes on San Salvador Island, Bahamas. *Biotropica*, 32, 330-338. doi10.1111/j.1744-7429.2001.tb00184.x
- Roubik, D. W. (1992). Loose niches in tropical communities: Why are there so few bees and so many trees. In M.D. Hunter, T. Ohgushi and P.W. Price (eds.). *Effects of distribution on animal-plant interactions*. 113-138 pp. Academic Press.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M., Rodríguez, J. P., Nassar, J. M., Stoner, K. E., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E. L., Calvo-Alvarado, J. C., Kalacska, M. E. R., Fajardo, L., Gamon, J. A., & Cuevas-Reyes, P. (2005). Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica*, 37(4), 477-485. <http://www.jstor.org/stable/3004321>
- Schaffer, B., & Mason, L. J. (1990). Effects of scale insect's herbivory and shading on net gas exchange and growth of a subtropical tree species (*Guaiacum sanctum* L.). *Oecologia*, 84, 468-473. doi.10.1007/BF00328162
- Schemske, D. W., Husband, B. C., Ruckelshaus, M. H., Goodwillie, C., Parker I. P., & Bishop, J. G. (1994). Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*, 75(3), 584-606. <https://doi.org/10.2307/1941718>

- Thompson, J., Brokaw, N., Zimmerman, J. K., Waide, R. B., Everham, E. M., Lodge, D. J., Taylor, C. M., García-Montiel, D., & Fluet, M. (2002). Land use history, environment, and tree composition in a tropical forest. *Ecological Applications*, 12(5), 1344–1363. <https://doi.org/10.2307/3099976>
- Torres, J. A., & Snelling, R. R. (1992). Los himenópteros de Isla de Mona. *Acta Científica*, 6(1-3), 87-102. [https://data.fs.usda.gov/research/pubs/iitf/ja\\_iitf\\_1998\\_torres001.pdf](https://data.fs.usda.gov/research/pubs/iitf/ja_iitf_1998_torres001.pdf)
- Valverde, T., Quijas, S., Lopez-Villavicencio, M. & Castillo, S. (2004). Population dynamic of *Mammillaria magnimamma* Haworth (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology*, 167-184. doi 10.1023/B:VEGE.0000021662.78634.de
- Zimmerman, J. K., Aide, T. M., Rosario, M., Serrano, M. , & Herrera, L. (1995). Effects of land use management and a recent hurricane on forest structure and composition in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*, 77, 65-76. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(95\)03575-U](https://doi.org/10.1016/0378-1127(95)03575-U)
- Zucchi, M. I., Vianello-Brondani, R. P., Pinheiro, J. B., Chavez, L. J., Guedes-Coelho, A. S. & Vencovsky, R. (2003). Genetic and gene flow in *Eugenia dysenterica* DC in the Brazilian Cerrado utilizing SSR markers. *Genetic and Molecular Biology*, 26(4), 449-457. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2005001000005>