

# Tendencias y proyecciones del uso del suelo y la diversidad florística en Los Altos de Chiapas, México

Mario González-Espinosa,<sup>1,4</sup> Neptalí Ramírez-Marcial,<sup>1</sup> Luis Galindo-Jaimes,<sup>2</sup> Angélica Camacho-Cruz,<sup>2</sup> Duncan Golicher,<sup>1</sup> Luis Cayuela<sup>3</sup> y José María Rey-Benayas<sup>3</sup>

## Resumen

En Los Altos de Chiapas la agricultura tradicional y la extracción forestal con disturbio crónico de baja intensidad han causado deforestación y degradación de la estructura y función de los bosques. Ha ocurrido una "pinarización" del paisaje, un fenómeno de amplia ocurrencia en las montañas tropicales de México, poco reconocido y comprendido: inducción de la dominancia de pinos donde antes predominaron los encinos y una alta biodiversidad. En este trabajo se presentan resultados sobre deforestación, degradación y regeneración de los bosques remanentes. Se proponen alteraciones en la distribución de grupos de especies bajo diferentes escenarios de cambio climático, y la restauración de los bosques con base en la riqueza de árboles nativos (120-140 especies), para recuperar su biodiversidad y alcanzar un uso sustentable.

## Palabras clave

Cambio climático, disturbio crónico, encinos, extracción forestal, grupos funcionales, pinarización, pinos, reforestación, restauración de bosques, sucesión forestal.

## Abstract

Traditional agriculture and forest use in the highlands of Chiapas have driven severe forest clearing and degradation. An induced pine-rise has swept over most of the productive landscape units, a frequent but mostly neglected pattern in the tropical mountains of Mexico: native pine species become dominant in forest stands that previously included mostly oaks and many other broadleaved trees. Results are presented on deforestation rates, floristic impoverishment, and natural tree regeneration in the remaining forests. The distribution of climatically associated species pools is related to different scenarios of regional climate change. Forest restoration practices are proposed based on using of a high number of tree species (120-140) that would allow for biodiversity recovery and sustainable use.

## Key words

Chronic disturbance, climatic change, deforestation, forest restoration, forest succession, forest use, functional groups, oaks, pines, pine-rise.

1 Departamento de Ecología y Sistemática Terrestres, División de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), 29290, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

2 Biodiversidad: Conservación y Restauración, A. C. (BIOCORES, A C.), Tapachula 17, Barrio El Cerrillo, 29220, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

3 Departamento Interuniversitario de Ecología, Universidad de Alcalá, 28871, Alcalá de Henares, España.

4 Autor para correspondencia. Tel. +52 967 678 4558, +52 967 674 9000, ext. 1318; Fax +52 967 678 4557; correo-e: mgonzale@ecosur.mx.

Recibido: 29 de septiembre de 2008

Aceptado: 26 de febrero de 2009

No es aventurado aseverar que la riqueza biológica de Chiapas, junto con la del vecino estado de Oaxaca, contribuye en gran medida a que México haya sido incluido entre los países megadiversos (Mittermeier 1988, Ceballos et al. 1998, García-Mendoza et al. 2004, González-Espinosa et al. 2005a, Brooks et al. 2006). En estrecha dependencia con su alta biodiversidad, se ha reconocido también la riqueza cultural actual e histórica de Chiapas (Berlin et al. 1974, Collier 1975, Perales et al. 2005). Aunque en gran medida esta cultura se plasma en la persistencia de prácticas ancestrales de aprovechamiento de los recursos naturales por las comunidades (por ej. Nations y Nigh 1980, Parra-Vázquez y Díaz Hernández 1997, Hellier et al. 1999, Levy-Tacher et al. 2002, Levy-Tacher y Aguirre Rivera 2005, Montoya et al. 2003), es también cierto que su potencial de aportación a un aprovechamiento sustentable no ha alcanzado a realizarse y, así, contribuir a romper la frecuente asociación positiva (que no una relación de causa-efecto) entre la pobreza y la riqueza biológica (Montoya-Gómez et al. 2003, Adams et al. 2004).

Los ecosistemas terrestres potenciales de Chiapas, desde cerca del nivel del mar, en las planicies costeras del Pacífico y del Golfo de México, hasta su límite con el Zacatonal Alpino arriba de la cota de los 3000 m en el volcán Tacaná, corresponden casi completamente a diferentes tipos de bosques (Miranda 1952, Breedlove 1981, González-Espinosa et al. 2004, 2005b, González-Espinosa y Ramírez-Marcial, en prep.). De manera similar a lo que ha ocurrido con los bosques de otras regiones tropicales, la superficie forestal en algunas regiones de Chiapas se ha reducido por lo menos a la mitad de lo que era hace 40 años (de Jong et al. 1999, Cayuela et al. 2005, 2006a). Más aún, las superficies que ahora se observan arboladas (y en buena medida también hace 40 años) corresponden a bosques con diversos niveles de degradación en su estructura y funcionamiento.

En Chiapas, la causa principal de la desaparición de los bosques y de la degradación de los fragmentos forestales remanentes ha sido el cambio de uso del suelo para establecer diversos tipos de unidades de producción agropecuaria y su interacción ocasional, aunque muy dañina, con fenómenos naturales y económicos de escala regional o global como los incendios sobre amplias extensiones en años de El Niño, los huracanes de alta intensidad y violencia, la migración y el empobrecimiento (Richter 2000, Román-Cuesta et al. 2003, Montoya et al. 2003). A su vez, la expansión de las áreas dedicadas a

la agricultura refleja un crecimiento de la población, que aunado a las presiones de la globalización y la legítima aspiración de las comunidades indígenas y de campesinos mestizos por un mayor bienestar, ha rebasado ampliamente los límites de la sustentabilidad bajo las condiciones de tecnología, políticas públicas y organización disponibles (Parra-Vázquez y Díaz-Hernández 1997, Richter 2000, Montoya et al. 2003, Villafuerte-Solís 2004).

En este trabajo se revisan evidencias recientes de la deforestación y de impactos del cambio de uso del suelo en la poblada región conocida como Los Altos o la Meseta Central de Chiapas. Las preguntas guía que se proponen son: (1) ¿qué referencia de riqueza florística es posible proponer para valorar el grado de afectación de los paisajes agropecuarios, que a la vez definiría el potencial y tamaño del reto que representa la restauración ecológica en la región?, (2) ¿cuáles son las principales tendencias de uso del suelo?, (3) ¿cuáles son los principales procesos y consecuencias físicas y biológicas de estos cambios? y (4), ¿cuáles son las tendencias y mayores amenazas para la conservación y aprovechamiento sustentable de los bosques en la región?

## RIQUEZA FLORÍSTICA DE LOS ALTOS DE CHIAPAS

El sur de México y Centroamérica, regiones con las que Chiapas tiene sus principales relaciones biológicas, constituyen en conjunto una de las regiones más ricas en diversidad vegetal en el mundo (Mittermeier et al. 2003, Francis y Currie 2003). Si bien debe concederse que la exploración botánica realizada en Chiapas es aún claramente insuficiente, puede decirse que la flora del estado es relativamente bien conocida. A este conocimiento han contribuido muchos proyectos botánicos y etnobiológicos efectuados en la entidad o en regiones vecinas.

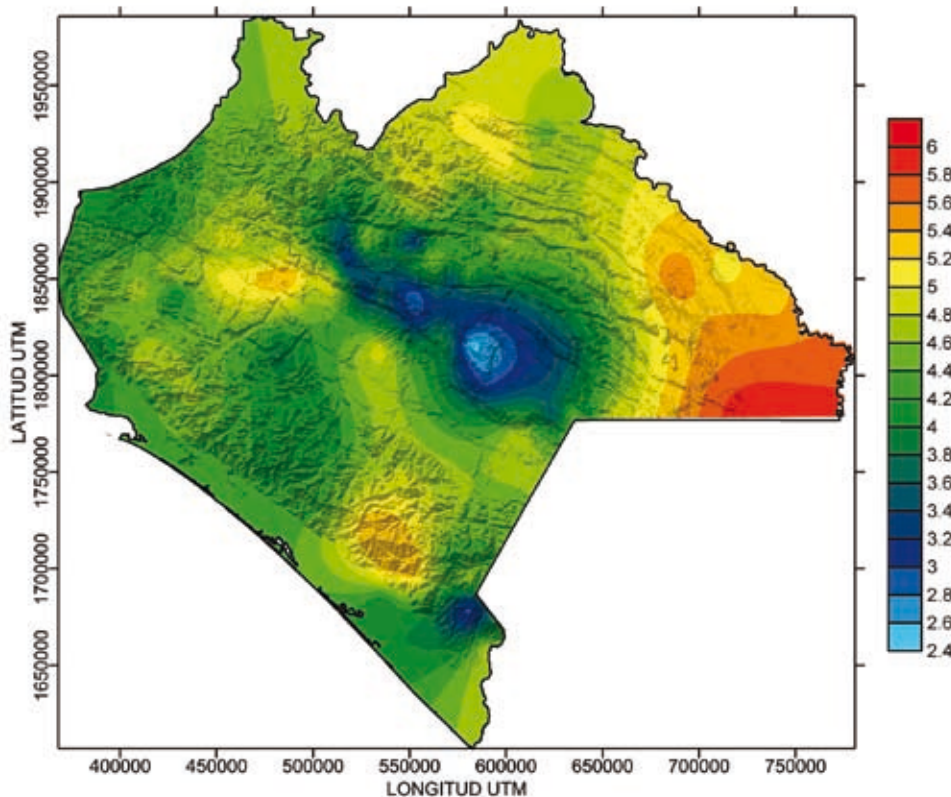
El proyecto Flora de Chiapas, realizado por la Academia de Ciencias de California desde el decenio de 1970, ha publicado el tratamiento monográfico de unos pocos grupos de plantas vasculares. Otros proyectos de gran envergadura realizados en Guatemala han contribuido al conocimiento de un más amplio conjunto de grupos (los trabajos de Charles L. Lundell sobre El Petén publicados en el decenio de 1930 y, en especial, el proyecto del Museo Field de Chicago sobre la flora de ese país, publicado entre 1946 y 1975). Más recientes, deben mencionarse proyectos realizados en los estados vecinos de Oaxaca (García-Mendoza et al. 2004), Veracruz (proyecto Flora

de Veracruz) y de la península de Yucatán (Durán *et al.* 2000), con los cuales los ecosistemas chiapanecos comparten muchos elementos florísticos. Finalmente, Chiapas se localiza dentro del área de estudio del proyecto Flora Mesoamericana (realizado por el consorcio formado por la Universidad Nacional Autónoma de México [UNAM], el Jardín Botánico de Missouri y el Museo de Historia Natural de Londres), actualmente reconocido como el proyecto de exploración botánica más ambicioso y activo en el sur de México y Centroamérica.

La riqueza de angiospermas de México ha sido estimada por diferentes autores desde no menos de 16,870 hasta 30,000 especies (Villaseñor 2003), con estimaciones más recientes entre 21,300 y 24,600 especies (Espejo-Serna *et al.* 2004). Sin embargo, en la medida en que el conocimiento taxonómico llegue a ser más exhaustivo y se revise y depure la nomenclatura, es posible estimar como una cifra más acertada la de

26,000-27,000 especies (J. L. Villaseñor-Ríos, Instituto de Biología, UNAM, com. pers.). De este conjunto, al menos unos 7,600 taxa corresponderían a la flora de chiapaneca (Villaseñor 2003). Las causas de la enorme riqueza florística de Chiapas se identifican con su accidentada orografía y su historia geológica, que determinan una gran variedad de climas y condiciones ecológicas (Breedlove 1981, González-Espinosa *et al.* 2005b). Miranda (1952) y Breedlove (1981) identificaron en Chiapas 12 y 18 formaciones vegetales, respectivamente, de las cuales la mayoría corresponden a bosques y selvas. La riqueza arbórea de Chiapas se ha estimado, de manera conservadora, en 1,400-1,500 taxa (González-Espinosa *et al.*, 2004, 2005b). (Se consideran como árboles a aquellas plantas con hábito monopódico, cuyo tallo principal alcanza más de 3 cm de diámetro a una altura aproximada de 130 cm desde el suelo y con altura de su copa de más de 3 m.)

Fig. 1. La diversidad de árboles y la fisiografía en Chiapas. Se muestra la distribución espacial de la diversidad de especies arbóreas superpuesta a un modelo digital de elevación de Chiapas. La diversidad se expresa como el índice de concentración de Simpson ( $-\ln IS$ ). La estimación se obtuvo con el método de interpolación óptima krigging, a partir de valores calculados en 114 puntos (celdas) obtenidos de las colectas de herbario disponibles en un área de 77 km<sup>2</sup> ( $n \geq 40$  ejemplares; véanse detalles sobre las bases de datos utilizadas en González-Espinosa *et al.* 2004, 2005b, 2008b)

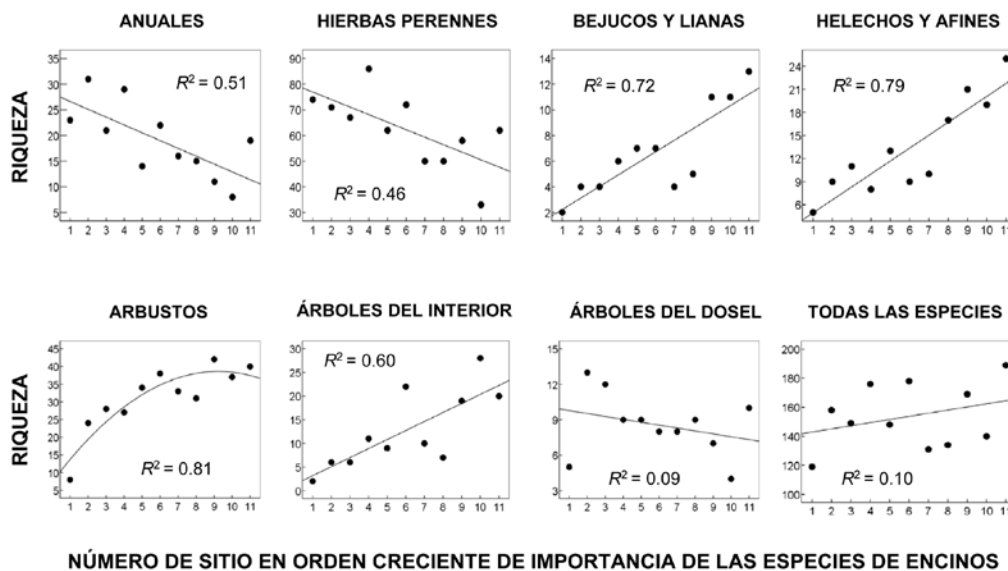


La distribución de la diversidad arbórea de Chiapas es muy heterogénea (Fig. 1). Se observa que los mayores valores de diversidad de especies arbóreas conocidas se encuentran en el oriente de Chiapas, en la región conocida como la Selva Lacandona. En esa región, los fragmentos de selvas mejor conservadas pueden tener entre 80-110 (¿hasta 120?) especies de árboles por hectárea (Meave del Castillo 1990; J. A. Meave del Castillo, Facultad de Ciencias, UNAM, com. pers.). Aunque las regiones de Los Altos y las Montañas del Norte, localizadas por arriba de los 1500 m de altitud, muestran los valores de diversidad arbórea más bajos en todo el estado, no necesariamente son pobres en su riqueza arbórea (Fig. 1). El total de especies de árboles estimado para todo el estado en las franjas altitudinales de 1500-1999, 2000-2499 y >2500 m es de 411, 319 y 113 especies, respectivamente (González-Espinosa et al. 2007). No es raro que un fragmento moderadamente bien conservado de bosque mesófilo de montaña o de bosque de pino-encino contenga 40-50 especies arbóreas por hectárea (González-Espinosa et al. 1995, Ramírez-Marcial et al.

2001, Cayuela et al. 2006a). Los únicos inventarios disponibles para la región de Los Altos, que han considerado de manera pretendidamente exhaustiva todos los gremios de especies de plantas vasculares (excepto las epífitas) en fragmentos relativamente bien conservados, han reportado valores de riqueza local de 150 a 190 especies (González-Espinosa et al. 1995; Fig. 2). Si a estas cifras se agrega la riqueza observada de especies de epífitas vasculares en rodales de bosque de pino-encino de Los Altos de Chiapas (74 especies, Wolf y Flamenco 2003, 2005, 2006) el total de riqueza de especies de plantas vasculares llegaría con facilidad a 220-250 especies, un límite conservador.

La enorme diversidad florística de Chiapas no sólo representa riqueza biológica. Aunque no se dispone de inventarios detallados sobre el aprovechamiento de la flora en muchas localidades, los pocos listados que hay disponibles indican que una alta proporción de las especies de plantas vasculares es utilizada, a menudo de varias maneras, por las comunidades indígenas y campesinas de Chiapas (Berlin et al. 1974, Soto-Pinto 1990,

Fig. 2. Riqueza florística y la presencia de encinos en los bosques de Los Altos de Chiapas. Relación entre la riqueza (número de especies) de los principales gremios de plantas vasculares, y su total (sin incluir epífitas) con el incremento de la importancia (valores de densidad y área basal relativos) de las especies de encinos (*Quercus* spp.) en 11 sitios de Los Altos de Chiapas. La amplitud de los valores de importancia de los encinos abarca desde 0.1 (sitio 1) hasta 44.6% (sitio 11). Se muestra la recta de un modelo de regresión lineal simple, excepto para el caso de Arbustos, en que se obtuvo un mejor ajuste con un modelo cuadrático. Se indica en cada caso el coeficiente de determinación. Con excepción de Árboles del dosel y Todas las especies la correlación no paramétrica entre las variables fue significativa (rho de Spearman < 0.05, n = 11 en todos los casos). Mayores detalles sobre los métodos de muestreo utilizados en los inventarios florísticos pretendidamente exhaustivos para los fragmentos forestales de cada sitio aparecen en González-Espinosa et al. 1993, 1995)



Berlin y Berlin 2005). El doctor Dennis E. Breedlove (Departamento de Botánica, Academia de Ciencias de California, com. pers.), estimó que un tercio de las especies de plantas vasculares de la entidad tenían al menos un tipo de uso, aunque no se les reconozca un valor comercial: medicinales, alimenticias por sus flores, frutos, semillas, hojas, corteza o raíces), forrajeras, materiales para construcción, combustibles, fibras, ornamentales, usos industriales, usos ceremoniales, y otros. De esta manera, el inventario y mantenimiento del mayor número de especies en un paisaje es de la mayor importancia como una base de recursos para el desarrollo.

## DEFORESTACIÓN Y CAMBIO DE USO DEL SUELO

El estudio de los cambios en la cobertura de los bosques de Los Altos de Chiapas, asociados a la práctica de la agricultura tradicional y al establecimiento de potreros, se remonta a proyectos de etnobiología realizados entre 1955 y 1960 (Wagner 1962). La disponibilidad de tecnología para el manejo y análisis de bases de información geográfica digitalizadas ha permitido la realización, en el lapso de los últimos 15 años, de estudios muy detallados acerca de los cambios del uso del suelo y las causas de la deforestación en la región (de Jong et al. 1999, Ochoa-Gaona y González-Espinosa 2000, Palacio-Prieto et al. 2000, Ochoa-Gaona 2001, Cayuela et al. 2006a, b, c, Cortina Villar et al. 2006; un resumen de cifras relevantes se presenta en González-Espinosa et al. 2007).

Han sido muy variadas las fuentes de información utilizadas y los métodos y procedimientos seguidos para la clasificación de las imágenes y el análisis de la fragmentación (Ochoa-Gaona 2001, Cayuela et al. 2006b). No obstante, salta a la vista la gran magnitud de la pérdida de superficie forestal, particularmente desde principios del decenio de 1970; de hecho se pueden mencionar, como casos excepcionales, incrementos de cobertura de bosques reportados en algunas comunidades durante los últimos 10 años (Cortina Villar et al. 2006).

Las causas de la deforestación que se han identificado son diversas y permiten, al menos, plantear de manera general que hay mucha heterogeneidad en los patrones y los procesos, tanto en términos espaciales como temporales. Así, se han podido distinguir procesos muy intensos de deforestación asociados a concesiones de aprovechamiento forestal ejecutadas en municipios como Chanal, entre los años 1970 y 1990 (Ochoa-Gaona y González-Espinosa 2000), o en comunidades de reciente estable-

cimiento derivadas de la reubicación de grupos indígenas expulsados por supuestos motivos religiosos, o por la invasión ("recuperación") de algunas propiedades privadas en los años inmediatamente siguientes al levantamiento zapatista de 1994 (González-Espinosa 2005, Cayuela et al. 2006a). Paradójicamente, algunas medidas conservacionistas extremas, decretadas y ejecutadas de manera autoritaria por el ejecutivo estatal, como la suspensión de aprovechamientos forestales en Chiapas a partir de 1991 ("veda forestal"), que coincidieron o incluso contribuyeron al inicio del conflicto armado de 1994, aceleraron los procesos de deforestación y deterioro de los bosques durante casi todo el decenio (Collier y Quaratiello, 1994, Villafuerte Solís 2004, González-Espinosa, 2005c).

Sin embargo, y concediendo que se ha encontrado una considerable variación espacial en el proceso de cambio de uso del suelo, la región en su conjunto ha sufrido un marcado descenso en su cobertura forestal. En general, las tasas anuales de deforestación más frecuentes sobrepasan estimaciones del 1.5%, lo cual varía en función de las políticas de desarrollo de las subregiones o de la situación política particular de las comunidades. Por ejemplo, si éstas han dedicado más o menos territorio a la producción agrícola de autoconsumo y la ganadería, o al aprovechamiento forestal comercial. Con base en el uso tanto de aerofotografías como de imágenes de satélite, se han clasificado las unidades de paisaje de tal manera que permiten interpretar sus cambios en estrecha relación con los patrones sucesionales derivados de la agricultura tradicional (Ochoa-Gaona y González-Espinosa 2000). Para 1995, se estimó que en un lapso previo de 30 años, el 50 % del área forestal había sido convertida a áreas agrícolas o potreros (Cayuela et al. 2005, 2006a), suponiendo, por breves periodos, uno de los casos más agudos de deforestación a nivel mundial. No sólo eso, a fines de los noventa la mitad del área clasificable como arbolada correspondía a vegetación secundaria (acahuales o bosques incipientes) de muy temprana edad sucesional (de Jong et al. 1999). Posiblemente el máximo de deforestación acumulativa ocurrió hacia finales del último siglo (Cayuela 2006a).

Los resultados de Cortina Villar et al. (2006) indican un incremento en la cobertura forestal en algunos enclaves, lo que sugiere la posibilidad de que algunas comunidades se hayan interesado y organizado para conservar de manera deliberada sus bosques. Sin embargo, sin descartar en todos los casos esta posibilidad, también debe señalarse que las comunidades indígenas de Los Altos de Chiapas

son exportadoras de jóvenes que ya no desean dedicarse a la agricultura tradicional, reduciéndose así el impacto sobre los bosques remanentes. En este sentido, el incremento de cobertura forestal puede deberse a un caso del proceso de “transición forestal”, como el documentado en algunos países latinoamericanos, donde la población rural ha emigrado por decenios a las ciudades de la región, el país y el extranjero (Aide y Grau 2004, Grau et al. 2008).

## RIQUEZA FLORÍSTICA Y DISTURBIO ANTRÓPICO

El aprovechamiento y mantenimiento de los fragmentos forestales en Los Altos de Chiapas están estrechamente vinculados al uso agrícola de la tierra (Collier 1975, Alemán-Santillán 1989, Parra-Vázquez 1989, González-Espinosa et al. 1991, 2006). Se supone que el sistema tradicional antiguamente practicado de agricultura de roza-tumba-quema mantenía una direccionalidad sucesional durante varios decenios después del abandono de las parcelas agrícolas. El ciclo no necesariamente se iniciaba con la afectación de bosques maduros, pero sí se supone que se deforestaban áreas con bosques al menos medianamente maduros que habían sido parcelas agrícolas varios decenios antes. Sin embargo, diversas presiones sociales, económicas y ecológicas han dado lugar a una serie de variantes que de manera típica incluyen: 1) periodos más cortos de descanso entre el abandono de las parcelas agrícolas y el reinicio del ciclo, 2) una alta dinámica en el cambio entre unidades del paisaje y 3), la casi inexistencia de fragmentos forestales con al menos un grado intermedio de madurez en su desarrollo (Alemán-Santillán 1989, Ochoa-Gaona y González-Espinosa 2000, González-Espinosa et al. 2006). De manera generalizada, las unidades agrícolas y de pastoreo inmersas en la matriz de comunidades forestales secundarias conforman un paisaje humanizado con predominio creciente de elementos arvenses, ruderales y aquellos propios de las comunidades secundarias tempranas.

Aunque en Los Altos de Chiapas persiste un 50% del área que puede calificarse en la categoría de “arbolado”, la composición florística de los rodales puede ser muy variable en función del predominio de tres grupos principales de especies de árboles: los encinos (*Quercus* spp.), los pinos (*Pinus* spp.) y las latifoliadas o especies de árboles del interior. Los tres grupos pueden ser numerosos: hay por lo menos unas 26 especies de encinos en Chiapas, 12 especies de pinos y 400-500 especies de árboles del interior en Los Altos (González-Espinosa et al. 2007).

Es importante notar que, en general, el predominio de las especies de pino en un fragmento dado se asocia de manera inversa al predominio de las especies de encinos y de las otras latifoliadas (Galindo-Jaimes et al. 2002). En sitios secos, con suelos muy pedregosos, de texturas gruesas y con exposición sur o suroeste, los pinos tienen un predominio que puede ser natural sobre los otros dos grupos de especies de árboles. Sin embargo, en sitios más húmedos, con suelos de calidad media o buena, cercanos a los asentamientos humanos, aunque el bosque temprano que sigue a la agricultura puede incluir numerosos encinos jóvenes y rebrotes de adultos (González-Espinosa et al. 1991, 2006), éstos son paulatinamente removidos para su uso como leña antes de que alcancen edades reproductivas. En esos mismos sitios los pinos, cuya madera es poco apreciada para leña y carbón, permanecen en los bosques secundarios hasta alcanzar tallas maderables (> 35 cm de d.a.p., más de 30 años de edad) y edades reproductivas. Como resultado de este uso selectivo, favorable para los pinos y perjudicial para los encinos, se inducen pinares en sitios con suelos que podrían mantener encinares maduros o bosques mesófilos, dando lugar a una “pinarización” del paisaje (González-Espinosa et al. 1995, 2008a; Ramírez-Marcial et al. 2001; Galindo-Jaimes et al. 2002; Cayuela et al. 2006d). La alteración de la ruta de la sucesión secundaria provocada por el disturbio humano crónico de baja intensidad también ha contribuido a extender áreas de pinares inducidos en otros sitios húmedos de las regiones montañosas de latitudes tropicales de México y Guatemala (Jardel 1992, Jardel Peláez 2008, Córdova y del Castillo 2001, Asbjornsen et al. 2004). La capacidad de las especies de pino para invadir desde hábitat marginales áreas con prolongada influencia humana ha sido observada, o inferida de registros palinológicos, en otras partes del mundo en las que son autóctonas o exóticas (Richardson y Bond 1991, Richardson 1998a, b).

Este creciente e importante cambio en la composición y estructura de los bosques, asociado al uso agrícola del suelo y a los asentamientos humanos, tiene consecuencias sobre el mantenimiento de muchas especies vegetales. La presencia de altos valores de importancia relativa de los encinos parece ser determinante de la riqueza de varios grupos (gremios) de plantas vasculares (Fig. 2). Por el contrario, la riqueza de especies de hierbas anuales y perennes, asociadas con frecuencia a condiciones abiertas por el disturbio humano, puede incrementarse en la medida en que se reduce el predominio de los enci-

nos. Los grupos de especies más reducidos por el cambio inducido de composición del dosel de los bosques, desde doseles con predominio de encinos y doseles mixtos de pino-encino, hacia doseles dominados con pinos, incluyen a los bejucos y las lianas, los helechos y afines, los arbustos y los árboles del interior (Fig. 2). A estos hay que agregar las numerosas epífitas, cuya diversidad está escasamente representada en los fragmentos donde se ha provocado una dominancia inducida de pinos (Córdova y del Castillo 2001, Wolf y Flamenco 2006).

### CONSECUENCIAS FUNCIONALES Y PRODUCTIVAS DEL CAMBIO DE USO DEL SUELO

En el interior de los pinares inducidos de Los Altos de Chiapas se han registrado oscilaciones más pronunciadas de la temperatura, niveles más bajos de humedad relativa y mayor compactación y menor fertilidad de los suelos que en los bosques colindantes con predominio de encinos (Romero-Nájera, 2000; Galindo-Jaimes et al., 2002, García-Barrios y González-Espinosa, 2004, Zavala et al. 2008). En Jalisco, se ha asociado una mayor incidencia e impacto de los incendios forestales con el grado de expansión de las poblaciones de pinos en sitios húmedos, ocupados, hasta hace pocos decenios, por bosques mesófilos (Jardel Peláez 2008). No se ha evaluado en Chiapas la posibilidad de mayores impactos por incendios derivados de quemadas agrícolas descuidadas en las amplias extensiones donde se han inducido los pinares.

Es necesario apreciar que la expansión de las áreas agrícolas y ganaderas (Montes-Avelar 2001, Ochoa-Gaona et al. 2004), así como el establecimiento de plantaciones forestales de unas pocas especies de coníferas o exóticas (Ramírez-Marcial et al. 2005, 2006), conlleva el empobrecimiento florístico de los paisajes agrarios, o al menos, el cambio de una proporción elevada de su flora original por plantas ruderales y arvenses que incluye muchas exóticas invasoras (González-Espinosa et al. 1997, Montes-Avelar 2001). Incluso la práctica de los sistemas agroforestales más amistosos hacia la diversidad florística local y la integridad del funcionamiento del ecosistema que actualmente se practican en la región, como el café con sombra de especies arbóreas nativas, que busca conciliar la conservación con el desarrollo económico (Soto-Pinto et al. 2000, Perfecto et al. 2005, Williams-Guillén et al. 2008), no alcanza a detener el empobrecimiento de la composición local y regional de los bosques (Perfecto y Vandermeer 2008). No puede dejar de reconocerse

que el uso del suelo para el desarrollo genera impactos (y ha de generar aún mayores influencias) sobre la base de recursos naturales. Ante esto, resulta relevante ponderar el grado de afectación potencial de la base de recursos que puede llegar a suponer el desarrollo y, de esta manera, prevenir lo que sea posible y actuar con las prácticas de restauración o mitigación más adecuadas desde perspectivas ecológicas, financieras y del desarrollo, que no sólo otorguen efectividad técnica y eficiencia económica al proceso, sino también viabilidad y legitimidad social (Ramírez-Marcial et al. 2005, 2008, González-Espinosa et al. 2007, 2008a).

Es reciente el intento por relacionar los cambios climáticos registrados a escala local o de paisaje ocasionados por los cambios en el uso del suelo, con patrones y procesos de alcance más amplio, como el cambio climático regional o global (Foley et al. 2005, Feddema et al. 2005, Huston 2005, Miles y Kapos 2008). De la misma manera, es reciente, pero en aumento, el estudio de los impactos de estos cambios sobre las poblaciones de organismos y sus atributos demográficos (Parmesan 2006, Jetz et al. 2007). Golicher et al. (2008) modelaron el cambio en composición de grupos de especies de árboles ante tres escenarios de cambio climático en un marco temporal de 45-50 años a partir del presente. Utilizaron 3105 registros georreferidos de colectas de herbario para derivar seis grupos de especies asociadas por el clima que les es común. Además, usaron un conjunto de datos independiente obtenido con 451 inventarios de árboles colectados en 71 localidades de Los Altos de Chiapas, con los cuales se obtuvieron mapas de la distribución potencial de los grupos de especies. Para evaluar los posibles cambios en la distribución potencial de los conjuntos de especies por cambio climático utilizaron una base de datos climáticos acumulada durante los últimos 50 años (véanse detalles en Golicher et al. 2006, 2008).

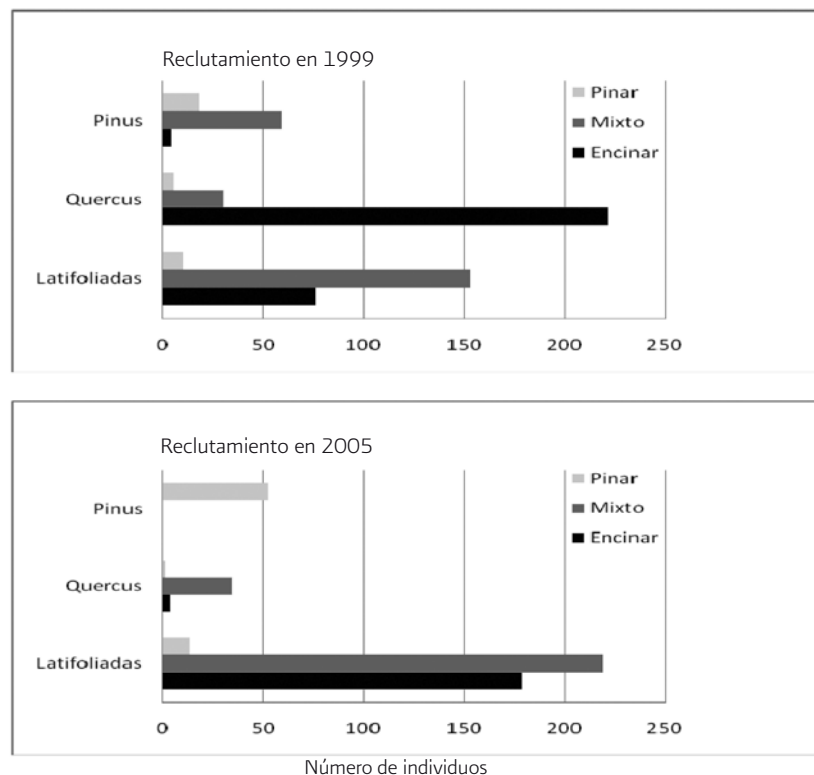
Las 125 especies de árboles incluidas en el estudio pudieron agruparse en seis grupos (CASP's, climatically associated species pools en el artículo original) de especies asociadas a condiciones climáticas definidas por dos gradientes fundamentales: humedad y temperatura. En particular, los grupos de especies correspondieron a climas 1) templado-húmedo, 2) fresco-húmedo, 3) cálido-húmedo, 4) templado-húmedo, 5) templado-seco y 6) cálido-seco (Cuadro 1). Ante las condiciones del primer escenario de cambio climático hasta el año 2050, se predicen reducciones moderadas a altas en la extensión de la distribución de los grupos de especies, excepto

para los asociados a condiciones cálidas, en especial el grupo de especies de climas cálido-seco. Por el contrario, con el escenario 2, se puede predecir una alta o muy alta expansión del área de distribución para los tres grupos de especies de climas húmedos, ya sean frescos, cálidos o templados. Finalmente, bajo las condiciones del escenario 3 se predicen reducciones (en cuatro de cinco casos reducciones totales, o casi totales) de todos los grupos de especies respecto al presente; la única excepción la constituyen las especies de árboles de clima cálido-seco, que podrían llegar a ampliar, en un lapso de 45-50 años, su distribución a más de tres veces su extensión actual. Es interesante señalar que entre el grupo de especies asociadas a clima cálido-seco se incluyen varias especies de pinos como dominantes del dosel; en climas húmedos se incluyen varias especies de encinos también en el dosel y muchas especies de árboles del interior. Al margen de considerar que estos estudios prospectivos acerca del grado y consecuencias de cambios climáticos regiona-

les durante varios decenios requieren aún de muchos refinamientos para llegar a predicciones más confiables, los resultados obtenidos son sugerentes. Las tendencias que se predicen son congruentes y complementarias para interpretar las implicaciones de los cambios en especies dominantes del dosel sobre el empobrecimiento florístico discutido anteriormente (Fig. 1), en particular, si se aprecian los números de especies exclusivas o amenazadas dentro de cada grupo de especies (Cuadro 1).

En 1999 se evaluó la diversidad arbórea y el reclutamiento en tres pares de parcelas de 50 × 50 m cada una, cada par correspondiendo a un diferente tipo de bosque dentro de la misma región: 1) pinar o bosque "pinarizado", con dominancia inducida de pinos en el dosel, 2) bosque mixto con dosel de pino-encino, y 3) bosque maduro con dosel con predominio de encinos. Después de seis años de exclusión de intervenciones humanas o de animales domésticos, se volvió a evaluar el reclutamiento de pinos, encinos y especies de

Fig. 3. Influencia del tipo de bosque sobre la regeneración de grupos de especies. Se muestra el cambio entre 1999 y 2005 en el número de plántulas de especies de pino, encino y árboles del interior o latifoliadas. Se evaluaron pares de parcelas de 50 × 50 m cada una, cada par correspondiendo a un diferente tipo de bosque dentro de la misma región: (1) pinar o bosque "pinarizado", con dominancia inducida de pinos en el dosel, (2) bosque mixto con dosel de pino-encino, y (3) bosque maduro con dosel con predominio de encinos





Cuadro 1. Cambios de los tipos de bosques asociados a posibles cambios climáticos en Los Altos de Chiapas. Se presentan, para seis grupos de especies que forman diferentes tipos de bosques, correspondientes a seis climas: NI = número de inventarios disponibles, NG = número de géneros, NTE = número total de especies de árboles, NEE = número de especies arbóreas exclusivas o únicas, NEA = número de especies arbóreas amenazadas, la extensión del área actual (km<sup>2</sup>) ocupada por el grupo de especies y la extensión del área previsible (km<sup>2</sup>) que ocuparía cada grupo en el año 2050 bajo tres diferentes escenarios de cambio climático. Entre paréntesis se indica la reducción (-) o expansión (+) como el porcentaje de cambio del área de distribución del grupo de especies. Los escenarios corresponden a incrementos o reducciones de las variables climáticas indicadas respecto a sus valores actuales. El escenario 1 corresponde sólo a un incremento de la temperatura media anual de 1° C; el escenario 2 a un incremento de la temperatura media anual de 1° C junto con un incremento en la precipitación de 20%; el escenario 3 corresponde a un incremento de la temperatura media anual de 1° C junto con una disminución de la precipitación de 20%. Ver detalles en Golicher *et al.* (2008)

Grupo	Clima	NI	NG	NTE	NEE	NEA	Área actual (km <sup>2</sup> )	Área (km <sup>2</sup> , Δ%) escenario 1 (+1° C)	Área (km <sup>2</sup> , Δ%) escenario 2 (+1° C, +20%)	Área (km <sup>2</sup> , Δ%) escenario 3 (+1° C, -20%)
1	Templado-húmedo	54	46	74	5	19	97	30 (-69)	50 (-48)	0 (-100)
2	Fresco-húmedo	38	35	56	5	10	178	20 (-89)	390 (+119)	0 (-100)
3	Cálido-húmedo	89	40	67	6	18	1,234	1,610 (+30)	2,280 (+85)	750 (-39)
4	Templado-húmedo	69	48	79	15	17	1,822	1,070 (-41)	2,470 (+36)	60 (-97)
5	Templado-seco	173	41	67	10	13	1,498	840 (-44)	540 (-64)	200 (-87)
6	Cálido-seco	49	27	48	10	8	1,835	3,080 (+68)	930 (-49)	5,650 (+208)

árboles del interior o latifoliadas (Fig. 2; A. Camacho-Cruz, en prep.). Aunque preliminares, los resultados indican que el reclutamiento de las especies de pino sólo se mantuvo en el pinar inducido (de hecho ahí parece haberse incrementado), y que el desarrollo sucesional en los fragmentos de bosques mixtos y maduros generó condiciones que han impedido el reclutamiento de pinos. Por el contrario, las especies de encinos y latifoliadas han cesado su reclutamiento en los pinares e incrementado sus poblaciones de plántulas y juveniles en los encinares maduros (en menor grado también en los bosques mixtos). Nuevamente, las tendencias sugeridas por estas evaluaciones permiten entender mejor el proceso de empobrecimiento florístico y apuntan hacia algunos elementos de lo que podrían llegar convertirse en “buenas prácticas” de restauración de estos bosques (restauración pasiva).

## PERSPECTIVAS DE LA RESTAURACIÓN DE LA RIQUEZA FLORÍSTICA

Ante estas tendencias y proyecciones del impacto de cambios de incidencia global o regional, se plantea la necesidad de definir los elementos de una estrategia para la restauración de áreas deforestadas y el enriquecimiento florístico de los bosques remanentes. La recuperación del paisaje forestal a partir de un largo impacto por la agricultura puede requerir de acciones muy concretas que faciliten la expansión de las poblaciones a través de plantaciones y dispersión (Flinn y Vellend 2005). Los cambios que se han podido registrar en el microclima del interior de diferentes tipos de bosques (Romero-Nájera 2000, A. Camacho-Cruz y L. Galindo-Jaimes, BIOCORES, A.C., com. pers.) han sugerido la conveniencia de incluir un número de especies relativamente alto en las prácticas de

restauración de los bosques en Los Altos de Chiapas, lo cual es, por otra parte, apenas mínimamente congruente con la restauración de la alta riqueza florística de la región (Ramírez-Marcial et al. 2003, 2005, 2008, González-Espinosa et al. 2007, 2008a).

Sin embargo, no es posible que en un plazo razonable se pueda manejar en la práctica de la restauración a la mayoría de los varios centenares de especies nativas de árboles de Los Altos de Chiapas. Ante esto, se ha recurrido a la identificación de grupos de especies que parecen compartir más sus atributos funcionales que sus diferencias (Ramírez-Marcial et al. 2006, 2008). Dentro de estos grupos funcionales se han identificado especies sobre las cuales se ha concentrado el estudio experimental de sus respuestas a lo largo de gradientes de luz, temperatura y humedad, con el fin de ubicar mejor su incorporación en el proceso de enriquecimiento de los bosques (A. Camacho-Cruz y L. Galindo-Jaimes, en prep.).

Los recursos forestales de Chiapas han sufrido una enorme reducción y degradación que requiere de acciones para restaurar sus atributos y evitar riesgos a largo plazo. Este abuso, sin embargo, aunque ha llevado a un número importante de especies a condiciones muy vulnerables para su persistencia, no ha provocado, todavía, la extinción total de algunas de ellas. Aún se puede decir que, al menos mediante la presencia de pequeñas poblaciones en algunas localidades, todavía está disponible el conjunto total de especies conocidas de árboles de Los Altos de Chiapas (de hecho, las de todo Chiapas). Se puede partir de ahí para su restauración. El manejo de varias decenas de especies en plantaciones piloto de restauración lleva también el propósito de facilitar la incorporación espontánea de biodiversidad a los bosques que se van formando por el desarrollo de la sucesión (Ramírez-Marcial et al. 1996, 2005). Ya se ha mencionado que la biodiversidad representa recursos con valores muy amplios y variados, a veces apenas aprovechados bajo autoconsumo y sin conocimiento pleno de su potencial. Ante tales ventajas de la riqueza florística deben contrastarse, para ubicar en su justa dimensión, las supuestas ventajas de sistemas de uso del suelo que insisten en el manejo de muy poca diversidad. Es posible que bajo ciertas circunstancias los sistemas muy simplificados de uso de la tierra representen la posibilidad de un amplio margen de beneficio económico y social. No debe soslayarse, sin embargo, que al optar por su implantación hay costos ambientales presentes y en el futuro que no son considerados en la toma de decisiones para asegurar

un uso sustentable del territorio. Al menos para el caso de los terrenos de menor capacidad productiva, podría reclamarse su dedicación exclusiva a la restauración de la riqueza florística con plantaciones diversificadas de especies nativas. Con base en la historia de la restauración de bosques en México (Cervantes et al. en prep.) y con las primeras deplorables experiencias de programas oficiales en curso de inmensa envergadura (por ej. PROÁRBOL) este reclamo sería un logro fundamental en nuestro tiempo para entregar a la siguiente generación de propietarios de los bosques y a quienes toman las decisiones sobre su aprovechamiento y futuro.

## AGRADECIMIENTOS

Investigación financiada por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO; F-019 y L-031), el Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza (A2-99), el Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Chiapas (proyectos FOMIX-CHIS-2002-C01-4640 y FOMIX-CHIS-2005-C03-010), la Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (SEMARNAT-CONACYT C01-2002-048), la Comisión de Comunidades Europeas a través de los proyectos BIOCORES (INCO Programme Framework 5, contrato No. ICA4-CT-2001-10095), FOREST (Conservation and Restoration of Native Forests in Latin America, Proyecto ALFA, contrato No. II-0411-FA-FCD-FI-FC, coordinado por la Universidad de Alcalá, España) y REFORLAN (INCO Programme Framework 6, FP6-2004-INCO-DEV-3 PROP No. 032132), así como la Secretaría de Educación Pública a través de subsidios anuales al CIES y ECOSUR desde 1987.

## REFERENCIAS

- Adams, W. M., R. Aveling, D. Brockington, B. Dickson, J. Elliott, J. Hutton, D. Roe, B. Vira y W. Wolmer. 2004. Biodiversity conservation and eradication of poverty. *Science* 306: 1146-1149.
- Aide, T. M. y H.R. Grau. 2004. Globalization, migration, and Latin American ecosystems. *Science* 305: 1915-1916.
- Alemán-Santillán, T. 1989. Los sistemas de producción forestal y agrícola de roza. Páginas 83-151. En: M.R. Parra-Vázquez (coord.). *El subdesarrollo agrícola en Los Altos de Chiapas*. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México.
- Asbjornsen, H., K.A. Vogt y M.S. Ashton. 2004. Synergistic responses of oak, pine and shrub seedlings to edge environments

- and drought in a fragmented tropical highland oak forest, Oaxaca, Mexico. *Forest Ecology and Management* 192: 313-334.
- Berlin, B., D.E. Breedlove y P.H. Raven. 1974. *Principles of Tzeltal plant classification: an introduction to the botanical ethnography of a Mayan-speaking people of the highlands of Chiapas*. Academic Press, Nueva York.
- Berlin, B. y A. A. Berlin. 2005. Conocimiento indígena popular: la flora común, herbolaria y salud en Los Altos de Chiapas. Páginas 371-418. En: M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial y L. Ruiz-Montoya (coord.). *Diversidad biológica en Chiapas*. Plaza y Valdés, México.
- Breedlove, D. E. 1981. *Flora of Chiapas. Part I: Introduction to the Flora of Chiapas*. California Academy of Sciences, San Francisco.
- Brooks, T. M., R.A. Mittermeier, G.A. da Fonseca, J. Gerlach, M. Hoffmann, J.F. Lamoreux, C.G. Mittermeier, J.D. Pilgrim y A.S.L. Rodrigues. 2006. Global biodiversity conservation priorities. *Science* 313: 58-61.
- Cayuela, L., M. González, J.M. Rey, N. Ramírez y M. Martínez. 2005. Imágenes de satélite revelan cómo desaparece el bosque en Chiapas. *Quercus* 232: 60-61.
- Cayuela, L., J.M. Rey-Benayas y C. Echeverría. 2006a. Clearance and fragmentation of tropical montane forests in the Highlands of Chiapas, Mexico (1975-2000). *Forest Ecology and Management* 226: 208-218.
- Cayuela, L., J.D. Golicher, J. Salas Rey y J.M. Rey Benayas. 2006b. Classification of a complex landscape using Dempster-Shafer theory of evidence. *International Journal of Remote Sensing* 27: 1951-1971.
- . 2006c. The extent, distribution, and fragmentation of vanishing cloud forest in the highlands of Chiapas, Mexico. *Biotropica* 38: 544-554.
- Cayuela, L., D.J. Golicher, J.M. Rey Benayas, M. González-Espinosa y N. Ramírez-Marcial. 2006d. Fragmentation, disturbance and tree diversity conservation in tropical montane forests. *Journal of Applied Ecology* 43: 1172-1181.
- Ceballos, G., P. Rodríguez y R.A. Medellín. 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Ecological Applications* 8: 8-17.
- Collier, G. A. 1975. *Fields of the Tzotzil: the ecological bases of tradition in highland Chiapas*. The University of Texas Press, Austin.
- Collier, G. A. y E.L. Quaratiello. 1994. *Basta! Land and the Zapatista Rebellion in Chiapas*. The Institute for Food and Development Policy, Oakland.
- Córdova, J. y R.F. del Castillo. 2001. Changes in epiphyte cover in three chronosequences in a tropical montane cloud forest in Mexico. En: G. Gottsberger y S. Liede (eds.). *Life forms and dynamics in tropical forests*. Dissertationes Botanicae Band 346. Cramer, Berlín. Pp. 79-94.
- de Jong, B. H. J., M.A. Cairns, P.K. Haggerty, N. Ramírez-Marcial, S. Ochoa-Gaona, J. Mendoza-Vega, M. González-Espinosa, e I. March-Mifsut. 1999. Land-use change and carbon flux between 1970s and 1990s in Central Highlands of Chiapas, Mexico. *Environmental Management* 23: 373-385.
- Durán, R., G. Campos, J.C. Trejo, P. Simá, F. May-Pat y M. Juan-Qui. 2000. *Listado florístico de la península de Yucatán*. Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo, Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida.
- Flinn, K. M. y M. Vellend. 2005. Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3: 243-250.
- Foley, J. A., R. DeFries, G.P. Asner y otros 16 coautores. 2005. Global consequences of land use. *Science* 309: 570-574.
- Francis, A. P. y D.J. Currie. 2003. A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *The American Naturalist* 161: 523-536.
- Galindo-Jaimes, L., M. González-Espinosa, P. Quintana-Ascencio, y L. García-Barrios. 2002. Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by *Pinus* spp. in the highlands of Chiapas, Mexico. *Plant Ecology* 162: 259-272.
- García-Barrios, L. E. y M. González-Espinosa. 2004. Change in oak to pine dominance in secondary forests may reduce shifting agriculture yields: experimental evidence from Chiapas, Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 102: 389-401.
- García-Mendoza, A. J., M.J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.). 2004. *Biodiversidad de Oaxaca*. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund, México.
- Golicher, D. J., N. Ramírez-Marcial y S. Levy-Tacher. 2006. Correlations between precipitation patterns in southern Mexico and the El Niño sea surface temperature index. *Interacción* 31: 80-86.
- Golicher, D. J., L. Cayuela, R.M. Alkemade, M. González-Espinosa y M. Ramírez-Marcial. 2008. Applying climatically associated species pools to the modelling of compositional change in tropical montane forests. *Global Ecology and Biogeography* 17: 262-273.
- González-Espinosa, M. 2005. Forest use and conservation implications of the Zapatista rebellion in Chiapas, Mexico. *European Tropical Forest Research Network Newsletter* 43-44: 74-76.
- González-Espinosa, M., P.F. Quintana-Ascencio, N. Ramírez-Marcial, N. y P. Gaytán-Guzmán. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests of the highlands of Chiapas, México. *Journal of Vegetation Science* 2: 351-360.

- González-Espinosa, M., N. Ramírez-Marcial, P.F. Quintana-Ascencio M. Martínez-Icó. 1993. La utilización de los encinos y la conservación de la biodiversidad en Los Altos de Chiapas. Reporte Científico de la Universidad Autónoma de Nuevo León, Número Especial 14: simposio encinos.
- . S. Ochoa-Gaona, N. Ramírez-Marcial y P.F. Quintana-Ascencio. 1995. Current land-use trends and conservation of old-growth forest habitats in the highlands of Chiapas, Mexico. En: M.H. Wilson y S.A. Sader (eds.). *Conservation of Neotropical Migratory Birds in Mexico*. Maine Agriculture and Forest Experiment Station, Miscellaneous Publication 727, Orono. Pp. 190-198.
- . 1997. Contexto vegetacional y florístico de la agricultura. En: M.R. Parra Vázquez y B.M. Díaz Hernández (eds.). *Los Altos de Chiapas: agricultura y crisis rural*. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas. Pp. 85-117.
- González-Espinosa, M., J.M. Rey-Benayas, N. Ramírez-Marcial, M.A. Huston y D. Golicher. 2004. Tree diversity in the northern neotropics: regional patterns in highly diverse Chiapas, Mexico. *Ecography* 27: 741-756.
- González-Espinosa, M., N. Ramírez-Marcial y L. Ruiz-Montoya (coords.). 2005a. *Diversidad biológica en Chiapas*. Plaza y Valdés, México.
- González-Espinosa, M., N. Ramírez-Marcial, G. Méndez-Dewar, L. Galindo-Jaimes y D. Golicher. 2005b. Riqueza de especies de árboles en Chiapas: variación espacial y dimensiones ambientales asociadas a nivel regional. En: M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial y L. Ruiz-Montoya (coords.). *Diversidad biológica en Chiapas*. Plaza y Valdés, México. Pp. 81-125.
- González-Espinosa, M., N. Ramírez-Marcial y L. Galindo-Jaimes. 2006. Secondary succession in montane pine-oak forests of Chiapas, México. En M. Kappelle (ed.). *Ecology and Conservation of Neotropical Oak Forests*. Ecological Studies 185. Springer-Verlag, Berlín. Pp. 209-221.
- González-Espinosa, M., N. Ramírez-Marcial, A. Camacho-Cruz, S.C. Holz, J.M. Rey-Benayas y M.R. Parra-Vázquez. 2007. Restauración de bosques en territorios indígenas de Chiapas: modelos ecológicos y estrategias de acción. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80 (Suplemento): 11-23.
- González-Espinosa, M., N. Ramírez-Marcial, A. Camacho-Cruz y J.M. Rey-Benayas. 2008a. Restauración de bosques en montañas tropicales de territorios indígenas de Chiapas, México. En: M. González-Espinosa, J.M. Rey-Benayas y N. Ramírez-Marcial (eds.). *Restauración de bosques en América Latina*. Fundación Internacional para la Restauración de Ecosistemas y Editorial Mundi-Prensa, México. Pp. 137-162.
- González-Espinosa, M., N. Ramírez-Marcial, N. y J.M. Rey-Benayas. 2008b. Variación espacial de la diversidad arbórea de Chiapas: patrones regionales y jerarquía de factores determinantes. En: L.R. Sánchez-Velázquez, J. Galindo-González y F. Díaz-Fleischer (eds.). *Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México*. Editorial Mundi-Prensa, México. Pp. 1-20.
- Grau, H. R., M. Pérez Ceballos, S. Martinuzzi, X. Encranación y T.M. Aide. 2008. Cambios socioeconómicos y regeneración del bosque en la República Dominicana. En: M. González-Espinosa, J.M. Rey-Benayas y N. Ramírez-Marcial (eds.). *Restauración de bosques en América Latina*. Fundación Internacional para la Restauración de Ecosistemas y Editorial Mundi-Prensa, México. Pp. 211-227.
- Hellier, A., A.C. Newton y S. Ochoa-Gaona, S. 1999. Use of indigenous knowledge for rapidly assessing trends in biodiversity: a case study from Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 8: 869-889.
- Huston, M.A. 2005. The three phases of land-use change: implications for biodiversity. *Ecological Applications* 15: 1864-1878.
- Jardel, E. J. (coord.). 1992. *Estrategia para la conservación de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán*. Universidad de Guadalajara, Guadalajara.
- Jardel Peláez, E. J. 2008. Sucesión ecológica y restauración de bosques subtropicales de montaña en la Estación Científica Las Joyas, México. En: M. González-Espinosa, J.M. Rey-Benayas y N. Ramírez-Marcial (eds.). *Restauración de bosques en América Latina*. Fundación Internacional para la Restauración de Ecosistemas y Editorial Mundi-Prensa, México.. Pp. 77-97.
- Jetz, W., D.S. Wilcove y A.P. Dobson. 2007. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS Biology* 5: e157 doi:10.1371/journal.pbio.0050157.
- Levy-Tacher, S.I., J.R. Aguirre-Rivera, M.M. Martínez-Romero y A. Durán-Fernández. 2002. Caracterización del uso tradicional de la flora espontánea en la comunidad lacandona de Lacanhá, Chiapas, México. *Interciencia* 27: 512-520.
- Levy-Tacher, S.I. y J.R. Aguirre Rivera. 2005. Successional pathways derived from different vegetation use patterns by Lacandon Mayan Indians. *Journal of Sustainable Agriculture* 26: 49-82.
- Meave del Castillo, J. 1990. *Estructura y composición de la selva alta perennifolia en los alrededores de Bonampak, Chiapas*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.
- Miles, L. y V. Kapos. 2008. Reducing greenhouse gas emissions from deforestation and forest degradation: global land-use implications. *Science* 320: 1454-1455.
- Miranda F. 1952. *La vegetación de Chiapas*, Vol. 1. Ediciones del Gobierno del Estado, Tuxtla Gutiérrez.

- Mittermeier, R. A. 1988. Primate diversity and the tropical forest. En: W.O. Wilson y F.M. Peter (eds.). *Biodiversity*. National Academy Press, Washington. Pp. 145-154.
- Mittermeier, R. A., C.G. Mittermeier, T.M. Brooks, J. Pilgrim, W.R. Konstant, G.A.B. da Fonseca y C. Kormos, C. 2003. Wilderness and biodiversity conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100: 10309-10313.
- Montes-Avelar, C.A. 2001. Patrones de diversidad florística en el paisaje agrícola de Los Altos de Chiapas, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Montoya, G., E. Bello, M. Parra y R. Mariaca, R. 2003. *La frontera olvidada entre Chiapas y Quintana Roo*. Consejo Estatal para la Cultura y las Artes de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez, México.
- Montoya Gómez, G., F. Hernández Ruiz y M. Mandujano Grados. 2003. Frontera sur: de la riqueza de sus recursos naturales a la pobreza de sus habitantes. En: G. Montoya, E. Bello, M. Parra y R. Mariaca (eds.). *La frontera olvidada entre Chiapas y Quintana Roo*. Consejo Estatal para la Cultura y las Artes de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez, México. Pp. 33-68.
- Nations, J. D. y R.B. Nigh. 1980. The evolutionary potential of Lacandon Maya sustained-yield tropical forest agriculture. *Journal of Anthropological Research* 36: 1-30.
- Ochoa-Gaona, S. 2001. Traditional land-use and deforestation in the highlands of Chiapas, Mexico. *Environmental Management* 27: 571-586.
- Ochoa-Gaona, S. y M. González-Espinosa. 2000. Land-use and deforestation in the highlands of Chiapas, Mexico. *Applied Geography* 20: 17-42.
- Ochoa-Gaona, S., M. González-Espinosa, J.A. Meave y V. Sorani-dal Bon. 2004. Effect of forest fragmentation on the woody flora of the highlands of Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13: 867-884.
- Palacio-Prieto, J. L., G. Bocco, A. Velázquez, J.F. Mas, F. Takaki-Takaki, A. Victoria, L. Luna-González, G. Gómez-Rodríguez, J. López-García, M. Palma-Muñoz, I. Trejo-Vázquez, A. Peralta-Higuera, J. Prado-Molina, A. Rodríguez-Aguilar, R. Mayorga-Saucedo y F. González-Medrano. 2000. La condición actual de los recursos forestales en México: resultados del Inventario Forestal Nacional 2000. *Investigaciones Geográficas* 43: 183-203.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 637-669.
- Parra-Vázquez, M.R. (coord.). 1989. *El subdesarrollo agrícola en Los Altos de Chiapas*. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México.
- Parra-Vázquez M. R. y B.M. Díaz-Hernández. (eds.). 1997. *Los Altos de Chiapas: agricultura y crisis rural*. Tomo I, Los recursos naturales. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas.
- Perales, H. R., B.F. Benz y S.B. Brush. 2005. Maize diversity and ethnolinguistic diversity in Chiapas, Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 949-954.
- Perfecto, I. y J. Vandermeer. 2008. Biodiversity conservation in tropical agroecosystems. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134: 173-200.
- Perfecto, I., J. Vandermeer, A. Mas y L. Soto Pinto. 2005. Biodiversity, yield and shade coffee certification. *Ecological Economics* 54: 435-446.
- Ramírez-Marcial, N. 2003. Survival and growth of tree seedlings in anthropogenically disturbed Mexican montane rain forests. *Journal of Vegetation Science* 14: 881-890.
- Ramírez-Marcial, N., M. González-Espinosa y E. García-Moya. 1996. Establecimiento de *Pinus* spp. y *Quercus* spp. en matorrales y pastizales de Los Altos de Chiapas. *Agrociencia* 30: 249-257.
- Ramírez-Marcial, N., M. González-Espinosa y G. Williams-Linera. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in Montane Rain Forests in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 154: 311-326.
- Ramírez-Marcial, N., A. Camacho-Cruz y M. González-Espinosa. 2005. Potencial florístico para la restauración de bosques en Los Altos y las Montañas del Norte de Chiapas. En: M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial y L. Ruiz-Montoya, L. (coord.). *Diversidad biológica en Chiapas*. Plaza y Valdés, México. Pp. 325-363.
- Ramírez-Marcial, N., A. Camacho-Cruz, M. González-Espinosa y F. López-Barrera. 2006. Establishment, survival and growth of tree seedlings under successional montane oak forests in Chiapas, Mexico. En: M. Kappelle (ed.). *Ecology and Conservation of Neotropical Oak Forests*. Ecological Studies 185. Springer-Verlag, Berlín. Pp. 177-189.
- Ramírez-Marcial, N., A. Camacho-Cruz y M. González-Espinosa. 2008. Clasificación de grupos funcionales vegetales para la restauración del bosque mesófilo de montaña. En: L.R. Sánchez-Velázquez, J. Galindo-González y F. Díaz-Fleischer (eds.). *Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México*. Editorial Mundi-Prensa, México. Pp. 1-23.
- Richardson, D. M. y W.J. Bond. 1991. Determinants of plant distribution: evidence from pine invasions. *The American Naturalist* 137: 639-668.
- Richardson, D.M. 1998a. Forestry trees as invasive aliens. *Conservation Biology* 12: 18-26.

- . 1998b. *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Richter, M. 2000. The ecological crisis in Chiapas: a case study from Central America. *Mountain Research and Development* 20: 332-339.
- Román-Cuesta, R. M., M. Gracia y J. Retana. 2003. Environmental and human factors influencing fire trends in ENSO and non-ENSO years in tropical Mexico. *Ecological Applications* 13: 1177-1192.
- Romero-Nájera, I. 2000. Estructura y condiciones microambientales en bosques perturbados de Los Altos de Chiapas, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Soto-Pinto, M. L. 1990. Plantas útiles de cuatro comunidades de Chiapas: perspectivas en el uso sostenible de la tierra. *Revista Fitotecnia Mexicana* 13: 149-168.
- Soto-Pinto, L., I. Perfecto, J. Castillo-Hernández y J. Caballero-Nieto. 2000. Shade effect on coffee production at the northern Tzeltal zone of the state of Chiapas, Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 84: 145-155.
- Villafuerte Solís, D. 2004. *La frontera sur de México: del TLC México-Centroamérica al Plan Puebla-Panamá*. Plaza y Valdés, México.
- Villaseñor, J.L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* 28: 160-167.
- Wagner, P. L. 1962. Natural and artificial zonation in a vegetation cover: Chiapas, Mexico. *The Geographical Review* 52: 253-274.
- Williams-Guillén, K., I. Perfecto y J. Vandermeer. 2008. Bats limit insects in a neotropical agroforestry system. *Science* 320: 70.
- Wolf, J.H.D. y Flamenco, A. 2003. Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, México. *Journal of Biogeography* 30:1689-1707.
- Wolf, J. H. D. y A. Flamenco. 2005. Distribución y riqueza de epífitas de Chiapas. En: M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial y L. Ruiz-Montoya (coords.). *Diversidad biológica en Chiapas*. Plaza y Valdés, México. Pp. 127-162.
- Wolf, J.H.D. y A. Flamenco. 2006. Vascular epiphytes and their potential as a conservation tool in pine-oak forests of Chiapas, Mexico. En: M. Kappelle, M. (ed.). *Ecology and Conservation of Neotropical Oak Forests*. Ecological Studies 185. Springer-Verlag, Berlín. Pp. 375-391.
- Zavala, M. A., L. Galindo-Jaimes y M. González-Espinosa. 2007. Models of regional and local stand composition and dynamics of pine-oak forests in the central highlands of Chiapas (Mexico): theoretical and management implications. En: A.C. Newton (ed.). *Biodiversity loss and conservation in fragmented forest landscapes: the forests of montane Mexico and temperate South America*. CAB International, Wallingford. Pp. 223-243.