



# El Colegio de la Frontera Sur

Un modelo para la restauración de la diversidad de árboles  
en bosques de pino-encino de Chiapas

TESIS

presentada como requisito parcial para optar al grado de  
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

por

María Magdalena Alcázar Gómez

2011



# El Colegio de la Frontera Sur

San Cristóbal de las Casas, Chiapas, 6 de junio de 20 11.

Los abajo firmantes, miembros del jurado examinador del alumno

María Magdalena Alcázar Gómez

hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada

“Un modelo para la restauración de la diversidad de árboles  
en bosques de Pino-Encino de Chiapas”

para obtener el grado de

Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

	Nombre	Firma
Tutor:	Dr. Mario González Espinosa	_____
Asesor:	Dr. Neptalí Ramírez Marcial	_____
Asesor:	Dr. Luis García Barrios	_____
Sinodal adicional:	Dr. H. Sergio Cortina Villar	_____
Sinodal suplente:	Dr. Samuel Levy Tacher	_____

*Dedicada a dos maestros  
graduados de la escuela de la vida:*

***Laura Gómez Cerretelli***

*mi mamá y guía ¡Gracias Jmé!*

*y*

***Raimundo Ramírez Delgadillo***

*excelente botánico, maestro y amigo*

## Agradecimientos

*Agradezco de corazón a todas las personas que colaboraron directa e indirectamente en la gestación, desarrollo y conclusión de este trabajo.*

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada (no. 212830) y al posgrado de ECOSUR por el apoyo para la realización de la tesis de maestría (PATM).

A *Mario González* y a *Neptalí Ramírez* por recibirme en su grupo de trabajo, por enseñarme y conducirme en esta investigación. Además de confiar en mí y apoyarme ampliamente hasta la conclusión de este trabajo.

A *Luis García* por su guía en el aprendizaje de la simulación de sistemas ecológicos y su asesoría en el desarrollo de la tesis.

A *Pedro Girón*, *Alfonso Luna*, *Javier Martínez* y *Ana López* por el apoyo en el trabajo de campo.

A *Angélica Camacho* y *Luis Galindo* por compartir conmigo su experiencia de trabajo. Además de abrirme las puertas de su casa y apoyarme en todo momento.

Así como a todos los estudiantes, técnicos e investigadores de la Línea de Conservación y Restauración de Bosques, que han trabajado en los bosques de Los Altos de Chiapas en las últimas décadas.

A *Duncan Golicher* por sus observaciones y enseñanzas necesarias para el planteamiento y la realización de este trabajo.

A *Sergio Cortina* y a *Samuel Levy* por su rápida revisión y los comentarios que sin duda afinaron el presente trabajo.

A mis maestros y amigos del CUCBA, por enseñarme a admirar, observar y estudiar la vida natural y en particular las plantas; en especial a *Ofelia Vargas*, a *Raymundo Ramírez* y a la *Maestra Puga*.

A todos mis amigos y compañeros de maestría por lo aprendido y compartido en el salón de clases y en la vida en estos años.

A mis familias de San Cristóbal por estar ahí en las buenas y en las malas: *Carmen*, *Celia*, *Paulo*, *Maya*, *Pilar*, *Ere*, *Margarita*, *Angélica*, *Luis*, *Emis*, *Lourdes*, *Ana-López*, *Tina*, *Fran*, *Simja*, *Ana Adelaida*.

A la familia Martínez Sánchez por el cariño y el apoyo en estos años; en especial a Javier.

A las y los mecenas que facilitaron los medios para llegar al final de este camino.

Finalmente a TODA TODA mi familia Alcázar, Gómez, Villalvazo y Leal por todo su amor y apoyo a lo largo de este largo camino lleno de piedritas y piedrotas. En especial a mi hermana *Laura Isabel*.

Y claro, a mi hija *Laila* por su amor, risas, paciencia y porras mientras su mamá terminaba la famosa tesis!!!

<b>Contenido</b>	<b>Página</b>
Resumen. . . . .	.1
<b>Introducción.</b> . . . . .	<b>.2</b>
<b>Objetivo.</b> . . . . .	<b>8</b>
<b>Materiales y Métodos.</b> . . . . .	<b>9</b>
1. Los bosques de pino encino en Los Altos de Chiapas	
A. Inventarios con localización espacial individual en Rancho Merced-Bazom. . . . .	9
B. Caracterización de inventarios en Los Altos de Chiapas. . . . .	12
C. Grupos ecológicos. . . . .	13
D. Gradiente de diversidad ecológica. . . . .	16
2. Simulación de escenarios hipotéticos. . . . .	17
A. Modelo ecológico. . . . .	17
B. Prácticas de aprovechamiento forestal tradicional y de reintroducción de especies nativas. . . . .	19
C. Detalles de la simulación y procesamiento de la información. . . . .	22
<b>Resultados.</b> . . . . .	<b>25</b>
1. Los bosques de pino-encino en Los Altos de Chiapas	
A. Parcelas con localización espacial individual en Rancho Merced-Bazom. . . . .	25
B. Caracterización de inventarios en Los Altos de Chiapas. . . . .	25
C. Grupos ecológicos. . . . .	30

D. Gradiente de diversidad ecológica. . . . .	30
2. Simulación de escenarios	
A. Extracción de madera. . . . .	35
B. Extracción de leña. . . . .	36
C. Reintroducción de árboles de pino y encino. . . . .	37
D. Extracción de madera con extracción de leña. . . . .	37
E. Extracción de leña con reintroducción de pino o encinos. . . . .	38
F. Extracción de madera con extracción de leña con reintroducción de pinos o encinos. . . . .	38
G. Efecto de los factores evaluados en el cociente dominancia relativa/abun- dancia relativa. . . . .	39
<b>Discusión. . . . .</b>	<b>48</b>
1. Componentes metodológicos. . . . .	48
2. Escenarios de simulación	
A. Parcelas con dominancia inicial de pinos . . . . .	51
B. Parcelas con dominancia inicial de latifoliadas. . . . .	53
<b>Conclusiones. . . . .</b>	<b>56</b>
<b>Literatura citada. . . . .</b>	<b>58</b>
Apéndice 1. . . . .	71
Apéndice 2. . . . .	74

## Índice de Cuadros

<b>Cuadro 1.</b> Descripción de los grupos ecológicos utilizados en el modelo Guyana-Pibiri del programa SYMFOR (modificado de Phillips <i>et al.</i> 2002) . . . . .	22
<b>Cuadro 2.</b> Atributos de las parcelas en las que se realizó la localización espacial de cada árbol en Rancho Merced Bazom, municipio de Huixtán, Chiapas. . . . .	24
<b>Cuadro 3.</b> Descripción de los grupos ecológicos presentes en los bosques de pino-encino en Los Altos de Chiapas. . . . .	31
<b>Cuadro 4.</b> Análisis de varianza factorial de los valores de importancia relativa de cada grupo de especies al final del período simulado (año 200). . . . .	46

## Índice de Figuras

<b>Figura 1.</b> Ubicación de los inventarios analizados en Los Atlos de Chiapas. . . . .	12
<b>Figura 2.</b> Escenarios que resultan de la combinación de los factores: reintroducción, extracción de leña y extracción de madera. . . . .	21
<b>Figura 3.</b> Mapas de las parcelas con localización espacial individual de Rancho Merced-Bazom. . . . .	25
<b>Figura 4.</b> Gradiente de diversidad ecológica en bosques de pino-encino de Los Altos de Chiapas. . . . .	33
<b>Figura 5.</b> Escenarios de simulación de la dinámica del bosque bajo extracción de madera, de leña y de reintroducción de pinos y encinos. . . . .	39
<b>Figura 6.</b> Diagrama de flujo de las tendencias mostradas en la simulación de escenarios. . . . .	

**Resumen.** Prácticas actuales de extracción de madera y leña en Los Altos de Chiapas, México, han inducido un incremento de las especies de pino con severos impactos en la biodiversidad y la estructura del bosque que comprometen la integridad funcional del bosque y la capacidad de proveer servicios ecosistémicos. Las consecuencias de dichas prácticas domésticas locales de uso del bosque fueron exploradas con el modelo SYMFOR. Los tratamientos simulados fueron: (1) extracción de madera de pinos (DAP  $\geq$  40 cm, cada 0, 5 o 10 años), (2) extracción de leña de especies de encino y latifoliadas (DAP  $\geq$  10 cm, extracción anual o no extracción) y (3) reintroducción de juveniles de pinos, encinos o sin reintroducción. El análisis factorial ANOVA sobre los valores de importancia relativa de cuatro grupos ecológicos de especies de árboles (pinos, encinos, latifoliadas intolerantes a la sombra y latifoliadas tolerantes a la sombra) considerando la dominancia inicial de pinos como covariable, indicó que después de 200 años de simulación fueron escasos los efectos individuales de los factores, de manera que sus interacciones dobles fueron frecuentemente las que explicaron las proporciones de los grupos de árboles. La dinámica simulada de los bosques estudiados muestra que el grupo de los pinos puede con el tiempo ser reducido o removido del sistema, en condiciones naturales y bajo aprovechamiento forestal local, a menos que continúe la extracción de leña de encinos y latifoliadas. La recuperación y el mantenimiento de la diversidad forestal original puede lograrse si hay propágulos disponibles de especies de encinos y latifoliadas tolerantes a la sombra.

**Palabras clave:** aprovechamiento forestal doméstico, grupos ecológicos, SYMFOR, simulación de escenarios.

## Introducción

El bosque de pino encino (BPE) es una de las trece asociaciones vegetales arboladas que Breedlove (1981) describe para el estado de Chiapas. Se distribuye sobre las laderas de exposición sur y oeste de la Meseta Central y en el declive oriental de la Sierra Madre. Se encuentra principalmente entre los 1,300 y 2,500 m de altitud; algunas veces debajo de 1,000 m. El dosel de estos bosques está compuesto por una mezcla de especies de *Pinus* (pinos) y *Quercus* (encinos o robles), pero dependiendo de las características del suelo y de las condiciones de clima locales pueden darse el caso de rodales puros de pinos o de encinos. Entre las especies arbóreas acompañantes del BPE más comunes están *Arbutus xalapensis*, *Buddleja skutchii*, *Crataegus pubescens*, *Pinus devoniana*, *P. pseudostrobus*, *P. pseudostrobus* var. *apulcensis*, *P. oocarpa*, *Quercus laurina*, *Q. segoviensis*, *Q. crassifolia*, *Q. crispipilis* y *Q. rugosa* (Breedlove 1981, González-espínosa y Ramírez-Marcial, en prensa).

Los bosques de las zonas montañosas del centro y norte de Chiapas, al igual que en otras regiones del país, se encuentran altamente fragmentados (Ochoa-Gaona y González-Espínosa 2000, Ramírez-Marcial *et al.* 2005). Esto se debe en gran medida a la conversión de áreas forestales hacia otro tipo de actividad productiva y donde el modelo de agricultura que se utiliza más frecuentemente (variantes de la roza-tumba-queima) no alcanza a cubrir las necesidades de una población en constante crecimiento (Ramírez-Marcial *et al.* 2005). Este patrón de uso causa sobre los bosques un tipo de disturbio de baja intensidad pero de alta frecuencia (Ochoa-Gaona y González-Espínosa 2000). Dentro de algunos límites (mientras se siga incluyendo el descanso en el sistema agrícola) esta forma de perturbación permite la conservación de la matriz de

cobertura boscosa; sin embargo, la riqueza florística, estructural y posiblemente funcional de esos bosques se ha reducido considerablemente (Galindo-Jaimes *et al.* 2002, Ramírez-Marcial *et al.* 2005). Algunas de las consecuencias a nivel local de dicha pérdida de diversidad son la reducción de la fertilidad de suelos (por ej., suelos con dominancia de hojarasca de pinos tienen menor rendimiento de cosechas en sistemas agrícolas de rotación de cultivos; García-Barrios y González-Espinosa 2004), la ausencia de reclutamiento natural (Ramírez-Marcial *et al.* 2001) y la baja supervivencia y crecimiento de plántulas (Camacho-Cruz *et al.* 2000). Por otra parte, los pobladores de estas zonas continúan dependiendo de los productos que el bosque proporciona: madera para construcción, leña y madera para producir carbón. Esto implica que la presión sobre los bosques no se detendrá ante la tendencia actual de crecimiento de la población humana de la región. Por lo tanto, es necesario buscar modelos alternativos de aprovechamiento de los bosques que permitan recuperar la diversidad de los bosques al tiempo de mantener su productividad en la región (Ramírez-Marcial *et al.* 2005).

#### *La restauración de la diversidad*

La restauración ecológica es el proceso de ayudar a la recuperación de un ecosistema que ha sido degradado, dañado o destruido (Higgs 1997, SER 2004, Suding *et al.* 2004). Debe contar con un ecosistema de referencia para dirigir la recuperación sugerida hacia las condiciones iniciales del sistema (SER 2004). Sin embargo, ecológicamente los objetivos de la restauración son muy complejos y cumplirlos conduce a una serie de disyuntivas que dificulta su realización (Suding *et al.* 2004). Esta

dificultad se refiere a la necesidad de seguir utilizando el bosque y a la vez conservar su función ecosistémica para beneficio de las generaciones futuras (Lamb y Gilmour 2003). Antes de plantear una alternativa clara que concilie los dos objetivos, es importante identificar qué atributos pueden devolver al sistema su funcionamiento y a la vez otorgarle robustez para sostener un uso continuo.

La resiliencia ecológica es una propiedad emergente de los ecosistemas. Hace referencia a la capacidad que tiene un sistema para regresar, ante una perturbación, a alguno de varios posibles estados estables sin perder sus funciones (Gunderson 2000, Holling 1973, Peterson *et al.* 1998). Esta característica implica que en la dinámica de un ecosistema puedan existir diferentes estados estables y que la trayectoria del sistema puede dirigirse hacia alguno de ellos por medio de diferentes procesos o estructuras que funcionan como atractores (Anand y Desrochers 2004). Factores como la colonización de especies, las condiciones ambientales del sitio, las perturbaciones o las prácticas de manejo pueden funcionar como atractores de un sistema de bosque (Anand y Desrochers 2004, Lockwood y Samuels 2004). La resiliencia ecológica le otorga al sistema la capacidad de organizarse a sí mismo después de que ha cambiado a otro estado y depende de otros atributos del sistema, por ejemplo de la biodiversidad (Anand y Desrochers 2004, Gunderson 2000). De esta manera, mientras se incrementa el número de especies (y de grupos funcionales de especies) se incrementan las diferentes respuestas de las especies (o de los grupos funcionales de especies), por lo tanto se incrementa la posibilidad de que entre esas respuestas las funciones del sistema pueda tener mayor eficiencia y estabilidad, otorgándole así mayor robustez y resiliencia a su comportamiento (Gunderson 2000).

El estudio de la relación entre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas se ha enfocado por mucho tiempo en la riqueza de especies como indicador de la biodiversidad (Díaz y Cabido 2001). Sin embargo existe el debate, cada vez más fundamentado, sobre la pertinencia de considerar la fuerte relación entre la diversidad funcional, considerada como riqueza y como composición funcional, con la estabilidad de los ecosistemas a largo plazo (Díaz y Cabido 2001, Condit *et al.* 1996, Tilman *et al.* 1997) y después de una perturbación (por ej., Gondard 2003, McIntyre *et al.* 1999).

El concepto de grupos funcionales vegetales se refiere a grupos de plantas que comparten un funcionamiento similar a nivel de organismo, así como respuestas similares a factores ambientales y funciones equivalentes dentro de un ecosistema (Cornelissen *et al.* 2003). La asignación de éstos se puede realizar dependiendo de los objetivos de cada estudio (Díaz y Cabido 2001, Petchey y Gaston 2006). Bajo este marco conceptual, en el presente estudio se llama grupos ecológicos de árboles a conjuntos de especies que coinciden en su respuesta ante determinados cambios en el ambiente (McIntyre *et al.* 1999). La forma de agrupación resulta de una mezcla de dos tipos de especies: especies emparentadas que poseen atributos comunes por descendencia y especies de diferentes linajes con atributos funcionales (Martínez Ramos 2008).

En este trabajo se parte del supuesto de que los sistemas alterados poseen propiedades reversibles que los llevan a una condición similar a la inicial en ausencia del factor de disturbio y por lo tanto, al restaurar la diversidad de grupos ecológicos de especies en un bosque degradado se puede esperar la recuperación de la función y la

resiliencia ecológica del mismo y, por lo tanto, su función productiva. Una vez identificada la meta de restaurar la diversidad de los bosques de pino-encino, es importante conocer su dinámica en condiciones degradadas, cómo es modificada por las prácticas de aprovechamiento y por las prácticas de restauración (que en este trabajo se restringen a la reintroducción de individuos de especies nativas). Además, resulta relevante identificar qué factores afectan dicha dinámica en mayor grado con el fin de que la inversión en tiempo, recursos y trabajo se traduzca en resultados efectivos.

### *Un modelo de simulación*

La simulación de modelos dinámicos es una herramienta que se ha empleado desde la década de los sesenta para describir y proyectar la dinámica de los ecosistemas y de los bosques en particular (van Dyne 1968, Liu y Ashton 1995, Urban y Shugart 1992). De manera general, esta herramienta se basa en la construcción de un modelo que, de la forma más sencilla, representa la dinámica de crecimiento, sucesión, rendimiento maderable o perturbación de los bosques. Los modelos que simulan la respuesta del bosque a nivel de parcela se emplean principalmente para modelar el crecimiento y rendimiento de los rodales forestales, mientras que los modelos basados en individuos se han utilizado para estudiar la dinámica del bosque desde la perspectiva ecológica (Liu y Ashton 1995). Los modelos basados en individuos se construyen con base en información detallada empírica y teórica. Sin embargo, es relativamente fácil su parametrización ya que los datos se pueden medir directamente en individuos (Urban y Shugart 1992). Otra de las ventajas de este tipo de modelos es que permiten incluir la

retroalimentación en la trayectoria del bosque (Urban y Shugart 1992) y de esta manera mostrar los patrones potenciales de recuperación (Anand y Desrochers 2004).

Hay una gran cantidad de modelos forestales basados en individuos enfocados a estudiar las restricciones ambientales. Sin embargo, muy pocos consideran factores antrópicos que, como en nuestro sistema de estudio, representan la principal fuente de perturbaciones sobre el bosque. Entre los modelos que incluyen el factor antrópico se encuentra LANDIS (Gustafson *et al.* 2004), que evalúa cómo se modifican los efectos del fuego con diferentes estrategias de manejo forestal y FORMOSAIC (Liu y Ashton 1999), el cual simula cómo varía la riqueza de árboles con respecto al paisaje y a la extracción de madera. Entre otros estudios disponibles donde se simula la planificación del manejo forestal se encuentran el análisis de escenarios por medio de modelos basados en parcelas (Kurttila y Pukkala 2003), en individuos (por ej., FORMIND; Köhler y Huth 2004, Rüger *et al.* 2007, 2008), en modelos estadísticos (Wamelink *et al.* 2003), así como, estudios sobre los efectos del arreglo espacial en el desarrollo de bosques (Nishimura *et al.* 2005) y el análisis de las políticas públicas y la asignación de usos del suelo en áreas boscosas (Verburg y Veldkamp 2005).

En este trabajo se explora la dinámica del bosque de pino-encino de Los Altos de Chiapas mediante la simulación de escenarios, definidos con base en el conocimiento previo de la composición y estructura de estos bosques y en los patrones locales actuales de uso tradicional (extracción de madera y leña). Esta exploración, representa también una oportunidad para valorar de manera hipotética el efecto positivo de las prácticas de reintroducción de individuos de pinos y encinos con el fin de restaurar la diversidad funcional de este ecosistema.

## **Objetivo general**

Explorar mediante la simulación de escenarios las consecuencias del aprovechamiento tradicional de madera y leña, así como las prácticas de enriquecimiento forestal sobre la dinámica del bosque de pino-encino de Los Altos de Chiapas.

## **Objetivos particulares**

- Describir los principales grupos ecológicos de especies arbóreas que componen los bosques de pino-encino en Los Altos de Chiapas.
- Describir la estructura, composición y proporción de los grupos ecológicos en los bosques de pino-encino de Los Altos de Chiapas.
- Explorar las opciones del programa de simulación SYMFOR para ser utilizadas en la simulación de escenarios con prácticas tradicionales de aprovechamiento forestal en Los Altos de Chiapas.
- Evaluar el efecto de la extracción de madera y de leña sobre la estructura y composición del bosque de pino-encino mediante la simulación de escenarios.
- Explorar el efecto de las prácticas de reintroducción de individuos de pinos y encinos sobre la estructura y composición del bosque de pino-encino.

## **Materiales y métodos**

### *1. Los bosques de pino-encino en Los Altos de Chiapas*

La descripción de la estructura de los bosques de pino-encino y del gradiente de diversidad ecológica asociado a condiciones naturales y de disturbio se realizó en cuatro etapas: (A) elaboración de inventarios con localización espacial de cada árbol individual ( $\geq 5$  cm DAP) en tres condiciones distintas de bosque en la localidad de Rancho Merced-Bazom (municipio de Huixtán); (B) caracterización de dos conjuntos de inventarios forestales en 19 localidades dentro de la región de Los Altos de Chiapas; (C) elaboración de un listado de especies de árboles encontradas y descripción de atributos morfológicos y ecológicos, con los que se caracterizaron cuatro grupos ecológicos de árboles; y (D) caracterización del conjunto de inventarios en función del valor de importancia de cada grupo ecológico en cada localidad de bosque inventariado.

#### *A. Inventarios con localización espacial individual en Rancho Merced-Bazom*

Esta localidad se caracteriza por tener un mosaico de vegetación en diferentes estados sucesionales producto de varios decenios de uso agrícola tradicional (roza-tumba-quema; González-Espinosa *et al.* 1991, 1995). Algunos fragmentos, aunque mostraron efectos de disturbio humano, no parecen haber sido talados y utilizados para la agricultura en los últimos años, con base en el tamaño de los árboles. El sitio se encuentra entre 2,020 y 2,560 m y presenta un clima templado subhúmedo con temperatura media anual de 13 a 14°C y precipitación media anual de 1,100 a 1,200mm. Se realizaron seis inventarios con localización espacial de los árboles en bosques con tres condiciones distintas: bosque dominado por pino (BP), bosque mixto

dominado por pino y encino (BPE) y bosque dominado por encino y otras latifoliadas (BL). Los seis sitios muestreados (dos parcelas de  $50 \times 50$  m por cada condición mencionada) representan un gradiente en cuanto a la presencia del grupo de especies de pinos, lo cual se refleja también en una variación en la estructura del bosque y las condiciones microambientales dentro del mismo, como se señala en Romero-Nájera (2000). Los sitios de BP son diferentes con respecto a los de BPE y BE en cuanto al menor número de especies y menor área basal del rodal, el suelo en general es menos ácido, más compacto y más pobre en nutrientes; los sitios de BE difieren en la composición de especies con los de BPE, además de contar con una mayor área basal y mayor número de densidad de individuos (Romero-Nájera 2000). En el presente trabajo se realizaron inventarios con la localización espacial individual de todos los árboles mayores a 5 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP) dentro de las seis parcelas cercadas de  $50 \times 50$  m. Se tomaron los siguientes datos para todos los individuos: especie, diámetro y localización espacial dentro de la parcela (coordenadas cartesianas  $x,y$ , orientadas hacia el N, con la esquina inferior izquierda como origen). Este tipo de inventarios con localización espacial de cada árbol se realizó con el fin de ser utilizados en la simulación de la dinámica del bosque. Una vez realizados los inventarios se caracterizaron los sitios con respecto a la riqueza de especies, número de individuos y área basal del rodal, así como la abundancia y la dominancia relativas de cada especie.

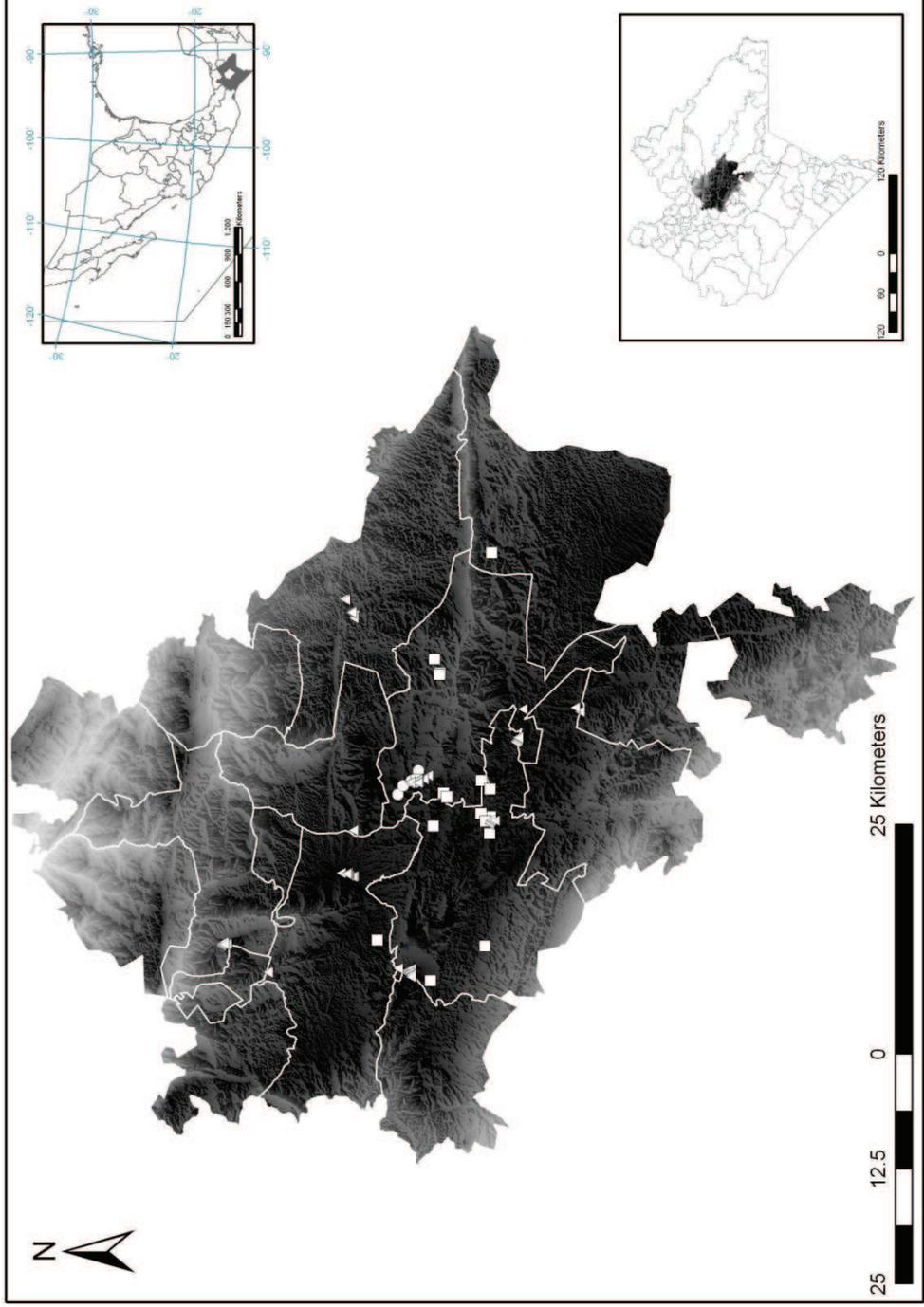


Figura 1. Ubicación en Los Altos de Chiapas de los inventarios analizados en el presente estudio. Los círculos representan parcelas con localización espacial; los cuadrados, inventarios para evaluación del disturbio (Línea Bosques 1994-95) y los triángulos, inventarios del trabajo de tesis de Beraud (2010).

## *B. Caracterización de inventarios en Los Altos de Chiapas*

Se tuvo acceso a bases de datos depuradas de numerosos inventarios de composición y estructura de diferentes tipos de bosques de dos estudios previos elaborados por otros autores (Grupo Bosques 1994-95, Beraud 2011). En un primer conjunto de inventarios se analizaron y caracterizaron 20 de los 27 inventarios forestales realizados entre 1994 y 1995 en 13 localidades de Los Altos de Chiapas (González-Espinosa y Ramírez-Marcial, datos no publicados). Estos inventarios consistieron en parcelas de 90 x 60 m (5,400 m<sup>2</sup>), divididas en seis subparcelas de 900 m<sup>2</sup> y dentro de cada una de estas, se anidaron otras tres subparcelas de 1m<sup>2</sup>, 100 m<sup>2</sup> y 400 m<sup>2</sup>, para evaluar plántulas, juveniles y árboles pequeños (5 cm < DAP < 20 cm), respectivamente; los árboles adultos (individuos mayores de 20 cm de DAP) se evaluaron dentro de los 900 m<sup>2</sup>. Estos inventarios se realizaron en los siguientes tipos de bosque: bosques dominados por pinos (BP), bosques mixtos dominados por pinos y encinos (BPE), bosques dominados por encinos (BE) y bosques dominados por latifoliadas (BL), ubicados en los municipios de Huixtán, San Cristóbal de Las Casas, Oxchuc y San Juan Chamula. Para el presente trabajo se utilizaron las categorías de los árboles adultos grandes (DAP ≥ 20cm) y adultos pequeños (5 cm < DAP < 20cm). De cada inventario se incorporaron las especies a un listado general, y se calcularon los datos estructurales del bosque (área basal, densidad y riqueza). Después de definir los grupos ecológicos presentes en los bosques de estudio (subsección C), para cada parcela se calculó el índice de valor de importancia relativa (*IVI*) para cada grupo ecológico presente (Mueller-Dombois y Ellenberg 1975). El segundo conjunto de datos provino de la tesis de Beraud (2011), quien realizó 91 inventarios en siete localidades

diferentes a las anteriormente evaluadas en Los Altos de Chiapas. Para cada inventario se calcularon las mismas variables estructurales del bosque y el *IVI* de los grupos ecológicos presentes. En la Figura 1 se muestra la localización geográfica de los inventarios analizados en este estudio en Los Altos de Chiapas.

### *C. Grupos ecológicos*

Se elaboró un listado de las especies de árboles presentes en los inventarios mencionados anteriormente. Para cada especie se generó información básica sobre sus principales características morfológicas y ecológicas. La información se obtuvo mediante una investigación bibliográfica de literatura botánica (Aguilar y Barajas 2005, Aldrete 2002, Almeda 1993, Bartholomew y McVaugh 1997, Carranza 1992, 1996, 1999, 2004, Carranza y Madrigal 1995, Dvorak 2002, Fernández 1996, Farjon y Styles 1997, Flores y Lindig-Cisneros 2005, Fournier 2002a,b,c, Hunter 1996, López 1993, López-Upton 2002, McVaugh 1951, Nevling Jr. 1959, Norman 2000, Ocampo 2003, Ospina 2002, Porter y Elias 1979, Robyns 1967, Romero *et al.* 2002, Rzedowski y Calderón de Rzedowski 2005, Steinmann 2002, 2007a,b, van der Werff y Lorea 1997, Vazquez-G. 1994, Vázquez-Yanes *et al.* 1999). Los atributos registrados para cada especie fueron: altura máxima, DAP máximo, tolerancia a la sombra, categoría de tasa de crecimiento, caducidad del follaje, estatus sucesional y distribución geográfica. También se investigó sobre ecología, estructura y composición de bosques de Los Altos y las Montañas del Norte de Chiapas (González-Espinosa *et al.* 1991, 1997, 2005, 2006, 2008, Quintana-Ascencio y González-Espinosa 1993, Ramírez-Marcial *et al.* 2003, 2006, 2008, 2010). De igual manera, se documentaron los usos actuales y

potenciales de cada especie de árbol registrada y se definieron grupos utilitarios con respecto al uso maderable de las especies.

La definición de los grupos ecológicos de especies de árboles en los bosques de pino-encino de Los Altos de Chiapas se realizó con base en atributos ecológicos y morfológicos, así como en la afinidad taxonómica en dos de los grupos. Los atributos ecológicos utilizados fueron la tolerancia a la sombra, el tamaño máximo reportado y la tasa de crecimiento. Los grupos pinos y encinos fueron previamente agrupados por afinidad taxonómica, es decir las especies de un mismo género se incluyeron en un grupo aparte (*Pinus* spp. y *Quercus* spp. respectivamente). Esta decisión se tomó con base en la observación de que los dos grupos de especies (pinos y encinos), componentes clave en la estructura de los bosques de pino-encino, comparten entre sus congéneres respuestas consistentes ante cambios ambientales naturales y antrópicos (Galindo-Jaimes *et al.* 2002, Ramírez-Marcial *et al.* 2006). El resto de las especies, que son latifoliadas diferentes a encinos se agruparon con base en la tolerancia a la sombra. Dentro de los grupos de latifoliadas se distinguieron subgrupos con base en el tamaño máximo de los individuos y por lo tanto en el estrato vertical que ocupan los árboles para facilitar la simulación de la dinámica del bosque. La definición de los grupos ecológicos se realizó de manera directa, creando categorías que agrupan las distintas combinaciones de los atributos ecológicos mencionados.

Cuatro grupos ecológicos de árboles presentes en los bosques de montaña en distintas etapas sucesionales fueron descritos: (1) pinos, (2) encinos, (3) latifoliadas intolerantes a la sombra y (4) latifoliadas tolerantes a la sombra. El grupo ecológico de los pinos fue definido por la presencia de diversas especies del género *Pinus*, las

cuales presentan alturas máximas de 40 (55) m (Farjon y Styles 1997, Aldrete 2002, Dvorak 2002, López-Upton 2002) y son intolerantes a la sombra, en su mayoría estos árboles tienen una tasa de crecimiento medio en áreas abiertas: tasa relativa de crecimiento en altura ( $TRC_{\text{altura}}$ ) entre 0.3 y 0.4 ( $\text{cm} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$ ) en experimentos de campo con plántulas (González-Espinosa *et al.* 2008). Los encinos fueron definidos por la presencia de especies de *Quercus* spp. que alcanzan alturas máximas de 25-35 (48) m y tolerancia a la sombra presentan tasas de crecimiento bajas ( $TRC_{\text{altura}}$  menores a 1.5 en sombra y 0.6 en áreas abiertas en experimentos en jardín común) y medias ( $TRC_{\text{altura}}$  entre 0.3-0.5 en sombra y menores a 0.25 ( $\text{cm} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$ ) en áreas abiertas en experimentos en campo; Ramírez-Marcial *et al.* 2006, González-Espinosa *et al.* 2008). El grupo de latifoliadas intolerantes a la sombra lo incluyen las especies de árboles latifoliadas diferentes a encino que no toleran la sombra del interior del bosque, estas especies son de crecimiento rápido ( $TRC_{\text{altura}} \geq 1$  en experimentos en vivero y  $TRC_{\text{altura}} \geq 0.25$  ( $\text{cm} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$ ) en áreas abiertas en experimentos de campo; Ramírez-Marcial *et al.* 2006, González-Espinosa *et al.* 2008) y en su mayoría propias de etapas serales tempranas (González-Espinosa *et al.* 2001). Las especies arbóreas de éste grupo fueron divididas en dos categorías con base en altura máxima reportada: dosel, hasta 25-35 (45) m y estrato arbóreo inferior hasta 16 m. Las especies arbóreas latifoliadas tolerantes a la sombra, incluyen especies distintas a los encinos y que son tolerantes a la sombra, sucesionalmente intermedias o tardías, con tasas de crecimiento más variables: bajas (por ej., *Persea americana*, *Cornus disciflora*, *Styrax magnus*, *Garrya laurifolia*, *Olmediella betschleriana* y *Synardisia venosa* presentan  $TRC_{\text{altura}} < 1.5$ , en 0.25% de luz, y  $< 1$  ( $\text{cm} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$ ), en áreas abiertas, en

experimentos de jardín común; Ramírez-Marcial *et al.* 2006, González-Espinosa *et al.* 2008), medias y altas (por ej., *Cleyera theoides*, *Clethra oleoides*, *Oreopanax xalapensis*, *Rhamnus sharpii*, *Ternstroemia lineata*, *Zanthoxylum melanostictum* con  $TRC_{\text{altura}} > 2$  y  $> 1$  ( $\text{cm} \cdot \text{cm}^{-1} \text{mes}^{-1}$ ), en 25% de luz y en áreas abiertas, respectivamente, ambos en experimentos en vivero; Ramírez-Marcial *et al.* 2006, González-Espinosa *et al.* 2008). El grupo se dividió en tres subgrupos por estrato vertical o altura máxima: dosel de 30(40) m, estrato medio de 17-28 m y estrato arbóreo inferior con altura máxima de (8)10-16 m.

#### *D. Gradiente de diversidad ecológica*

En total se analizaron 117 inventarios provenientes de las tres fuentes descritas. Para cada inventario analizado se calculó el índice de valor de importancia (*IVI*) para cada grupo ecológico. El *IVI* (eq. 1) agrupa los valores relativos de abundancia ( $N_i / N_t =$  número de individuos del grupo ecológico *i* sobre el número total de individuos) y de dominancia ( $AB_i / AB_t =$  área basal del grupo ecológico *i* sobre área basal total; Mueller-Dombois y Ellenberg 1975).

$$IVI_i = \left( \left( \frac{N_i}{N_t} \times 100 \right) + \left( \frac{AB_i}{AB_t} \times 100 \right) \right) / 2 \quad \text{eq.1}$$

A partir de la composición de grupos ecológicos y la importancia de cada grupo en cada punto inventariado, se ordenaron los sitios en relación al *IVI* de dos grupos antagónicos con respecto a la tolerancia al disturbio: los individuos del género *Pinus* y las latifoliadas tolerantes a la sombra. Posteriormente, se graficó el gradiente que resulta de dicha ordenación para mostrar el intervalo de condiciones que presentan los bosques de pino-

encino de Los Altos de Chiapas, probablemente como producto de un aprovechamiento continuo y de baja intensidad sobre los árboles maderables de mayor valor utilitario (pinos; Barrón-Sevilla 2002, Ramírez-Marcial *et al.* 2001, González-Espinosa *et al.* 2009). Se analizó mediante una correlación bivariada la relación entre los IVIs de cada grupo funcional en el conjunto de datos de los 117 inventarios con el programa SPSS 15.0.

## *2. Simulación de escenarios*

Se realizó la simulación de la dinámica ecológica del bosque en distintos escenarios: sin manejo y bajo distintas prácticas de aprovechamiento forestal local con el programa SYMFOR 2000 diseñado para evaluar el rendimiento forestal de los bosques tropicales de Indonesia y Sudamérica (Phillips y van Gardingen 2001, Phillips *et al.* 2002, 2003, 2004, Valle *et al.* 2007, van Gardingen *et al.* 2006, van Uft *et al.* 2004). Los inventarios de las parcelas con localización espacial de individuos arbóreos en Rancho Merced-Bazom proporcionaron los datos de entrada para la simulación. De ésta manera para cada una de las parcelas se simuló un conjunto de escenarios de manejo.

### *A. Modelo ecológico*

Para el presente estudio se eligió entre los seis modelos ecológicos disponibles en el programa SYMFOR el modelo ecológico Guyana-Pibiri (van Uft *et al.* 2004), porque mostró mayor similitud entre los grupos ecológicos del modelo y de éste estudio, además de utilizar para la clasificación de los grupos, atributos ecológicos también disponibles para los bosques de este estudio: altura máxima de los árboles, tolerancia a

la sombra y velocidad de crecimiento (cuadro 1). Este modelo ecológico, parametrizado para el bosque tropical lluvioso de Pibiri, Guyana, simula la dinámica de un fragmento de bosque mediante el cálculo del crecimiento o incremento diamétrico, la competencia por árboles vecinos, la mortalidad individual y la incorporación de nuevos árboles de cada grupo ecológico en una escala de subparcelas (Phillips *et al.* 2002).

Es importante señalar los supuestos que han sido aceptados para la simulación de escenarios de este trabajo: (a) se supone que los grupos funcionales del bosque de pino encino de Los Altos de Chiapas (incluyendo las divisiones por tamaños en los grupos de latifoliadas) se encuentran representados por siete de los 10 grupos ecológicos definidos en el modelo Guyana-Pibiri (cuadro 1); (b) se acepta la simplificación que el modelo hace al suponer una disponibilidad de propágulos continua. Esto es, el cálculo de la probabilidad de incorporar nuevos individuos adultos en la comunidad de árboles se basa en un proceso aleatorio ligado a la tasa de incremento diamétrico de un árbol hipotético (Phillips *et al.* 2002) y las limitantes por perturbación para el establecimiento de dicho árbol, sin incluir la presencia de árboles adultos que aporten los propágulos. Por lo tanto, se supone que los sitios de bosque simulados diferentes en la composición de grupos de especies, se encuentran en contacto con fuentes de propágulos de todos los grupos de especies. Esto último no se aplica a la actual tendencia de fragmentación y degradación de los bosques (Ochoa-Gaona y González-Espinosa 2000, Cayuela *et al.* 2006); pero, podría aplicarse para los bosques de la región en la década de los setenta, cuando los fragmentos de bosques en distintas etapas sucesionales (producto de agricultura en rotación) se encontraban inmersos en una matriz de bosque relativamente maduro (Ochoa-Gaona 2001).

Cuadro 1. Grupos ecológicos utilizados en el modelo Guyana-Pibiri del programa SYMFOR (modificado de Phillips *et al.* 2002);  $D_{95}$  = percentil 95 de la distribución de frecuencias del diámetro a la altura del pecho,  $\bar{I}$  = incremento de diámetro promedio. La última columna muestra el grupo funcional al que corresponde en la simulación de la dinámica del presente trabajo.

Grupo ecológico de Pibiri, Guyana	$D_{95}$	$\bar{I}$	Preferencia lumínica	Grupo funcional en BPE de LACH
1. Pioneras pequeñas	35	0.24	Claros	Latifoliadas intolerantes del sotobosque superior
2. Árboles medianos de lento crecimiento	45	0.18	Indiferente	Latifoliadas tolerantes del estrato medio
3. Árboles pequeños de muy lento crecimiento	35	0.08	Indiferente	-----
4. Árboles pequeños de lento crecimiento	30	0.13	Indiferente	Latifoliadas tolerantes del sotobosque superior
5. Árboles grandes de lento crecimiento	70	0.21	Indiferente	Encinos
6. Árboles pequeños de más rápido crecimiento	40	0.3	Claros	-----
7. Árboles grandes de lento crecimiento	70	0.32	Promedio	Pinos
8. Árboles muy grandes de rápido crecimiento tolerantes a la sombra	110	0.7	Sombra	-----
9. Árboles grandes muy tolerantes a la sombra (intolerantes a la luz)	85	0.22	Sombra	Latifoliadas tolerantes del dosel
10. Pioneras de tamaño mediano.	50	0.47	Claros	Latifoliadas intolerantes del dosel

### *B. Prácticas de aprovechamiento forestal tradicional y de reintroducción de especies nativas de pinos y de encinos*

Se identificó un conjunto de estrategias de extracción de madera y leña que representan al aprovechamiento tradicional continuo y de baja intensidad que se realiza en los bosques de Los Altos de Chiapas. Además se propone una estrategia de valor maderable o como combustible (Alemán 1985, Calderón Cisneros 2001, Ramírez-Marcial *et al.* 2010). Estos dos elementos del manejo del bosque se han simplificado con el objetivo de realizar la simulación de escenarios hipotéticos que muestren la dinámica de los bosques de la región. El aprovechamiento se simplificó para incluir los dos tipos de extracción predominantes: tala de árboles para obtener madera en forma de tablas y vigas y extracción de leña, principalmente de encinos y algunas latifoliadas.

La extracción de madera consistió en extraer árboles del grupo utilitario 1, asignado con esta numeración para el programa SYMFOR, que incluye árboles de uso maderable preferente, que corresponde al grupo ecológico de los pinos, con DAP igual o mayor a 40 cm. La intensidad máxima de extracción es de 100 individuos por ha y 62.5 m<sup>2</sup> de área basal por ha, sin un límite mínimo para que sea costeable la extracción, es decir que pueden extraerse los individuos del grupo pinos que tengan un DAP igual o mayor a 40 cm, desde uno hasta 100 o hasta sumar 62.5 m<sup>2</sup> de área basal. La extracción de madera se simuló en períodos de 5 y de 10 años, agrupando el consumo de madera en un determinado año de extracción. Cabe señalar que el aprovechamiento doméstico tradicional se realiza cada año, con base en las necesidades de la familia de construir o renovar sus casas, por lo general se realiza la tala selectiva de 2 o 3 árboles de pinos por ha que tengan el mayor diámetro aprovechable. En otras ocasiones se

llega a talar todo el rodal para ser utilizado como parcela agrícola o como área para ganadería. Para facilitar la simulación, en este trabajo se consideraron períodos cortos de extracción, 5 y 10 años, donde se realiza un solo evento de extracción, mediante la tala de una cantidad acumulada de árboles que en condiciones reales serían extraídos anualmente. Esta forma de simular el aprovechamiento tradicional tiene como consecuencia la apertura de claros de mayor área en un solo evento, difiriendo de la apertura que se ocasiona cuando se extraen anualmente 2 o 3 individuos por ha.

La extracción de leña se ajustó a ciclos anuales y se consideró la tala de árboles del grupo utilitario 2, que se refiere a los árboles utilizados como leña, en el cual se incluye al grupo de especies de los encinos y a 16 especies de latifoliadas diferentes a encinos (Apéndice 1). En cada ciclo se simula el corte de los árboles del grupo utilitario 2 con DAP igual o mayor a 10 cm; se extraen como máximo 20 individuos por ha y que sumen como máximo 0.62 m<sup>2</sup> de área basal por ha, sin establecerse un volumen o cantidad de individuos mínimo para que se lleve a cabo la extracción. La intensidad de ambos tipos de extracción se simuló en su equivalente a 0.25 ha.

El enriquecimiento de especies se simuló mediante la reintroducción de árboles jóvenes de pinos y de encinos en ciclos de 30 años. Las plantaciones se simularon mediante la apertura de franjas de 0.5 m de ancho, separadas 10 m entre ellas, e introduciendo árboles jóvenes de 5 cm de DAP, a cada 10 m sobre la franja. La reintroducción de los árboles se planificó en períodos más largos, debido a que los árboles introducidos necesitan períodos mayores para crecer a un tamaño útil para la extracción. La Figura 2 muestra la combinación de los factores y niveles de reintroducción, extracción de madera y extracción de leña que resultan en 18

tratamientos aplicados en cada una de las parcelas inventariadas con localización espacial de individuos en Rancho Merced-Bazom.

### *C. Detalles de la simulación y procesamiento de la información*

Se simularon los 18 tratamientos propuestos en cada uno de los seis inventarios con localización espacial individual, resultando 54 escenarios diferentes. Cada corrida se realizó 10 veces, para obtener una tendencia más confiable, y se promediaron los resultados para así construir cada escenario. La duración de la simulación fue de 200 años, en cada año el modelo calcula el crecimiento de cada árbol y aplica las prácticas de manejo en los ciclos establecidos. Como datos de salida se obtuvieron cada 5 años, durante los 200 años simulados, el DAP y el área basal de cada árbol presente en la parcela.

A partir de los datos de salida se calculó el *IVI* para cada grupo funcional (eq. 1) cada 5 años, primero por cada repetición y después se promedió para obtener el valor de importancia resultado de cada escenario para cada grupo de especies. Los grupos ecológicos de especies de latifoliadas diferentes a encino, que fueron divididos por el estrato vertical que ocupan, se reagruparon mediante la suma de los valores de importancia con el fin de describir la respuesta de los cuatro grupos de especies (pinos, encinos, latifoliadas intolerantes a la sombra y latifoliadas tolerantes a la sombra) ante los factores de manejo simulados. La representación gráfica del *IVI* de los grupos funcionales de especies a través del tiempo de simulación, se elaboró con el programa estadístico SPSS 15.0.

Se realizó un análisis de varianza correspondiente a un modelo factorial, con el fin de conocer qué parte de la variación de los valores de importancia relativa la explican los factores de estudiados. Previamente se transformaron los valores de importancia relativa (*IVI*) a su función arcoseno, al ser datos porcentuales (Sokal y Rohlf 1969). La prueba de ANOVA se realizó para cada grupo ecológico al final del período simulado (año 200). Para el análisis de varianza se consideró como variable dependiente el *IVI* transformado y como factores fijos la extracción de madera, la extracción de leña y la reintroducción; como covariable se consideró la condición inicial de la parcela, correspondiente al *IVI* del grupo de los pinos en el año cero.

Para facilitar la interpretación de los valores de importancia relativa de las especies se calculó el cociente dominancia relativa/abundancia relativa. De manera que cuando el cociente es igual a uno los valores de dominancia y abundancia relativas son iguales. Si el cociente es mayor que uno la dominancia relativa es mayor que la abundancia, por lo tanto los valores de importancia del grupo en cuestión se deben en mayor medida al área basal que al número de individuos presentes en un momento dado de la simulación. Si el cociente es menor a uno, la abundancia relativa es mayor que la dominancia, por lo que el *IVI* del grupo se deberá en mayor medida al número de individuos que al área basal del grupo.

Reintroducción			Extracción de madera	Extracción de leña
Sin Reintroducción	Reintroducción de Pinos	Reintroducción de Encinos		
			Cada 10 años	Anual
				Sin extraer Leña
			Cada 5 años	Anual
				Sin extraer Leña
			Sin Extracción	Anual
				Sin extraer Leña

Fig. 2. Los 18 escenarios que resultan de la combinación de niveles de los factores reintroducción de pinos o encinos, extracción de leña y extracción de madera.

## **Resultados**

### *1. Los bosques de pino-encino en Los Altos de Chiapas*

#### *A. Parcelas con localización espacial individual en Rancho Merced-Bazom*

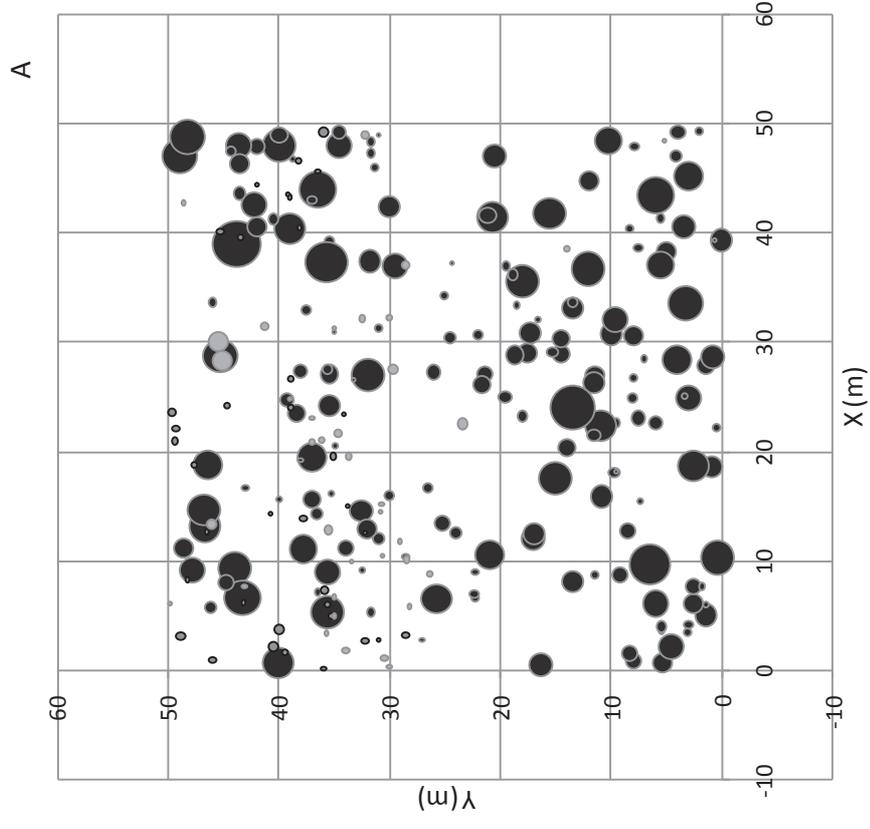
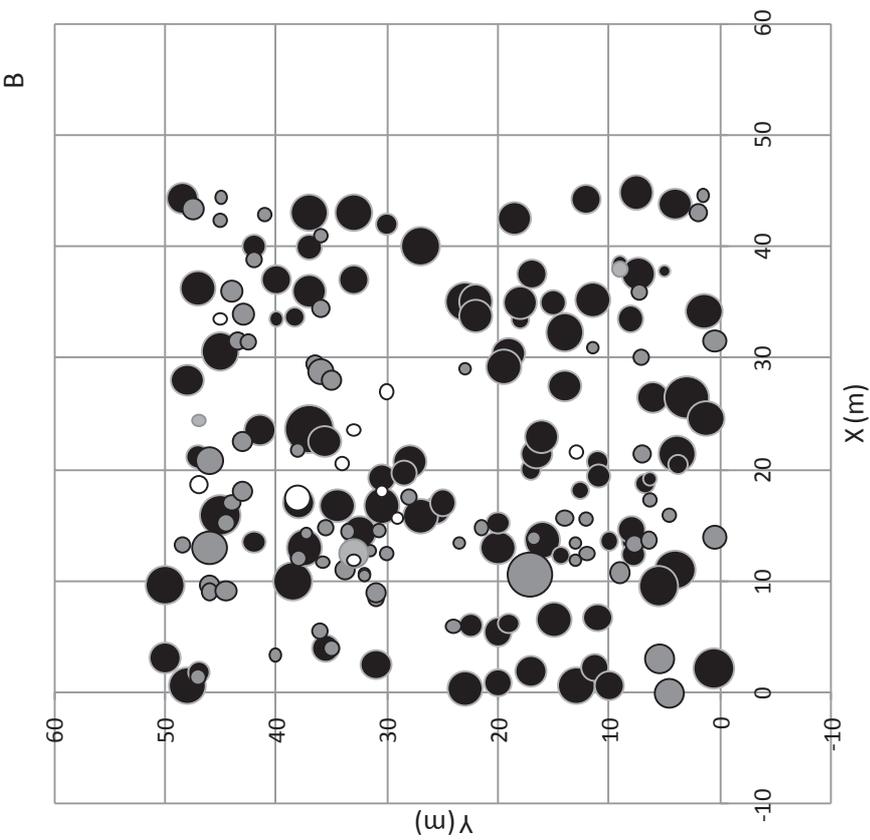
Los seis inventarios realizados describen un gradiente de mayor a menor valor de importancia (*IVI*) del grupo de los pinos y representan condiciones extremas de mayor a menor disturbio humano. En un extremo se localizó la parcela A, la que tuvo mayor porcentaje de pinos y la parcela F, la que no incluyó individuos de dicho grupo. La abundancia por hectárea va desde 787 (parcela B), hasta 1,494 individuos (parcela C); y el área basal desde 37.34 m<sup>2</sup>·ha<sup>-1</sup> (parcela E) hasta 76.77 m<sup>2</sup>·ha<sup>-1</sup> (parcela C). En cuanto a la riqueza de especies las parcelas con mayor representación de pinos tuvieron menor número de especies y la parcela sin pinos fue la de mayor número riqueza (Cuadro 2; Fig. 3).

#### *B. Caracterización de inventarios en Los Altos de Chiapas*

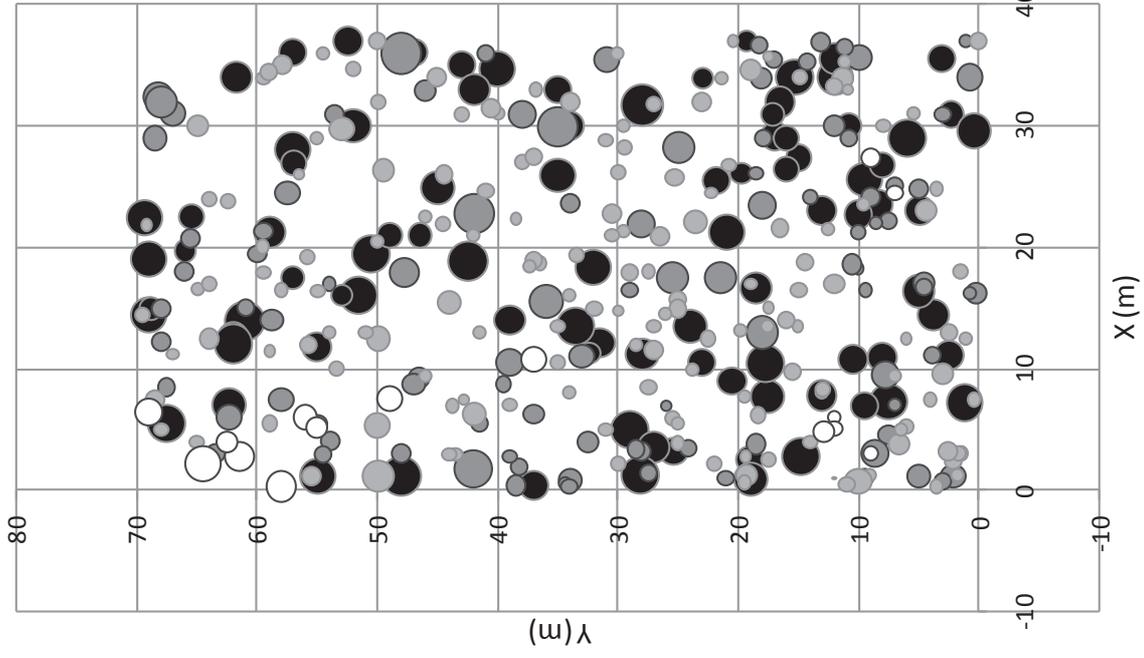
Del conjunto de 111 inventarios procedentes de otros proyectos se encontraron sitios con densidad de árboles desde 225 individuos por ha (ind·ha<sup>-1</sup>) hasta 2,140 ind·ha<sup>-1</sup>, mientras que la mayor cantidad de sitios presentaron densidades entre 500 y 1,400 ind·ha<sup>-1</sup>. El área basal por sitio osciló entre 11.6 y 75.1 m<sup>2</sup>·ha<sup>-1</sup>, mientras que la mayor parte de las parcelas presentaron un área basal de 20 a 50 m<sup>2</sup>·ha<sup>-1</sup>.

Cuadro 2. Atributos de las parcelas en las que se realizó la localización espacial de cada árbol en Rancho Merced Bazom, municipio de Huixtán, Chiapas. BP = bosque de pinos, BPE = bosque mixto con predominio de especies de pino y encino, BL = bosque con predominio de especies arbóreas latifoliadas diferentes a encinos.

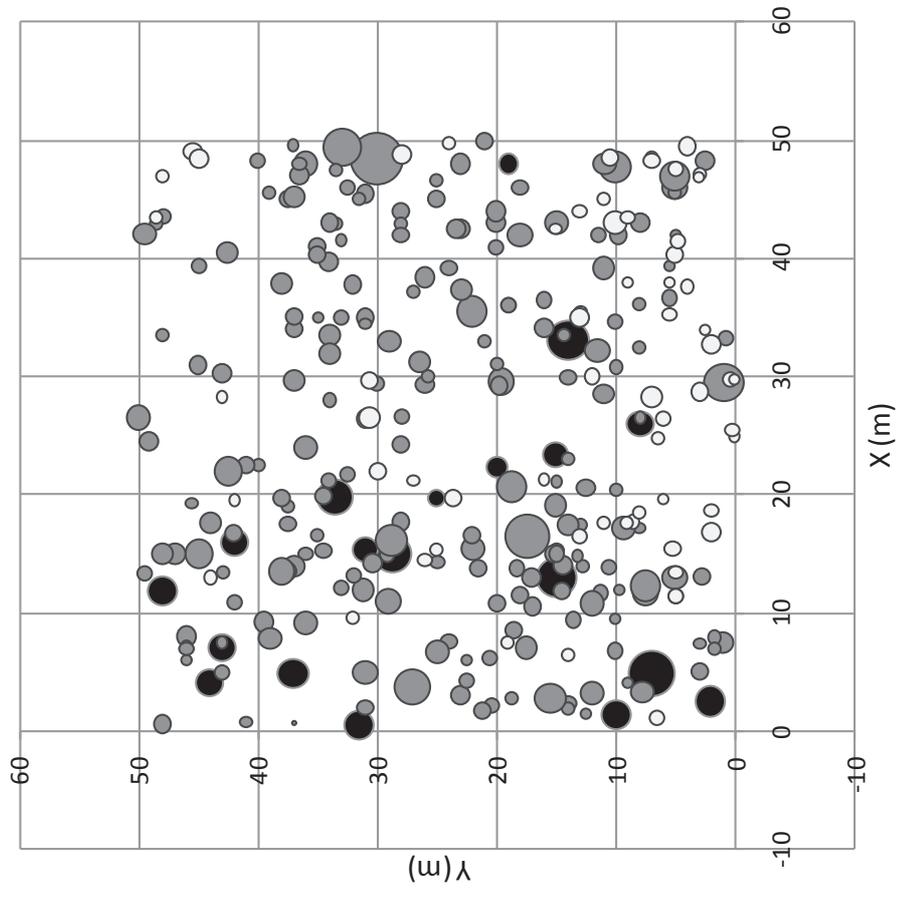
<b>Parcela</b>	<b>A</b>	<b>B</b>	<b>C</b>	<b>D</b>	<b>E</b>	<b>F</b>
Tipo de bosque	BP	BP	BPE	BPE	BL	BL
<i>IVI</i> del grupo pinos	83.32 %	70.47 %	45.41 %	18.02 %	0.79 %	0 %
Longitud W	92°28'45.4"	92°30'13.0"	92°29'28.7"	92°29'40.5"	92°29'24.2"	92°29'22"
Latitud N	16°44'23.0"	16°45'34.1"	16°44'33.7"	16°45'16.0"	16°44'27.6"	16°44'47"
Fecha de mapeo	23/05/2006	5/09/2006	13/09/2006	7/09/2006	19/09//2006	20/06/2006
Área (m <sup>2</sup> )	2500	2250	2450	2500	2750	2500
Riqueza de especies arbóreas	12	12	20	17	20	25
Grupos funcionales arbóreos	3	4	4	3	4	2
Abundancia (ind·ha <sup>-1</sup> )	1028	787	1494	1176	1400	1280
Área basal (m <sup>2</sup> ·ha <sup>-1</sup> )	39.97	52.18	76.77	39.6	37.34	53.96



C



D



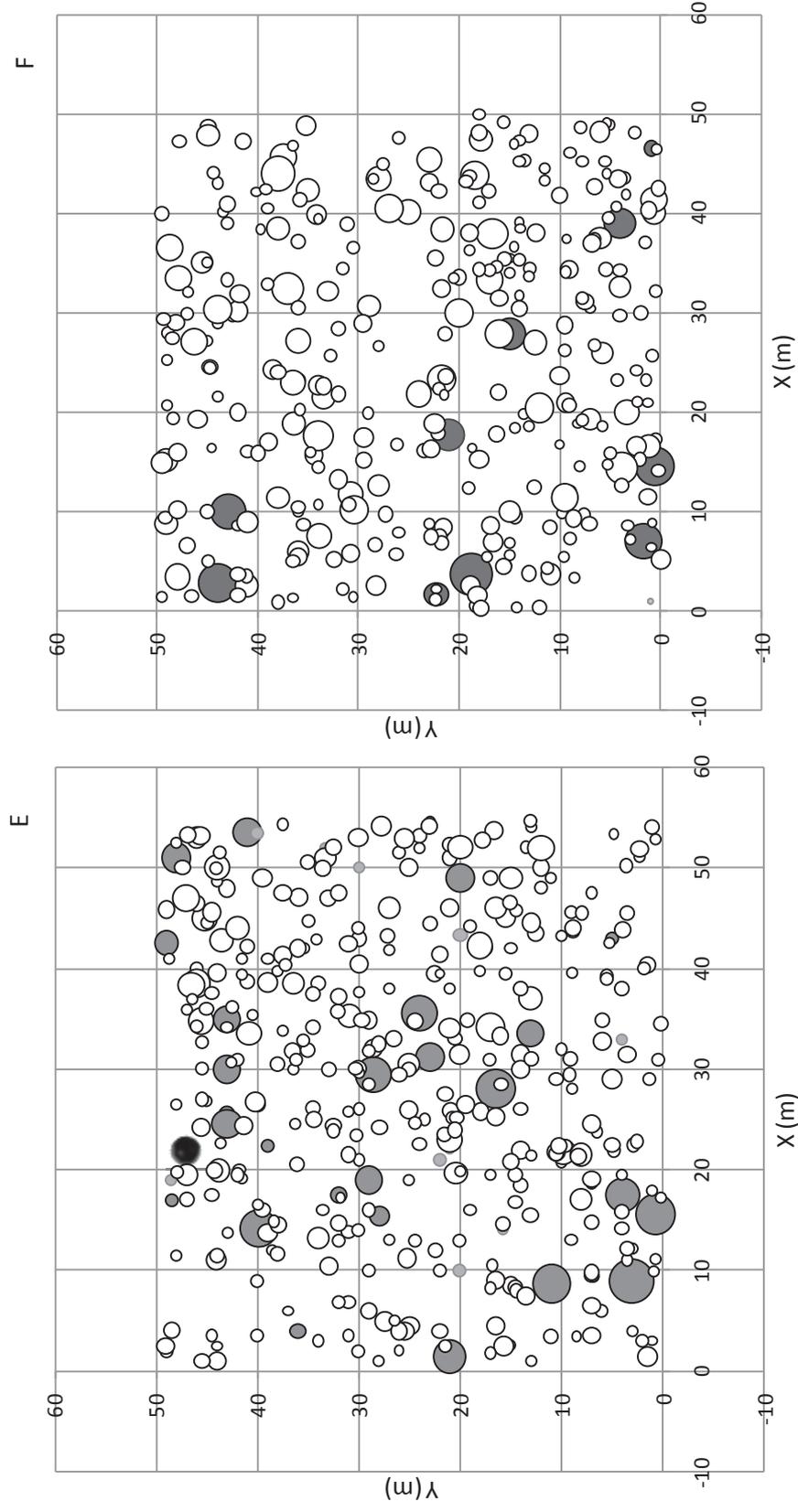


Figura 3. Mapas de las parcelas de Rancho Merced-Bazom. Las letras A y B, corresponden a las parcelas con bosque dominado por especies de pino, las letras C y D son bosques mixtos de pino y encino y las letras E y F, son bosques dominados por especies de latifoliadas diferentes a encino. El tamaño de los círculos se presenta en proporción al diámetro a la altura del pecho de cada árbol. El color representa el grupo funcional: negro = pinos, gris oscuro = encinos, gris claro = latifoliadas intolerantes a la sombra, blanco = latifoliadas tolerantes a la sombra.

### *C. Grupos ecológicos*

En el listado de especies presentes en los 20 inventarios provenientes del proyecto realizado entre 1994 y 1995 y de los inventarios con localización espacial en Rancho Merced-Bazom se registraron 57 especies de árboles, pertenecientes a 30 familias botánicas (Apéndice 1). Este listado sirvió de base para realizar la caracterización de cuatro grupos ecológicos: (1) pinos, con 6 especies del género *Pinus* sp.; (2) encinos, con 9 especies del género *Quercus* sp.; (3) latifoliadas intolerantes a la sombra, que incluyó 5 especies de árboles del dosel y 6 especies del sotobosque superior, y (4) latifoliadas tolerantes a la sombra, que incluyó 4 especies del dosel, 13 especies del estrato intermedio y 14 especies del sotobosque superior. En el cuadro 3 se describe cada grupo ecológico de árboles y se enlistan las especies dentro de cada grupo, así como el diámetro del percentil 95 de los datos observados en los inventarios incluidos para realizar el listado y categorización de las especies en grupos ecológicos.

### *D. Gradiente de diversidad ecológica*

La descripción del gradiente de distribución de la importancia de los grupos funcionales se realizó en los 117 sitios de bosque inventariado con los que se trabajó: 20 del proyecto previo, 91 del estudio de Beraud (2011) y 6 inventarios con localización espacial de los individuos arbóreos. En la figura 4 se muestran todos los sitios inventariados, ordenados con base en el valor de importancia del grupo de latifoliadas tolerantes a la sombra. El análisis de correlación bivariada mostró una relación negativa entre el *IVI*s de los pinos con las especies de latifoliadas tolerantes a la sombra (coeficiente de correlación de Pearson:  $r = -0.71$ ,  $P < 0.001$ ,  $gl = 115$ ); Del mismo modo,

los encinos mostraron una relación negativa con ambos grupos de latifoliadas ( $r = -0.677$ ,  $P < 0.001$  y  $r = -0.290$ ,  $P = 0.001$ , para los grupos de latifoliadas tolerantes a la sombra e intolerantes a la sombra respectivamente). Cabe aclarar que el mayor número de parcelas con dominancia de latifoliadas tolerantes a la sombra se debió a que en el trabajo de Beraud (2011) se seleccionaron fragmentos con mayor evidencia de conservación, mientras que en el proyecto previo (González-Espinosa, com. pers.) los sitios se seleccionaron con evidencias de distintos grados de perturbación. Se observó que los inventarios con localización espacial que fueron utilizados como datos de entrada en la simulación de la dinámica del bosque (parcelas marcadas con letras A-F en la Fig. 4), se ubicaron a lo largo del gradiente y fueron representativas de las diversas comunidades de bosques de la región resultantes de variación en las condiciones naturales y de disturbio.

Cuadro 3. Descripción de los grupos ecológicos presentes en los bosques de pino encino en Los Altos de Chiapas. Se describe el estrato vertical que ocupa en el bosque, la altura máxima reportada en la literatura (m), el diámetro a la altura del pecho del percentil 95 de los árboles observados (DAP<sub>95</sub>), la tolerancia a la sombra de las especies del grupo, la categoría de crecimiento, el estatus sucesional y las especies de árboles que incluye cada grupo.

<b>Grupo ecológico</b>	<b>Estrato arbóreo</b>	<b>Altura máxima (m)</b>	<b>DAP<sub>95</sub> (cm)</b>	<b>Tolerancia sombra</b>	<b>Crecimiento categórico</b>	<b>Estatus sucesional</b>	<b>Especies</b>
1. Pinos	dosel	40 (55)	61.2	intolerante	media	temprana	<i>Pinus ayacahuite</i> , <i>P. devoniana</i> , <i>P. montezumae</i> , <i>P. oocarpa</i> , <i>P. pseudostrobus</i> , <i>P. tecunumanii</i>
2. Encinos	dosel	25-30 (48)	53.4	tolerante	media	temprana e intermedia	<i>Quercus candicans</i> , <i>Q. crassifolia</i> , <i>Q. crispipilis</i> , <i>Q. laurina</i> , <i>Q. ocoteifolia</i> , <i>Q. rugosa</i> , <i>Q. sapotifolia</i> , <i>Q. segoviensis</i> , <i>Q. skutchii</i>
3. Latifoliadas* intolerantes a la sombra	dosel	25-35 (45)	37.5	intolerante	alta	temprana	<i>Alnus acuminata</i> , <i>Arbutus xalapensis</i> , <i>Liquidambar styraciflua</i> , <i>Chiranthodendron pentadactylon</i> , <i>Prunus serotina</i>
	soto-bosque superior	(6) 10-16	26	intolerante	alta	temprana	<i>Buddleja cordata</i> , <i>Cornus excelsa</i> , <i>Crataegus mexicana</i> , <i>Morella cerifera</i> , <i>Saurauja scabrida</i> , <i>Verbesina perymenioides</i>

Cuadro 3. Continuación.

<b>Grupo ecológico</b>	<b>Estrato arbóreo</b>	<b>Altura máxima (m)</b>	<b>DAP<sub>95</sub> (cm)</b>	<b>Tolerancia sombra</b>	<b>Crecimiento categórico</b>	<b>Estatus sucesional</b>	<b>Especies</b>
4. Latifoliadas* tolerantes a la sombra	dosel	30 (40)	47.2	tolerante	media-alta	intermedia y tardías	<i>Clethra chiapensis</i> , <i>Cleyera theoides</i> , <i>Magnolia sharpii</i> , <i>Persea americana</i>  <i>Citharexylum mocinnoi</i> , <i>Clethra oleoides</i> , <i>Cornus disciflora</i> , <i>Meliosma dentata</i> , <i>Myrsine juergensenii</i> , <i>Nyssa sylvatica</i> , <i>Oreopanax xalapensis</i> , <i>Ostrya virginiana</i> , <i>Photinia microcarpa</i> , <i>Prunus brachybotrya</i> , <i>P. rhamnoides</i> , <i>Rhamnus sharpii</i> , <i>Styrax magnus</i>
	medio	17-28	38	tolerante	media	intermedia y tardías	<i>Buddleja nitida</i> , <i>Critoniadelphus nubigenus</i> , <i>Daphnopsis selerorum</i> , <i>Garrya laurifolia</i> , <i>Miconia glaberrima</i> , <i>Myrsine coriacea</i> ,
	soto-bosque superior	(8) 10-16	19	tolerante	baja-media	intermedia y tardías	<i>Olmediella betschleriana</i> , <i>Quetzalia contracta</i> , <i>Saurauia oreophila</i> , <i>Synardisia venosa</i> , <i>Ternstroemia lineata</i> , <i>Viburnum elatum</i> , <i>Viburnum jucundum</i> , <i>Zanthoxylum melanostictum</i>

\* Latifoliadas distintas a encino.

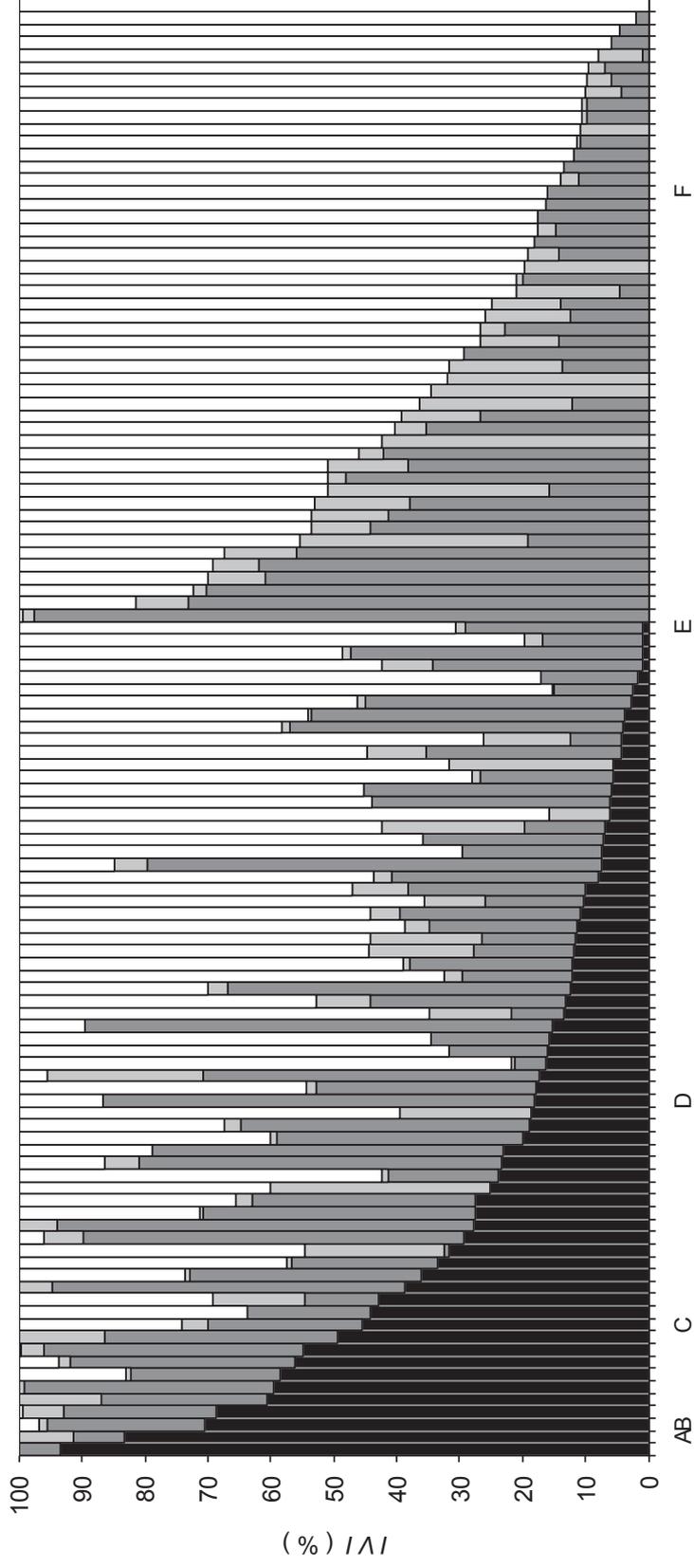


Figura 4. Gradiente de diversidad ecológica en bosques de pino encino de Los Altos de Chiapas. Las barras representan los inventarios analizados en orden descendente del *IVI* del grupo de especies de pinos y en los sitios donde no hay pinos en orden ascendente del *IVI* del grupo de latifoliadas tolerantes a la sombra. Los colores de las barras representan a cada grupo ecológico: negro = pinos, gris oscuro = encinos, gris claro = latifoliadas intolerantes a la sombra, blanco = latifoliadas tolerantes a la sombra. Las barras marcadas con las letras mayúsculas, A-F, corresponden a los inventarios con localización espacial de Rancho Merced-Bazom que aportaron los datos de entrada para la simulación de los escenarios de manejo.

### 3. Simulación de escenarios

El programa de simulación de la dinámica forestal aplicado en este estudio fue sensible a las variaciones en escenarios de extracción de madera o leña y a la reintroducción de pinos o encinos en las diferentes condiciones de bosque iniciales (Fig. 5A-F). El análisis de varianza factorial efectuado para identificar los factores e interacciones que pueden explicar la variación en el valor de importancia de pinos, encinos, latifoliadas intolerantes a la sombra y latifoliadas tolerantes a la sombra, indicó que la covariable de representación inicial de especies de pino en la parcela fue significativa para tres grupos (pinos, latifoliadas intolerantes a la sombra y latifoliadas tolerantes a la sombra;  $P < 0.001$ ), con excepción de los encinos ( $P = 0.178$ ; Cuadro 4).

#### A. Extracción de madera

Los ciclos de extracción de madera a 10 y a 5 años mostraron resultados muy similares en todos los casos (Fig. 5A-F, comparar línea 10M con 5M). Incluso se observan tendencias similares cuando este factor se combinó con la extracción de leña y con la reintroducción de especies (líneas 10ML con 5ML de la Fig. 5A-F), con excepción de la parcela de bosque mixto dominado por encino (Fig. 5D).

En las tres parcelas que mostraron mayor valor de importancia inicial de especies de pinos se encontró que en ausencia de extracción los pinos tienden a ser reemplazados por las latifoliadas tolerantes a la sombra después de 150 años (línea 0M, Fig. 5A-C). Al realizar la extracción de madera en las parcelas mencionadas (A-C) se modificó la secuencia de reemplazo de los grupos de especies: las latifoliadas intolerantes a la sombra o los encinos ocuparon los valores más altos de importancia y

reemplazaron a los pinos desde los años intermedios de simulación; a su vez, al final del período simulado (200 años) los encinos y las latifoliadas intolerantes fueron reemplazados por las latifoliadas tolerantes, de manera similar que en el escenario testigo (líneas 10M, 5M y 0M de las Fig. 5A-C). En el análisis de varianza el factor extracción de madera determinó de manera significativa el *IVI* de los diferentes grupos de especies: pinos, encinos y latifoliadas intolerantes ( $P < 0.001$ ; Cuadro 4).

En las parcelas donde inicialmente los pinos no fueron dominantes o no estaban presentes, los escenarios bajo extracción de madera y sin extracción de leña fueron muy similares a los escenarios testigo (ver líneas 10M, 5M y 0M de las Fig. 5D-F).

### *B. Extracción de leña*

En las tres parcelas donde los pinos tienen al inicio un  $IVI \geq 40$  (A-C) se encontró que bajo extracción de leña (línea 0ML) los pinos (círculos negros) se mantuvieron durante el período simulado (200 años), a diferencia de los demás escenarios (Fig. 5A-C).

En los sitios con menor representación inicial de pino (parcelas E y F), bajo extracción sólo de leña con y sin reintroducción de pinos o encinos, en general se observó una disminución en la importancia de latifoliadas tolerantes (círculos blancos) a largo plazo, los grupos que las reemplazaron fueron latifoliadas intolerantes y encinos (círculos gris claro y oscuro, respectivamente; Fig. 5E-F, líneas 10ML, 5ML y 0ML). En ausencia de la extracción de leña los individuos del grupo ecológico latifoliadas tolerantes a la sombra se mantuvieron dominantes durante el período de simulación (Fig. 5E-F, líneas 10M, 5M y 0M). La extracción de leña explicó una parte de la

variación en los valores de importancia de los grupos de especies: encinos, latifoliadas intolerantes a la sombra y latifoliadas tolerantes a la sombra ( $P \leq 0.007$ ; Cuadro 4).

### *C. Reintroducción de árboles de pino y encino*

En las seis condiciones originales se encontró que el efecto de la reintroducción de pinos o de encinos sin extracción de madera o leña no modificó las tendencias observadas respecto a las simulaciones consideradas como testigo (línea 0M en la Fig. 5A-F). Del mismo modo, las opciones de reintroducción de especies nativas de pinos y de encinos no mostraron efecto en los escenarios combinados con los factores de extracción (columnas SR, RP y RE), con excepción de los escenarios de extracción de leña (línea 0ML) de los bosques con dominancia inicial de encinos y otras latifoliadas, que muestran una interacción de los factores extracción de leña y reintroducción (Fig. 5D-F).

### *D. Extracción de madera con extracción de leña*

En las parcelas con alta representación inicial de pinos (A-C), la combinación de factores de extracción de madera con la extracción de leña mostró que en los primeros 50 a 80 años los pinos mantuvieron su importancia inicial, incluso esta se incrementó, pero después disminuyeron y fueron reemplazados por latifoliadas intolerantes a la sombra (líneas 10ML y 5ML de la Fig. 5A-C). Hacia el final del tiempo simulado, después del año 150, el grupo con valor de importancia más alto fue el de los encinos. En las parcelas con menor representación inicial de pinos (E-F) la tendencia de los encinos fue similar, ya que fue el grupo con mayor importancia hacia el final de la

simulación en los escenarios de extracción de madera y leña (líneas 10ML y 5ML de la Fig. 5E-F). El análisis factorial muestra un efecto de la interacción de los dos factores de extracción, madera y leña para los pinos ( $P = 0.011$ ), para los encinos ( $P = 0.002$ ) y para las latifoliadas intolerantes a la sombra ( $P < 0.001$ ; Cuadro 4).

#### *E. Extracción de leña con reintroducción de pinos o encinos*

El grupo de encinos tendió a desaparecer en los escenarios bajo extracción de leña sin reintroducción de individuos, mientras que al incorporar la reintroducción de pinos o encinos, estos últimos se mantuvieron (con altibajos) hasta el final del período simulado (línea 0ML de la Fig. 5A-F).

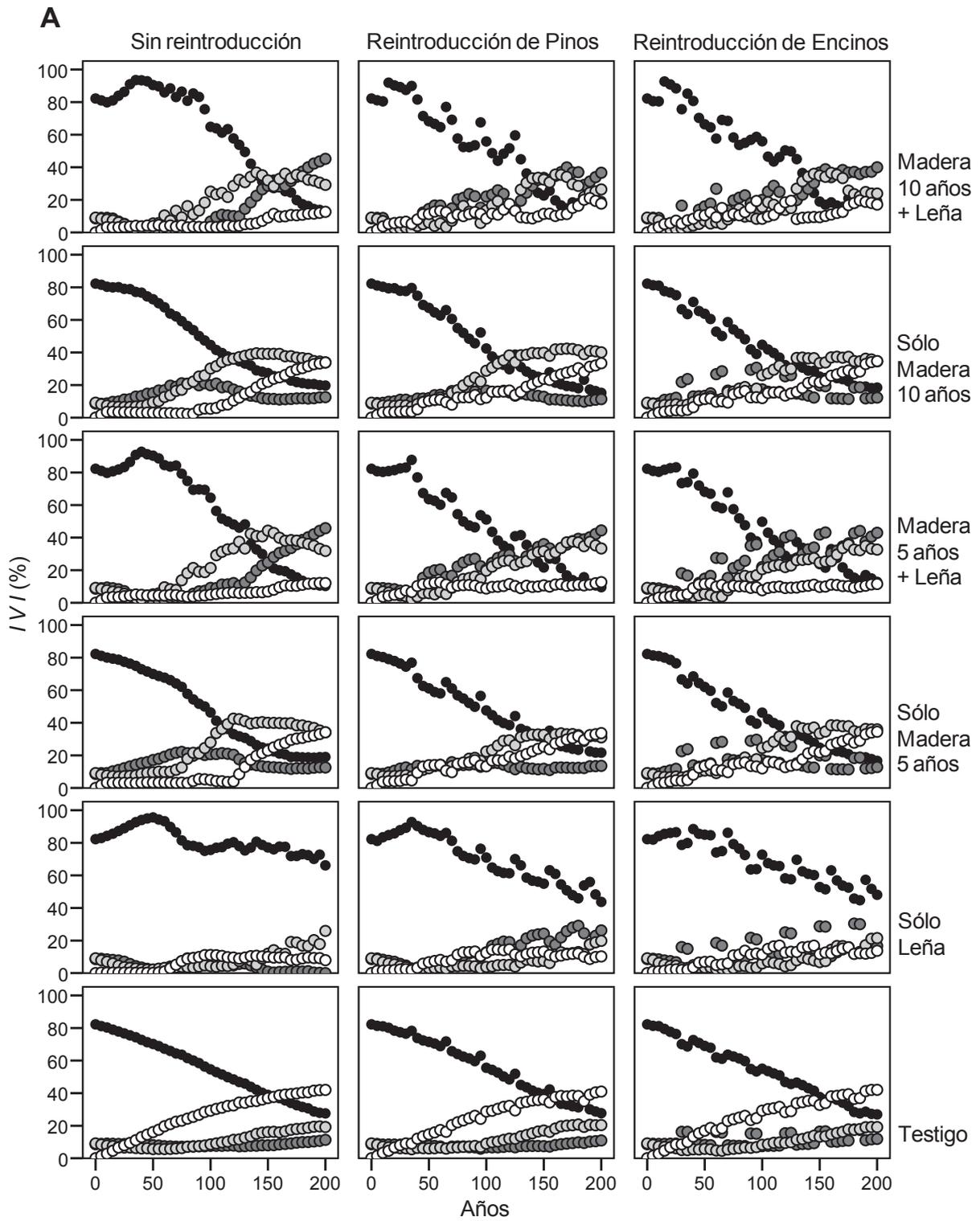
#### *F. Extracción de madera con extracción de leña con reintroducción de pinos o encinos*

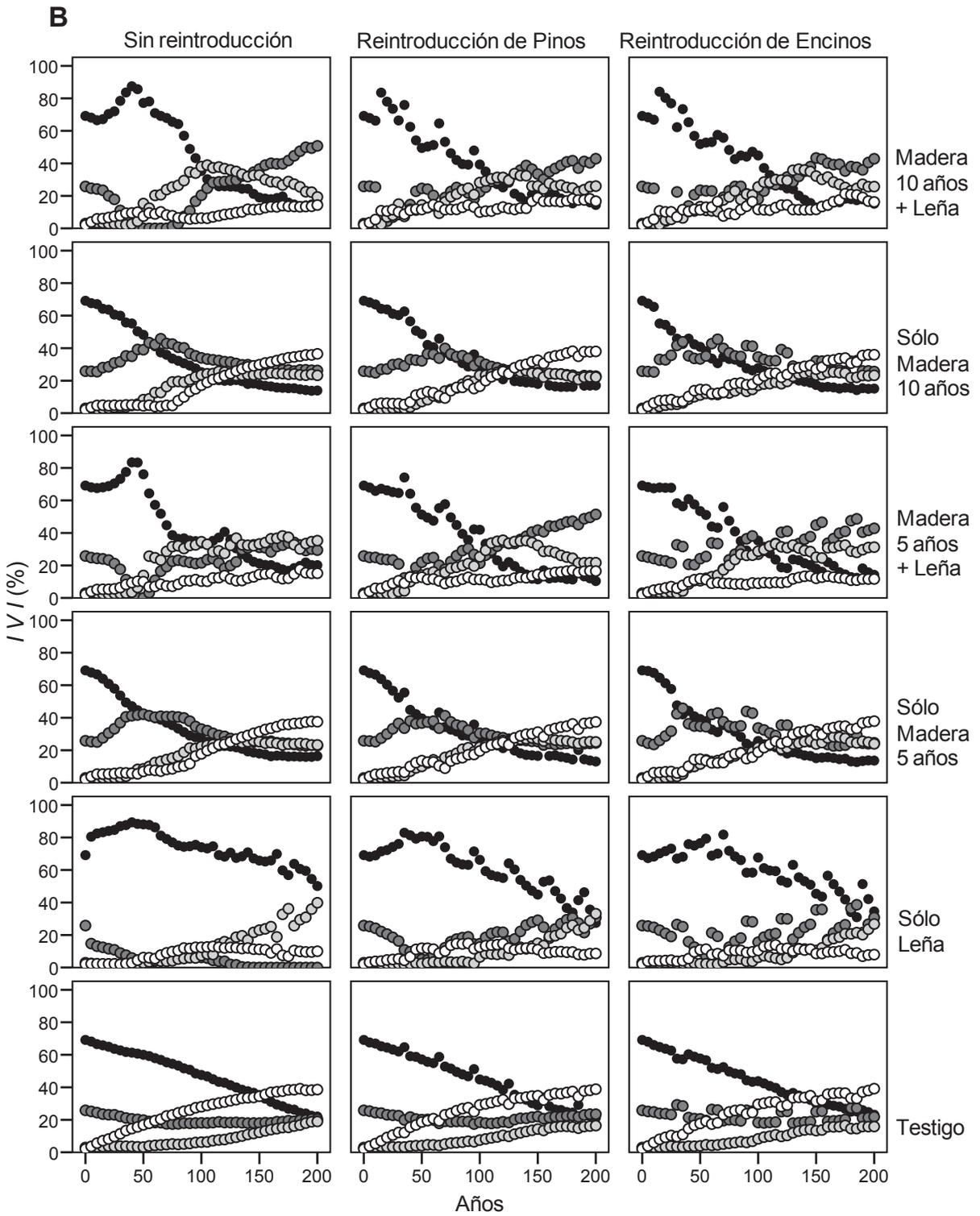
La parcela de bosque mixto dominado por encino (D) mostró resultados sensibles a los tres factores estudiados. En los escenarios bajo extracción de madera y de leña sin reintroducción de pinos o encinos, los últimos fueron reemplazados alrededor del año 100 de la simulación por las latifoliadas intolerantes a la sombra (Fig. 5D, líneas 10ML y 5ML, columna SR). A su vez, se observó en los escenarios de extracción de madera cada 10 años con reintroducción de pinos o de encinos una disminución del *IVI* del grupo de especies de encino en el año 20 de la simulación y se formó un rodal mixto con valores similares para los cuatro grupos (Fig. 5D, línea 10ML). Al final del período simulado (año 200), la variación del valor de importancia de los encinos resultó asociada a la triple interacción de reintroducción con extracción de madera y leña ( $P < 0.001$ ; Cuadro 4).

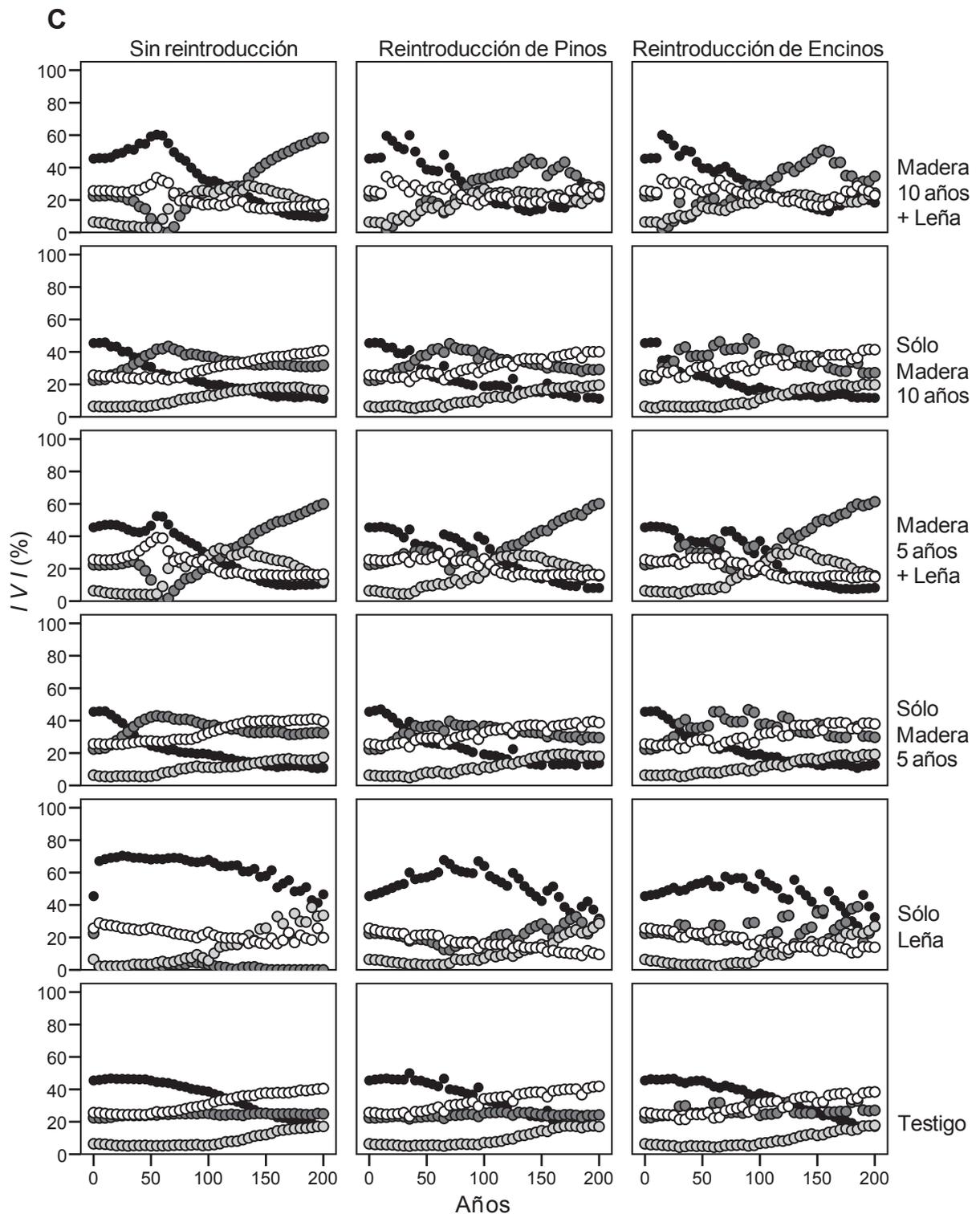
*G. Efecto de los factores evaluados en el cociente dominancia relativa/abundancia relativa*

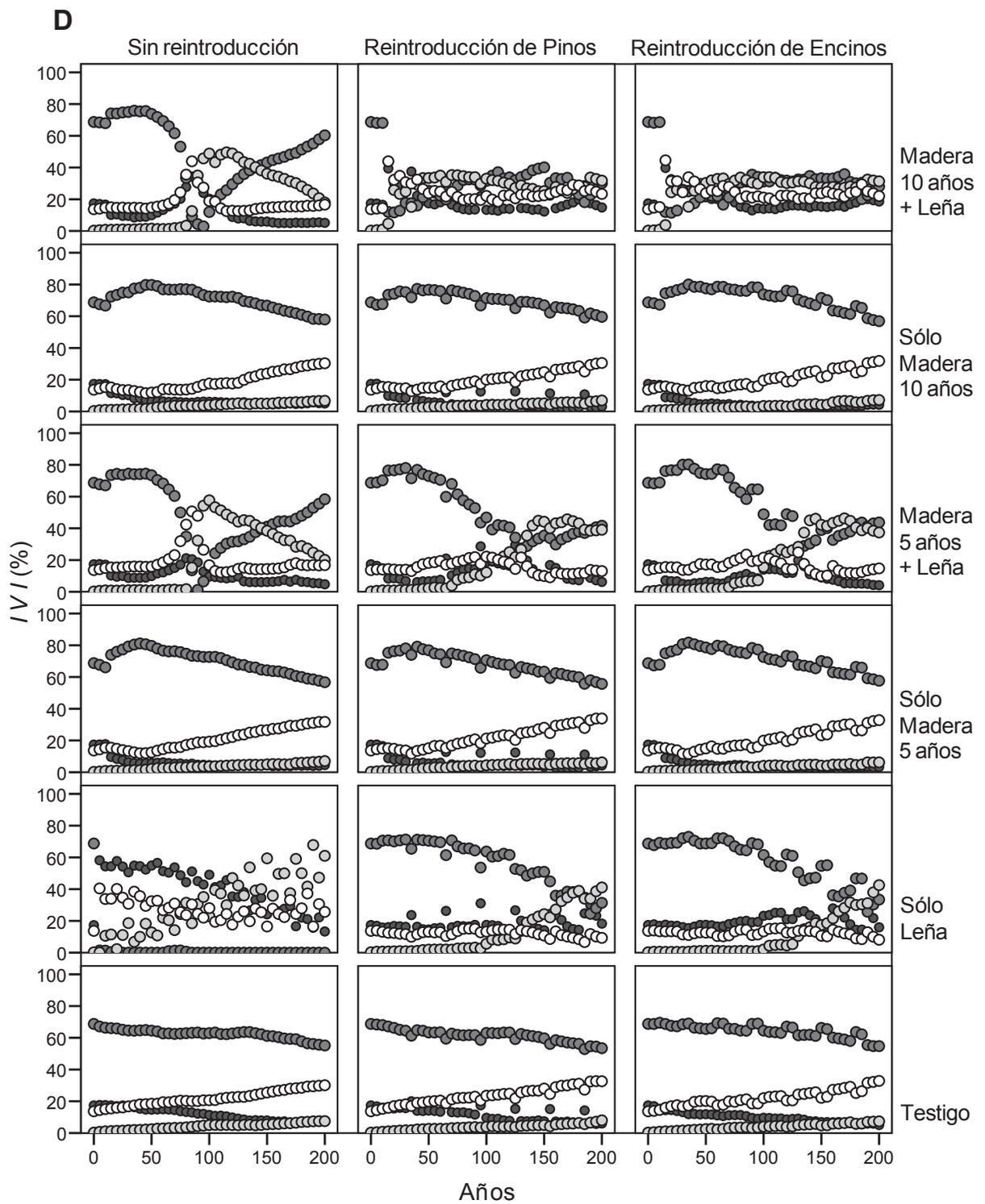
En las parcelas con presencia inicial del grupo pinos mayor a 40% (A-C), la extracción de leña ocasionó un efecto positivo en la dominancia relativa de este grupo, de modo que el aporte en área basal del conjunto de árboles de pinos aumentó entre los años 50 y 100 de la simulación, en lugar de disminuir como en el resto de los escenarios sin extracción de leña (Apéndice 2 A-C, líneas 10ML, 5ML, 0ML). Con respecto al grupo de especies de encinos, la extracción de leña tuvo un efecto negativo sobre el incremento del área basal del grupo, de modo que en los escenarios con extracción de leña el cociente dominancia/abundancia mostró valores muy cercanos a la unidad (Apéndice 2 A-F, líneas 10ML, 5ML, 0ML). El grupo de latifoliadas tolerantes a la sombra incrementó su área basal en los escenarios bajo extracción de leña en ausencia de extracción de madera en las parcelas de bosque dominado por latifoliadas (Apéndice 2 E y F, línea 0ML).

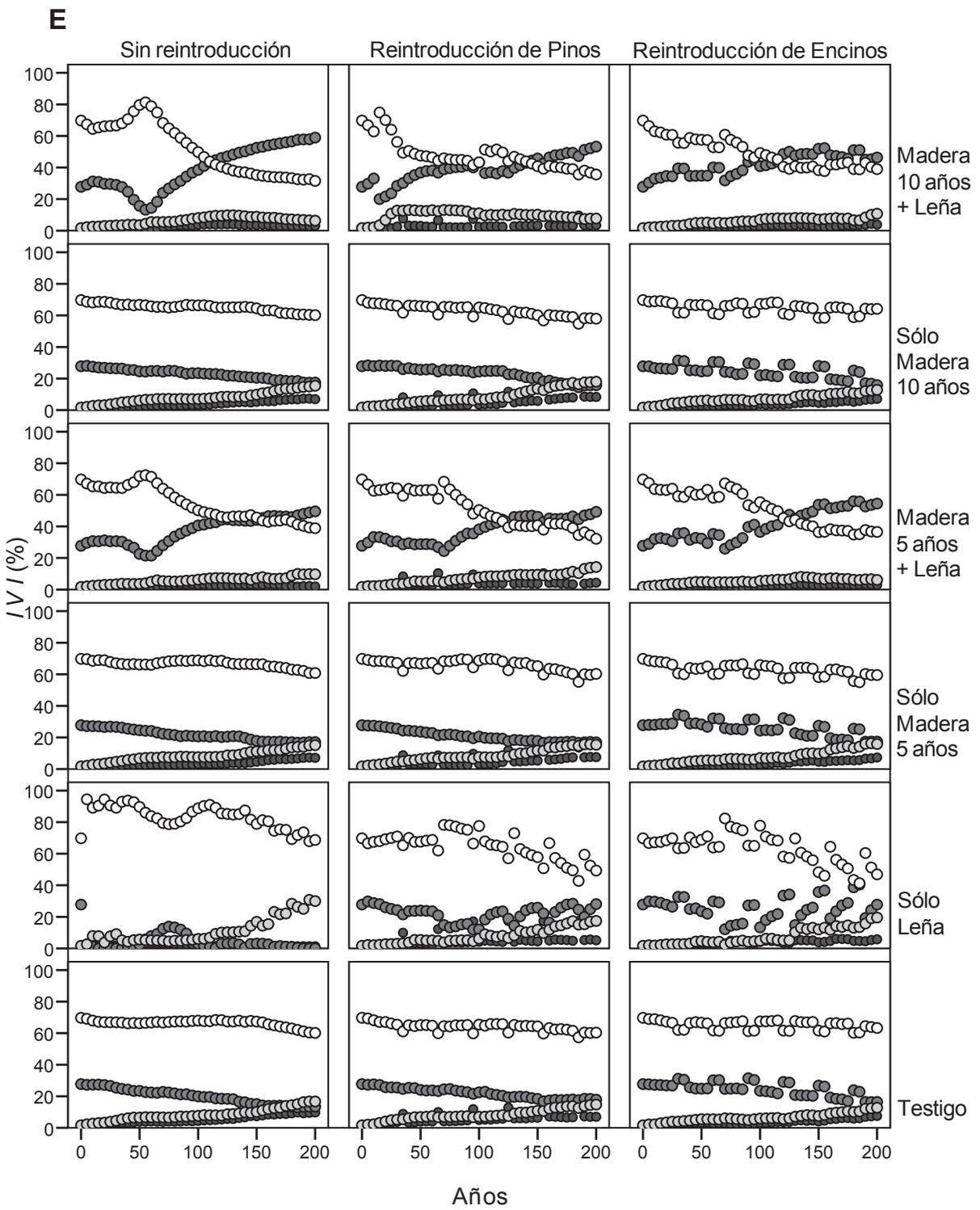
Figura 5. Escenarios de simulación de la dinámica del bosque bajo extracción de madera, de leña y de reintroducción de pinos y encinos. Las letras mayúsculas (A-F) corresponden a los escenarios de cada condición inicial de bosque. Las columnas representan niveles del factor reintroducción: sin reintroducción, reintroducción de pinos y reintroducción de encinos. Las líneas (renglones) con tres paneles señalan las combinaciones de tipo y niveles de extracción: (Madera 10 años + Leña) extracción de madera cada 10 años y extracción de leña cada año, (Sólo Madera 10 años) extracción de madera cada 10 años, (Madera 5 años + Leña) extracción de madera cada 5 años y extracción de leña cada año, (Sólo Madera 5 años) extracción de madera cada 5 años, (Sólo Leña) sin extracción de madera con extracción de leña, (Testigo) sin extracción de madera y sin extracción de leña. En cada escenario se muestra el valor de importancia relativa ( $I/V$ ) de cada grupo ecológico a través del tiempo de simulación. El color de los círculos señala el grupo ecológico de las especies: negro = pinos, gris oscuro = encinos, gris claro = latifoliadas intolerantes a la sombra y blanco = latifoliadas tolerantes a la sombra

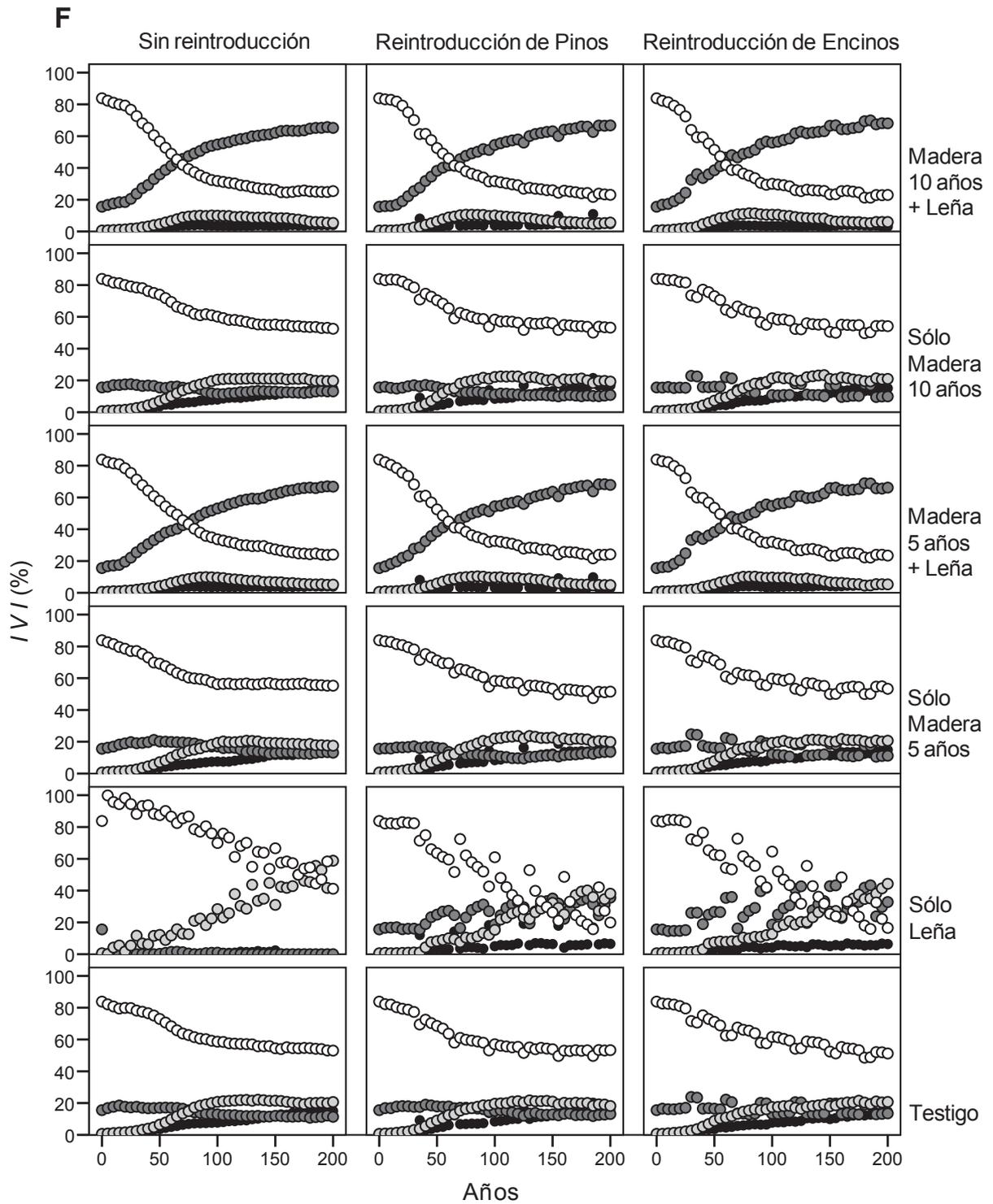












Cuadro 4. Análisis de varianza factorial de los valores de importancia relativa al final del período simulado (año 200) y para cada grupo de especies. SC = suma de cuadrados, F = estadístico F de Fisher, P = probabilidad asociada al valor de F. Se incluyó como covariable al IVI inicial de pino en la parcela. Los factores evaluados son extracción de madera, extracción de leña y reintroducción de árboles. P = pinos, E = encinos, LI = latifoliadas intolerantes a la sombra, LT = latifoliadas tolerantes a la sombra.

Fuente de variación	gl	SC						F						P					
		P	E	LI	LT	P	E	LI	LT	P	E	LI	LT	P	E	LI	LT		
Pino inicial	1	0.932	0.042	0.230	0.677	79.844	1.842	16.103	69.866	< 0.001	0.178	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001		
Madera	2	0.350	1.095	0.102	0.006	14.998	24.251	3.582	0.293	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.032	0.747					
Leña	1	0.000	0.534	0.111	1.715	0.005	23.638	7.763	176.927	0.947	< 0.001	0.007	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001		
Reintroducción	2	0.000	0.126	0.000	0.006	0.014	2.792	0.011	0.327	0.986	0.067	0.989	0.067	0.722					
Madera×Leña	2	0.110	0.882	0.281	0.010	4.729	19.544	9.856	0.500	0.011	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.609					
Madera×Reintro.	4	0.012	0.615	0.052	0.032	0.260	6.815	0.914	0.816	0.903	< 0.001	0.459	< 0.001	0.518					
Leña×Reintro.	2	0.003	0.133	0.001	0.008	0.127	2.954	0.037	0.421	0.881	0.057	0.964	0.057	0.657					
Madera×Leña×Reintro.	4	0.009	0.502	0.030	0.033	0.202	5.558	0.524	0.841	0.937	< 0.001	0.719	< 0.001	0.503					
Error	89	1.039	2.009	1.270	0.863														
Total	108	16.639	42.050	25.789	41.108														

## Discusión

### 1. Componentes metodológicos

La agrupación de las especies arbóreas en cuatro grupos ecológicos (pinos, encinos, latifoliadas tolerantes a la sombra y latifoliadas intolerantes a la sombra) resultó adecuada para el estudio de la estructura y composición de estos bosques bajo aprovechamiento tradicional y prácticas de enriquecimiento. La variación en los valores de importancia de los cuatro grupos ecológicos mostró sensibilidad ante los factores de manejo, lo cual resultó útil entender el funcionamiento del ecosistema y la respuesta del mismo ante dichos factores.

El gradiente de diversidad ecológica de los bosques de pino-encino estudiados refleja un conjunto de estados sucesionales de los bosques tropicales de montaña, en este trabajo referidos como bosques de pino-encino. En uno de los extremos del gradiente encontramos sitios con dominancia inducida de pinos, los cuales reflejan condiciones de disturbio relativamente reciente (50 años o menos), ya que en condiciones naturales los bosques de ésta región presentan asociaciones mixtas, como lo evidencia la relativa ausencia de individuos de pino de gran tamaño (González-Espinosa *et al.* 1991, 2006). En el otro extremo se presentan sitios con dominancia del grupo de especies de latifoliadas tolerantes a la sombra que requieren condiciones de sombra interior para establecerse (Camacho-Cruz *et al.* 2000), además de corresponder a etapas sucesionales tardías de bosque de encino o mesófilos de montaña, lo cual es un indicador de que los bosques son relativamente conservados (González-Espinosa y Ramírez-Marcial, en prensa).

Las parcelas utilizadas como datos de entrada en las simulaciones efectuadas en este trabajo reflejan tres condiciones distintas del gradiente de diversidad ecológica de los bosques de pino-encino de la región: bosque “pinarizado” (parcelas A-C con dominancia de pino), bosque mixto dominado por encino (parcela D) y bosques dominados por latifoliadas que podrían ser considerados como bosques mesófilos de montaña (parcelas E y F). La respuesta que se obtuvo con parcelas correspondientes a los dos extremos del gradiente regional descrito bien pueden corresponder a dos extremos de una cronosecuencia de un bosque tropical de montaña en sucesión ocasionada por disturbio crónico de baja intensidad (Galindo-Jaimes *et al.* 2002, González-Espinosa *et al.* 1991, 2006; Romero-Nájera 2000, González-Espinosa y Ramírez-Marcial, en prensa).

El uso de modelos para la simulación de la dinámica del bosque permitió hacer exploraciones congruentes. El paquete SYMFOR permitió explorar la dinámica de los bosques tropicales de montaña en distintas etapas sucesionales. El modelo ecológico Guyana-Pibiri, elegido para realizar la simulación de escenarios en este estudio, mostró trayectorias de la variación del *IVI* de los grupos de especies congruentes con lo observado en los inventarios de Los Altos de Chiapas (Fig.4). Sin embargo, la simplificación del reclutamiento donde la incorporación de nuevos individuos es independiente de la presencia de adultos reproductivos, nos indica la necesidad de interpretar los escenarios simulados bajo el supuesto de una disponibilidad continua de propágulos.

Una de las principales razones por las que se eligió el programa SYMFOR para la simulación de escenarios en este trabajo fue la posibilidad de diseñar y aplicar los

propios modelos de aprovechamiento. En la modelación de la extracción de madera y leña presentó flexibilidad suficiente para aplicar prácticas de aprovechamiento doméstico local que implicaron la tala de individuos del grupo pinos para utilizarlos como madera de uso local para tablones y vigas, y la tala de varios árboles de talla pequeña o pocos de talla grande del grupo de encinos, así como algunas especies latifoliadas intolerantes a la sombra (*Alnus acuminata*, *Arbutus xalapensis*, *Buddleja cordata*, *Crataegus mexicana*, *Liquidambar styraciflua*, *Prunus serotina*,) y tolerantes a la sombra (*Buddleja nitida*, *Clethra chiapensis*, *C. oleoides*, *Cleyera theoides*, *Cornus disciflora*, *Meliosma dentata*, *Myrsine coriacea*, *Oreopanax xalapensis*, *Ostrya virginiana*, *Viburnum jucundum*) usadas en la región también como leña (Alemán 1985, Calderón Cisneros 2001, Ramírez-Marcial *et al.* 2010).

Con la reintroducción de individuos arbóreos, el diseño de las prácticas de extracción realizado, con base en las posibilidades del programa, mediante la reintroducción de árboles en franjas resultó insuficiente. Una limitante fue la localización fija de las franjas de reintroducción, la cual no permitía que los árboles introducidos tuvieran un ciclo de vida largo, ya que la franja se limpiaba al cumplirse el ciclo de 35 años. Por otro lado, el programa sólo permitió trabajar con un único grupo de especies de árboles a introducir, ya sean pinos o encinos, por separado, por lo que no se incluyeron categorías de reintroducción combinada. Por último, se señala que el esfuerzo de reintroducción propuesto posiblemente ha sido pequeño, plantarse árboles cada 10 m dentro de una franja muy angosta (0.5 m) con una densidad de 100 árboles por hectárea por cada evento de reintroducción o restauración. La propuesta es explorar más variantes de la reintroducción, encaminadas hacia una mayor densidad de

árboles, franjas un poco más anchas y en ciclos de reintroducción más largos (por ej., cada 50-60 años, aunque sean realizados por dos o tres generaciones de usuarios del bosque).

## 2. Escenarios de simulación

### A. Parcelas con dominancia inicial de pinos.

En la dinámica simulada de un bosque con dominancia inducida de pinos (Fig. 5A), en ausencia de factores de manejo, muestra que el grupo dominante disminuye gradualmente hasta ser reemplazado por el grupo de latifoliadas tolerantes a la sombra (alrededor del año 150 de la simulación). Sin embargo, la dominancia del grupo ecológico pinos por períodos prolongados posiblemente ocasiona cambios en las características del suelo que pueden afectar el establecimiento de otras especies, así como el uso de ese suelo para la agricultura en rotación (por ej., existe una disminución en la fertilidad del suelo, y adelgazamiento de la capa de mantillo; Galindo-Jaimes *et al.* 2002, García-Barrios y González-Espinosa 2004, Romero-Nájera 2000). No obstante, cabe señalar que hay experiencias en plantaciones de coníferas donde se observa reclutamiento natural de especies nativas, entre las cuales se encuentran especies del grupo ecológico de latifoliadas tolerantes (Chaverri *et al.* 1998, Lust *et al.* 1998), así como se observa en rodales con dominancia de *Pinus* spp. producto del disturbio el reclutamiento natural (Galindo-Jaimes *et al.* 2002) y la germinación de semillas plantadas en experimentos de campo (Camacho-Cruz *et al.* 2000). Por lo tanto el reemplazo del grupo ecológico de los pinos como fue señalado en los escenarios

simulados: sin extracción y con extracción de sólo madera y de madera y leña, sí es posible mientras haya propágulos disponibles.

En los escenarios bajo extracción sólo de leña, los pinos no fueron reemplazados como en el resto de los escenarios de extracción. Por lo tanto podemos asumir que la extracción de las especies consideradas como leña (todos los encinos, una proporción de latifoliadas intolerantes y tolerantes) beneficia al grupo ecológico de los pinos, probablemente por la apertura de grandes claros y por la eliminación de otros árboles que compiten con los pinos por la luz en zonas abiertas, como son las especies latifoliadas intolerantes a la sombra.

En cambio la extracción de solamente madera, es decir la tala de árboles del grupo pinos para vigas y tablones, acelera el reemplazo de la dominancia de estos (adelantándola del año 150 al año 100 de la simulación) y modifica la secuencia del reemplazo por latifoliadas intolerantes a la sombra y por encinos, dos grupos que son favorecidos por la apertura de claros en el bosque (Ramírez-Marcial *et al.* 2006). En este régimen de tala de madera los encinos permanecen en valores de importancia entre 10 y 20% con incremento en dominancia relativa del grupo hacia el final del tiempo simulado de 200 años, lo cual indica que los encinos que persisten en ese tiempo crecen y pueden alcanzar edades reproductivas. En los escenarios donde se combina la extracción de madera y leña, los pinos pueden permanecer con altos valores de importancia en el corto y mediano plazo (durante los primeros 50 años); después de este periodo disminuye el valor de importancia del grupo, aunque los individuos restantes siguen incrementando su área basal (Apéndice 2).

Con base en los escenarios simulados podemos resumir que los bosques de pino inducidos, con propágulos disponibles de los cuatro grupos ecológicos, son conducidos bajo dinámica natural a un bosque maduro de latifoliadas en un período aproximado 150 años. Si dicho bosque tiene aprovechamiento doméstico de madera, pasa primero por un estado de bosque secundario mixto dominado por pinos y encino (año 50), hasta llegar a ser un bosque maduro (año 150 del período simulado). Si se le extrae madera de pino y leña de encinos y otras latifoliadas, el bosque permanece pinarizado por aproximadamente 50 años y después es conducido a un estado de bosque secundario dominado por encinos y latifoliadas intolerantes a la sombra. Cuando el bosque pinarizado se utiliza solamente para extracción de leña, el bosque permanece en ese mismo estado durante todo el período simulado de 200 años (Figs. 5A-C y 6).

#### *B. Parcelas con dominancia inicial de latifoliadas.*

El bosque de latifoliadas sin factores de extracción de madera o leña presenta una dominancia constante del grupo de latifoliadas durante el período simulado. Dicha dominancia se debe en mayor proporción a la abundancia de individuos del grupo que al área basal que aportan los mismos (cociente dominancia/abundancia < 1; Apéndice 2E-F). Los escenarios de extracción de madera no ocasionan diferencias con respecto al escenario testigo, ya que no hay suficientes individuos con tallas extraíbles (DAP > 40 cm) para que el aprovechamiento, si se lleva a cabo, tenga un efecto. Sin embargo, la extracción de madera combinada con la extracción de leña muestra un efecto distinto al ocasionar un decremento en la dominancia del grupo ecológico de latifoliadas

tolerantes a la sombra, el cual es reemplazado por el grupo de encinos entre los años 75 y 100 del periodo simulado. Probablemente ocurre que la eliminación de individuos útiles como leña, de su mismo grupo así como de los otros grupos de latifoliadas, abre suficientes claros en el bosque para que haya un incremento en la abundancia del grupo encinos (cociente dominancia/abundancia < 1; Apéndice 2E-F).

La tendencia simulada de los bosques maduros de latifoliadas bajo los distintos factores de extracción es la siguiente: sin extracción de madera ni leña (testigo) los bosques siguen siendo dominados por latifoliadas tolerantes a la sombra, con extracción de madera de pinos también; bajo extracción de madera y de leña los bosques son conducidos a un bosque secundario dominado por abundantes encinos jóvenes; bajo extracción sólo de leña también pueden ser llevados a dicho bosque secundario aunque la mayor parte del período simulado permanece con su condición inicial (Fig. 5E-F y Fig. 6).

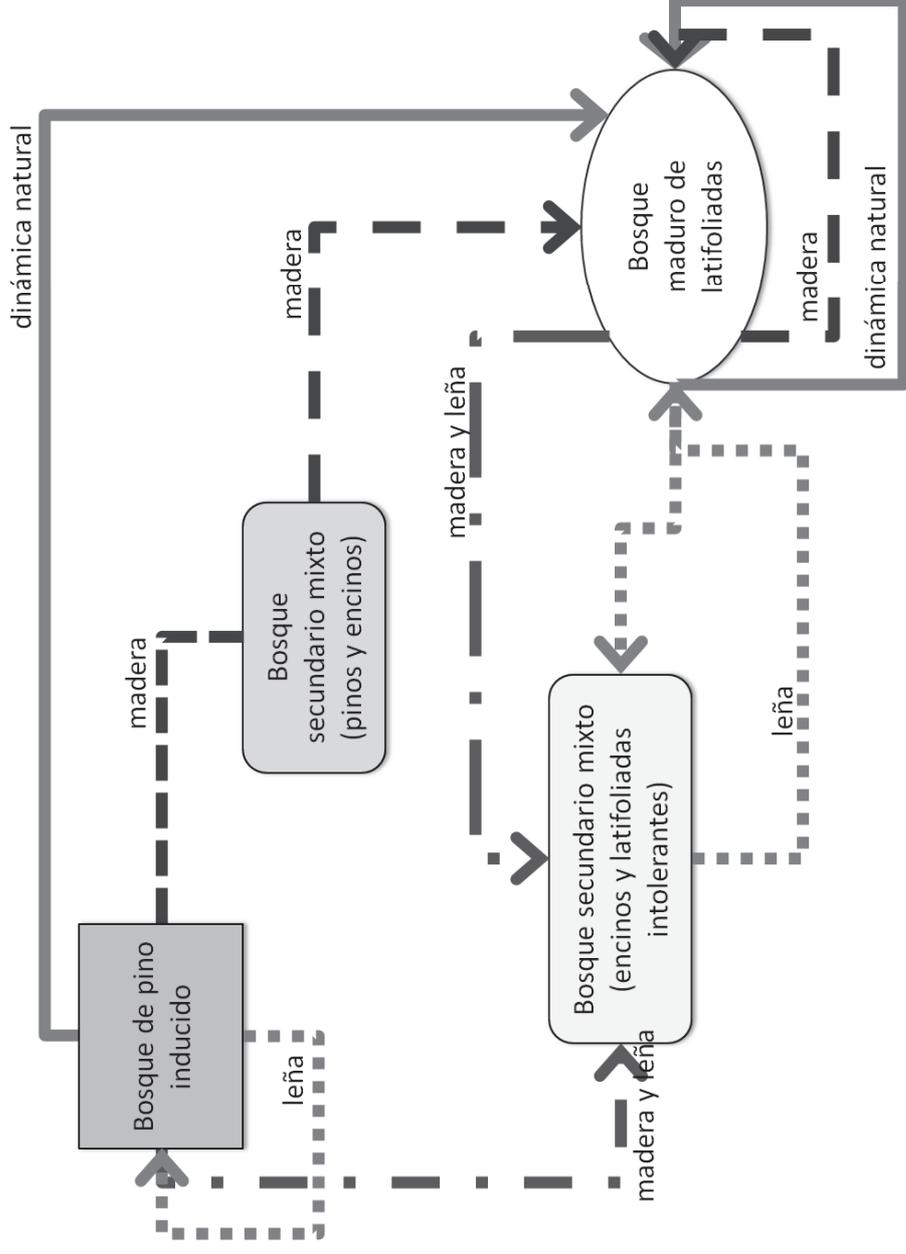


Figura 6. Diagrama de flujo de las tendencias generales en la simulación de escenarios. Las líneas representan los factores de aprovechamiento simulados: línea gris sólido = sin extracción de madera ni de leña (dinámica natural), línea de puntos gris = extracción sólo de leña (leña); línea de guiones negros = extracción sólo de madera (madera); línea de punto y guión = extracción de madera y leña (madera y leña).

## Conclusión

La descripción de grupos ecológicos de especies arbóreas que componen los bosques de pino-encino en Los Altos de Chiapas, permitió la caracterización de la estructura y composición de estos últimos. Así como, resultó muy informativa para la exploración de la dinámica de estos bosques.

Los resultados sugieren que la dominancia inducida del grupo de pinos disminuye al final de un período de 200 años. Este grupo es reemplazado por los encinos y los otros grupos de latifoliadas cuando se cumple la condición de que no se lleve a cabo la extracción de leña y que haya disponibilidad de propágulos. Lo anterior sugiere que se realicen prácticas de manejo consideradas desde una perspectiva de conservación y de un manejo sustentable del bosque (Donoso y Lara 1998, Newton *et al.* 2009) donde se garantice la conservación de las fuentes de propágulos y se regule la extracción de árboles para leña para no detener el proceso sucesional del bosque. Sin embargo, para sostener dicha sugerencia es necesario incluir un conjunto de posibles escenarios, que incluyan tales perspectivas, que no han sido incluidos en este estudio, por ej., variantes de la extracción de leña para buscar límites de extracción que no afecten el reemplazo de los pinos por las especies latifoliadas, simular los mismos escenarios con una baja disponibilidad de propágulos.

El efecto de las prácticas de reintroducción de individuos de pinos y de encinos sobre la estructura y composición del bosque de pino-encino en Los Altos de Chiapas no se logró evaluar en el presente estudio. Aun es necesario explorar cómo se comportan los grupos ecológicos antes plantaciones extensivas de pinos; como ha sido el objetivo de los programas oficiales mexicanos. Probablemente las implicaciones de la

persistencia de los pinos en el bosque, en períodos similares a los estudiados, sean el cambio de la calidad del sitio en mediano y largo plazo y la disminución de la viabilidad de poblaciones de las especies latifoliadas y por lo tanto la disminución del aporte de propágulos. Como consecuencia no podría reemplazarse a largo plazo la dominancia de los pinos, por lo que el bosque perdería la capacidad de recuperar su estructura y función. Otra fuente de desequilibrio del sistema que lleva a una dominancia de pinos a largo plazo es el continuo (y cada vez mayor) uso de leña.

La recuperación y el mantenimiento de la diversidad original del bosque puede ser alcanzada si se mantiene una fuente de propágulos de especies encinos y de latifoliadas tolerantes a la sombra. Las actuales tendencias de empobrecimiento de la composición y estructura de los bosques pueden ser atenuadas por acciones de restauración forestal, sobre todo en áreas donde no hay ya áreas de bosques maduros cercanas como fuentes de propágulos. Estas acciones pueden ser implementadas incluso en pequeñas plantaciones de pinos a través de planes de manejo que incluyan un alto número de especies de árboles nativas.

## Literatura citada

- Aguilar Rodríguez S, Barajas Morales J. 2005. Anatomía de la madera de especies arbóreas de un bosque mesófilo de montaña: un enfoque ecológico-evolutivo. Boletín de la Sociedad Botánica de México 77: 51-58.
- Aldrete A. 2002. *Pinus montezumae* Lamb. Pp. 625-627. En: Vozzo JA (Ed.), Tropical Tree Seed Manual. USDA Forest Service, Washington, DC. Libro electrónico disponible en: <http://www.rngr.net/Publications/ttsm> (Mayo/2009).
- Alemán Santillán T. 1985 Chiapas: el bosque de pino-encino y los mayas de las tierras altas. Memorias del IX Congreso Mundial Forestal, México D.F
- Almeda F. 1993. Melastomataceae. Flora del Bajío y Regiones Adyacentes 10: 1-36.
- Anand M, Desrochers R. 2004. Quantification of restoration success using complex systems concepts and models. Restoration Ecology 12: 117-123.
- Barrón-Sevilla JA. 2002. Efecto del disturbio antropogénico sobre la estructura y riqueza arbórea en bosques de pino-encino de Los Altos de Chiapas, México. Tesis de Maestría en Ciencias, ECOSUR, San Cristóbal de Las Casas. Pp. 25.
- Bartholomew B, McVaugh R. 1997. Identification and typification of *Ternstroemia lineata* de Candolle (Theaceae). Novon 7: 14-16.
- Beraud Macías V. 2011. Efecto de la fragmentación forestal sobre el nicho de regeneración de especies de árboles tolerantes a la sombra en Los Altos de Chiapas, México. Tesis de Maestría en Ciencias, ECOSUR, San Cristóbal de Las Casas. Pp. 91.
- Breedlove DE. 1981. Introduction to the Flora of Chiapas. Flora of Chiapas, Parte 1. California Academy of Science, San Francisco. 35 pp.

- Calderón Cisneros A. 2001. Uso y acceso a los recursos forestales en una comunidad indígena: la leña en Amatenango del Valle, Chiapas, México. ECOSUR. Tesis de Maestría en Ciencias. Pp. 42.
- Camacho-Cruz A, González-Espinosa M, Wolf JHD, de Jong BHJ. 2000. Germination and survival of tree species in disturbed forests of the highlands of Chiapas, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 78: 1309-1318.
- Carranza E. 1992. Cornaceae. *Flora del Bajío y Regiones Adyacentes* 8: 1-11.
- Carranza E. 1996. Garryaceae. *Flora del Bajío y Regiones Adyacentes* 49: 1-16.
- Carranza E. 1999. Theaceae. *Flora del Bajío y Regiones Adyacentes* 73: 1-16.
- Carranza E. 2004. Hamamelidaceae. *Flora del Bajío y Regiones Adyacentes* 125: 1-7.
- Carranza E, Madrigal Sánchez X. 1995. Betulaceae. *Flora del Bajío y Regiones Adyacentes* 39: 1-22.
- Cayuela L, Golicher D, Rey-Benayas JM. 2006. The extent, distribution, and fragmentation of vanishing montane cloud forest in the Highlands of Chiapas, México. *Biotropica* 38:544-554.
- Chaverri A, Zamora N, Aguilar V, Gutierrez J. 1998. Regeneración natural de especies nativas latifoliadas y de ciprés (*Cupressus lusitánica*) bajo una plantación de cipres en San José de la Montaña, Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 22:7-17.
- Condit R, Hubbell SP, Foster RB. 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science* 7: 405-416.

- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Díaz S, Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 646-655.
- Donoso C, Lara A (Eds). 1998. *Silvicultura de los Bosques Nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago. 421 pp.
- Dvorak WS. 2002. *Pinus tecunumanii* Eguiluz & J. P. Perry. Pp. 639-642. En: Vozzo JA (Ed.), *Tropical Tree Seed Manual*. USDA Forest Service, Washington, DC. Libro electrónico disponible en: <http://www.rngr.net/Publications/ttsm> (Mayo/2009).
- Farjon A, Styles BT. 1997. *Pinus* (Pinaceae). *Flora Neotropica Monograph* 75. The New York Botanical Garden, Nueva York. Pp. 291.
- Fernández Nava R. 1996. Rhamnaceae. *Flora del Bajío y Regiones Adyacentes* 43: 1-68.
- Flores Olvera MH, Lindig-Cisneros R. 2005. La Lista de nombres vulgares y botánicos de árboles y arbustos propicios para repoblar los bosques de la República de Fernando Altamirano y José Ramírez a más de 110 años de su publicación. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76: 11-35.
- Fournier LA. 2002a. *Alnus acuminata* Kunth in H.B.K. En: Vozzo JA (Ed.), *Tropical Tree Seed Manual*. Pp. 289-291. USDA Forest Service, Washington, DC. Libro electrónico disponible en: <http://www.rngr.net/Publications/ttsm> (Mayo/2009).

- Fournier LA. 2002b. *Cornus disciflora* DC. Pp. 420-422. En: Vozzo JA (Ed.), Tropical Tree Seed Manual. USDA Forest Service, Washington, DC. Libro electrónico disponible en: <http://www.rngr.net/Publications/ttsm> (Mayo/2009).
- Fournier LA. 2002c. *Zanthoxylum kellermanii* P. Wilson. Pp. 781-783. En: Vozzo JA (Ed.), Tropical Tree Seed Manual. USDA Forest Service, Washington, DC. Libro electrónico disponible en: <http://www.rngr.net/Publications/ttsm> (Mayo/2009).
- Galindo-Jaimes L, González-Espinosa M, Quintana-Ascencio PF, García-Barrios L. 2002. Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by *Pinus* spp. in the highlands of Chiapas, Mexico. *Plant Ecology* 162: 259-272.
- García-Barrios L, González-Espinosa M. 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.
- Gondard H, Jauffret S, Aronson J, Lavorel S. 2003. Plant functional types: a promising tool for management and restoration of degraded lands. *Applied Vegetation Science* 6: 223-234.
- González-Espinosa M, Quintana-Ascencio PF, Ramírez-Marcial N, Gaytán-Guzmán P. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests of the highlands of Chiapas, México. *Journal of Vegetation Science* 2: 351-360.
- González-Espinosa M, Ochoa-Gaona S, Ramírez-Marcial N, Quintana-Ascencio PF. 1997. Contexto vegetacional y florístico de la agricultura. Pp. 85-117. En: Parra Vázquez MR y BM Díaz Hernández (Eds.), *Los Altos de Chiapas: agricultura y crisis rural*. ECOSUR, San Cristóbal de Las Casas.

- González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N, Méndez-Dewar G, Galindo-Jaimes L, Golicher D. 2005. Riqueza de especies de árboles en Chiapas: variación espacial y dimensiones ambientales asociadas al nivel regional. Pp. 81-125. En: González-Espinosa M, N Ramírez-Marcial y L Ruíz-Montoya (Eds.), *Diversidad biológica en Chiapas*. Plaza y Valdés, México, D.F.
- González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N, Galindo-Jaimes L. 2006. Secondary succession in montane pine-oak forests of Chiapas, México. Pp. 209-221. En: Kappelle M (Ed.), *Ecology and Conservation of Neotropical Oak Forests*. Ecological Studies 185. Springer, Berlín.
- González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N, Camacho-Cruz A, Rey-Benayas JM. 2008. Restauración de bosques en montañas tropicales de territorios indígenas de Chiapas, México. Pp. 137-162. En: González-Espinosa M, JM Rey-Benayas, N Ramírez-Marcial (Eds.), *Restauración de Bosques de América Latina*. Mundi-Prensa México y Fundación Internacional para la Restauración de Ecosistemas, México, D.F.
- González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N, Galindo-Jaimes L, Camacho-Cruz A, Golicher D, Cayuela L, Rey-Benayas JM. 2009. Tendencia y proyecciones del uso del suelo y la diversidad florística en Los Altos de Chiapas, México. *Investigación Ambiental* 1: 40-53.
- Gunderson LH. 2000. Ecological resilience in theory and application. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 425-439.

- Gustafson EJ, Zollner PA, Sturtevant BR, He HS, Mladenoff DJ. 2004. Influence of forest management alternatives and land type on susceptibility to fire in northern Wisconsin, USA. *Landscape Ecology* 19: 327-341.
- Holling CS. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematic* 4:1-23.
- Hunter GE. 1966. Revision of Mexican and Central American *Saurauia* (Dilleniaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 53: 47-89.
- Köhler P, Huth A. 2004. Simulating growth dynamics in a South-East Asian rainforest threatened by recruitment shortage and tree harvesting. *Climatic Change* 67: 95-117.
- Kurttila M, Pukkala T. 2003. Combining holding-level economic goals with spatial landscape-level goals in the planning of multiple ownership forestry. *Landscape Ecology* 18: 529-541.
- Lamb D, Gilmour D. 2003. Rehabilitation and restoration of degraded forests. IUCN, Cambridge y WWF, Gland, Suiza. Pp. 110.
- Liu J, Ashton PS. 1999. Simulating effects of landscape context and timber harvest on tree species diversity. *Ecological Applications* 9: 186-201.
- Liu J, Ashton PS. 1995. Individual-based simulation models for forest succession and management. *Forest Ecology and Management* 73: 157-175.
- Lockwood JL, CL. Samuels. 2004. Assembly models and the practice of restoration. Pp. 55-70. En: Temperton VM, RJ Hobbs, T Nuttle y S Halle (Eds.), *Assembly Rules and Restoration Ecology*. Island Press, Washington, DC.
- López Ferrari AR. 1993. Araliaceae. *Flora del Bajío y Regiones Adyacentes* 20: 1-16.

- López-Upton J. 2002. *Pinus pseudostrobus* Lindl. Pp. 636-638. En: Vozzo JA (Ed.), Tropical Tree Seed Manual. USDA Forest Service, Washington DC. Libro electrónico disponible en: <http://www.rngr.net/Publications/ttsm> (Mayo/2009).
- Lust N, Muys B, Nachtergale L. 1998. Increase of biodiversity in homogeneous Scots pine stands by an ecologically diversified management. *Biodiversity and Conservation* 7: 249-260.
- Martínez Ramos M. 2008. Grupos funcionales. Pp. 365-412. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Coord.), Capital natural de México, vol I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México.
- McIntyre S, Díaz S, Lavorel S, Cramer W. 1999. Plant functional types and disturbance dynamics - Introduction. *Journal of Vegetation Science* 10: 604-608.
- McVaugh R. 1951. A revision of the North American Black Cherries (*Prunus serotina* Ehrh., and relatives). *Brittonia* 7: 279-315.
- Mueller-Dombois D, Ellenberg H. 1974. Aims and Methods of Vegetation Ecology. Wiley, Nueva York. Pp. 547.
- Nevling Jr LI. 1959. A revision of the genus *Daphnopsis*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 46: 257-358.
- Newton AC, Cayuela L, Echeverría C, Armesto JJ, del Castillo RF, Golicher D, Geneletti D, González-Espinosa M, Huth A, López-Barrera F, Malizia L, Manson R, Premoli A, Ramírez-Marcial N, Rey-Benayas JM, Rüger N, Smith-Ramírez C, Williams-Linera G. 2009. Toward integrated analysis of human impacts on forest biodiversity: lessons from Latin America. *Ecology and Society* 14(2): 2 [en línea] URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol14/iss2/art2/>

- Nishimura N, Hara T, Kawatani M, Hoshino D, Yamamoto S-I. 2005. Promotion of species co-existence in old-growth coniferous forest through interplay of life-history strategy and tree competition. *Journal of Vegetation Science* 16: 549-558.
- Norman EM. 2000. *Buddlejaceae*. *Flora Neotropica*, Vol. 81. The Organization for Flora Neotropica by New York Botanical Garden, Nueva York. Pp. 224.
- Ocampo Acosta G. 2003. *Buddlejaceae*. *Flora del Bajío y Regiones Adyacentes* 125: 1-31.
- Ochoa-Gaona S, González-Espinosa M. 2000. Land use and deforestation in the highlands of Chiapas, Mexico. *Applied Geography* 20: 17-42.
- Ochoa-Gaona S. 2001. Traditional land-use systems and patterns of forest fragmentation in the Highlands of Chiapas, Mexico. *Environmental Management* 27: 571-586.
- Ospina JA. 2002. *Persea americana* Mill. Pp. 605-608. En: Vozzo JA (Ed.), *Tropical Tree Seed Manual*. USDA Forest Service, Washington DC. Libro electrónico disponible en: <http://www.rngr.net/Publications/ttsm> (Mayo/2009).
- Petchey OL, Gaston KJ. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741-758.
- Peterson G, Allen CR, Holling CS. 1998. Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems* 1: 6-18.
- Phillips PD, VanGardingen PR. 2001. The SYMFOR framework for individual-based spatial ecological and silvicultural forest models. SYMFOR Technical Note Series 8. Centers for the study of Environmental Change and Sustainability. The

University of Edinburgh. Pp. 9. Disponible en línea:

<http://www.symfor.org/technical/index.htm>

Phillips PD, van der Hout P, Arets EJMM, Zagt RJ, van Gardingen PR. 2002. An ecological model for the management of natural forests derived from the Tropenbos permanent sample plots at Pibiri, Guyana. SYMFOR Technical Note Series 9. The University of Edinburgh. Disponible en línea:

<http://www.symfor.org/technical/pibiri.pdf>

Phillips PD, Brash TE, Yasman I, Subagyo P, van Gardingen PR. 2003. An individual-based spatially explicit tree growth model for forests in East Kalimantan (Indonesian Borneo). *Ecological Modelling* 159: 1-26.

Phillips PD, de Azevedo CP, Degen B, Thompson IS, Silva JNM, van Gardingen PR. 2004. An individual-based spatially explicit simulation model for strategic forest management planning in the eastern Amazon. *Ecological Modelling* 173: 335-354.

Porter DM, Elias TS. 1979. Family 89. Rutaceae. En: Woodson Jr RE y RW Schery (Eds.). *Flora de Panamá. Parte VI. Annals of the Missouri Botanical Garden* 66: 123-164.

Quintana-Ascencio PF, González Espinosa M. 1993. Afinidad fitogeográfica y papel sucesional de la flora leñosa de los bosques de pino-encino de Los Altos de Chiapas, México. *Acta Botanica Mexicana* 21: 43-57.

Ramírez-Marcial N, González-Espinosa M, Williams-Linera G. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in Montane Rain Forests in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 154: 311-326.

- 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, Camacho-Cruz A, González-Espinosa M. 2003. Guía para la propagación de especies leñosas nativas de Los Altos y Montañas del Norte de Chiapas. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas. Pp. 39.
- Ramírez-Marcial N, Camacho-Cruz A, González-Espinosa M. 2005. Potencial florístico para la restauración de bosques en Los Altos y Montañas del Norte de Chiapas. Pp. 325-369. En: González-Espinosa M, N Ramírez-Marcial y L Ruíz-Montoya (Eds.), *Diversidad biológica en Chiapas*. Plaza y Valdés, México, D.F.
- Ramírez-Marcial N, Camacho-Cruz A, González-Espinosa M, López-Barrera F. 2006. Establishment, survival and growth of tree seedlings under successional montane oak forests in Chiapas, Mexico. Pp. 177–189. En: Kappelle M (Ed.). *Ecology and Conservation of Neotropical Oak Forests*, Ecological Studies Vol. 185, Springer, Berlín.
- Ramírez-Marcial N, Camacho-Cruz A, González-Espinosa M. 2008. Clasificación de grupos funcionales vegetales para la restauración del Bosque Mesófilo de Montaña. Pp. 51-72. En: Sánchez-Velásquez LR, J Galindo-González, F Díaz-Fleischer (Eds.), *Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México*. Mundi Prensa, México, D.F.
- Ramírez-Marcial N, Camacho-Cruz A, Martínez-Icó M, Luna-Gómez A, Golicher D, González-Espinosa M. 2010. Árboles y arbustos de los bosques de montaña en Chiapas. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas. Pp. 244.

- Robyns A. 1967. Family 122. Theaceae. En: Woodson Jr RE y RW Schery. Flora de Panamá. Parte VI. Annals of the Missouri Botanical Garden 54: 41-56.
- Romero-Nájera I. 2000. Estructura y condiciones microambientales en bosques perturbados de Los Altos de Chiapas, México. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Romero Rangel S, Rojas Zenteno EC, Aguilar Enríquez ML. 2002. El género *Quercus* (Fagaceae) en el estado de México. Annals of the Missouri Botanical Garden 89: 551-593.
- Rüger N, Gutiérrez AG, Kissling WD, Armesto JJ, Huth A. 2007. Ecological impacts of different harvesting scenarios for temperate evergreen rain forest in southern Chile- A simulation experiment. Forest Ecology and Management 252: 52-66.
- Rüger N, Williams-Linera G, Kissling WD, Huth A. 2008. Long-term impacts of fuelwood extraction on a tropical montane cloud forest. Ecosystems 11: 868-881.
- Rzedowski J, Calderón de Rzedowski G. 2005. Rosaceae. Flora del Bajío y Regiones Adyacentes 135: 1-156.
- SER. 2004. The SER International Primer on Ecological Restoration. www.ser.org & Tucson: Society for Ecological Restoration International. Pp. 13.
- Sokal RR, Rohlf FJ. 1969. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. Freeman, San Francisco. Pp. 776.
- Steinmann VW. 2002. Actinidaceae. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes 106: 1-7.
- Steinmann VW. 2007a. *Meliosma mexicana* (Sabiaceae), una especie nueva de la Sierra Madre Oriental de México. Acta Botanica Mexicana 79: 89-94.

- Steinmann VW. 2007b. Sabiaceae. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes 148: 1-11.
- Suding KN, Gross KL, Houseman GR. 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 46-53.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300-1302.
- Urban DL, Shugart HH. 1992. Individual-based models of forest succession. Pp. 249-291. En: Glenn-Lewin C, RK Peet y TT Veblen (Eds.), *Plant Succession: Theory and prediction*. Chapman & Hall, Lóndres.
- Valle D, Phillips P, Vidal E, Schulze M, Grogan J, Sales M, van Gardingen P. 2007. Adaptation of a spatially explicit individual tree-based growth and yield model and long-term comparison between reduced-impact and conventional logging in eastern Amazonia, Brazil. *Forest Ecology and Management* 243:187-198.
- van der Werff H, Lorea F. 1997. Lauraceae. Flora del Bajío y Regiones Adyacentes 56: 1- 58.
- van Gardingen PR, Valle D, Thompson I. 2006. Evaluation of yield regulation options for primary forest in Tapajós National Forest, Brazil. *Forest Ecology and Management* 231:184-195.
- van Uift LH, Arets EJMM, Phillips PD, van der Hout P, van Gardingen PR. 2004. The explicit modelling of tree recruitment within the SYMFOR framework for the tropical rain forest in central Guyana. Pp. 87-148. En: van Uift LH, *Regeneration in natural and logged tropical rain forest - Modelling seed dispersal and*

regeneration of tropical trees in Guyana. PhD thesis, Universidad de Utrecht, Utrecht, Países Bajos.

Vazquez-G JA. 1994. *Magnolia* (Magnoliaceae) in Mexico and Central America: a synopsis. *Brittonia* 46: 1-23.

Vázquez-Yanes C, Batis Muñoz AI, Alcocer Silva MI, Gual Díaz M, Sánchez Dirzo C. 1999. Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. Informe técnico del proyecto J084, CONABIO-Instituto de Ecología, UNAM, México, D.F.

Verburg PH, Veldkamp A. 2005. Projecting land use transitions at forest fringes in the Philippines at two spatial scales. *Landscape Ecology* 19: 77-98.

Wamelink GWW, ter Braak CJF, van Dobben HF. 2003. Changes in large-scale patterns of plant biodiversity predicted from environmental economic scenarios. *Landscape Ecology* 18: 513-527.

Apéndice 1. Listado de especies incluidas en la descripción de grupos funcionales y los atributos ecológicos reportados en la literatura y observados. *ALT*=altura máxima (m); *DAP*=diámetro a la altura del pecho (cm); *DAP<sub>95</sub>*=*DAP* del percentil 95 de los datos observados; *TS*=tolerancia a la sombra (0: intolerante, 1: tolerante); *TCC*=tasa categórica de crecimiento (1: baja, 2: media, 3: alta); *ES*=estatus sucesional (1: temprana, 2: intermedia, 3: tardía); *EA*=estrato arbóreo (1: dosel, 2: medio, 3: inferior), *GFE*=grupo funcional ecológico (1: pinos, 2: encinos, 3: latifoliadas intolerantes a la sombra, 4: latifoliadas tolerantes a la sombra), *GU*=grupo utilitario (1: madera, 2: leña, 3: sin uso maderable).

Familia Botánica	Nombre Científico	Alt.	DAP	DAP <sub>95</sub>	TS	TCC	ES	EA	GFE	GU
Actinidiaceae	<i>Saurauia oreophila</i> Hemsl.	12	30	29.7	1	3	2	1	4	3
	<i>Saurauia scabrida</i> Hemsl.	15	20	6.7	0	3	1	1	3	3
Araliaceae	<i>Oreopanax xalapensis</i> (Kunth) Decne.&Planch.	28	76	50.0	1	3	2	2	4	2
Asteraceae	<i>Critoniadelphus nubigenus</i> (Benth.) R.M.King&H.Rob.	12	21	18.1	1	3	3	1	4	3
Betulaceae	<i>Verbesina perymenioides</i> Sch.Bip. ex Klatt	6	11	10.1	0	3	1	1	3	3
	<i>Alnus acuminata</i> ssp. <i>arguta</i> (Schltld.) Furlow	30	100	35.9	0	3	1	3	3	2
	<i>Ostrya virginiana</i> var. <i>guatemalensis</i> (H.J.P. Winkl.) J.F.Macbr.	27	65	38.5	1	1	1	2	4	2
Caprifoliaceae	<i>Viburnum elatum</i> Benth.	9	21	21.2	1	1	1	1	4	3
	<i>Viburnum jucundum</i> Morton	12	29	22.5	1	1	2	1	4	2
Celastraceae	<i>Quetzalia contracta</i> (Lundell) Lundell	15	30	19.7	1	1	3	1	4	3
Clethraceae	<i>Clethra chiapensis</i> L.M. González	30	50	45.8	1	2	3	3	4	2
	<i>Clethra oleoides</i> L.O. Williams	20	41	26.9	1	3	3	2	4	2
Cornaceae	<i>Cornus disciflora</i> DC.	25	60	32.7	1	1	2	2	4	2
	<i>Cornus excelisa</i> Kunth.	12	15	38.3	0	3	1	1	3	3
Ericaceae	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	35	100	43.1	0	2	1	3	3	2

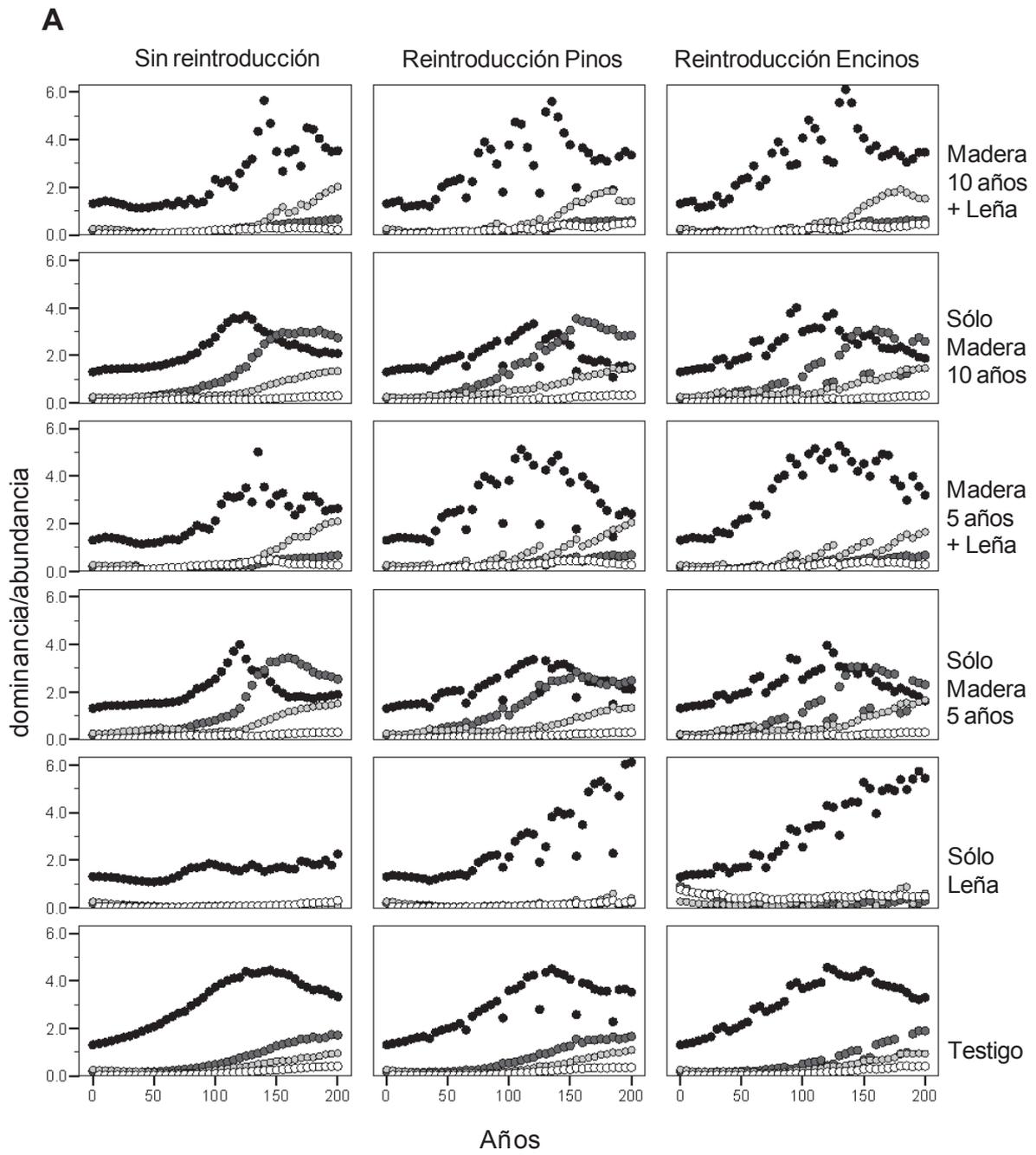
Apéndice 1. Continuación.

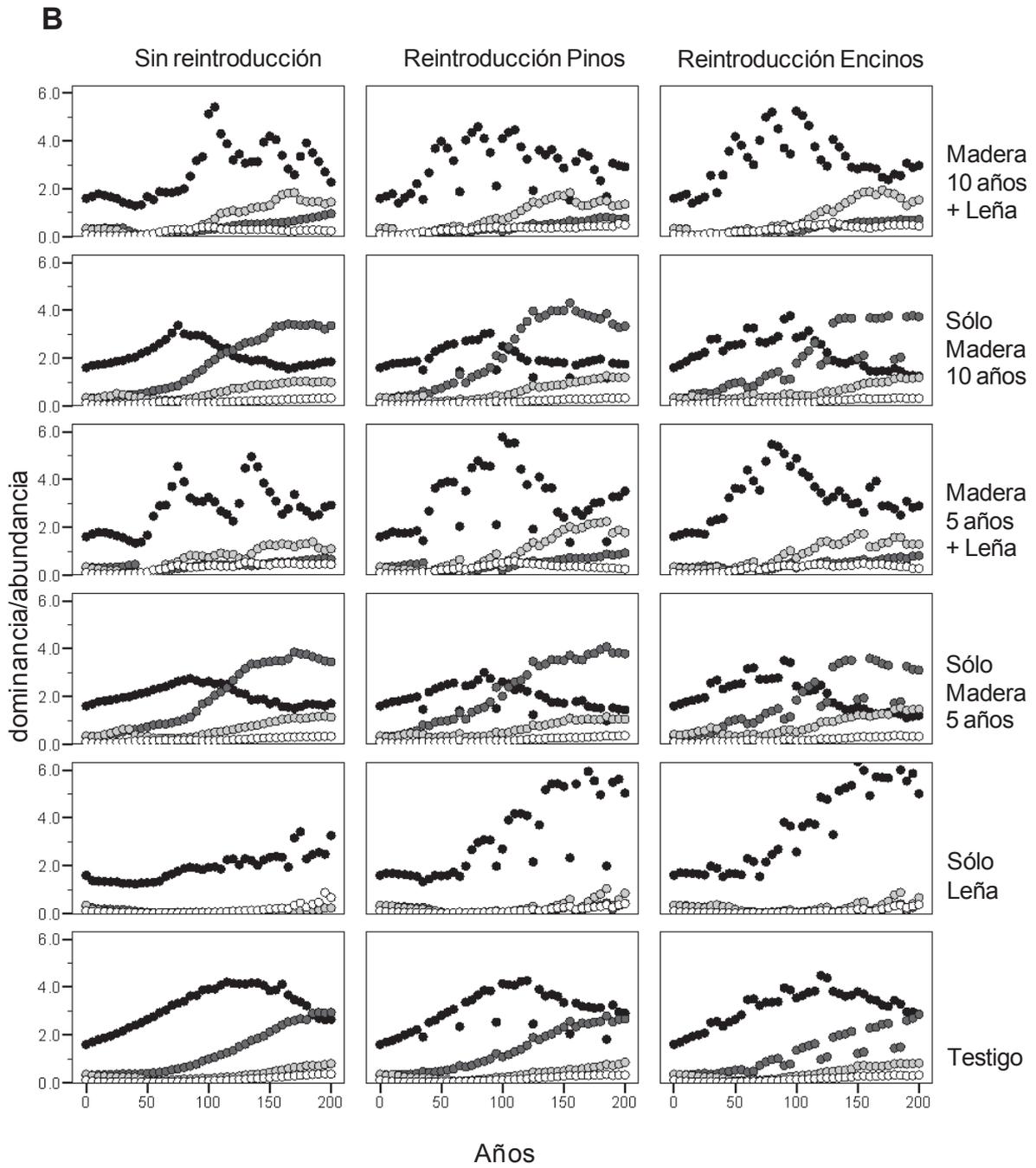
Familia Botánica	Nombre Científico	Alt.	DAP	DAP <sub>95</sub>	TS	TCC	ES	EA	GFE	GU
Fagaceae	<i>Quercus candicans</i> Née	25	56	52.1	1	2	2	3	2	2
	<i>Quercus crassifolia</i> Humb. & Bonpl.	39	92	50.7	1	1	2	3	2	2
	<i>Quercus crispipilis</i> Trel.	30	67	43.3	1	2	1	3	2	2
	<i>Quercus laurina</i> Bonpl.	48	137	62.1	1	2	1	3	2	2
	<i>Quercus ocoteifolia</i> Liebm.	30	100	25.5	1	1	2	3	2	2
	<i>Quercus rugosa</i> Née	32	102	47.0	1	2	1	3	2	2
	<i>Quercus sapotifolia</i> Liebm.	25	70	53.5	1	2	1	3	2	2
	<i>Quercus segoviensis</i> Liebm.	28	76	53.0	1	2	1	3	2	2
	<i>Quercus skutchii</i> Trel.	30	63	60.0	1	2	1	3	2	2
	<i>Olmediella betschleriana</i> (Göpp.) Loes.	15	35	23.0	1	1	3	1	4	3
Garryaceae	<i>Garrya laurifolia</i> Hartw. ex Benth.	15	37	23.1	1	1	2	1	4	3
Hamamelidaceae	<i>Liquidambar styraciflua</i> L.	45	150	28.0	0	2	2	3	3	2
Lauraceae	<i>Persea americana</i> L.	40	60	40.7	1	1	2	3	4	3
Loganiaceae	<i>Buddleja cordata</i> Kunth	15	30	30.3	0	1	1	3	3	2
	<i>Buddleja nitida</i> Benth.	15	20	20.0	1	3	2	1	4	2
Magnoliaceae	<i>Magnolia sharpii</i> Miranda	30	50	35.0	1	1	3	3	4	3
Melastomataceae	<i>Miconia glaberrima</i> (Schltdl.) Naudin	10	13	12.7	1	2	2	1	4	3
Myricaceae	<i>Morella cerifera</i> (L.) Small	16	26	26.0	0	2	1	1	3	3
Myrsinaceae	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br. ex Roem.&Schult.	15	9	8.8	1	3	2	1	4	2
	<i>Myrsine juergensenii</i> (Mez.) Ricketson & Pipoly	19	36	17.5	1	2	2	2	4	3
	<i>Synardisia venosa</i> (Mast.) Lundell	15	30	21.8	1	1	3	1	4	3
Nyssaceae	<i>Nyssa sylvatica</i> Marshall	18	29	26.9	1	2	1	2	4	3

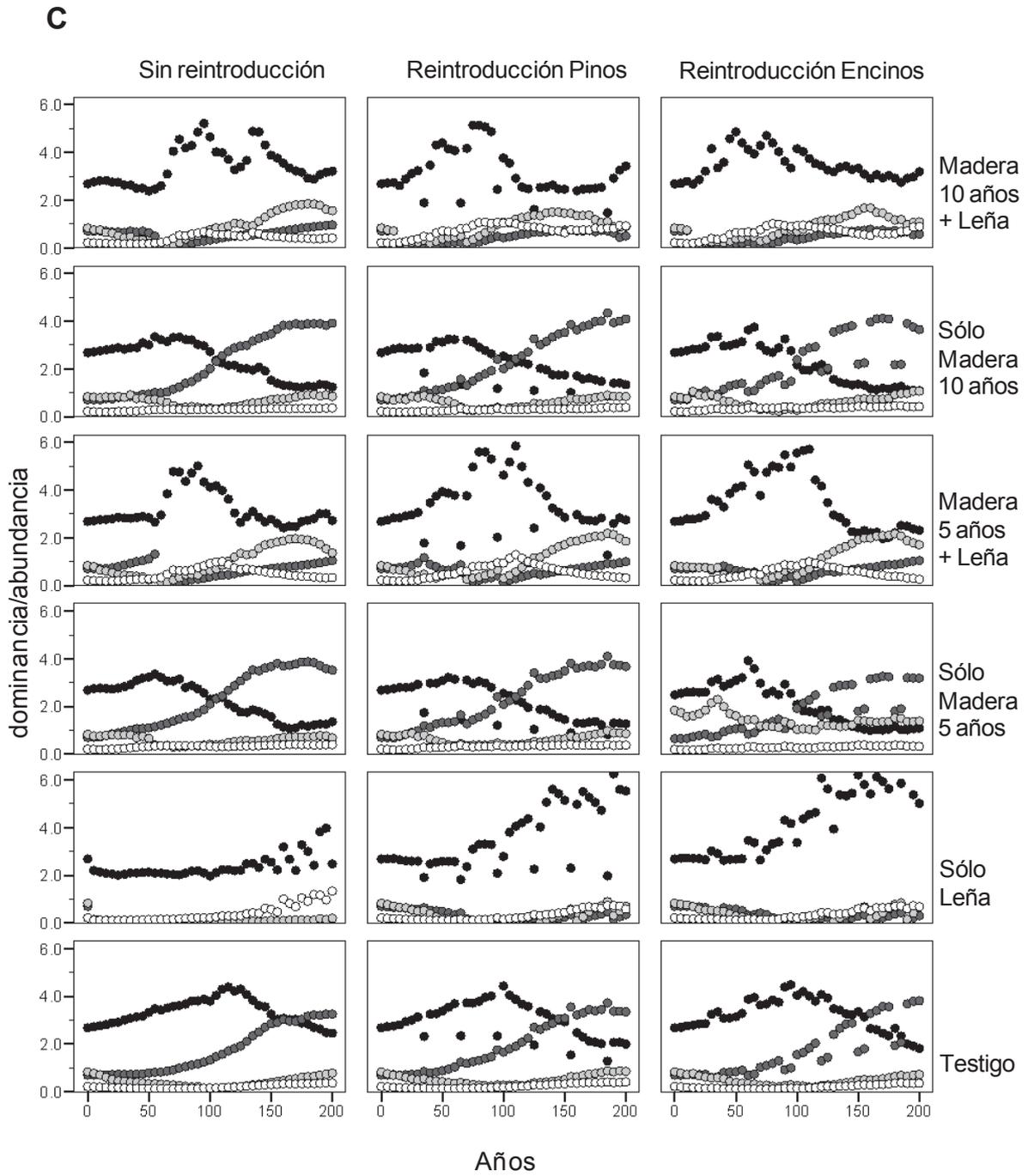
Apéndice 1. Continuación.

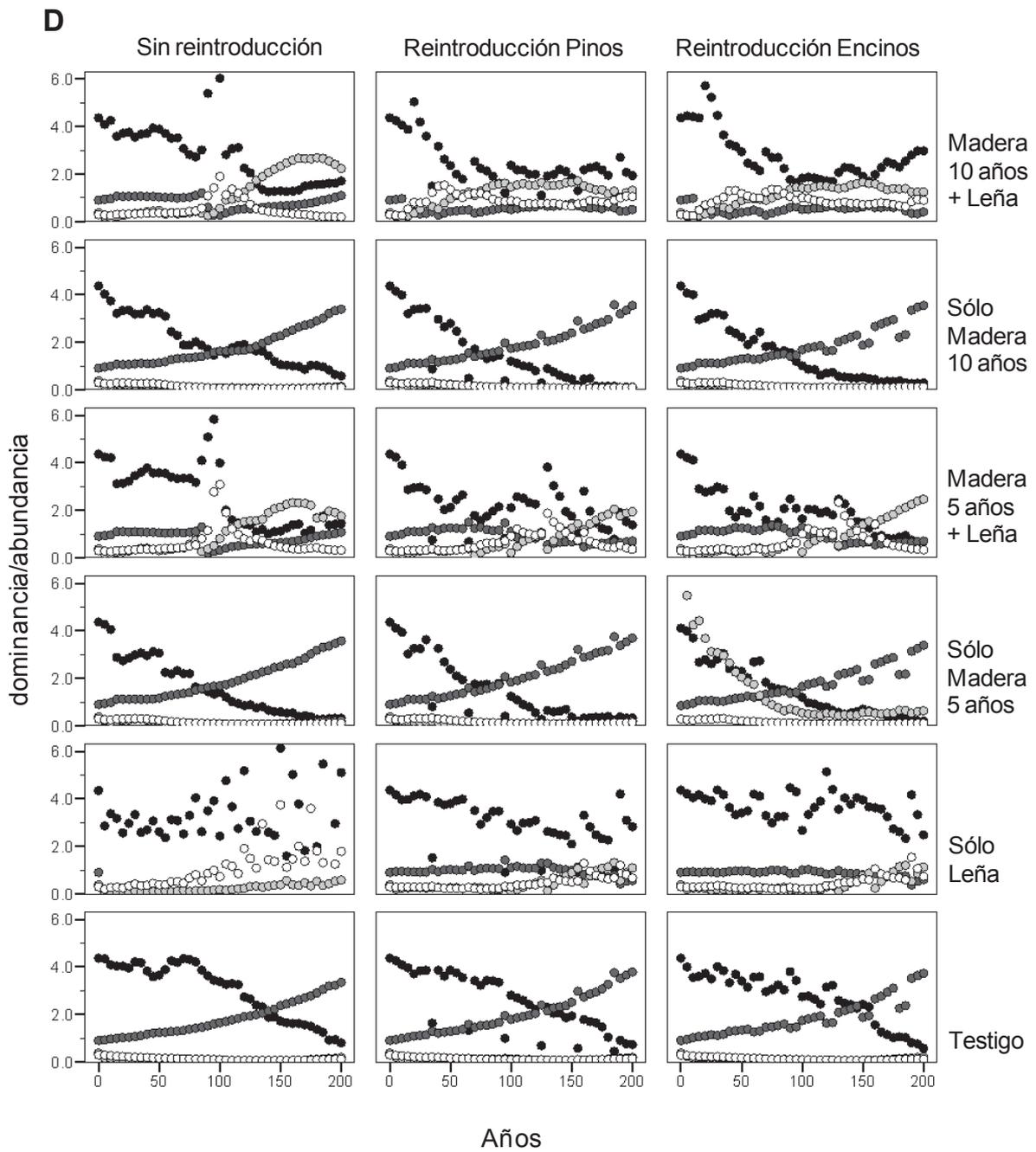
Familia Botánica	Nombre Científico	Alt.	DAP	DAP <sub>95</sub>	TS	TCC	ES	EA	GFE	GU
Pinaceae	<i>Pinus ayacahuite</i> C. Ehrenb. Ex Schltld.	45	200	43.2	0	2	1	3	1	1
	<i>Pinus devoniana</i> Lindl.	40	100	57.0	0	1	1	3	1	1
	<i>Pinus montezumae</i> Lamb.	35	100	53.2	0	2	1	3	1	1
	<i>Pinus oocarpa</i> Schiede ex Schltld.	35	100	59.8	0	2	1	3	1	1
	<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.	40	105	48.7	0	2	1	3	1	1
	<i>Pinus tecunumanii</i> Eguluz & J.P. Perry	55	140	56.0	0	2	1	3	1	1
	<i>Rhamnus sharpii</i> M.C Johnst. & L.A. Johnst.	18	25	24.4	1	3	3	2	4	3
Rosaceae	<i>Crataegus mexicana</i> Moc. & Sessé ex DC.	10	30	17.5	0	2	1	1	3	2
	<i>Photinia microcarpa</i> Standl.	17	50	9.2	1	2	2	2	4	3
	<i>Prunus brachybotrya</i> Zucc.	25	42	42.4	1	3	3	2	4	3
	<i>Prunus rhamnoides</i> Koehne	20	15	19.9	1	2	3	2	4	3
	<i>Prunus serotina</i> subsp. <i>capuli</i> (Cav.) McVaugh	25	120	39.0	0	2	1	3	3	2
Rutaceae	<i>Zanthoxylum melanostictum</i> Schltld. & Cham.	12	11	16.2	1	3	3	1	4	3
Sabiaceae	<i>Meliosma dentata</i> (Liebm.) Urb.	22	45	28.9	1	2	3	2	4	2
Sterculiaceae	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i> Larreat.	36	200	133.0	0	3	3	3	3	3
Styracaceae	<i>Styrax magnus</i> Lundell	28	42	39.8	1	1	3	2	4	3
Theaceae	<i>Cleyera theoides</i> (Sw.) Choisy	32	88	52.0	1	3	2	3	4	2
	<i>Ternstroemia lineata</i> DC.	16	29	18.2	1	3	3	1	4	3
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis seferorum</i> Gilg.	10	30	14.1	1	2	3	1	4	3
Verbenaceae	<i>Citharexylum mocinoi</i> D. Don	20	60	26.7	1	3	1	2	4	3

Apéndice 2. Índice de peso de la dominancia relativa sobre la abundancia relativa en los escenarios de simulación de la dinámica del bosque bajo extracción de madera, de leña y de reintroducción. Se muestra el índice de peso de dominancia/abundancia a través del tiempo simulado; los valores mayores a 1 reflejan que la dominancia relativa es mayor que la abundancia relativa del grupo, valores menores a 1 indican que la abundancia relativa es mayor. Las letras mayúsculas, A-F, agrupan los escenarios de cada condición inicial de bosque. Las columnas representan niveles del factor reintroducción: sin reintroducción, reintroducción de pinos y reintroducción de encinos. Las líneas (renglones) con tres paneles señalan las combinaciones de tipo y niveles de extracción: (Madera 10 años + Leña) extracción de madera cada 10 años y extracción de leña cada año, (Sólo Madera 10 años) extracción de madera cada 10 años, (Madera 5 años + Leña) extracción de madera cada 5 años y extracción de leña cada año, (Sólo Madera 5 años) extracción de madera cada 5 años, (Sólo Leña) sin extracción de madera con extracción de leña, (Testigo) sin extracción de madera y sin extracción de leña. El color de los círculos señala el grupo de ecológico de especies: negros = pinos, gris oscuro = encinos, gris claro = latifoliadas intolerantes a la sombra y blanco = latifoliadas tolerantes a la sombra.

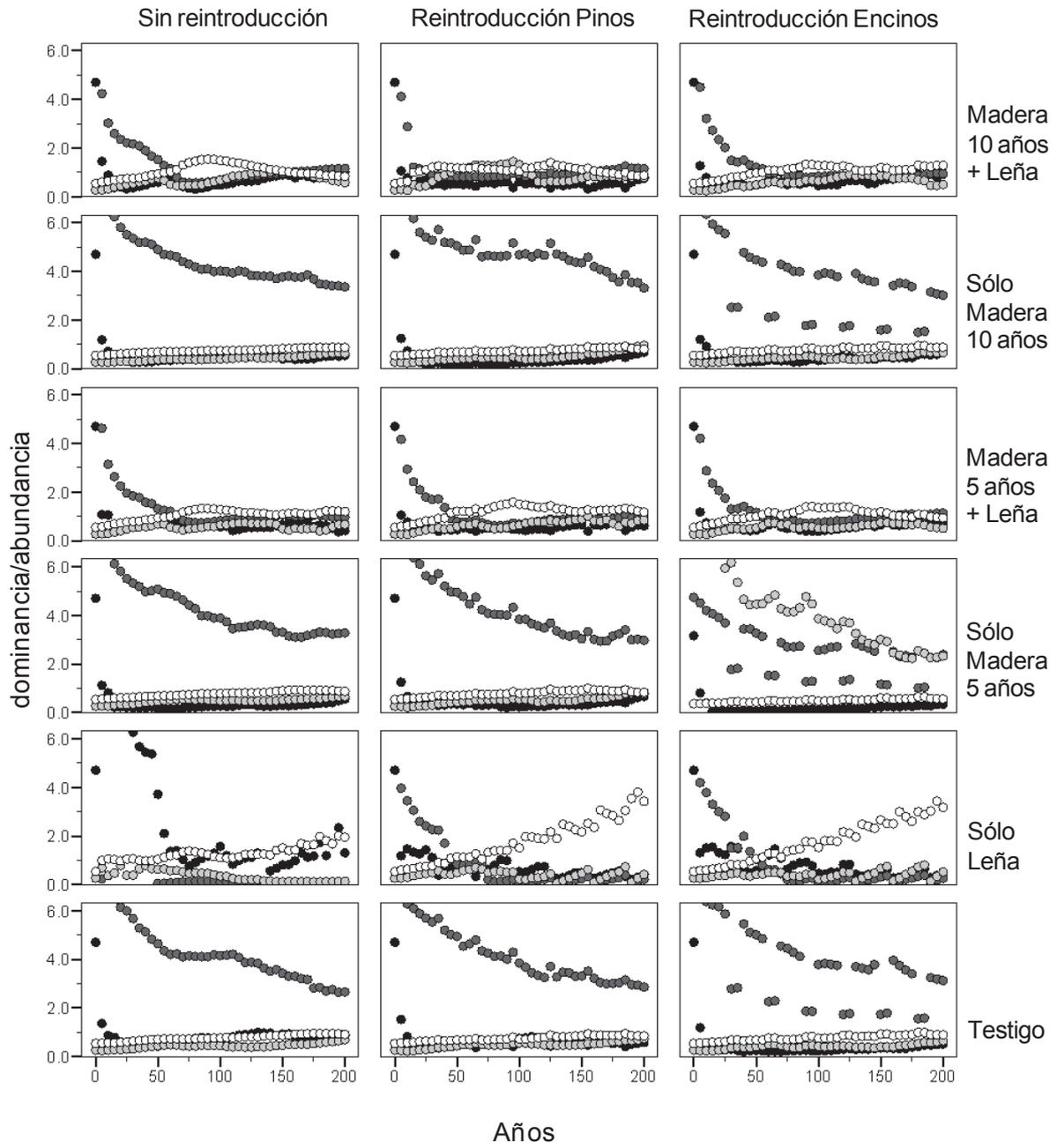








**E**



F

