

# Investigación Ambiental

Ciencia y política pública

Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT • Volumen 4 • Número 2  
Julio-diciembre de 2012 • Publicación semestral arbitrada • ISSN 2007-4492

Perspectivas y retos en el estudio del manejo de ecosistemas en paisajes rurales:  
una síntesis

El efecto del cambio poblacional en el uso del suelo en paisajes rurales de México:  
un análisis a nivel estatal

Restauración de campos agrícolas sin competir por el uso de la tierra para  
aumentar su biodiversidad y servicios ecosistémicos

Manejo de bosques tropicales: bases científicas para la conservación, restauración  
y aprovechamiento de ecosistemas en paisajes rurales

Efectos del cambio de uso del suelo en la biomasa y diversidad de plantas leñosas  
en un paisaje de bosque tropical seco en Yucatán

Transformaciones de una selva seca por actividades humanas en el paisaje rural de  
Baja California Sur, México

Dinámica de un paisaje complejo en la costa de Veracruz

# Manejo de bosques tropicales: bases científicas para la conservación, restauración y aprovechamiento de ecosistemas en paisajes rurales

Miguel Martínez-Ramos,<sup>1\*</sup> Laura Barraza,<sup>2</sup> Patricia Balvanera,<sup>1</sup> Julieta Benítez-Malvido,<sup>1</sup> Frans Bongers,<sup>3</sup> Alicia Castillo Álvarez,<sup>1</sup> Alfredo D. Cuarón,<sup>4</sup> Guillermo Ibarra-Manríquez,<sup>1</sup> Horacio Paz-Hernández,<sup>1</sup> Alfredo Pérez-Jiménez,<sup>5</sup> Mauricio Quesada Avendaño,<sup>1</sup> Diego R. Pérez-Salicrup,<sup>1</sup> G. Arturo Sánchez-Azofeifa,<sup>6</sup> Jorge E. Schondube,<sup>1</sup> Kathryn Stoner,<sup>7</sup> Javier Alvarado Díaz,<sup>8</sup> Karina Boege,<sup>10</sup> Ek del-Val,<sup>1</sup> Mario E. Favila Carrillo,<sup>10</sup> Ileri Suazo-Ortuño,<sup>8</sup> Luis Daniel Ávila-Cabadilla,<sup>1</sup> Mariana Yólotl Álvarez Añorve,<sup>1</sup> Margarita Cano Ramírez,<sup>1</sup> Jessica Castillo Mandujano,<sup>1</sup> Oscar Chaves Badilla,<sup>1</sup> Erika I. de la Peña,<sup>1</sup> Alejandra Corzo Domínguez,<sup>1</sup> María del Carmen Godínez Gutiérrez,<sup>1</sup> Adriana P. Gómez Bonilla,<sup>1</sup> Ana Ma. González Di Pierro,<sup>1</sup> Beatriz Fuentealba Durán,<sup>1</sup> Waleeha A. Gudiño González,<sup>1</sup> Omar Hernández Ordoñez,<sup>1</sup> Margaret Kaláscka,<sup>6</sup> Madelon Lobeck,<sup>4</sup> Antonio López-Carretero,<sup>10</sup> César Manrique Ascencio,<sup>1</sup> Susana Maza-Villalobos,<sup>1</sup> Moisés Méndez-Toribio,<sup>1</sup> Francisco Mora-Ardila,<sup>1</sup> Carlos Muench Spitzer,<sup>1</sup> Cristina B. Peñaloza Guerrero,<sup>1</sup> Luisa F. Pinzón Pérez,<sup>1</sup> Ma. Elena Páramo Pérez,<sup>1</sup> Fernando Pineda García,<sup>1</sup> Arlette Ricaño Rocha,<sup>1</sup> Maya Rocha Ortega,<sup>6</sup> Jorge Rodríguez-Velázquez,<sup>1</sup> Natalia Mariel Schroeder,<sup>1</sup> Jenny Trilleras-Motha,<sup>1</sup> Michiel Van Breugel,<sup>3,11</sup> Peter Van der Sleen,<sup>3</sup> Edith Villa Galaviz,<sup>1</sup> Isela Zermeño Hernández<sup>1</sup>

## Resumen

Presentamos una síntesis del programa de investigación de largo plazo (iniciado en 2004) denominado Manejo de Bosques Tropicales (MABOTRO), llevado a cabo por académicos de once instituciones y más de 50 estudiantes de licenciatura y posgrado. Se construyó un marco metodológico para la generación de conocimientos que coadyuve a la preservación de selvas, a la restauración de campos degradados y al uso de selvas secundarias, todo ello en el contexto de la conservación de la biodiversidad y el mantenimiento de servicios ecosistémicos en paisajes agropecuarios. El programa incluye módulos de investigación ecológica y social efectuados en dos localidades contrastantes: la región de Chamela (selva seca), en la costa del Pacífico

## Abstract

We present a synthesis of the long-term research program (started in 2004) Tropical Forest Management (MABOTRO), conducted by academics of eleven institutions and more than 50 bachelor and graduate students. We built a methodological framework for the generation of knowledge useful for the preservation of tropical forests, the restoration of degraded areas and the use of secondary forests, all within the context of the conservation of biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes. The program includes modules of ecological and social research conducted in two contrasting locations: Chamela region (tropical dry forest), on the Pacific coast of Jalisco, and the Lacandon region (tropical rain forest), at east of Chi-

fico de Jalisco, y la región Lacandona (selva húmeda), al este de Chiapas; ambas regiones han sido ocupadas por comunidades ejidales desde hace poco más de cuatro décadas. Nuestros resultados (38 artículos y 54 tesis) indican que el manejo sostenible de selvas requiere: mantenimiento de grandes remanentes de selvas interconectados, conservación de la fauna, usos agrícolas de bajo impacto y reducida extensión, periodos agrícolas cortos intercalados con tiempos de regeneración prolongados, restauración y enriquecimiento de selvas secundarias con especies nativas de valor biológico y/o social, así como alicientes socio-económicos a los pobladores locales que promuevan la conservación de selvas en sus tierras. Enfatizamos que el manejo sostenible de selvas debe surgir de acuerdos comunes y del trabajo participativo entre propietarios de la tierra, instituciones de gobierno, organizaciones no gubernamentales y académicos.

#### Palabras clave

Chamela, Cuixmala, Lacandona, Marques de Comillas, selvas, sistemas socio-ecológicos, biodiversidad, sucesión secundaria, regeneración natural, manejo sostenible.

- <sup>1</sup> Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Col. Ex-Hacienda de San José de La Huerta, C.P. 58190, Morelia, Michoacán, México.
- <sup>2</sup> Faculty of Arts and Education Deakin University. 221 Burwood Highway-Burwood VIC 3125 Australia.
- <sup>3</sup> Wageningen University, Forest Ecology and Forest Management Group, Centre for Ecosystem Studies. P.O. Box 47, NL-6700 AA, Wageningen, The Netherlands.
- <sup>4</sup> Multicriteria SC, Torre Uxmal 18, Unidad Independencia IMSS, 10100, México, DF, México & SACBÉ - Servicios Ambientales, Conservación Biológica y Educación, Pelicanos 75, Colonia Flamingos II, Cozumel, Quintana Roo, 77660 México.
- <sup>5</sup> Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apdo. Postal 70-233, Ciudad Universitaria, C.P. 04510, México D.F., México.
- <sup>6</sup> Earth and Atmospheric Sciences Department, University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada T6G 2E3.

apas; the two regions have been occupied by ejido communities for a little more than four decades. Based on our results (38 articles and 54 thesis), we propose that the sustainable management of tropical forests requires: maintenance of large forest remnants interconnected, wildlife conservation, agricultural uses of low impact and small extension, short agricultural periods interspersed with long periods of forest regeneration, restoration and enrichment of secondary forests with native species of biological or social value, socio-economic incentives to local people to promote conservation of forests on their land. We emphasize that sustainable management of forests must arise from common and participatory work agreements between landowners, government institutions, NGOs and academics.

#### Key words

Chamela, Cuixmala, Lacandona, Marques de Comillas, tropical forests, socio-ecological systems, biodiversity, secondary succession, forest regeneration, sustainable management.

- <sup>7</sup> Department of Biological and Health Sciences, Texas A & M University, Kingsville, Texas, United States of America.
  - <sup>8</sup> Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Av. San Juanito Itzicuaro s/n, Col. Nueva Esperanza, Morelia, Michoacán, CP 58330, México.
  - <sup>9</sup> Instituto de Ecología, A.C. Apdo. Postal 63 Xalapa 91000, Veracruz, México.
  - <sup>10</sup> Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apdo. Postal 70-275, Ciudad Universitaria, C.P. 04510, México D.F., México.
  - <sup>11</sup> Center for Tropical Forest Science, Smithsonian Tropical Research Institute, Av. Roosevelt 401, Balboa, Ancon, Panamá.
- \* Correspondencia: mmartine@oikos.unam.mx; Tél. +52-443-3222706.

## INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales de tierras bajas, conocidos comúnmente como selvas, albergan la mayor biodiversidad del planeta (Wilson 1988) y aportan funciones (Jordan 1985, Laurance *et al.* 2004) y servicios ecosistémicos

de gran relevancia para las sociedades humanas (Petersen *et al.* 1989, Godoy *et al.* 2000, Bawa *et al.* 2004). Sin embargo, las selvas han sufrido un fuerte proceso de deforestación y degradación (Myers 1993) impulsado por un complejo conjunto de factores socio-económicos y demográficos (Geist y Lambin 2002, Lambin *et al.* 2003,

Grau y Aide 2008). Como resultado, actualmente las selvas maduras abarcan menos del 50% de su cobertura histórica a escala planetaria (CIFOR 2005) y menos del 25% en México (Challenger y Soberón 2008). Esta pérdida de selvas está provocando lo que puede ser el mayor evento de extinción de especies en la historia del planeta (Laurance *et al.* 2012) y está contribuyendo a generar cambios ambientales (Wright 2005) con fuertes repercusiones negativas para la humanidad (MEA 2005).

En México, las causas de la deforestación de selvas son diversas pero sobresalen aquellas relacionadas con las políticas de repartición de tierras y las leyes agrarias bajo la iniciativa de convertir terrenos forestales en campos agrícolas (De Jong *et al.* 2000, Castillo *et al.* 2005, 2009). En la actualidad, la mayoría de los paisajes tropicales se caracterizan por la presencia de fragmentos de selva entremezclados en una matriz de praderas ganaderas, cultivos agrícolas, plantaciones forestales, campos frutícolas y selvas secundarias (Harvey *et al.* 2008). Con frecuencia, las parcelas agropecuarias son abandonadas debido a problemas de degradación del suelo (Uhl 1987, Turner y Corlett 1996) o por problemas socio-económicos que conducen a la migración de los trabajadores agrícolas (Barbier 1997, Aide y Grau 2004). En los campos abandonados pueden desarrollarse, a través de regeneración natural, selvas secundarias que poseen parte de los atributos biológicos de las selvas maduras (Brown y Lugo 1990, Martínez-Ramos y García-Orth 2007). Sin embargo, muchas de las especies de fauna y flora de las selvas tienen una nula o limitada capacidad de persistir en los campos degradados (Cuarón 2000ab). Por ello, es importante adquirir el conocimiento y las tecnologías para restaurar ambientes degradados con el uso de la diversidad biológica nativa (Hobbs y Harris 2001) y con la participación de los diferentes actores implicados en el uso de la tierra. El futuro de la biodiversidad y de las funciones y servicios ecosistémicos, depende de la conservación de los remanentes de selva (Daily y Ehrlich 1995, Daily *et al.* 2001, Guevara *et al.* 2004), del entendimiento de los procesos de regeneración natural y sucesión secundaria (Chazdon *et al.* 2007, 2009, Quesada *et al.* 2009) y de la aplicación de prácticas de restauración (Brown y Lugo 1994, Chazdon 2008), todo ello bajo la perspectiva de formas de manejo de selvas que sean social y ecológicamente sostenibles (Smith *et al.* 1999, Brunig 1999, Harvey *et al.* 2008).

Los marcos conceptuales para el estudio socio-ecológico del manejo sostenible de selvas está aún en de-

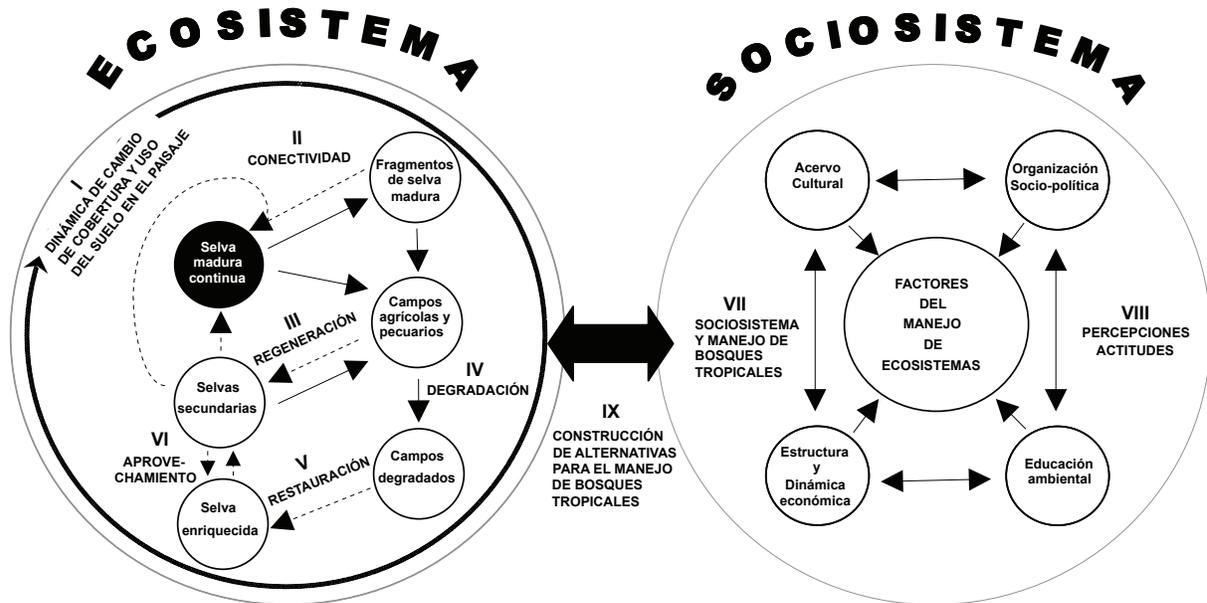
sarrollo. Se desconoce, por ejemplo, en qué medida se puede aplicar un mismo concepto de manejo de selvas en regiones con escenarios biofísicos y sociales contrastantes. Los bosques tropicales perennifolios (*sensu* Rzedowski 1978), o selvas húmedas, y los bosques tropicales caducifolios, o selvas secas, son ideales para explorar dicha generalidad. En conjunto estas selvas cubrían históricamente un 35% del territorio terrestre de México (Challenger y Soberón 2008).

El presente artículo expone una síntesis de un programa de investigación grupal denominado Manejo de Bosques Tropicales (MABOTRO). En este programa han participado académicos de 11 instituciones y más de 50 estudiantes de licenciatura y posgrado. MABOTRO pretende desarrollar bases científicas y herramientas metodológicas que coadyuven a la conservación de las selvas maduras, a la restauración de selvas en campos degradados y al desarrollo de sistemas productivos en selvas secundarias con valor para la conservación de la biodiversidad y el mantenimiento de funciones y servicios ecosistémicos. El programa se sustenta en un esquema de investigación y formación de recursos humanos que aborda la problemática del manejo de selvas secas y húmedas desde un enfoque socio-ecológico y comparativo. En particular, pretendemos: i) diseñar una propuesta metodológica que sirva de marco de referencia en proyectos orientados a aplicar los resultados de investigación en la toma de decisiones sobre el manejo de bosques tropicales y ii) profundizar en el estudio de problemas vinculados con la restauración de ecosistemas naturales y el manejo de selvas secundarias.

## ESQUEMA DE INVESTIGACIÓN

La figura 1 muestra el esquema de investigación que seguimos en MABOTRO. En él se plantean dos grandes sistemas de estudio: el ecológico (ecosistema) y el social (socioecosistema), con sus respectivos módulos de estudio. En el sistema ecológico se investigan los procesos de cambio de cobertura y uso del suelo en paisajes rurales (módulo I); la conectividad entre los remanentes de selva madura en el paisaje (módulo II); los procesos de regeneración natural y sucesión ecológica de selvas en campos agropecuarios abandonados (módulo III); los procesos de degradación (módulo IV); acciones de restauración ecológica (módulo V); y los procesos de enriquecimiento y uso de productos forestales no maderables en selvas secundarias y maduras (módulo VI).

Figura 1. Esquema de investigación del programa Manejo de Ecosistemas de Bosques Tropicales (MABOTRO). Dentro del sistema ecológico (ecosistema) y del sistema social (socio sistema) se indican en números romanos los diferentes módulos de estudio que conforman a este programa. Dentro del ecosistema, los círculos y las flechas simbolizan las transiciones que pueden experimentar diferentes elementos en el paisaje; las flechas discontinuas señalan transiciones que requieren acciones de intervención dirigidas a recuperar biodiversidad, funciones y/o servicios ecosistémicos aportados por selvas. Dentro del socio sistema, en los círculos pequeños se señalan diferentes factores humanos que de manera interrelacionada (flechas de dos puntas) determinan el manejo de ecosistemas, simbolizado por el círculo mayor en el centro. Del conocimiento generado de ambos sistemas se pretende aportar elementos para la construcción de alternativas para un manejo sostenible de selvas (flecha ancha de dos puntas; módulo IX).



En el sistema social se estudian a los agentes culturales, políticos y económicos que promovieron los procesos de deforestación y degradación (módulo VII), así como las percepciones y actitudes de los pobladores locales acerca del manejo de selvas (módulo VIII). Finalmente, el conocimiento generado por los diferentes módulos se conjunta para explorar propuestas para un manejo sostenible de selvas en paisajes rurales (módulo IX).

### SISTEMAS DE ESTUDIO

El esquema de investigación se aplicó a dos casos de estudio, uno localizado en la región de Chamela-Cuixmala (denominada en adelante "Chamela"), Jalisco, donde la vegetación dominante es la selva seca (Durán *et al.* 2002) y otro localizado en los municipios de Marqués de Comillas y Frontera Corozal (denominados en adelante región "Lacandona"), Chiapas, donde domina la selva húmeda (Martínez-Ramos 2006). Los sitios de estudio en Chamela colindan con la Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala y los de la Lacandona con la Reserva

de la Biosfera de Montes Azules y el Área de Protección de Flora y Fauna Chan Kin. Si bien las regiones de estudio contrastan en sus propiedades biofísicas y entornos sociales, todas fueron abiertas a la colonización humana contemporánea durante los años 50 a 70 del siglo pasado (Castillo *et al.* 2005, De Jong *et al.* 2000).

### MÉTODOS

#### Cambio de cobertura del terreno, uso del suelo y conectividad

Para Chamela y la Lacandona se elaboraron mapas de cobertura del terreno a través de distintos insumos de percepción remota tales como imágenes de satélite ASTER (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2009a), imágenes de satélite LANSAT (Kalácska *et al.* 2005, Muench 2006), ortofotos digitales (Dominguez 2011, Roldán 2012), así como entrevistas con pobladores (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2009a, Zermeño 2008). Estos análisis cubrieron escalas espaciales que variaron desde el nivel de parcela hasta el de centenas de kilómetros cuadrados. Se deter-

minó el grado de deforestación y la cobertura de diferentes elementos del paisaje (campos agrícolas, praderas ganaderas, selvas secundarias, entre otros). También se analizó la estructura espacial de corredores biológicos actuales y potenciales, así como sus implicaciones biológicas y de manejo para las poblaciones de distintos grupos de organismos (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2009a, Muench 2006, Domínguez 2011, Roldán 2012).

### Regeneración natural y sucesión secundaria

En el año de 2004 se estableció en Chamela una cronosecuencia constituida por nueve praderas ganaderas con 0 a 12 años de abandono y tres sitios de selva madura. En cada sitio se estableció una parcela permanente de 20 × 50 m (Maza-Villalobos *et al.* 2011a). En la Lacandona se estableció una cronosecuencia constituida por 11 campos de maíz con 0 a 17 años de abandono y cinco sitios de selva madura; en cada sitio se estableció una parcela permanente de 10 × 50 m (Van Breugel *et al.* 2006). Se documentó la historia de manejo agrícola previo al abandono de cada parcela (Van Breugel *et al.* 2006, Trilleras 2008). En las cronosecuencias se estudió la dinámica de regeneración y los procesos de sucesión secundaria monitoreando comunidades de plantas herbáceas (Magaña 2005, Ocampo 2012) y leñosas (Ricaño 2007, Maza-Villalobos *et al.* 2011a,b, 2012, Van Breugelet *et al.* 2006, 2007, 2012, Ramos 2009, Sánchez-Azofeifa *et al.* 2009b, Chazdon *et al.* 2011) así como de animales, incluyendo hormigas (M. Rocha en prep.), escarabajos (Manrique 2010), lepidópteros (López Carretero 2010, Villa 2012), anfibios y reptiles (I. Suazo *et al.* en prep.), aves (J. Schondube *et al.* en prep.) y murciélagos (Ávila-Cabadilla *et al.* 2009, De la Peña *et al.* 2012). Se exploraron mecanismos de sucesión empleando enfoques funcionales, filogenéticos (Álvarez Añorve 2012, Letcher *et al.* 2012, Lohbeck *et al.* 2012, R. Baskar *et al.* en prep.) y experimentales (exclusión de vertebrados herbívoros; Mora 2007, Maza-Villalobos y Martínez-Ramos en prep.). Se estudió también el cambio de la productividad primaria durante la sucesión, evaluada con la producción de hojarasca (Arreola 2012, F. Bongers *et al.* en prep.) y la dinámica de la biomasa de la vegetación leñosa (M. Martínez-Ramos en prep., P. Balvanera *et al.* en prep.).

### Degradación

En Chamela se llevaron a cabo entrevistas con los pobladores locales con el fin de identificar regímenes agrope-

cuarios y variables de manejo que conducen a la degradación de selvas (Trilleras 2007). En esta misma región, se evaluó el efecto de las actividades agropecuarias sobre la pérdida de funciones ecológicas importantes como polinización y/o dispersión de semillas desempeñadas por aves (McGregor-Fors y Schondube 2011) y murciélagos (Quesada *et al.* 2009).

En la Lacandona se evaluó el impacto de diferentes usos agropecuarios del suelo sobre el potencial regenerativo de la vegetación de selva (Zermeño 2008, Fuentealba 2009). También se determinó el efecto de la fragmentación sobre la función de dispersión de semillas efectuada por primates y sus consecuencias sobre el potencial de regeneración de especies arbóreas (Chaves 2010, González-Di Pierro 2011).

### Restauración

Se exploró, a través de diferentes diseños experimentales, la utilidad de usar semillas y/o plántulas para restablecer especies arbóreas nativas en parcelas agropecuarias recién abandonadas o en selvas secundarias jóvenes en Chamela (Páramo 2009, Castillo Mandujano 2010, Pineda *et al.* 2012) y en la Lacandona (Rodríguez Velázquez 2005, Corzo 2007, García-Orth y Martínez-Ramos 2008, 2011). En Chamela, se evaluó el efecto del barbecho del suelo y la remoción de plantas trepadoras herbáceas y leñosas para estimular la regeneración de selvas secundarias (Méndez 2009). En la Lacandona se eliminó la vegetación con el fin de estimular la sobrevivencia y el crecimiento de plántulas trasplantadas en praderas ganderas (Rodríguez Velázquez 2005, García-Orth y Martínez-Ramos 2011) así como la velocidad de la regeneración natural de la vegetación (Fuentealba 2009, García Orth 2008, Méndez 2009). Otros estudios exploraron el papel que juegan los árboles aislados en promover la regeneración natural en praderas ganderas abandonadas (García Orth 2008), el uso de estacas de *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth ex Walp., *Spondias mombin* L. y *Erythrina folkersii* Krukoff & Moldenke (utilizadas tradicionalmente para construir cercos vivos) como una herramienta de restauración (G. Gutiérrez Zamora en prep.), y formas de erradicar al helecho *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn en praderas invadidas por esta maleza (Peñalosa 2008).

### Aprovechamiento de selvas

A través de entrevistas con pobladores locales, en Chamela se elaboró un inventario de especies arbóreas na-

tivas con valor utilitario (Gódinez 2011). En la Lacandona se llevaron a cabo experimentos de trasplante de especies de palmas xate (*Chamedorea elegans* Mart. y *Chamaedorea ernesti-augustii* H. Wendl.), con el fin de explorar el enriquecimiento de selvas secundarias jóvenes (de 3 a 20 años de edad) con plantaciones de estas palmas con alto valor comercial (Gudiño 2007, Van der Sleen 2009).

#### Agentes sociales del manejo de selvas

Se hizo un análisis de la historia ambiental de la región Chamela a través de entrevistas semi-estructuradas, observación participativa y la colecta de datos descriptivos sobre aspectos socio-económicos y actitudes de los pobladores locales (Castillo *et al.* 2005). La historia ambiental analiza cómo una comunidad humana ha sido afectada por su ambiente natural y cómo ésta ha afectado a ese ambiente a través del tiempo (Worster 1988). Además, en Chamela se estudió la organización y el funcionamiento de instituciones locales y su relación con el manejo de la selva seca y los modos de organización de ejidatarios en la toma de decisiones sobre el uso de la tierra (Schroeder 2006).

#### Percepciones y actitudes sobre el manejo de selvas

En Chamela se estudió el proceso de transmisión de conocimientos sobre la selva seca entre niños y maestras de una escuela de nivel preescolar. Para este fin se emplearon entrevistas abiertas y semi-estructuradas, cuestionarios, dibujos, fotografías y juegos didácticos (Cano 2008). Otro estudio se orientó a entender, a través de entrevistas y observación participativa la percepción social de las mujeres acerca de los servicios que proveen los ecosistemas de la región (Gómez Bonilla 2006).

#### Construcción de opciones para el manejo de bosques tropicales

Se llevaron a cabo reuniones periódicas (talleres, simposios) con los académicos participantes en MABOTRO con el fin de revisar avances, resolver fallas, eliminar obstáculos así como reconocer retos y nuevas acciones a desarrollar. Se buscó consolidar un marco metodológico útil para generar opciones de manejo de selvas. Se promovió la elaboración de materiales de divulgación científica para la transmisión de conocimientos generados a las comunidades locales. Se impartieron pláticas a las asambleas ejidales y se participó en la actividad

anual "Casa Abierta" de la Estación de Biología Chamela, con el objetivo de difundir a pobladores de la región los conocimientos generados por los proyectos de investigación.

### RESULTADOS

Con el programa MABOTRO a la fecha se han publicado 36 artículos científicos, 21 tesis de licenciatura, 31 de maestría y 7 de doctorado. A continuación, se presentan los resultados de una manera sintética siguiendo el orden de los módulos de estudio mostrados en la figura 1. Los detalles pueden encontrarse en los trabajos citados en el texto.

#### CAMBIO DE LA COBERTURA DEL TERRENO Y USO DEL SUELO

En Chamela las selvas cubrían en el año de 2004 un 70-80% del terreno. El resto estaba cubierto por diferentes sistemas agropecuarios, predominando las praderas ganaderas en los lomeríos bajos (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2009a). En la Lacandona (Marqués de Comillas), en el año 2007 los remanentes de selva madura cubrían cerca del 34% del terreno, las selvas secundarias 16% y diferentes sistemas agropecuarios el 50%, predominando las praderas ganaderas (80% de los terrenos en uso) en los lomeríos bajos con suelo pobre (Zermeño 2008). El cultivo de diferentes productos agrícolas se realizó preferentemente en terrenos fértiles de las terrazas aluviales.

#### Conectividad

En Chamela se encontró que las selvas medianas, restringidas a las áreas ribereñas, ocupando menos del 4% de la cobertura de selvas tienen gran valor para la conectividad de diferentes hábitat que son esenciales para la conservación de la diversidad de vertebrados e invertebrados en el paisaje (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2009a, Suazo-Ortuño *et al.* 2011). Los índices espectrales de la vegetación, generados con imágenes LANDSAT, resultaron muy útiles para identificar y cuantificar la extensión y forma de estos hábitat (Kalácska *et al.* 2005).

En la Lacandona se encontró que la conservación de corredores de vegetación (con hábitat viable para la fauna mayor, e.g. tapires y felinos), que representaron tan sólo el 5% del terreno total, mantendría la conectividad de casi el 90% de los fragmentos de selva madura remanente en el paisaje rural (Muench 2006, Domínguez 2011).

### Regeneración natural y sucesión secundaria

CHAMELA, VEGETACIÓN. La cronosecuencia mostró que la regeneración natural de la comunidad de plantas se recuperó en menos de 20 años (figura 2a). Durante los primeros tres años de sucesión, la recuperación fue lenta en abundancia, biomasa y diversidad de especies de plantas herbáceas y leñosas, pero después de cinco años la regeneración se aceleró de modo que selvas secundarias con 12 años de edad fueron estructuralmente semejantes a la selva madura (Magaña 2005, Ramos 2009, Chazdon et

al. 2011, Maza-Villalobos et al. 2011a, Ocampo 2012). Sin embargo, encontramos que la recuperación funcional, evaluada a través de atributos morfo-fisiológicos de especies arbóreas, tomaría más tiempo que la recuperación estructural (Álvarez Añorve et al. 2012). Asimismo, la productividad primaria neta (medida con tasas de producción de hojarasca) de selvas secundarias con más de 12 años de edad representó sólo la quinta parte de aquella registrada en la selva madura (Arreola 2012).

Las leguminosas *Chamaecrista nictitans* (L.) Moench var. *jaliscensis* (Greenm.) H.S. Irwin & Barney, *Desmodium* sp., *Senna* sp., *Mimosa quadrivalvis* L.

Figura 2. Trayectorias sucesionales, basadas en datos de cronosecuencia, para diferentes comunidades bióticas encontradas en campos agropecuarios abandonados en las regiones de Chajul, Jalisco, y de Lacandona, Chiapas. Las trayectorias son relativas respecto a valores de referencia registrados en sitios de selva madura (SM, indicados por el punto negro a la derecha de cada gráfica). Cuando se ilustra más de una trayectoria, se indican al lado, o en la punta de las flechas, la(s) primera(s) letra(s) del atributo o del grupo biótico correspondiente. Note que para las plantas leñosas en la Lacandona la trayectoria de abundancia (A) es decreciente y aquellas de área basal (AB) y número de especies (NE) son ascendentes; en esa región, la trayectoria de diversidad de anfibios y reptiles fue creciente mientras que la de abundancia (flecha discontinua) no varió con la edad de abandono. En Chamela, los anfibios (AN), reptiles (R) y aves (AV) mostraron la misma trayectoria; note que para el caso de escarabajos el valor de referencia fue mucho menor en la selva madura que en las selvas secundarias.

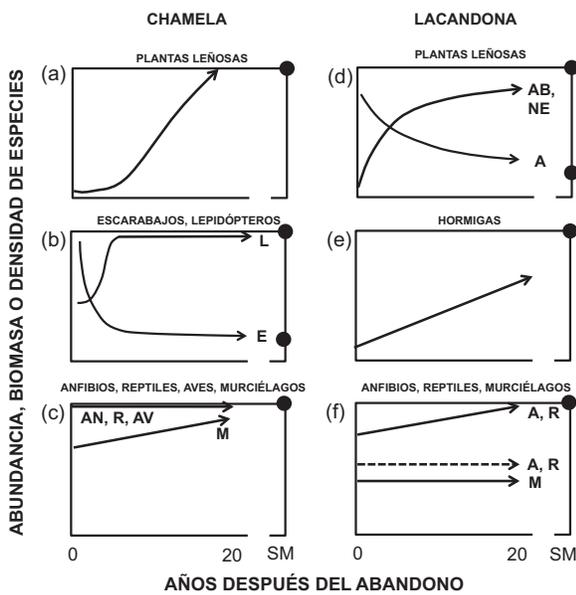
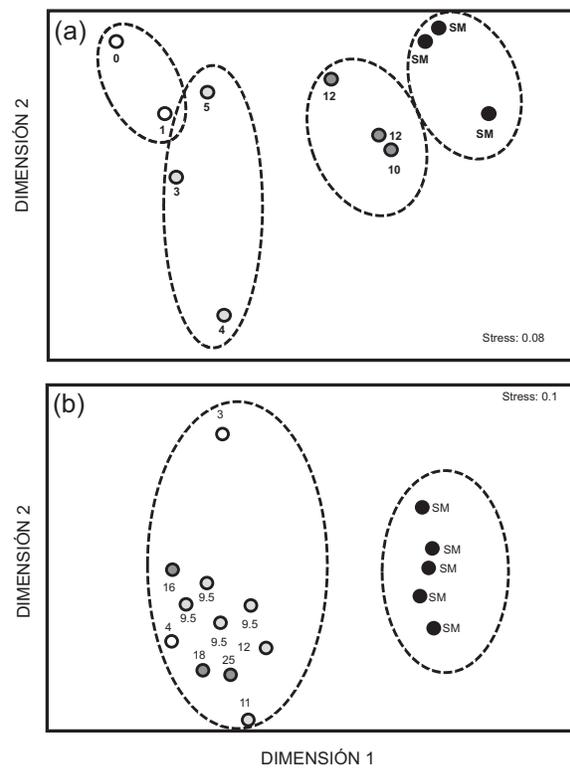


Figura 3. Ordenación por escalamiento multidimensional (NMDS por sus siglas en inglés) de comunidades de plantas leñosas encontradas en campos agropecuarios con diferente edad de abandono en: (a) la región de Chamela, Jalisco (plantas leñosas con 1 cm o más de DAP), y (b) la región Lacandona, Chiapas (árboles y arbustos con tallos de 10 cm o más de DAP). Los números indican la edad de abandono de los campos y SM a los sitios de selva madura. Nótese que a lo largo de la dimensión 1 (relacionado con la edad de abandono) los sitios en Chamela se segregan en cuatro grupos mientras que en la Lacandona se segregan sólo las selvas secundarias de la selva maduras.



y *M. arenosa* (Willd.) Poir, fueron muy abundantes en los primeros años y al parecer facilitan el proceso de la sucesión (Magaña 2005, Maza-Villalobos *et al.* 2011a). Los rebrotes desempeñaron un papel muy importante en la regeneración y la presencia de cobertura de selva alrededor de los sitios en sucesión facilitó la llegada de semillas y la producción de plántulas (Maza-Villalobos *et al.* 2011a). Un análisis NDMS mostró que la composición taxonómica varió entre las diferentes categorías de edad de abandono y la selva madura (Magaña 2005, Maza-Villalobos *et al.* 2011b), evidenciando un claro reemplazo de especies a través de la sucesión (figura 3). Un análisis funcional y filogenético mostró que grupos emparentados de especies arbóreas dominan las primeras etapas de la sucesión (Álvarez Añorve 2012).

La dinámica de la comunidad de plántulas, rebrotes y plantas leñosas menores a 1 m de altura, monitoreada durante cuatro años en la cronosecuencia, fue afectada por una sequía severa causada por El Niño ocurrido en 2005 (Maza-Villalobos *et al.* 2011a, 2012). La tasa de mortalidad y la pérdida de especies aumentaron en ese año mientras que las tasas de reclutamiento, crecimiento y ganancia de especies disminuyeron al siguiente año, independientemente de la edad sucesional de los sitios (Maza-Villalobos 2012).

**CHAMELA, ANIMALES.** La abundancia y número de especies de murciélagos aumentó a través de la cronosecuencia, acercándose a los valores observados en la selva madura, mientras que aquellas de anfibios, reptiles y aves fue semejante en todas las edades sucesionales (figura 2). Los valores de abundancia y diversidad de especies de la comunidad de escarabajos fueron altos en las praderas recién abandonadas y disminuyeron rápidamente hacia los valores observados en la selva madura en las parcelas de mayor edad de abandono (figura 2b); sin embargo, la composición de especies varió entre los sitios con diferente edad de abandono y la selva madura (Manrique 2010). La comunidad de lepidópteros fue poco abundante y diversa en las praderas recién abandonadas pero aumentó rápidamente hacia los valores de la selva madura (figura 2b). Al igual que los escarabajos, existió un notable recambio de especies a lo largo de la cronosecuencia (López Carretero 2010) pero la red de interacciones entre las especies de larvas de lepidópteros y de plantas hospederas fue semejante en las selvas secundarias y maduras (Villa 2012).

La comunidad de murciélagos fue poco abundante y diversa en las praderas recién abandonadas pero se re-

cuperó rápidamente en selvas secundarias de 8-12 años de edad, faltando sólo algunas especies frugívoras que se encontraron en la selva madura (Ávila-Cabadilla *et al.* 2009, 2012, Ávila-Cabadilla 2011; figura 2c). Las comunidades de anfibios y reptiles (I. Suazo-Ortuño *et al.* en prep.) así como de aves (J. Schondube *et al.* en prep.) encontradas en las selvas secundarias fueron equivalentes en abundancia y diversidad a aquellas encontradas en la selva madura (figura 2c); sin embargo, la composición de especies en las selvas secundarias fue aún diferente a aquella encontrada en la selva madura.

**LACANDONA, VEGETACIÓN.** El área basal y número de especies de las comunidades de árboles y arbustos, con tallos de DAP  $\geq 1$  cm, en selvas secundarias siguió una trayectoria sucesional ascendente, alcanzando en menos de 20 años un 80% de los valores observados en la selva madura (Van Breugel *et al.* 2006, 2007; figura 2d); la abundancia siguió una trayectoria contraria, disminuyendo conforme aumentó la edad de abandono (figura 2d). La composición de especies de las selvas secundarias fue diferente a aquella de la selva madura; las selvas secundarias de diferente edad no se diferenciaron en composición de especies (figura 3b).

Varios factores bióticos fueron determinantes del proceso sucesional. La lluvia de semillas fue abundante en los sitios en regeneración y se encontró dominada por semillas dispersadas por animales frugívoros (Guzmán 2008). La depredación de semillas (con niveles mayores al 80% para la mayoría de las especies estudiadas) por insectos y vertebrados fue una interacción biótica preponderante en el proceso de sucesión (Corzo 2007). Las interacciones competitivas entre las plantas por energía lumínica fueron responsables de la fuerte reducción de tallos y el crecimiento rápido de los árboles sobrevivientes durante los primeros cinco años de la sucesión (Van Breugel *et al.* 2012). Las plántulas de especies pioneras, fuertemente demandantes de luz, prácticamente desaparecieron (< 5% del total) y fueron reemplazadas por las plántulas de especies persistentes (tolerantes a la sombra) después de los primeros cinco años de sucesión (Van Breugel *et al.* 2007). Asociado a este proceso, documentamos que la diversidad funcional y filogenética aumentó con el avance de la sucesión, sugiriendo la existencia de procesos de diferenciación de nicho (Lohbeck *et al.* 2012, Letcher *et al.* 2012). Finalmente, los vertebrados herbívoros afectaron la sobrevivencia y reclutamiento de plántulas, sobre todo en las selvas secundarias con ocho o más años de abandono y en la selva madura (Mora 2007).

LACANDONA, ANIMALES. Las comunidades de hormigas (M. Rocha-Ortega y M.E. Favila en prep.) y aquellas de anfibios y reptiles (Hernández Ordoñez 2009) mostraron un aumento en la diversidad de especies a través de la cronosecuencia (figura 2e,f). En las selvas secundarias de mayor edad la diversidad fue entre un 100% (anfibios y reptiles) y un 60% (hormigas) de la registrada en la selva madura. En contraste, la abundancia de anfibios, reptiles y murciélagos (De la Peña 2010, De la Peña *et al.* 2012) no cambió a lo largo de la cronosecuencia y representaron sólo el 50% de los valores observados en la selva madura. En todos los casos, la composición taxonómica encontrada en las selvas secundarias fue diferente a la observada en la selva madura, aunque la composición por grupos funcionales fue equivalente entre ambos tipos de selvas.

### Degradación

En Chamela, la comunidad de aves y murciélagos frugívoros, polinívoros e insectívoros fue entre un 50 y 80% menos abundante y diversa en las praderas ganaderas que en la selva conservada (Quesada *et al.* 2009, Avila-Cabadilla *et al.* 2009, 2012, J. Schondube *et al.* en prep.). La ganadería bovina intensiva (con 5 a 11 cabezas de ganado por hectárea) que se practica en algunas áreas de la región provoca la compactación y erosión del suelo. Junto con prácticas extractivas de productos forestales de selvas secundarias, este uso del suelo provoca la disminución en la diversidad de especies de plantas leñosas (Trilleras 2008).

En la Lacandona la deforestación y la eliminación de primates dispersores de semillas disminuyó la abundancia y la diversidad de plántulas de especies arbóreas en los fragmentos de selva (Chaves 2010, González-Di Pierro 2011). En particular, la eliminación de los monos aulladores (*Alouatta pigra* Lawrence) redujo el potencial regenerativo del árbol dominante *Ampelocera hottlei* (Standl.) Standl. (González-Di Pierro *et al.* 2011). La intensidad del uso agrícola disminuyó la capacidad de regeneración de la vegetación de selva; la regeneración fue mayor en plantaciones de cacao abandonadas, disminuyó en campos de maíz abandonados y sobre todo en praderas ganaderas abandonadas que recibieron un uso del suelo más intenso (I. Zermeño en prep.). En praderas ganaderas extensas, alejadas más de 1000 m de fragmentos de selva, la regeneración se redujo prácticamente a cero (Martínez-Ramos y García Orth 2007, Fuentealba 2009). Además, el uso frecuente de fuego en las pra-

deras favoreció la invasión de *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (Suazo-Ortuño 1998, Peñalosa 2008), helecho dañino para el ganado y de difícil erradicación.

En la Lacandona la conversión de selva a milpa redujo la biomasa y la riqueza de especies leñosas en más del 90% y en Chamela en casi un 100%. Estos cambios afectaron negativamente el aporte de servicios ecosistémicos importantes. Por ejemplo, en la Lacandona se encontró que el almacén de carbono en selvas secundarias con menos de 20 años de edad representó sólo el 20% del almacén encontrado en la selva madura (Balvanera *et al.* 2005).

### Restauración

CHAMELA. Después de tres años de barbecho y remoción de plantas trepadoras, la cantidad y riqueza de especies de plántulas aumentó respecto al tratamiento sin barbecho (Méndez 2009). Sin embargo, estos tratamientos no mejoraron la sobrevivencia o el crecimiento de las plántulas trasplantadas a las selvas secundarias (Castillo Mandujano 2010).

Otros estudios encontraron que las plántulas de especies arbóreas con raíces profundas, tallos densos, hojas compuestas de folíolos pequeños y alta eficiencia de uso de agua (por ejemplo, *Caesalpinia eriostachys* Benth, *C. sclerocarpa* Standl.) o bien especies almacenadoras de agua y carbohidratos (por ejemplo, *Bursera fagaroides* (Kunth) Engl., *Jatropha chamelensis* Pérez-Jim.) pueden ser útiles especialmente para acciones de restauración de campos degradados (Pineda 2007). Las especies que tienen estos atributos tienen elevada resistencia a la sequía (Páramo 2009, Pineda-García *et al.* 2012, M.L. Pinzón en prep.).

LACANDONA. Un estudio mostró que enterrar las semillas y protegerlas de granívoros con rejillas metálicas simples disminuye el riesgo de depredación y aumenta la probabilidad de emergencia de plántulas de especies arbóreas en praderas ganaderas abandonadas (García-Orth y Martínez-Ramos 2008). Otro estudio encontró que especies arbóreas nativas que producen plántulas con una amplia superficie de raíces finas por unidad de áreas foliar serían buenas candidatas para ser usadas en acciones de restauración en campos degradados (Ricaño 2007). En contraste, las especies que producen plántulas con raíces menos extensas pero de mayor biomasa por unidad de área foliar podrían usarse para enriquecer sitios en restauración que ya tienen un dosel forestal que produce sombra.

Un estudio experimental mostró que la remoción de pastos y malezas mejoró la supervivencia y crecimiento de plántulas de cinco de seis especies arbóreas trasplantadas a praderas ganaderas abandonadas (Rodríguez Velázquez 2005). De estas especies, el árbol pionero *Trichospermum mexicanum* (DC.) Baill., tuvo el mejor desempeño cuando se removió a los pastos mientras que *Cedrela odorata* L., árbol de alto valor comercial, fue el mejor en presencia de los pastos. La remoción de pastos también aumentó la biomasa y la riqueza de especies de la comunidad secundaria de plantas leñosas (Martínez-Ramos y García-Orth 2007). También se encontraron otras acciones de restauración potencialmente útiles, tales como el trasplante de arbolitos del árbol pionero *Trema micrantha* (L.) Blume en la cercanía de árboles aislados en praderas ganaderas abandonadas (García-Orth y Martínez-Ramos 2011) y producir daños mecánicos severos sobre los rizomas del helecho *Pteridium aquilinum* con el fin de erradicar a esta maleza en los campos a restaurar (Peñalosa 2008). Finalmente, el desempeño de las estacas plantadas en praderas ganaderas dependió fuertemente del sitio de trasplante (G. Gutiérrez Zamora, en prep.).

### Aprovechamiento de selvas

En Chamela se encontró que un tercio de las 1149 especies de plantas vasculares reportadas para la región tienen algún uso (medicinal, alimenticio, forrajero, maderable, construcción, entre otros) para los pobladores locales (Gódínez 2011). Asimismo, un 50% de las 139 especies leñosas que se registraron en selvas secundarias (30 exclusivas) y maduras (17 exclusivas) incluidas en las cronosecuencias de estudio presentó alguno de estos usos. En la Lacandona las palmas xate trasplantadas tuvieron un ajuste fisiológico y buena sobrevivencia y crecimiento en todas las selvas secundarias (3-20 años de edad) y en la selva madura (Gudiño 2007, Van der Sleen 2009); las selvas secundarias de 20 años resultaron las mejores para la producción de hojas. Sin embargo, las palmas sufrieron daños por insectos y vertebrados, sobre todo en las selvas secundarias más jóvenes (Gudiño 2007).

### AGENTES SOCIALES DEL MANEJO DE SELVAS

La historia ambiental de Chamela mostró cuatro periodos principales de transformación del paisaje (figura 4). Uno de muy bajo impacto, durante la época prehispánica y los primeros asentamientos hispánicos. Otro de bajo

impacto, entre el siglo XIX y mediados del siglo XX, cuando se desarrollaron haciendas, se repartieron tierras a campesinos (como un resultado de la Revolución Mexicana) y se fundaron los primeros ejidos. Durante los años 50 a 70 del siglo pasado, se presentó un periodo de fuerte impacto, con la transformación de selvas a campos agropecuarios con el apoyo de programas gubernamentales. Finalmente, en las últimas tres décadas se presentó un periodo caracterizado por políticas y acciones dirigidas a tratar de proteger los ecosistemas, entre las que destaca la creación de la Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala en 1993.

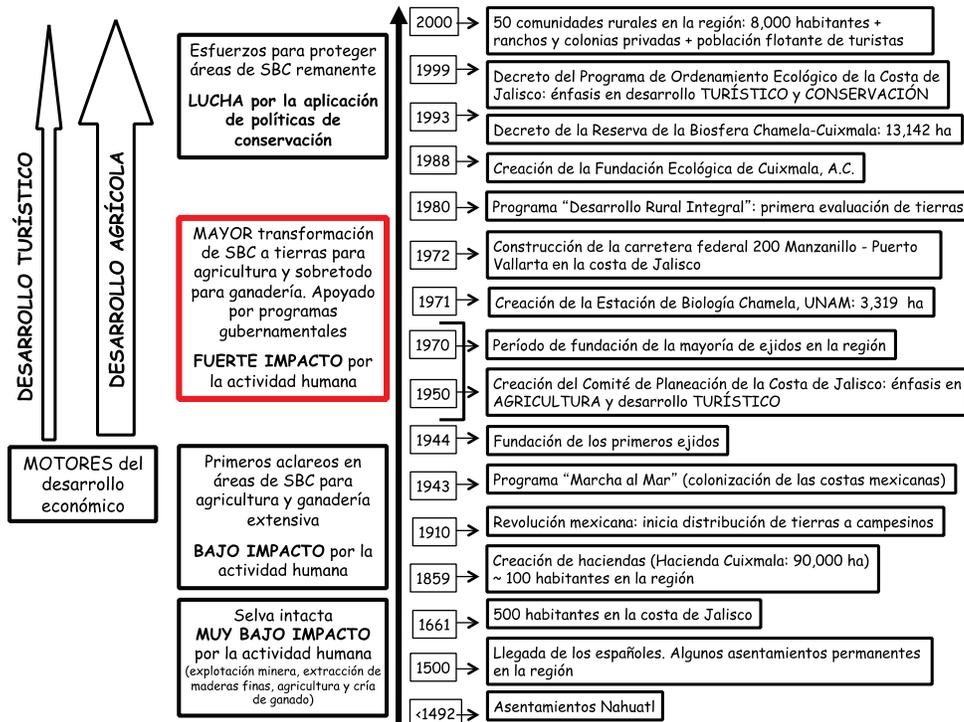
Otro agente de transformación importante en Chamela fue el desarrollo turístico. Desde la década de 1940 se ha dado un alto valor a los paisajes de la región. Aunque la construcción de infraestructura turística ha sido lenta, en años recientes se han impulsando proyectos que duplicarán la infraestructura hotelera, incluyendo la construcción de campos de golf, que tendrían un efecto destructivo sobre los ecosistemas, principalmente por su gran demanda de agua. En Chamela, el agua es un recurso muy escaso y vital para los ecosistemas y los grupos humanos (Castillo *et al.* 2009).

En cuanto al manejo de la selva por los campesinos ejidatarios, un análisis realizado en cuatro ejidos detectó una tendencia a la disminución en la toma de decisiones colectivas y un aumento en el manejo individual o familiar de las parcelas agropecuarias. Este debilitamiento comunitario se relaciona con cambios en las leyes de tenencia de la tierra, así como a una creciente desconfianza hacia líderes y autoridades locales (Schroeder 2006). Sin embargo, siendo el agua un recurso crítico en esta región, los sistemas de reglas y acuerdos colectivos para el manejo de este recurso se encontraron mejor desarrollados, tanto al interior de los ejidos como entre éstos.

### Percepciones y actitudes sobre el manejo de selvas

Se encontró que los niños de la escuela estudiada en Chamela recibieron una enseñanza que está débilmente vinculada con un conocimiento sobre la selva del entorno (Cano 2006). Sin embargo, documentamos que el reciente origen de los ejidos en Chamela (fundados entre 1950 y 1975) y el hecho de que los campesinos llegaron de lugares con otros tipos de ecosistemas ha determinado que el proceso de sobrevivir y abrir la selva para las actividades agrícolas y ganaderas sea una tarea ardua. Encontramos visiones sobre lo difícil que es obtener una buena producción en un lugar donde llueve

Figura 4. Historia ambiental de la región Chamela-Cuixmala (modificado de Castillo *et al.* 2005). En el recuadro en rojo de indica el periodo de mayor transformación del paisaje en la región. SBC indica selva baja caducifolia.



poco y los suelos no son aptos para estas actividades, lo cual se percibe como un gran problema. Es importante señalar que los campesinos reconocieron servicios brindados por los ecosistemas, tales como la provisión de agua, maderas, plantas medicinales, y de regulación, como el mantenimiento de la fertilidad de los suelos, la producción de oxígeno o la provisión de sombra y clima fresco. Asimismo, existieron actitudes favorables hacia la conservación de lo que llaman "monte" aunque tuvieron claro que deben mantener sus sistemas productivos ya que la vida de sus familias depende de éstos (Castillo *et al.* 2005, 2009). En un estudio hecho con mujeres se encontró que reconocen una gran diversidad de servicios ecosistémicos entre los que destacan las tierras para sembrar, la leña, así como la belleza y tranquilidad de los lugares en donde pueden ir a pasear (Gómez Bonilla 2006).

## DISCUSIÓN

Los resultados generados por el programa MABOTRO han permitido aportar elementos útiles para un manejo

sostenible de selvas en paisajes agropecuarios que a continuación se discuten.

El nivel de persistencia de selvas en Chamela y en la Lacandona se encuentra por arriba del promedio estimado para México (25%; Challenger y Soberón 2008). Esto puede deberse a varias razones. Las dos regiones se abrieron a la colonización humana contemporánea hace aproximadamente 4 décadas (Castillo *et al.* 2005, De Jong *et al.* 2000) y en ellas se han promovido iniciativas importantes de conservación, incluyendo el establecimiento de Reservas de la Biosfera y otras áreas protegidas (Castillo *et al.* 2005, Martínez-Ramos 2006). Lo escarpado del terreno en los lomeríos bajos, que dominan el paisaje, así como la baja disponibilidad de agua de lluvia en Chamela (García-Oliva *et al.* 1991), limita la actividad agropecuaria (Trilleras 2007) y el aumento de la deforestación. En la Lacandona la principal actividad agrícola se concentra en las reducidas áreas aluviales donde el suelo es fértil (Zermeño 2008) mientras que en los extensos lomeríos bajos se practica una ganadería que tiene problemas para mantenerse a largo plazo (Méndez Bahena 1999). Allí el suelo es pobre, ácido y

de difícil drenaje (Siebe *et al.* 1998) y con frecuencia las praderas son infestadas por *Pteridium aquilinum*, una helecho invasor muy dañino para el ganado (Suazo Ortuño 1998, Peñaloza 2008).

Los resultados sobre conectividad indican que en Chamela y en la Lacandona pueden generarse iniciativas de conservación de biodiversidad a través de interconectar remanentes de selvas con corredores de vegetación que representan una pequeña fracción del paisaje total (Muench 2006, Sánchez-Azofeifa *et al.* 2009a, Domínguez Torres 2011, Ávila-Cabadilla *et al.* 2012, Roldán Velasco 2012). Sin embargo, es importante que las comunidades locales tengan alicientes que permitan aplicar este tipo de iniciativas. Por ejemplo, en Chamela los conectores más importantes se encuentran en las selvas medianas, que se desarrollan en los terrenos planos de las áreas ribereñas (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2009a, Suazo-Ortuño *et al.* 2008, 2011), pero esas mismas áreas tienen gran valor para la agricultura de riego (Burgos y Maass 2004). El pago por servicios ecosistémicos y la conservación de biodiversidad, tales como REDD+ (programa de las Naciones Unidas para la Reducción de Emisiones derivadas de la Deforestación y la Degradación forestal; además de la conservación, el manejo sostenible y el mejoramiento de los almacenes de carbono de los bosques en los países en desarrollo) ajustado al gobierno de instituciones locales (Phelps *et al.* 2010), puede ser un aliciente para establecer corredores biológicos siempre y cuando compensen las ganancias que se obtienen de las otras actividades económicas.

Los resultados obtenidos de las cronosecuencias indican que las comunidades bióticas de la selva seca y húmeda mantienen la capacidad de recuperarse en las parcelas agropecuarias abandonadas. Por un lado, este resultado pudo deberse al bajo impacto del uso del suelo (sin el empleo de maquinaria pesada y un bajo o nulo uso de fuego y agroquímicos) que recibieron las parcelas incluidas en la cronosecuencia de Chamela (Trilleras 2007) y de la Lacandona (Van Breugelet *et al.* 2006). Estas parcelas derivaron de un primer evento de conversión de la selva madura a campo agropecuario. Por otro lado, la persistencia de grandes remanentes de selva en los paisajes de ambas regiones pudo también influir en la rápida recuperación. En Chamela la tasa de reclutamiento de plántulas de especies leñosas aumentó con la cantidad de cobertura de selvas alrededor de las parcelas (Maza-Villalobos *et al.* 2011a, 2012). En la

Lacandona la velocidad de regeneración fue muy rápida en las cercanías (<1000 m) a remanentes de selva pero lenta o nula en sitios lejanos (Martínez-Ramos y García-Orth 2007, Fuentealba 2009).

Las trayectorias sucesionales encontradas (figura 2) indican diferencias fundamentales en el proceso de regeneración y sucesión secundaria de las selvas secas y húmedas, las cuales pueden usarse para identificar elementos de manejo de selvas secundarias en cada tipo de ambiente. Primero, el hecho de que la regeneración haya sido más rápida en la selva seca que en la selva húmeda, lo cual coincide con lo propuesto por Murphy y Lugo (1986), sugiere que los ciclos de uso del suelo-regeneración podrían ser más cortos en las regiones secas que en las húmedas. Sin embargo, la capacidad de regeneración puede disminuir con varios ciclos de uso del suelo (Coomes *et al.* 2000, da Conceição *et al.* 2009, Karthik *et al.* 2009). Por ello, es importante evaluar la resiliencia de las selvas secas y húmedas a diferentes regímenes crónicos de uso del suelo (Holl 2007), así como el efecto de estos regímenes sobre la cantidad y calidad de servicios ecosistémicos que pueden ofrecer las selvas secundarias en cada condición climática (Dalle y Blois 2006). Todavía es necesario entender cuáles son los límites de disturbio causado por el uso del suelo y el nivel de deforestación en el paisaje por encima de los cuales las selvas pierden su capacidad de regeneración natural (Chazdon *et al.* 2009). Además, es importante evaluar los efectos que tienen los impactos combinados derivados del régimen de manejo y de la incidencia de eventos meteorológicos extremos (e.g. El Niño y huracanes) sobre la resiliencia de estos ecosistemas.

Segundo, ya que la velocidad de regeneración inicial de la selva seca es lenta (figura 2a) y que la sucesión parece ser facilitada por especies leguminosas pioneras y el crecimiento de rebrotes (Miller y Kofman 1998, Magaña 2005, Lebrija-Trejos *et al.* 2008, Maza-Villalobos *et al.* 2011a), sería importante explorar el uso de este tipo de especies y propágulos con valor ecológico (por ejemplo, especies endémicas, en riesgo de extinción, raras o clave en redes tróficas o en funciones ecosistémicas) y/o social (por ejemplo, importantes para el aporte de servicios ecosistémicos) para estimular el proceso de sucesión secundaria en campos abandonadas. En Chamela se encontró que existen muchas especies leñosas con valor de uso para la gente (Gódinez 2011) que podrían manejarse con este fin. En contraste, la fuerte colonización inicial y el dinámico proceso de aclareo que

exhiben las comunidades leñosas en los primeros años de la sucesión de la selva húmeda (figura 2d; Van Breugelet *et al.* 2006, 2007, 2012) pueden tomarse en cuenta para desarrollar técnicas forestales (e.g. aclareo del bosque a través de cortas selectivas) dirigidas a enriquecer selvas secundarias con especies maderables como la caoba, el cedro y la ceiba (Putz *et al.* 2001) o especies clave para el funcionamiento del ecosistema (por ejemplo, árboles de amate, género *Ficus*). Además, es posible enriquecer a las selvas secundarias con productos forestales no maderables de alto valor comercial como lo mostró nuestro estudio con las palmas xate (Gudiño 2007).

Tercero, ya que la disponibilidad de agua de lluvia juega un papel crítico en la dinámica de la sucesión secundaria de la selva seca (Maza-Villalobos *et al.* 2011a), es importante contemplar el uso de especies vegetales que sean tolerantes a la sequía en acciones de restauración. Nuestros resultados muestran que las plántulas y rebrotes de especies con maderas muy densas y hojas compuestas con unidades foliares pequeñas, o alternativamente con alto contenido de agua en sus tallos y elevada eficiencia de uso de agua pueden ser útiles para este fin (Pineda 2007, Páramo 2009, Pineda-García *et al.* 2012, M.L. Pinzón en prep.). En contraste, ya que factores bióticos como la dispersión y depredación de semillas y las interacciones competitivas entre plantas son críticos en la regeneración de la selva húmeda, la manipulación de tal tipo de factores sería importante en las acciones de restauración. La conservación de la fauna que aporta funciones críticas como polinizadores, dispersores de semillas y reguladores de plagas es una acción básica como instrumento de restauración. Introducir semillas y protegerlas de depredadores ayudaría a la restauración de sitios donde la lluvia y el banco de semillas es reducido o cuando la depredación de semillas fuese elevada (García-Orth y Martínez-Ramos 2008). La remoción de pastos y el uso de árboles aislados como núcleos de atracción de animales dispersores de semillas son prácticas que pueden promover tanto el desarrollo de especies nativas trasplantadas (Rodríguez Velázquez 2005, Peñaloza 2008, García Orth 2008) como catalizar la regeneración de selvas en praderas degradadas (Parrotta *et al.* 1997, Guevara *et al.* 2004).

#### CONSTRUCCIÓN DE ALTERNATIVAS SOBRE EL MANEJO DE BOSQUES TROPICALES

El Recuadro 1 muestra una serie de puntos que surgen de nuestro programa de investigación y que ofrecemos

#### RECUADRO 1

Los siguientes puntos surgen del programa de investigación MABOTRO que pueden ser considerados en el diseño de estrategias de manejo de selvas en paisajes rurales:

1. Mantenimiento de grandes remanentes de selva interconectados en el paisaje.
2. Conservación de la fauna en los fragmentos de selva.
3. Usos agrícolas del suelo de bajo impacto y de pequeña extensión.
4. Ciclos de uso del suelo cortos combinados con periodos de regeneración prolongados.
5. Enriquecimiento de selvas secundarias con especies vegetales de valor comercial.
6. Aplicación de técnicas de aclareo selectivo en selvas secundarias húmedas con el fin de facilitar el desarrollo de especies nativas arbóreas con valor comercial.
7. Empleo de especies leñosas nativas, con valor biológico y/o social, en la restauración de campos degradados.
8. Uso de rebrotes y/o plántulas de especies leñosas con capacidad de rebrote, estrategias de almacenamiento de agua y uso de agua eficiente en acciones de restauración de selvas secas.
9. Protección contra herbívoros de semillas y plántulas de especies leñosas nativas que se deseen usar para la restauración de campos abandonados.
10. Remoción de la vegetación de las praderas ganaderas para facilitar la regeneración de selvas secundarias en regiones tropicales húmedas.
11. Incentivos económicos y desarrollo de programas participativos de manejo que logren la construcción de acuerdos comunes entre los propietarios de las tierras, instituciones de gobierno, organizaciones no gubernamentales e instituciones académicas.
12. Desarrollo de programas de educación ambiental que fortalezcan los conocimientos y actitudes positivas hacia el aprovechamiento sustentable y la conservación de selvas.

como elementos a considerar para el manejo sostenible de selvas. Sin embargo, es importante enfatizar que la conservación de la biodiversidad y el mantenimiento de la capacidad de los ecosistemas de proveer servicios ecosistémicos, así como el manejo de selvas secundarias y la restauración de campos degradados en los paisajes, necesariamente debe surgir de la toma de decisiones comunes que consideren la participación de los diferentes actores involucrados, principalmente propietarios de la tierra, instituciones de gobierno, organizaciones no gubernamentales y académicos (Castillo *et al.* 2005). En las regiones de estudio ésta es una tarea urgente por desarrollar ya que, como se documentó para Chamela, la toma de decisiones colectivas es débil (Schroeder 2006).

Un aspecto que puede ayudar a fortalecer la construcción de prácticas de manejo sostenible de selvas es el de desarrollar, junto con la comunidad, programas de educación ambiental, que incorporen las necesidades e intereses de todos los actores sociales. Planear y diseñar estrategias e intervenciones que contribuyan a un manejo sostenible de selvas requiere de promover una interacción más continua y participativa de los grupos de investigación y los pobladores locales. En este sentido, en Chamela se están dando experiencias que apoyan una mejor comunicación y difusión de los resultados de investigación. Como parte de los proyectos, se han elaborado folletos sobre la historia ambiental de los ejidos colindantes con la Estación de Biología Chamela, así como otros que abordan cuestiones sobre la conservación de suelos. Asimismo, desde 2007, se lleva a cabo cada año un evento llamado de "Puertas Abiertas" en el que se invita a los pobladores locales a visitar las instalaciones de la Estación y tanto investigadores como estudiantes explican sus proyectos. La asistencia a este evento ha ido en aumento llegando a recibir cerca de 500 personas en 2011. Como parte de los trabajos de educación ambiental y de investigación-acción llevados en Frontera Corozal se han elaborado folletos de enseñanza sobre aspectos biológicos y ecológicos importantes para la conservación y aprovechamiento sustentable de palma xate, los cuales se han distribuidos entre los pobladores usuarios de la palma.

El programa MABOTRO ha generado un esquema de investigación grupal que quizás sea el único en su tipo realizado en México y uno de los contados existentes a nivel mundial (e.g. Flohre *et al.* 2011). Nuestro esquema de investigación puede ser tomado y ajustado a

otros casos de estudio con el fin de buscar principios generales sobre el manejo sostenible de selvas que puedan ser aplicados a diferentes escenarios socio-ecológicos. MABOTRO ha resultado exitoso no sólo en la generación de conocimiento sino también en la formación de recursos humanos. A la fecha se han formado media centena de estudiantes de licenciatura y posgrado que están ahora vinculados con el tema de manejo sostenible de ecosistemas. Un gran tema de trabajo futuro que queda pendiente en MABOTRO es el de llevar a la práctica el conocimiento generado, trabajando de manera participativa con las comunidades locales y vinculando a los diferentes actores involucrados en el manejo de ecosistemas en los paisajes rurales.

## AGRADECIMIENTOS

El programa presentado en este trabajo no hubiese sido posible sin el apoyo de las comunidades ejidales de Zapata, La Huerta, San Mateo y Ranchitos en la región de Chamela y de los ejidos de Loma Bonita, Chajul, Playón de la Gloria y Frontera Corozal en la región Lacandona. Queremos agradecer muy especialmente a Eloy Castro, Gilberto Jamangape, Juan Martínez Cruz, Lucía Martínez Hernández, Pablo Piña, Gustavo Verduzco quienes han sido fundamentales en el trabajo de investigación de campo y/o laboratorio. Agradecemos todo el apoyo brindado por la Estación de Biología Tropical Chamela (Instituto de Biología, UNAM) y la Estación Chajul (operada por Natura Mexicana). El programa MABOTRO ha sido financiado por el Fondo Sectorial SEMARNAT-CONACYT (2002-C01-0597), el Fondo Sectorial SEP-CONACYT (CB-2005-01-51043) y SEP-CONACYT 2010-129740, así como por los apoyos PAPIIT-UNAM IN208403, IN229007-3 e IN227210. Agradecemos también el apoyo de la Red de Ecosistemas de CONACYT que financió el simposio "Manejo de Ecosistemas en Paisajes Rurales" desarrollado en el III Congreso Mexicano de Ecología y del cual el presente trabajo formó parte.

## LITERATURA CITADA

- Aide, T. M. y H. R. Grau. 2004. Globalization, migration, and Latin American ecosystems. *Science* 305: 1915-1916
- Alvarez-Añorve, M.Y. 2012. "Identificación de grupos funcionales de plantas en diferentes estados sucesionales del bosque tropical caducifolio: una herramienta en el estudio de bos-

- ques secundarios." Tesis de Doctor en Ciencias. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Álvarez Añorve, M.Y., M. Quesada, G.A. Sánchez-Azofeifa, L.D. Cabadilla y J.A. Gamon. 2012. Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *American Journal of Botany* 99: 816-826.
- Arreola Villa, L. F. 2012. "Patrones de producción de hojarasca en parcelas del bosque seco secundario de Jalisco." Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México.
- Ávila Cabadilla, D. 2011. "Diversidad de murciélagos filostómidos en estadios sucesionales de bosques neotropicales secos". Tesis de Doctor en Ciencias. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Avila-Cabadilla, D., K. Stoner, M. Henry y M.Y. Alvarez-Añorve 2009. Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 258: 986-996.
- Avila-Cabadilla, L.D., G.A. Sanchez-Azofeifa, K.E. Stoner, M.Y. Alvarez-Añorve, M. Quesada et al. 2012. Local and Landscape factors determining occurrence of phyllostomid bats in tropical secondary forests. *PLoS ONE* 7(4): e35228. doi:10.1371/journal.pone.0035228
- Balvanera, P., C.K. Kremen y M. Martínez-Ramos. 2005. Applying community structure analysis to ecosystem function: examples from pollination and carbon storage. *Ecological Applications* 15: 360-375.
- Barbier, E.B. 1997. The economic determinants of land degradation in developing countries. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 352: 891-899.
- Bawa, K.S., W.J. Kress, N.M. Nadkarni y S. Lele. 2004. Beyond paradise –meeting the challenges in tropical biology in the 21<sup>st</sup> century. *Biotropica* 36: 437-446.
- Brown, S. y A.E. Lugo. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6: 1-32.
- Brown, S. y A.E. Lugo. 1994. Rehabilitation of tropical lands: a key to sustaining development. *Restoration Ecology* 2: 97-111.
- Brunig, E.F. 1999. *Conservation and management of tropical rainforests: an integrated approach to sustainability*. CAB International, Wallingford, Oxon. UK.
- Burgos, A. y J.M. Maass. 2004. Vegetation change associated with land-use in tropical dry forest areas of Western Mexico. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 104: 475-481.
- Cano Ramírez, M. 2008. "La adquisición y transmisión de conocimientos sobre el ciclo hidrológico entre niños y maestros de una comunidad aledaña a la reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala." Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Castillo, A. M.A. Magaña, A. Pujadas, L. Martínez y C. Godínez. 2005. Understanding rural people interaction with ecosystems: a case study in a tropical dry forest of Mexico. *Ecosystems* 8: 630-643
- Castillo, A., C. Godínez, N. Schroeder, C. Galicia, A. Pujadas-Botey y L. Martínez. 2009. Los bosques tropicales secos en riesgo: conflictos entre el desarrollo turístico, el uso agropecuario y la provisión de servicios ecosistémicos en la costa de Jalisco, México. *Interciencia* 34: 844-850
- Castillo Mandujano, J. A. 2010. "Efecto del barbecho y del trasplante de plántulas de especies arbóreas en la recuperación de bosques secundarios de un bosque tropical seco, Jalisco." Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- CIFOR. 2005. *State of the World's Forests*. FAO.
- Coomes, O.T., F. Grimard y G. J. Burt. 2000. Tropical forests and shifting cultivation: secondary forest fallow dynamics among traditional farmers of the Peruvian Amazon. *Ecological Economics* 32: 109-124
- Corzo Domínguez, A. 2007. "Papel de la depredación de semillas en el establecimiento de plántulas en bosques secundarios tropicales." Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Cuarón, A.D. 2000a. A global perspective on habitat disturbance and tropical rainforest mammals. *Conservation Biology* 14: 1574-1579.
- Cuarón, A.D. 2000b. Effects of land-cover changes on mammals in a Neotropical region: a modeling approach. *Conservation Biology* 14: 1676-1692.
- Challenger, A. y J. Soberón. 2008. Los ecosistemas terrestres. En: *Capital Natural de México*, vol. I: *Conocimiento Actual de la Biodiversidad*. Pp. 87-108. CONABIO, México.
- Chaves Badilla, O.M. 2010. "Dispersión de semillas por el mono araña (*Ateles goffroyi*) en fragmentos y en áreas de un bosque continuo de la selva Lacandona: implicaciones para la conservación." Tesis de Doctorado en Ciencias. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Chazdon, R.L. 2008. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320: 1458-1460.

- Chazdon, R.L., S. G. Letcher, M. Van Breugel, M. Martínez-Ramos, F. Bongers y B. Finegan. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 362: 273-289
- Chazdon, R.L., C.A. Harvey, O. Komar, M. van Breugel, B.G. Ferguson, D.M. Griffith, M. Martínez-Ramos, M. Morales, R. Nigh, L. Soto-Pinto y S.M. Philpott. 2009. Beyond reserves: a research agenda for conserving biodiversity in tropical cultural landscapes. *Biotropica* 41: 142-153
- Chazdon, R.L., C. Harvey, M. Martínez-Ramos, P. Balvanera, S., K., J. Schodube, L.D. Ávila-Cabadilla y M. Flores-Hidalgo. 2011. Tropical dry forest biodiversity and conservation value in agricultural landscapes of Mesoamerica. En: R. Dirzo, H.S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (eds.). *Seasonally Tropical Dry Forests: Ecology and Conservation*. Pp. 195-219. Island Press, USA.
- da Conceição Prates Clark, C., R.M. Lucas y J.R. dos Santos. 2009. Implications of land-use history for forest regeneration in the Brazilian Amazon. *Canadian Journal of Remote Sensing* 35: 534-553.
- Daily, G.C. y P.R. Ehrlich. 1995. Preservation of biodiversity in small rainforest patches: rapid evaluation using butterfly trapping. *Biodiversity and Conservation* 4: 35-55.
- Daily, G.C., P.R. Ehrlich, y G.A. Sánchez-Azofeifa. 2001. Countryside biogeography: use of human-dominated habitats by the avifauna of Southern Costa Rica. *Ecological Applications* 11: 1-13.
- Dalle S.P. y S. de Blois. 2006. Shorter fallow cycles affect the availability of noncrop plant resources in a shifting cultivation system. *Ecology and Society* 11: 2 [en línea] <http://www.ecologyandsociety.org/vol11/iss2/art2/>
- De Jong, B. H. J., S. Ochoa-Gaona, M. A. Castillo-Santiago, N. Ramírez-Marcial y M.A. Cairns. 2000. Carbon flux and patterns of land-use/ land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *AMBIO* 29:504-511.
- De la Peña, E.I. 2010. "Estructura de la comunidad de murciélagos en parcelas de diferentes edades de sucesión en el bosque tropical húmedo de México: implicaciones para la regeneración." Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- De la Peña, E.I., K. Stoner, L.D. Avila-Cabadilla, M. Martínez-Ramos y A. Estrada. 2012. Phyllostomid bat assemblages in different successional stages of tropical rain forest in Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 21: 1381-1397.
- Domínguez Torres, E. 2011. "Disponibilidad y conectividad de hábitat y viabilidad poblacional para los felinos silvestres de la Selva Lacandona." Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Durán, E., P. Balvanera, E. Lott, G. Segura, A. Pérez-Jimenez, A. Islas y M. Franco. 2002. Estructura y dinámica de la vegetación. En: F.A. Noguera, J.H. Vega Rivera, A.N. García-Aldrete y M. Quesada (eds.). *Historia Natural de Chamela*. Pp. 443-472. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Flohre A. C. et al. 2011. Agricultural intensification and biodiversity partitioning in European landscapes comparing plants, carabids, and birds. *Ecological Applications* 21: 1772-1781.
- Fuentealba Durand, B. 2009. "Efecto de la remoción de pastos en la regeneración temprana en praderas ganaderas tropicales abandonadas." Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.
- García-Oliva, F., E. Ezcurra y L. Galicia. 1991. Pattern of rainfall distribution in the Central Pacific Coast of Mexico. *Geogr. Ann.* 73:179-186.
- García Orth, X. 2008. "Ecología de la regeneración natural en campos abandonados: fronteras de colonización en la vecindad de árboles aislados." Tesis de Doctorado en Ciencias. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- García-Orth, G. y M. Martínez-Ramos. 2008. Seed dynamics of early and late successional tree species in tropical abandoned pastures: seed burial as a way of evading predation. *Restoration Ecology* 16: 435-443.
- García-Orth, X. y M. Martínez-Ramos. 2011. The effect of site, isolated trees, and grass competition on performance of *Trema micrantha* (Ulmaceae) saplings in tropical pastures. *Restoration Ecology* 19: 24-34.
- Geist, H.J. y E.F. Lambin. 2002. Proximate causes and underlying driving forces of tropical deforestation. *BioScience* 52: 143-150.
- Godínez Contreras, M. C. 2011. "Plantas útiles y potencialmente útiles del bosque tropical seco presentes en Chamela, Jalisco, México." Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Godoy, R., D. Wilkie, H. Overman, A. Cubas, G. Cubas, J. Demmer, K. McSweeney, K. y N.V.L. Brokaw. 2000. Valuation of consumption and sale of forest goods from a Central American rain forest. *Nature* 406: 62-63.
- Gómez Bonilla, A.P. 2006. "Las percepciones sociales de las mujeres sobre los servicios ecosistémicos en dos comunidades de la región de Chamela, Jalisco." Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- González Di Pierro, A.M. 2011. "Presencia de *Alouatta pigra* y regeneración en fragmentos forestales de la Selva Lacandona." Tesis de Doctorado en Ciencias. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- González-Di Pierro, A.M., J. Benítez-Malvido, M. Méndez-Toribio, I. Zermeño, V. Arroyo-Rodríguez y K. E. Stoner 2011. Effects of the physical environment and primate gut passage on the early establishment of *Ampelocera hottlei* Standley in Rain Forest Fragments *Biotropica* 43: 459-466.
- Grau, R.H. y T.M. Aide. 2008. Globalization and land-use transitions in Latin America. *Ecology and Society* 13(2): 16. URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol13/iss2/art16/>
- Gudiño González, W. A. 2007. "Trasplante de palmas xate (*Chamaedorea elegans* y *Chamaedorea ernesti-augustii*) en bosques sucesionales en Frontera Corozal, Chiapas." Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos. 2004. Rain forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 36: 99-108.
- Guzmán López, E. 2008. "Lluvia de semillas en un gradiente sucesional en milpas abandonadas en la región de Marqués de Comillas, Chiapas." Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México.
- Harvey CA, et al. 2008. Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the Mesoamerican hotspot. *Conservation Biology* 22: 8-15.
- Hernández Ordoñez, O. 2009. "Estructura y composición de la comunidad de anfibios y reptiles en una cronosecuencia de bosques secundarios en una región tropical húmeda." Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.
- Hobbs, R.J. y J.A. Harris. 2001. Restoration ecology: repairing the Earth's ecosystems in the new millennium. *Restoration Ecology* 9: 239-246.
- Holl, K.D. 2007. Old field vegetation succession in the Neotropics. En: V.A. Cramer y R.J. Hobbs (eds.). *Old Fields: Dynamics and Restoration of Abandoned Farmland*. Pp. 93-118. Island Press Washington D.C., USA.
- Jordan, C.F. 1985. *Nutrient Cycling in Tropical Forest Ecosystems*. John Wiley y Sons, Brisbane, UK.
- Kalácska, M.E.R., G.A. Sanchez-Azofeifa, J.C. Calvo-Alvarado, B. Rivard y M. Quesada. 2005. Effects of season and successional stage on Leaf Area Index and spectral vegetation indices in three mesoamerican tropical dry forests. *Biotropica* 37: 486-496.
- Karthik, T., G.G. Veeraswami y P.K. Samal. 2009. Forest recovery following shifting cultivation: an overview of existing research. *Tropical Conservation Science* 2: 374-387.
- Lambin, E.F., H.J. Geist y E. Lepers 2003. Dynamics of land-use and land-cover change in tropical regions. *Annual Review of Environment and Resources* 28: 205-41
- Laurence, W.F. 2004. Forest-climate interactions in fragmented tropical landscapes. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 359: 345-352.
- Laurance, W.F. et al. 2012. Averting biodiversity collapse in tropical forestprotected áreas. *Nature* doi:10.1038/nature11318.
- Lebrija-Trejos, E., F. Bongers, E. A. Pérez García y J. A. Meave. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica* 40: 422-431.
- Letcher, S.G., R.L.Chazdon, A.C.S. Andrade, F. Bongers, M. van Breugel, B. Finegan, S.G. Laurance, M. Martínez-Ramos, R.C.G. Mesquita y G. B. Williamson. 2012. Phylogenetic community structure during succession: evidence from three Neotropical forest sites. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14: 79-87.
- Lohbeck, M., L., Poorter, H. Paz, L. Pla, M. Van Breugel, M. Martínez-Ramos y F. Bongers. 2012. Functional Diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14: 89-96
- López Carretero, A. 2010. "Composición y diversidad de lepidópteros en la cronosecuencia sucesional del bosque tropical caducifolio: consecuencias sobre la herbivoría de *Casearia nitida*." Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Magaña Rodríguez, B. 2005. "Patrones de la comunidad de plántulas de especies leñosas y de plantas herbáceas en un gradiente sucesional en la región de Chamela, Jalisco." Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México.
- Manrique Ascencio, C. 2010. "Composición y abundancia de la comunidad de coleópteros asociada a la vegetación en un gradiente sucesional del Bosque Tropical Caducifolio, en la región de Chamela-Cuixmala, municipio de la Huerta, Jalisco." Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México.
- Martínez-Ramos M. 2006. Aspectos ecológicos de la selva húmeda en la región Lacandona: Perspectivas para su estudio y conservación. En: K. Oyama y A. Castillo (eds.). *Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México: perspectivas desde la investigación científica*. Pp. 279-292. Siglo XXI Editores/UNAM. México, D. F., México.

- Martínez-Ramos, M. y X. García-Orth. 2007. Sucesión ecológica y restauración: el caso de selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80 (supl.): 69-84
- Maza-Villalobos Méndez, S. 2012. "Patrones, procesos y mecanismos de la comunidad regenerativa de un bosque tropical caducifolio en un gradiente sucesional." Tesis de Doctor en Ciencias. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Maza-Villalobos S., P. Balvanera y M. Martínez-Ramos. 2011a. Successional dynamics of regenerating tropical dry forest communities in abandoned pastures. *Biotropica*. 43: 666-675.
- Maza-Villalobos S., C. Lemus-Herrera y M. Martínez-Ramos. 2011b. Successional trends in soil seed banks of abandoned pastures of a Neotropical dry region. *Journal of Tropical Ecology* 27: 35-49.
- McGregor-Fors, I. y J. E. Schondube. 2011. Use of Tropical Dry Forests and Agricultural Areas by Neotropical Bird Communities. *Biotropica* 43: 365-370.
- Méndez-Bahena, A. 1999. "Sucesión secundaria de la selva húmeda y conservación de recursos naturales en Máquez de Comillas, Chiapas." Tesis de Maestría en Conservación y Manejo de Recursos Naturales. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México.
- Méndez Toribio, M. 2009. "Efecto del barbecho y la remoción de trepadoras leñosas sobre la biomasa vegetal arbórea y diversidad del sotobosque en bosques secundarios del trópico seco." Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Millennium Ecosystem Assessment (MEA). 2005. *Ecosystems and well-being*. Island Press, Washington DC, USA.
- Miller, P.M. y J.B. Kauffman. 1998. Seedling and sprout response to slash-and-burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 30: 538-546.
- Mora Ardila, F. 2007. "Papel de vertebrados herbívoros en la dinámica y estructura de la comunidad de plántulas en bosques secundarios tropicales." Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Muench Splitz, C.E. 2006. "Corredores de vegetación y conectividad de hábitat para grandes mamíferos en la Selva Lacandona, Chiapas." Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Murphy, P.G. y A.E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Myers, N. 1993. Tropical forests: the main deforestation fronts. *Environmental Conservation* 20: 9-16.
- Ocampo Domínguez, M.R. 2012. "Dinámica de la comunidad herbácea del sotobosque de bosques tropicales secos secundarios." Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México.
- Páramo Pérez, M.E. 2009. "Análisis temporal de sequías cortas y su efecto en la fisiología y supervivencia de plántulas de cuatro especies arbóreas de la Selva Baja Caducifolia." Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Parrotta, J.A., Turnbull, J.W. y N. Jones. 1999. Catalyzing naive forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99: 1-7.
- Peñalosa Guerrero, C.B. 2008. "Efecto de sombra y estrés mecánico al rizoma de *Pteridium aquilinum*, un helecho invasor en los trópicos de México." Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Peters, C.M., A.H. Gentry y R.O. Mendelsohn. 1989. Valuation of an Amazonian rain forest. *Nature* 339: 655-656.
- Phelps, J., E.L. Webb y A. Agrawal. 2010. Does REDD+ Threaten to recentralize forest governance? *Science* 328: 312-313.
- Pineda García, F. 2007. "Morfología de plántulas en la selva seca de Chamela: divergencias entre pares de especies congénicos especialistas a hábitat húmedos vs. secos." Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Pineda-García, F., H. Paz y F.C. Meinzer. 2012. Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant Cell Environment* doi: 10.1111/j.1365-3040.2012.02582.x.
- Putz, F.E., G.M. Blate, K.H. Redford, R. Fimbel y J. Robinson. 2001. Tropical forest management and conservation of biodiversity: an overview. *Conservation Biology* 15: 7-20.
- Quesada, M. G. et al. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258: 1014-1024.
- Ramos Cortés, A.N. 2009. "Dinámica sucesional de un bosque tropical caducifolio." Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México.
- Ricaño Rocha, A. 2007. "Morfología aérea y subterránea de plántulas tropicales: variación a lo largo del gradiente sucesional en campos abandonados en una selva alta." Tesis de Maestría

- en Ciencias Biológicas. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Rodríguez Velázquez, J. 2005. "Desempeño de plántulas trasplantadas a praderas ganaderas abandonadas en la región de Marqués de Comillas, Chiapas." Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Roldán Velasco, F.E. 2012. "Estructura espacial de los hábitat de los mamíferos en un paisaje de la Selva Lacandona." Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Rzedowski, J. 1978. *Los Tipos de Vegetación de México*. Editores Limusa, México.
- Sánchez-Azofeifa, A., M. Quesada, P. Cuevas-Reyes, A. Castillo y G. Sánchez. 2009a. Land cover and conservation in the area of influence of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, Mexico. *Forest Ecology and Management* 258: 907-912.
- Sánchez-Azofeifa, A., M. Kalácska, M.M. do Espírito Santo, G. W. Fernandez y S. Schnitzer. 2009b. Tropical dry forest succession and the contribution of lianas to Wood area index (WAI). *Forest Ecology and Management* 258: 941-948.
- Schroeder, N. 2006. "El ejido como institución de acción colectiva en el manejo de los ecosistemas de la región de Chamela-Cuixmala, Jalisco." Tesis de Maestría. Posgrado del Instituto de Ecología, A.C., México.
- Siebe, C., M. Martínez-Ramos, G. Segura-Warnholtz, J. Rodríguez-Velázquez & S. Sánchez-Beltrán. 1995. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul, Chiapas, Southeast Mexico. En: D. Simmorangkir (ed.). *Proceedings of the International Congress on Soils of Tropical Forest Ecosystems, 3rd Conference on Forest Soils, ISSS-AISS-IBG*. Pp. 40-58. Mulawarman University Press, Samarinda, Indonesia.
- Smith J., P. van de Kop, K. Reategui, I. Lombardi, C. Sabogal y A. Diaz. 1999. Dynamics of secondary forests in slash-and-burn farming: interactions among land use types in the Peruvian Amazon. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 76: 85-98.
- Suazo-Ortuño, I. 1998. "Aspectos ecológicos de *Pteridium aquilinum* (Polypodiaceae) en la región de Chajul, Chiapas." Tesis de Maestría en Conservación y Manejo de Recursos Naturales. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Suazo-Ortuño, I., J. Alvarado y M. Martínez-Ramos. 2008. Structural and compositional changes of herpetofaunal assemblages due to agricultural land use in a Neotropical dry forest area. *Conservation Biology* 22: 362-374.
- Suazo-Ortuño, I., J. Alvarado-Díaz y M. Martínez-Ramos, M. 2011. Riparian areas and conservation of herpetofauna in a tropical dry forest in western Mexico. *Biotropica* 43: 237-245
- Trilleras Motha, J. 2007. "Análisis socio-ecológico del manejo, degradación y restauración del bosque tropical seco de la Chamela-Cuixmala, México." Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Turner, I.M. y R.T. Corlett. 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 330-333.
- Uhl, C. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* 75: 377-407.
- Van Breugel, M. Martínez-Ramos, M. y F. Bongers. 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 22: 663-674.
- Van Breugel, M., F. Bongers y M. Martinez-Ramos. 2007. Community-level species dynamics during early secondary forest succession: a test of the initial floristic composition model. *Biotropica* 39: 610-619
- Van Breugel, M., P. Van Breugel, P.A. Jansen, M. Martínez-Ramos y F. Bongers. 2012. The relative importance of above- versus belowground competition for tree growth and survival during early succession of a tropical moist forest. *Plant Ecology* 213: 25-34.
- Van der Sleen, J.P. 2009. "Enriching planting of *Chamaedorea elegans* during forest succession." Tesis de Maestría en Ciencias, Universidad de Utrecht, Holanda.
- Villa-Galaviz, E. 2012. "Especificidad alimenticia de la comunidad de lepidópteros en distintas etapas sucesionales del bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco." Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Wilson, E.O. 1988. The current state of biological diversity. En: *Biodiversity*. Wilson, E.O. (Ed.), pp. 3-18. National Academic Press, Washington D.C., USA.
- Worster, D. 1988. Doing environmental history. En: D. Worster D. (ed.). *The Ends of the Earth: Perspectives on Modern Environmental History*. Pp. 289-307. Cambridge University Press New York.
- Wright, S.J. 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends In Ecology & Evolution* 10: 553-560
- Zermeño, I. 2008. "Evaluación del disturbio ecológico provocado por diferentes tipos de uso agrícola del suelo en una región tropical húmeda." Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.