

Comunidades de pastizales a través de un gradiente xérico en la meseta central de Chiapas, México

Angélica Camacho Cruz
Luís Galindo Jaimes
Miguel Ángel Pérez Farrera
Clara Luz Miceli Méndez

Introducción

Para manejar un ecosistema es necesario entender cómo los procesos ambientales actúan en tiempo y espacio, a su vez conocer cómo las plantas y animales responden a esta variación, donde las mediciones físicas del ambiente pueden prever una descripción de la heterogeneidad (Shuttleworth y Gurney, 1990). La heterogeneidad espacial significa variación en la densidad de puntos (árboles en un bosque o densidad de plantas en una comunidad), comparada con la variación esperada del esparcimiento aleatorio de los organismos. Es decir, se refiere a la variabilidad o distribución de factores en el espacio y tiempo (Dutilleul, 1993).

La interacción entre elementos naturales y modificados crean complejos patrones de cambio, así, los cambios temporales en muchos patrones del paisaje son dictados por una combinación de la influencia natural y humana (Dunn *et al.*, 1990). La heterogeneidad dentro de un sitio depende del tamaño, frecuencia e intensidad de la perturbación. Los niveles de heterogeneidad en un sitio son percibidos de diferente manera según la especie que lo ocupa (Mooney y Godron, 1983).

Ahora bien, la vegetación de los Altos de Chiapas ha sido descrita por Miranda (1952), Berlin *et al.* (1974) y Breedlove (1981), cada uno con criterios diferentes y con poco énfasis en las asociaciones secundarias. González Espinosa *et al.* (1991, 1993) han presentado información sinecológica cuantitativa sobre algunos rodales en particular.

En la región se practica, desde hace varios siglos, el aprovechamiento forestal para las necesidades domésticas de combustible y desmonte para la agricultura de milpa. Sin embargo, las prácticas tradicionales de uso del suelo de las comunidades campesinas establecidas en asentamientos pequeños y aislados, permitieron hasta hace pocas décadas una relativa conservación de la estructura y composición florística de los bosques en amplias extensiones (Wagner, 1962). Durante las últimas décadas la población de la región ha aumentado por encima de la tasa promedio nacional provocando el abandono o deterioro de los sistemas tradicionales de cultivo, que han llevado al antiguo sistema roza-tumba-quema hacia la roza-quema, sistema de año-y-vez, y establecimiento de pastizales poco productivos (Parra, 1989; García y García, 1992).

De esta manera, los pastizales, constan de un estrato rasante que puede cubrir casi completamente el terreno (95%) e incluye un considerable número de especies que no se presentan ni en los campos de cultivo ni en las comunidades arboladas. Los pastizales predominan en los terrenos de pendiente leve o moderada que anteriormente tuvieron cultivo de milpa. Parecen ser estables (un ejemplo de disclímax) si el pastoreo no es tan alto para ocasionar erosión o demasiado bajo para permitir la invasión de arbustos y el subsecuente desarrollo sucesional de un matorral de *Baccharis* (González-Espinosa, 1997). En este sentido el presente trabajo pretende describir la variabilidad en composición florística del potrero 'Polje' y su relación con algunos factores abióticos.

Zona de estudio

El municipio de San Cristóbal de Las Casas se localiza en la región de los Altos en el estado de Chiapas, abarcando una superficie de 484 km² (0.65% del total estatal). El rango altitudinal en el municipio oscila des-

de un mil hasta 2 mil 660 msnm aproximadamente; es así que la superficie está conformada en un 70% por zonas con un relieve accidentado y el resto por zonas planas y semiplanas (figura 1). Entre los tipos de vegetación primarios encontramos el bosque mesófilo de montaña, el cual se encuentra representado en la parte alta del Huitepec y los bosques de pino y encino. El tipo de clima que predomina es el templado-subhúmedo con lluvia en verano; en la cabecera municipal la temperatura media anual oscila entre los 12.3°C y los 15.5°C, con una precipitación anual de un mil 186.8 mm (figura 2). El potrero Polje, donde se realizó el estudio se localiza entre la carretera panamericana Comitán-San Cristóbal y el entronque carretera a Tenejapa, en un predio constituido principalmente de pastizal (*Paspalum Jalisunum* y *Sporobulus poiretti*).

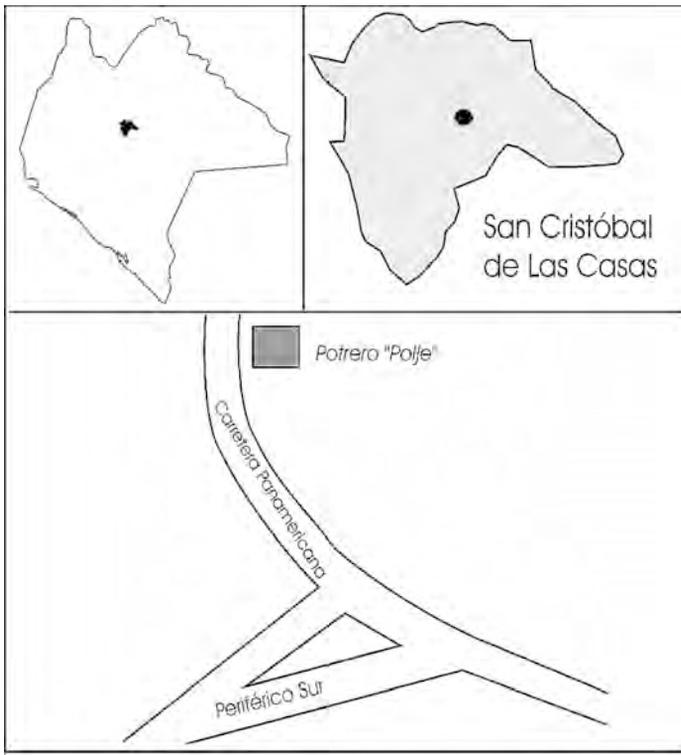


Figura 1. Ubicación del área de estudio.

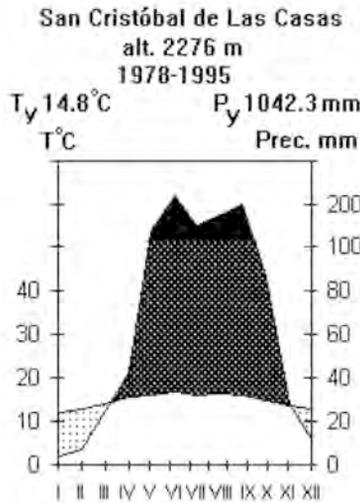


Figura 2. Diagrama ombrotérmico de San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.

Material y métodos

Campo. Se realizó una colecta previa de la mayoría de las plantas presentes en el pastizal, con ello se formó un catálogo inicial para ayudar a la identificación de los individuos presentes en los inventarios. Dichos inventarios, fueron realizados a lo largo de un transecto con una extensión de 100 metros, a través de un gradiente de humedad. El punto de partida fue situado en la parte más húmeda y baja del sitio colocando una cuerda a 1.39 metros de altura y extendiéndola hasta el final del transecto, con el fin de estimar el cambio de altura.

Se registró un total de 29 inventarios con la ayuda de aros de 60 cm de diámetro. La distancia entre inventarios fue de un metro para los primeros 7; de dos metros para los 14 siguientes; con una distancia de tres metros fueron colocados 4 inventarios más; posteriormente cada cinco metros se colocaron 3 y finalmente el inventario 29 estuvo a 100 metros del origen.

Para cada inventario se obtuvo el número de especies y la abundancia de cada una de éstas, a través de su porcentaje de cobertura. Asimismo-

mo, se registró variables ambientales como materia orgánica (por color del suelo, 1: negro, 2: café); humedad (por contenido de agua presente en el suelo, 1: inundado, 2: mojado, 3: seco); grado de pastoreo (número de excretas en un radio de 5 metros alrededor del inventario); y altura relativa (altura del suelo a la cuerda). También se registró una variable aleatoria en una escala de 0-10 (VA) (figura 3).

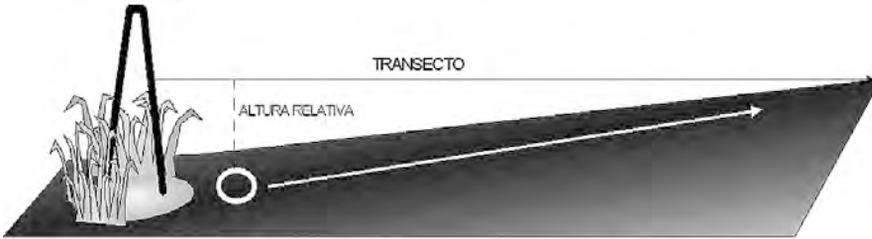


Figura 3. Esquema de la metodología en el gradiente de humedad.

Análisis de datos

Fueron calculados los índices de diversidad local (Shannon y Simpson) y diversidad Beta (Wilson y Shmida) a través de una hoja de cálculo Excel. Para encontrar cualquier diferencia significativa entre los valores de diversidad de Shannon y Simpson, se aplicó la prueba estadística paramétrica de Ttest. Para la diversidad Beta con fines más prácticos fue utilizado el índice de similitud de Sorensen.

La clasificación de la vegetación simultáneamente con los sitios se llevó a cabo con el Microsoft TWINSpan y la realización de una tabla fitosociológica. La relación de las variables ambientales con la vegetación fue hecha mediante la técnica de ordenación a través del programa CANOCO. Se utilizaron diferentes técnicas de ordenación entre las más comunes para los ecólogos de comunidades se encuentran el análisis de componentes principales (PCA), análisis de correspondencia dentrada (DCA), análisis de correspondencia canónica (CCA). Para los resultados obtenidos del análisis PCA y DCA fueron calculadas las correlaciones con las variables ambientales mediante la r de Spearman.

Resultados

La fitosociología comprende el estudio de las comunidades vegetales, y se concentra en clasificación, ordenación y mapeo de éstas. El distinguido Josias Braun-Blanquet (1916), fue quien estableció la escuela francesa-suiza de fitosociología, en los años veintes y treintas de este siglo. Por otro lado, el norteamericano Clements (1916), llevó a cabo otro esfuerzo fitosociológico (Escuela Angloamericana), e introdujo el concepto de *sucesión*, para poder ordenar tipos de vegetación, que se reemplacen a través del tiempo en un sitio determinado, o a lo largo de un gradiente espacial, y en un momento específico. Sin embargo, no se debe olvidar que existen también teorías, las cuales sostienen la idea de que las unidades de vegetación encontradas en el campo son más bien agrupaciones ocasionales de plantas que ocurren al azar, en determinado lugar; y que las comunidades observadas no son tan discretas, y sí bien difíciles de reconocer y clasificar (Kapelle, 1996).

El sistema fitosociológico se basa en la agrupación de levantamientos, que son censos de la cobertura de las especies (proyectada en el suelo) vegetales presentes en una parcela de determinada superficie. Las agrupaciones se ejecutan de tal forma, que se juntan los levantamientos de vegetaciones sumamente parecidas, mientras que los levantamientos hechos en sitios con floras muy disimilares, son separados. De esta manera se construyen tablas o matrices con sitios en columnas y especies en renglones (Muller y Ellenberg, 1974; y Gauch, 1982).

Bajo tales criterios, el análisis de clasificación de la vegetación para el potrero Polje, muestra la presencia de dos grupos de plantas claramente definidas por las condiciones de humedad, denominadas como asociación terrestre y asociación acuática. Dentro de la primera, encontramos tres comunidades:

1) comunidad de *Hileria cendroides* la cual muestra su total presencia en los últimos ocho inventarios, acompañada de *Colagania aff. brousoneti*, *Killingia pumila* y *Setania macrostodia* como las de mayor abundancia y que nos se comparten con la siguiente comunidad.

2) comunidad de *Lamouronia sp.*, integrada a la vez por *Cuphea aff. hysopifolia*, *Orhtrosantus* como las de mayor presencia a lo largo de los siguientes ocho inventarios siguiendo un orden descendente.

Discusión

Diversidad

La gran diversidad de especies encontrada en las comunidades vegetales se ha explicado por el alto grado de heterogeneidad microambiental vertical y horizontal (alta diferenciación de nichos). La compleja estratificación (vertical) y el dosel abierto (horizontal), contribuyen a la heterogeneidad espacial (Bazzaz, 1975). Se sugiere que las variaciones en patrones de diversidad existentes entre comunidades, se deben a los efectos de selección de estrategias de historia de vida bajo diferentes regímenes de perturbación (Denslow, 1980).

En este sentido, para la vegetación presente en el potrero, la diversidad Alfa (conocida como diversidad dentro de una fase o hábitat) fue evaluada para cada inventario. Primeramente, el índice de Shannon-Wiener (H') el cual es más afectado por especies raras muestra una variación desde 0.09651 hasta 1.74 en la comunidad de *Eliocharis sp.*, desde 0.17 hasta 0.47 para la comunidad de *Eryngium joetidium*, desde 0.33 hasta 0.60 la comunidad de *Lamourronia sp.*, y la comunidad de *Hileria cendroides* adquirió valores desde 0.4 hasta 0.78. Las tres comunidades del grupo terrestre son significativamente diferentes y mayores en diversidad con respecto a la comunidad de *Hiliocharis sp* (grupo acuático), tabla 2. Lo anterior indica que la diversidad en las comunidades aumenta conforme se alejan del gradiente de humedad.

Tabla 2. Diferencias en los índices de diversidad alfa entre los grupos acuático y terrestre

| COMUNIDADES | Hileria-Eliocharis | | | Lamourronia-Eliocharis | | | Eryngium-Eliocharis | | |
|-------------|--------------------|----|-------|------------------------|----|-------|---------------------|----|-------|
| | N | gl | p | n | gl | p | n | gl | p |
| SHANNON | 13 | 11 | 0.040 | 13 | 11 | 0.003 | 13 | 11 | 0.016 |
| SIMPSON | 13 | 11 | 0.285 | 13 | 11 | 0.016 | 13 | 11 | 0.055 |

n= muestra, gl= grados de libertad, p= probabilidad

Con relación al índice de Simpson afectado por la abundancia de especies comunes (aumenta con la diversidad) registró valores desde 1.04 hasta 4.33 para la comunidad de *Eliocharis sp.*, desde 2.40 hasta 6.03 correspondiente a la comunidad de *Eryngium joetidium*, desde 2.30 hasta 6.55 pertenecientes a la comunidad de *Lamouronia sp.* y con relación a la comunidad de *Hileria cendroides* el índice osciló desde 1.84 hasta 4.65. Las diferencias en diversidad fueron significativas mayores solo entre las comunidades de *Eryngium joetidium* y *Lamouronia sp.* con respecto a la comunidad de *Heliocharis sp.*

En ambos índices de diversidad (Shannon y Simpson) para el grupo de comunidades terrestres se presenta una diferencia significativa entre la comunidad de *Hileria cendroides* y *Lamouronia sp.* ($n= 8$, g.l.= 14, $p= 0.034$ y $n= 8$, g.l.= 14, $p= 0.020$ respectivamente) que parece estar dada por la disminución en la altura relativa y el aumento en el grado de pastoreo (número de excretas) en la primera de estas comunidades.

La diversidad Beta (grado de cambio en la composición de especies a lo largo de un gradiente, aumentando al disminuir las especies compartidas), expresada como el índice de Sorensen muestra cambios bien definidos entre el último y primer inventario de cada comunidad (5-6, 12-13 y 20-21), tabla 3.

Las transiciones que ocurren entre comunidades posiblemente indican diferencias en los requerimientos de cada individuo, lo cual se percibe en los cambios de similitud entre pares de inventarios.

Tabla 3. Índice de diversidad Beta expresado en % similitud (Sorensen) en el gradiente xérico

| Inventarios | 1-2 | 2-3 | 3-4 | 4-5 | 5-6 | 6-7 | 7-8 | 8-9 | 9-10 | 10-11 |
|-------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| % Similitud | 0.076 | 0 | 0.66 | 0.6 | 0.1 | 0.38 | 0.36 | 0.53 | 0.32 | 0.38 |
| Inventarios | 11-12 | 12-13 | 13-14 | 14-15 | 15-16 | 16-17 | 17-18 | 18-19 | 19-20 | 20-21 |
| % Similitud | 0.29 | 0.13 | 0.68 | 0.58 | 0.38 | 0.47 | 0.34 | 0.23 | 0.45 | 0.26 |
| Inventarios | 21-22 | 22-23 | 23-24 | 24-25 | 25-26 | 26-27 | 27-28 | 28-29 | | |
| % Similitud | 0.14 | 0.011 | 0.1 | 0.23 | 0.29 | 0.22 | 0.27 | 0.052 | | |

Ordenación

El procedimiento de análisis de componentes principales (PCA), es el primer método de ordenación indirecto. Supone una respuesta lineal entre la abundancia de especies y una variable ambiental (hipotética). En la figura 4 se muestran las especies representativas de cada una de las comunidades, donde la dirección y longitud de la flecha indica el cambio en la abundancia de éstas. Así, *Hileria cendroides* se muestra como la especie dominante y de mayor abundancia en el grupo formado a la derecha del biplot. En la parte izquierda tienen mayor presencia *Eliocharis sp.*, *Micropleura ranifolia*, *Eryngium joetidium* y *Lamouronia sp.* Con base en el ángulo de las flechas, entre una pareja de especies, es posible tener una aproximación de su correlación. De tal forma que flechas con la misma dirección están altamente correlacionadas de manera positiva, por ejemplo *Eliocharis sp.* y *Micropleura ranifolia*. Mientras que un mayor grado de perpendicularidad indica una disminución en la correlación. Finalmente, flechas en direcciones opuestas como *Eryngium joetidium* e *Hileria cendroides* mantienen una correlación negativa.

Puede observarse que la distribución tanto de especies como de inventarios es menos variable de derecha a izquierda del biplot, donde la mayor explicación la tiene el eje 1 con un eigenvalor de 0.22 (22%), tabla 4.

A través del coeficiente de correlación de Spearman se estimó la influencia de la variabilidad ambiental con relación a la dispersión de los inventarios sobre el eje 1, encontrando en orden de importancia el efecto del grado de pastoreo, humedad y altura relativa (0.67, 0.63 y -0.63, respectivamente). Esto indica que solo un 22% de la variación podría ser explicada por el grado de pastoreo.

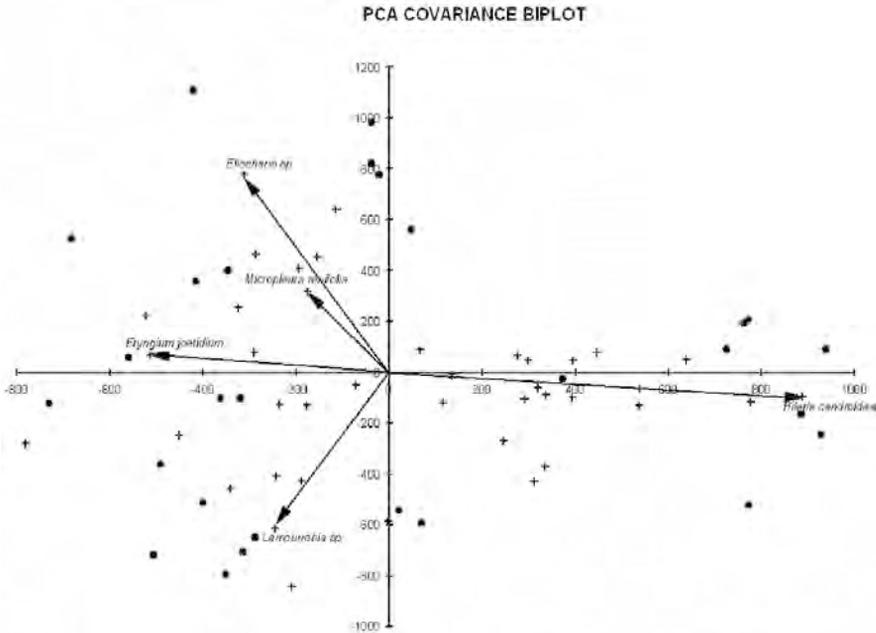


Figura 4. Representación del análisis de componentes principales (PCA), las flechas representan las especies más importantes de cada comunidad.

El análisis de correspondencia detendra (DCA) es otra técnica de ordenación indirecta, la cual considera el orden tanto de inventarios como de especies presentes en relación al primer eje.

En la figura 5 se puede observar que la variación en abundancia de especies crece conforme éstas se alejan del gradiente. Es decir, *Hileria sp.* ubicada al comienzo del gradiente mantiene una abundancia similar en todos los inventarios. Posteriormente, la variabilidad en abundancia de especie para las siguientes comunidades aumenta hasta registrar la presencia de plantas raras en los bordes del diagrama. Éstas, generalmente corresponden a la taxa acompañante representada por *Gramínea 3, Sp. A, Sp. B, Arthraxon sp* y *Mulhenbergia sp.* Esta última, parece ser especialista de la comunidad de *Hileria cendroides*, ya que solo se presenta en dos inventarios con gran abundancia. La variabilidad encontrada se explica en un 74% por el eje 1, tabla 4.

Tabla 4. Presenta los eigenvalores para cada análisis de ordenación en el potrero Polje

| PCA Ejes | 1 | 2 | 3 | 4 | Varianza total |
|--|----------|----------|----------|----------|---------------------------|
| Eigenvalores | 0.227 | 0.168 | 0.097 | 0.070 | 1.000 |
| Porcentaje varianza acumulativa de los datos de las especies | 22.7 | 39.5 | 49.1 | 56.2 | |
| Suma de todos los eigenvalores | | | | | 1.000 |
| CCA Ejes | 1 | 2 | 3 | 4 | Inercia total |
| Eigenvalores | 0.714 | 0.373 | 0.226 | 0.123 | 4.612 |
| Correlación especies-ambiente | 0.984 | 0.874 | 0.874 | 0.750 | |
| Porcentaje varianza acumulativa de los datos de las especies | 15.5 | 23.6 | 28.5 | 31.1 | |
| Relación especies-ambiente | | | | | 4.612 |
| Suma de todos los eigenvalores | 46.7 | 71.1 | 85.9 | 93.9 | |
| Suma de todos los eigenvalores canónicos | | | | | 1.530 |
| DCA Ejes | 1 | 2 | 3 | 4 | Inercia total |
| Eigenvalores | 0.741 | 0.360 | 0.250 | 0.160 | 4.612 |
| Largo del gradiente | 5.817 | 2.562 | 5.146 | 2.025 | |
| Porcentaje varianza acumulativa de los datos de la especies | 16.1 | 23.9 | 29.3 | 32.8 | |
| Suma de todos los eigenvalores | | | | | 4.612 |
| DCCA Ejes | 1 | 2 | 3 | 4 | Inercia total |
| Eigenvalores | 0.714 | 0.145 | 0.072 | 0.017 | 4.612 |
| Largo del gradiente | 5.492 | 2.032 | 1.067 | 1.094 | |
| Correlaciones especies-ambiente | 0.983 | 0.777 | 0.620 | 0.456 | |
| Porcentaje varianza acumulativa De los datos de las especies | 15.5 | 18.6 | 20.2 | 20.6 | |
| Relación especies-ambiente | 45.9 | 56.2 | 0.0 | 0.0 | |
| Suma de todos los eigenvalores | | | | | 4.612 |
| Suma de todos los eigenvalores canónicos | | | | | 1.530 |

Al sobreponer (visualmente) las figuras 5 y 6 de inventarios en el gráfico de especies, se encuentra correspondencia entre la abundancia de las especies presentes en cada inventario, marcado por su cercanía.

Las variables con mayor correlación (r_{Spearman}) al eje 1, el cual mantiene la variación con mayor importancia, son la materia orgánica con 0.65, humedad con 0.60 y altura relativa con -0.98. En este momento encontramos una discrepancia entre el análisis de PCA con DCA referida a las variables ambientales de mayor importancia, ya que para el PCA el pastoreo fue la variable de mayor correlación.

Por otra parte, el análisis de correspondencia canónica (CCA) en general mejora la capacidad de detectar relaciones específicas entre variables ambientales y comunidades vegetales. Consiste en una técnica de regresión entre varias especies y variables de manera simultánea que no supone una respuesta lineal.

En este sentido, las variables incluidas en el análisis explican una gran cantidad de la variación de los datos con un eigenvalor de 0.714 y una correlación especies-ambiente de 0.984, tabla 4. Donde el primer eje es uno de los más importantes. En éste se observa la cantidad en que una variable contribuye en explicar la variación de los datos. Para este estudio, la variable altura relativa fue la de mayor contribución con 0.97, tabla 5.

Tabla 5. Coeficientes de canónicos de variables ambientales y ejes de ordenación para CCA

| Variable | AX1 | AX2 |
|------------------|-------|-------|
| Altura relativa | .975 | -.116 |
| Grado pastoreo | -.507 | .609 |
| Materia orgánica | -.578 | .513 |
| Humedad | -.592 | -.537 |
| VA | .165 | .76 |

El resultado anterior presenta similitud con los datos obtenidos del análisis DCA, al mostrar a la variable altura relativa como la de mayor explicación a la variabilidad. Dicha contribución se aprecia en la gráfica 4 representada por la longitud de la flecha y cercanía con el eje 1. En cambio, con respecto al eje 2 no existe un patrón bien definido acerca de la influencia de alguna variable sobre la dispersión de las especies e inventarios.

Es posible que el arreglo y presencia de las especies en el gradiente xérico se deba a la pérdida de humedad conforme se alejan de la zona inundada, además de la estructura y composición de suelo. Aunque dichas variables, no fueron las mejor correlacionadas, debido tal vez a la forma de estimar su valor, la altura relativa es una variable que involucra las dos anteriores. Por tal motivo, se piensa que la composición de especies vegetales en el potrero Polje está determinada al menos en parte por el contenido de humedad en el suelo.

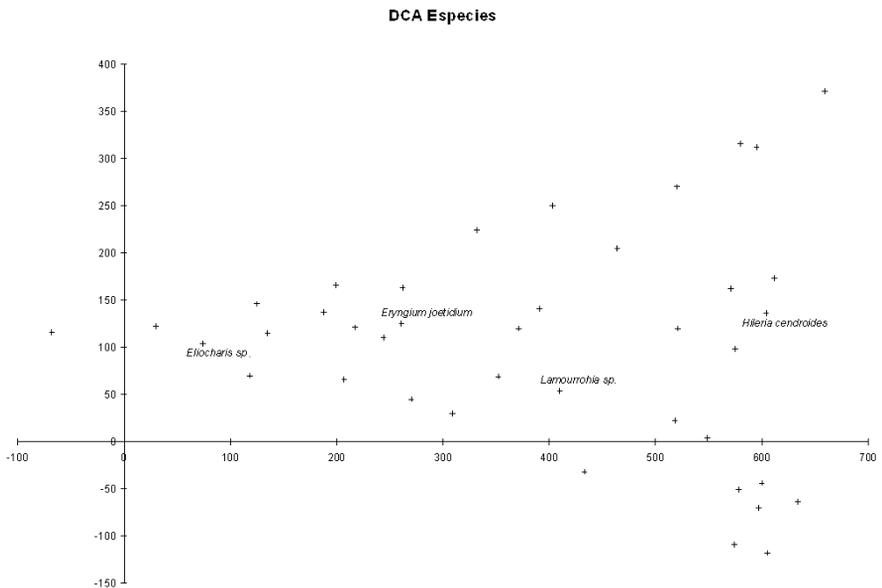


Figura 5. Distribución de las especies a lo largo del gradiente.

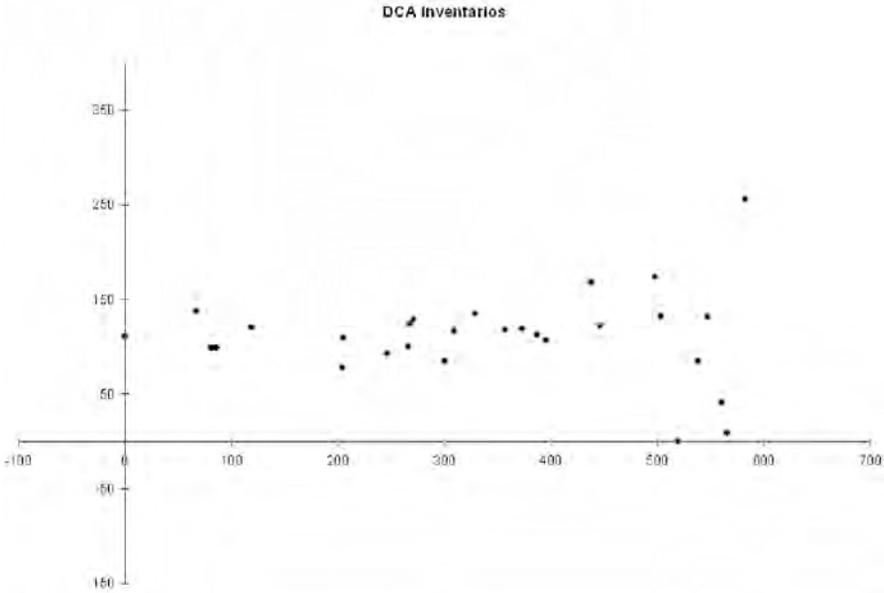


Figura 6. Distribución de los inventarios a lo largo del gradiente.

En el análisis *CCA* (figura 7), se observó un efecto de “arco” en la distribución de los inventarios y especies a lo largo del biplot, para corroborar si se trata de un efecto de autocorrelación se procedió a realizar un análisis de correspondencia canónica detendrá (*DCCA*), en el cual, dicho efecto es eliminado y por tanto se fortalecen los resultados del *CCA*.

El análisis realizado pone de manifiesto, a través de un ejemplo concreto, algunas de las características y potencialidades del análisis de ordenación y clasificación, para el estudio de las relaciones vegetación-ambiente.

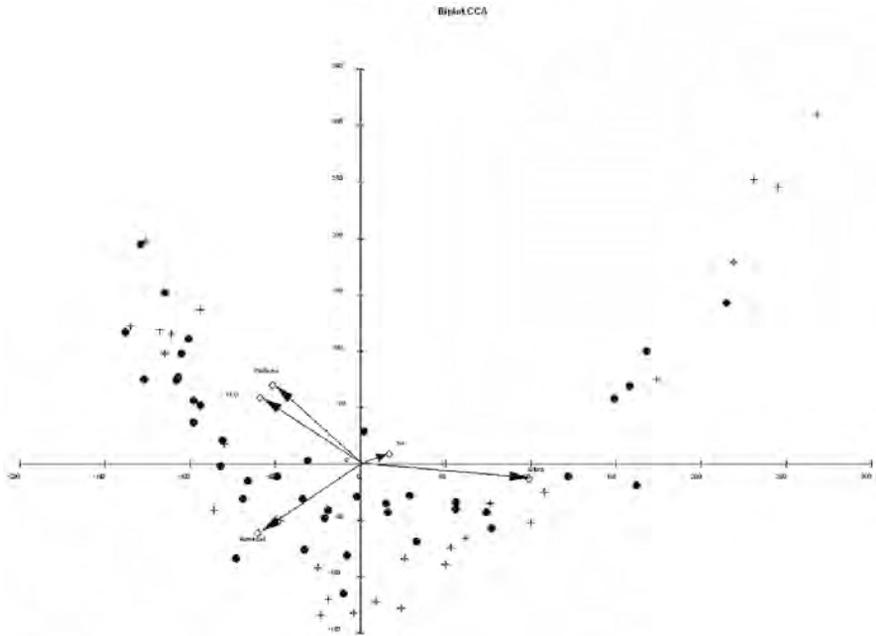


Figura 7. Diagrama de ordenación que involucra la relación de especies y variables ambientales.

Conclusiones

El análisis de clasificación de la vegetación para el potrero Polje, muestra la presencia de dos grupos de plantas claramente definidas por las condiciones de humedad, denominadas como asociación terrestre y asociación acuática.

La asociación terrestre está compuesta por tres comunidades: 1) comunidad de *Hileria cendroides*, 2) comunidad de *Lamouronia sp.*, 3) comunidad de *Eryngium joetidum*.

La asociación acuática la compone una comunidad caracterizada por *Eliocharis sp.* y una variante denominada comunidad de *Micropleura renifolia*, mismas que están asociadas a zonas inundables. Las variables que mantiene la variación con mayor importancia son la materia orgánica, humedad y altura relativa.

Referencias

- BERLIN B., D.E. BREEDLOVE Y P. H. RAVEN, *Principles of tzeltal plant classification, and introduction to the botanical ethnography of a mayan speaking people of highland Chiapas*, Academic Press, New York, 1971.
- BREEDLOVE, D.E., *Flora of Chiapas, part I: introduction to the flora of Chiapas*, The California Academy of Science, San Francisco, California, USA, 1981.
- DUTILLEUL, P., "Spatial heterogeneity and the design of ecological field experiments", en *Ecology* 74 (6):1646-1658, 1993.
- GARCÍA-BARRIOS, L. y R., GARCÍA-BARRIOS, "La modernización de la pobreza: dinámicas de cambio técnico entre los campesinos temporales de México", en *Revista de Estudios Sociológicos*, El Colegio de México, 10: 263-288, 1992.
- GAUCH H.G. JR., *Classification, multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, 1982,
- GONZÁLEZ-ESPINOSA M, P., QUINTANA-ASCENCIO, N. RAMÍREZ-MARCIAL y P. GAYTÁN-GUZMÁN, "Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forest in the highlands of Chiapas, México", *Journal of Vegetation Science*, 2:351-360, 1991.
- GONZÁLEZ-ESPINOSA, M. P.F. QUINTANA-ASCENCIO, N. RAMÍREZ-MARCIAL y M. MARTÍNEZ-ICÓ, *La utilización de los encinos y la conservación de la biodiversidad en los Altos de Chiapas*, Memorias del Tercer Seminario Nacional sobre Utilización de Encinos, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León Linares, N.L. 4-10-1992, Reporte Científico UANL, Número Especial 14:15, 1993.
- GONZÁLEZ E. M., S. OCHOA-GAONA, N. RAMÍREZ-MARCIAL, Y P. QUINTANA ASCENCIO, "Contexto vegetacional y florístico de la agricultura", en VÁZQUEZ-PARRA M.R. y B.M. DÍAZ-HERNÁNDEZ (editores), *Los Altos de Chiapas: agricultura y crisis rural. Los recursos naturales*, ECOSUR, San Cristóbal de Las Casas, 1997.
- KAPPELLE, M. *Los bosques de roble (Quercus) de la cordillera de Talamanca, Costa Rica, biodiversidad, ecología, conservación y desarrollo*, Instituto Nacional de Biodiversidad, Universidad de Amsterdam, Holanda, 1996,

- *Ecology of mature and recovering Talamancan montane Quercus forests*, Costa Rica, Instituto Nacional de Biodiversidad. Universidad de Amsterdam, Holanda, 1995.
- MIRANDA, F., *La vegetación de Chiapas*, Primera Parte, Ediciones del Gobierno del estado, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México, 1952.
- Montaña C y E. Ezcurra, “El análisis de componentes principales de tablas florísticas de presencia-ausencia como herramienta para análisis de gradientes ambientales, Un estudio de caso en la Quebrada de Vaquerías (Valle Hermoso, Córdoba)”, en *Ecología Austral* 1:56-69, 1991.
- MOONEY A.H. Y M. GORDON, *Disturbance and the ecosystems: components of response*, Springer-Verlag, New York, 1983.
- MULLER DOMBOIS D. Y E. HEINTZ, *Aims and methods of vegetation ecology*, John Wiley & Sons Inc, New York, 1974.
- PARRA VÁZQUEZ, M. R. Y L.M. MERA OVANDO, “La organización social para la producción”, en PARRA VÁZQUEZ, M.R. (editores), *El subdesarrollo agrícola en los Altos de Chiapas*, Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México, 1989, s. p.
- SCHUTTLEWORTH W.J. & GURNEY, R.J., “The theoretical relationship between foliage temperature and canopy resistance in sparse crops”, en *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 11:839-855, 1990.
- WAGNER, P.L., “Natural and artificial zonation in a vegetation cover: Chiapas, Mexico”, en *Geographical Review* 52:252-274, 1962.