



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLAS DE HIDALGO

FACULTAD DE BIOLOGÍA

Patrones sucesionales de composición
y estructura de la comunidad regenerativa
del bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco

Tesis

que para optar por el Título Profesional de:

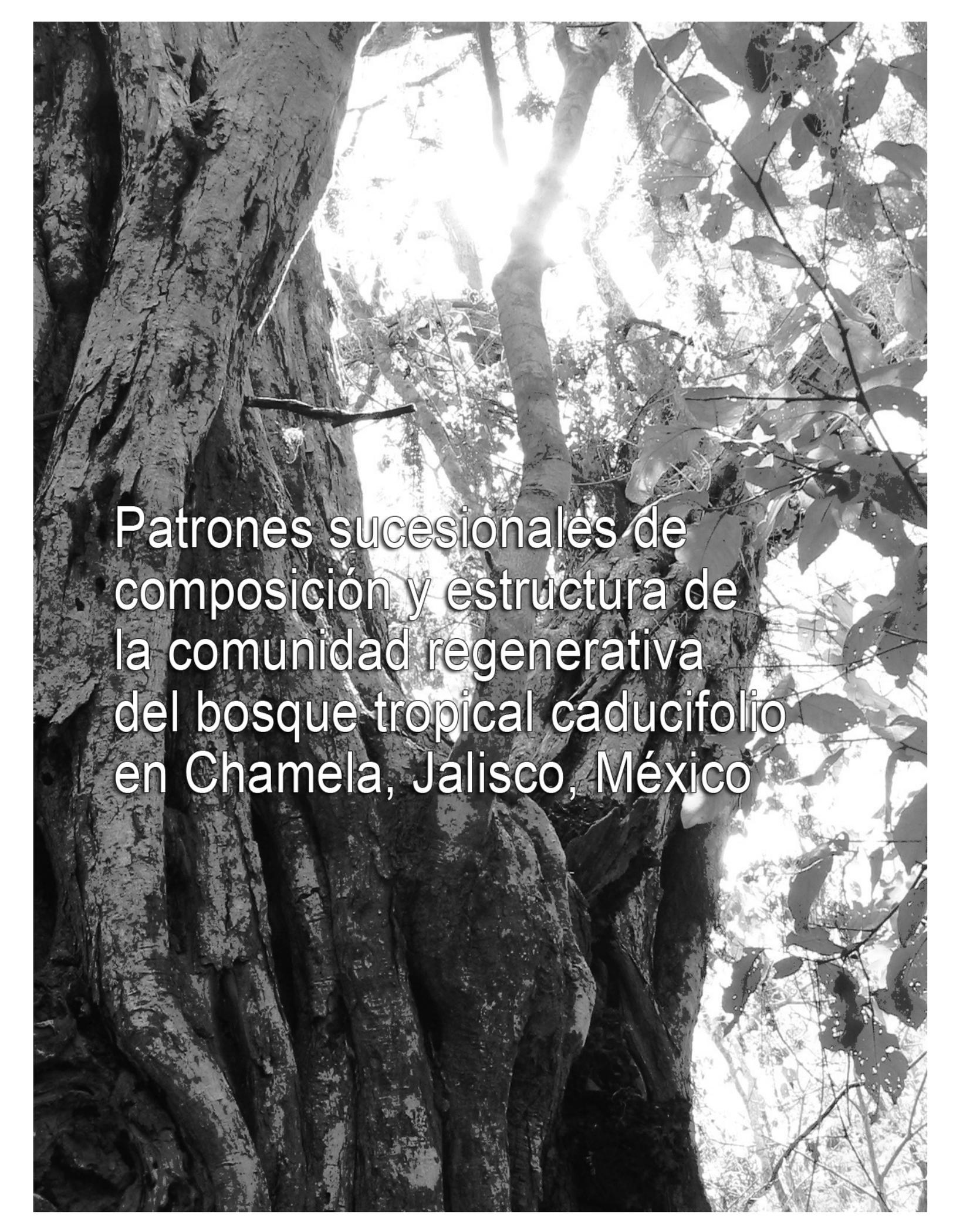
Biólogo

Presenta

Benjamín Magaña Rodríguez

Director de tesis: Dr. Miguel Martínez Ramos

Morelia, Michoacán, México, julio de 2005

A black and white photograph of a dense forest. The image shows several large, textured tree trunks in the foreground and middle ground. Sunlight filters through the canopy, creating a bright, dappled light effect. The overall scene is a lush, mature forest.

Patrones sucesionales de
composición y estructura de
la comunidad regenerativa
del bosque tropical caducifolio
en Chamela, Jalisco, México

***A mis papás,
la gordis y
la flaca***

"Las cosas más esenciales aparecen en el mundo sin explicaciones y sin motivo, son ellas mismas su propia causa"

AGRADECIMIENTOS

Aprecio enormemente la dirección y amistad del Dr. Miguel Martínez Ramos, gracias por el tiempo y las enseñanzas brindadas. El proyecto MABOTRO “Manejo de Bosque Tropicales en México: bases científicas para la conservación, restauración y el aprovechamiento de ecosistemas” SEMARNAT2002-Co1-0597 proporcionó recursos económicos para el presente estudio. Agradezco al Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco), UNAM por abrirme un espacio y facilitar mi estancia durante el tiempo en que se realizó la tesis. Al ilustre Luís y Mariana con quienes compartí momentos intensos de trabajo en campo y pachanga, gracias por ser amigos antes que compañeros de trabajo. El M. C. Alfredo Pérez Jiménez ayudó en la identificación de las especies y valiosos comentarios de la zona. Particular agradecimiento a los pobladores del Municipio de la Huerta, Jalisco quienes ayudaron en los censos de plántulas, además de compartir historias y buenos chistorettes. A los integrantes del laboratorio de Ecología Tropical de la UNAM. A la comisión revisora: M. C. Xavier Madrigal Sánchez, M. C. Carlos Tena Morelos, Dr. Roberto Lindig Cisneros y la Dra. Sabina Lara Cabrera. A la Facultad de Biología y a sus maestros que marcaron un parteaguas en mi formación tanto académica como personal. A mis papás les agradezco muchísimo por todo el apoyo incondicional y amor brindado, illos quiero! A Ere, no pude haber tenido mejor hermana. Gracias a todos los compañeros de clase que durante 5 años me aguantaron, particularmente a mis queridos amigos Brenda, Claudia, Galy, Josué, Lele, Marquillos, Isela, Moy e Isa, otra vez gracias por su amistad y apoyo. A Leo, Hugo, los quasi pacheños Nayeli y Gabo, a la familia Sasso Rojas, Alvarado, Ireri, a la familia Barajas-Pompa, con ustedes crecí y sigo creciendo. La verdadera amistad resiste el paso del tiempo, es desinteresada y generosa, no pide nada a cambio, sólo lealtad... Ale, al final lo único que tenemos a plenitud es la memoria, me quedo con todos esos momentos vividos juntos, gracias por tu amor y apoyo en momentos difíciles, gracias por tu sonrisa...

CONTENIDO

Agradecimientos	IV
Contenido	V
Lista de figuras	VII
Lista de cuadros	VIII
RESUMEN	- 1 -
1 INTRODUCCION	- 2 -
2 ANTECEDENTES	- 5 -
2.1 Sucesión ecológica	- 5 -
2.2 Dinámica de bosques tropicales	- 7 -
2.2.1 Regeneración natural en bosques tropicales	- 7 -
2.2.2 Antecedentes en la dinámica de plántulas en bosques tropicales caducifolios	- 9 -
2.2.3 Plántulas del bosque tropical caducifolio vs. plántulas del bosque tropical perennifolio	- 11 -
2.3. Estructura del bosque	- 12 -
2.3.1. Formas de crecimiento	- 13 -
2.3.2. Abundancia y dominancia de especies	- 13 -
2.3.3 Riqueza de especies	- 15 -
2.3.4 Diversidad	- 15 -
2.4 Características principales del bosque tropical caducifolio	- 16 -
2.4.1 Estudios en el bosque tropical caducifolio en México	- 18 -
3 PREGUNTAS E HIPÓTESIS	- 19 -
4 OBJETIVOS	- 20 -
4.1 Objetivo General	- 20 -
4.2 Objetivos particulares	- 20 -
5 AREA DE ESTUDIO	- 21 -
5.1 Localización	- 21 -
5.2 Geología	- 21 -
5.3 Clima	- 22 -

5.4 Suelos	- 23 -
5.5 Vegetación	- 23 -
5.6 Uso del suelo	- 23 -
6 MATERIALES Y MÉTODOS	- 25 -
6.1 Diseño experimental	- 25 -
6.1.1 Sitios de estudio	- 25 -
6.1.2 Censo de vegetación	- 27 -
6.1.3 Ambiente lumínico	- 28 -
6.2 Análisis de datos	- 29 -
6.2.1 Estructura	- 29 -
6.2.2 Análisis estadísticos	- 33 -
7 RESULTADOS	- 35 -
7.1 Composición florística	- 35 -
7.2. Disponibilidad de luz	- 37 -
7.3 Estructura	- 38 -
7.3.1 Abundancia	- 38 -
7.3.2 Cobertura foliar	- 40 -
7.3.3 Frecuencia	- 42 -
7.3.4 Valor de importancia	- 43 -
7.4 Riqueza y Diversidad de especies	- 45 -
7.4.1 Riqueza de especies	- 45 -
7.4.2. Diversidad de especies	- 46 -
7.4.3 Relación dominancia-diversidad	- 50 -
7.5. Análisis de ordenación.	- 53 -
7.6. Grupos de especies sucesionales	- 53 -
8 DISCUSIÓN	- 56 -
8.1 Composición florística y estructura	- 59 -
8.2 Riqueza y diversidad de especies	- 61 -
9 CONCLUSIONES	- 64 -
10 LITERATURA CITADA	- 66 -
ANEXO I.	- 74 -

LISTA DE FIGURAS

- Figura 2.1** Patrones de dominancia-diversidad a través de la sucesión.
- Figura 5.1** Localización del área de estudio.
- Figura 5.2** Promedios mensuales de la temperatura media y precipitación de la Estación de Biología Chamela.
- Figura 6.1** Esquema de un sitio de estudio.
- Figura 7.1** Disponibilidad de luz (apertura del dosel >1 m) entre comunidades vegetales de diferente categoría de edad sucesional.
- Figura 7.2** Variación de la abundancia de plantas menores a 1 m de altura entre comunidades vegetales de diferente categoría de edad sucesional.
- Figura 7.3** Cambios sucesionales de la abundancia relativa de plantas menores a 1 m de altura con diferente forma de crecimiento.
- Figura 7.4** Variación de la cobertura foliar de plantas menores a 1 m de altura entre comunidades vegetales de diferente categoría de edad sucesional.
- Figura 7.5** Cambios sucesionales de la cobertura foliar relativa de plantas menores a 1 m de altura con diferente forma de crecimiento.
- Figura 7.6** Porcentaje de cuadros en el que fueron registradas plantas ≤ 1 m de altura entre diferentes categorías de edad sucesional.
- Figura 7.7** Cambios sucesionales del valor de importancia relativa de plantas menores a 1 m de altura con diferente forma de crecimiento.
- Figura 7.8** Cambios sucesionales de la riqueza de especies relativa de plantas menores a 1 m de altura con diferente forma de crecimiento.
- Figura 7.9** Relación entre la edad después del abandono y la riqueza de especies y la diversidad de especies (H').
- Figura 7.10** Curvas de dominancia-diversidad para las comunidades de plantas <1 m de altura representativas de diferentes estadios de desarrollo sucesional.
- Figura 7.11** Curvas ABC para las comunidades de plantas ≤ 1 m de altura de: a) árboles, b) herbáceas y c) todas las formas de crecimiento (total) desarrolladas en campos abandonados.
- Figura 7.12** Análisis de ordenación por correspondencia de sitios sucesionales y de especies estructuralmente importantes.
- Figura 7.13** Patrones de cambio en la importancia estructural de especies a través de la sucesión.

LISTA DE CUADROS

- Cuadro 6.1** Nombres de los sitios de estudio y categoría de edad sucesional.
- Cuadro 7.1** Familias con porcentaje de abundancia mayor al 5%.
- Cuadro 7.2** Riqueza de especies de comunidades de plantas del sotobosque (≤ 1 m de altura) en diferentes etapas sucesionales.
- Cuadro 7.3** Diversidad de especies (Índice de Shannon e Índice de Simpson) de comunidades de plantas del sotobosque (≤ 1 m de altura) en diferentes etapas sucesionales.
- Cuadro 7.4** Especies representativas de los patrones mostrados en la Figura 7.13.

Resumen

El bosque tropical caducifolio es el más amenazado de todos los bosques tropicales. Desde la mitad del siglo XX, se presenta un rápido proceso de conversión de estos bosques en praderas ganaderas. Poco se sabe de la recuperación después de una perturbación antrópica, en particular del proceso de sucesión ecológica que ocurre en campos ganaderos abandonados. Con el propósito de estudiar este proceso, el presente trabajo analiza los cambios de estructura y composición de plantas con una altura igual o menor que 1 m (en la que quedan incluidas formas herbáceas, trepadoras, arbustos y árboles, estos dos últimos representadas principalmente por plántulas y estadios juveniles) a través de una cronosecuencia de campos ganaderos abandonados y sitios de bosque maduro. El estudio enfatiza el análisis de las comunidades regenerativas de árboles y arbustos en términos de su abundancia, biomasa (cobertura de copas) y diversidad de especies. Se delimitaron 12 sitios de 1.1 ha cuyas edades de abandono fueron: tres de 0-1 años, tres de 3-5 años, tres de 8-12 años y tres de bosque maduro. Los sitios son representativos del mosaico de bosques secundarios existentes en la localidad de estudio. En cada sitio se establecieron 12 cuadrantes de 1 m² distribuidos al azar en una parcela de 20 x 50 m. Se exploraron tendencias sucesionales de abundancia, cobertura, riqueza y diversidad de especies considerando toda la comunidad de plantas y por formas de crecimiento. Se exploró también la existencia de gremios de especies que ocurren en diferentes etapas de la sucesión secundaria. En total se registraron 815 plantas en 144 m², distribuidas en 118 morfoespecies bien diferenciadas de las cuales 52 se identificaron a nivel de especie, 25 a nivel de género, 29 a nivel de familia y 12 no se pudieron asignar a algún nivel taxonómico. La abundancia, cobertura, riqueza y diversidad de especies variaron significativamente entre las diferentes categorías de edad sucesional siguiendo un aumento del valor de estos atributos con la edad sucesional. Sin embargo, las plantas herbáceas disminuyeron en abundancia y diversidad con el avance de la sucesión, las plantas leñosas, sobre todo las formas arbustivas, aumentaron notablemente hacia el bosque maduro. Se observó un rápido cambio sucesional de los atributos comunitarios durante los primeros 12 años de sucesión. Así, los valores de abundancia, cobertura de copas, riqueza y diversidad de especies de toda la comunidad del sotobosque de bosques secundarios entre 8 y 12 años de abandono no difirieron de los valores observados en el bosque maduro. Sin embargo, la estructuración de la comunidad, en términos de la contribución relativa de las diferentes formas de crecimiento a los valores totales de abundancia, cobertura y diversidad, es un proceso que lleva un tiempo mayor a 12 años. Finalmente, hubo evidencias de la existencia de un reemplazamiento de especies a lo largo de la sucesión, las especies tempranas fueron herbáceas y fueron sustituidas a medida que avanza la sucesión por especies arbustivas y arbóreas. Los resultados del presente estudio sugieren que la dinámica de sucesión secundaria del bosque tropical caducifolio en campos agropecuarios abandonados es más rápida que la del bosque tropical perennifolio en tales campos.

1 INTRODUCCION

Las selvas, o bosques tropicales, albergan la mayor parte de la diversidad biológica del planeta (Myers *et al.* 2000). Desempeñan un papel fundamental en la regulación atmosférica a nivel global, albergan una enorme riqueza de productos útiles y proveen servicios ambientales de primera importancia a las sociedades (e.g., provisión de alimentos, agua, recursos genéticos y suelos, regulación de plagas y enfermedades). Por ello, dada la intensa deforestación a la que están sujetas, estos ecosistemas han recibido una creciente atención en ámbitos científicos y no académicos (Kruk y Oldeman, 1998).

El bosque tropical caducifolio (*sensu* Rzedowski, 1978) es el más amenazado de todos los bosques tropicales (Janzen, 1988). En la segunda mitad del siglo XX, se presentó un rápido proceso de conversión de los bosques tropicales caducifolios en pastizales (García-Oliva *et al.* 1991). Aunado a ello, la disminución de los ciclos de descanso del sistema agrícola roza-tumba-quema ha cambiado la estructura y la composición del bosque tropical caducifolio hacia un bosque espinoso (Bye *et al.* 2002). Como resultado, el bosque tropical caducifolio remanente está sujeto a un proceso de pérdida de especies de plantas y animales, sobre todo de las más raras; esta pérdida se presenta a un ritmo más acelerado que en cualquier otra zona ecológica de México (Challenger, 1998)

Los ecosistemas son entidades dinámicas sujetas a un proceso de renovación en sus componentes biológicos. Las perturbaciones naturales tienen un papel fundamental en esta dinámica (Morin, 2002). Una perturbación crea un espacio donde se modifican súbitamente las condiciones físico-químicas y los factores bióticos del ambiente. Con el paso del tiempo, en este espacio ocurre una sucesión de especies y cambios en la estructura y funciones del ecosistema. Dado un tiempo suficiente, el ecosistema en desarrollo puede adquirir atributos estructurales y funcionales semejantes al ecosistema original (Pickett *et al.* 1987). En los ecosistemas forestales el proceso de sucesión esta determinado en gran medida por la dinámica de regeneración de las plantas leñosas, principalmente de las especies arbóreas. Esta dinámica depende de la disponibilidad de propágulos que

determinan el acervo de especies que pueden incorporarse a la sucesión (Walker y Chapin, 1987).

Los bosques tropicales perennifolios sufren perturbaciones naturales debido a la caída recurrente de grandes ramas y uno o varios árboles completos. Se ha estudiado con detalle el proceso de sucesión y regeneración natural que ocurre en los claros del bosque formados por estos eventos de perturbación natural (Whitmore, 1978; Hartshorn, 1978; Martínez-Ramos, 1985; Denslow, 1987). Poco se sabe de cómo ocurre la regeneración natural en bosques tropicales estacionales, donde la formación de claros es menos evidente (Kennard, 2002; Durán, 2004). Por otra parte, se ha documentado en cierto detalle el proceso de sucesión secundaria de la vegetación que ocurre en campos abandonados en áreas tropicales húmedas (Peña-Claros, 2003) y el papel que desempeñan los agentes de perturbación antrópica (e.g., historia de uso del suelo) y los mecanismos de regeneración natural en ese proceso (Trejo y Dirzo, 2002). Para áreas tropicales estacionalmente secas, este tipo de estudios aún son incipientes. En México, el bosque tropical caducifolio es alterado por diversas razones: el 58% se debe a la ganadería extensiva, el 21% a la extracción de madera, el 14% a la agricultura y el 7% a incendios forestales (INE-SEDESOL, 1993). Sin embargo, las rutas de sucesión secundaria de la vegetación en praderas ganaderas abandonadas en el trópico seco han sido virtualmente inexploradas (Maass, 1995).

Con el reciente aumento en el interés sobre el destino de la biosfera, el énfasis en el desarrollo sustentable global y la preocupación de las posibles consecuencias del cambio climático, el estudio de la sucesión ecológica es de vital importancia (Bazzaz, 1996). La teoría sucesional provee un marco conceptual para integrar los diversos procesos que afectan los patrones de las comunidades naturales, teniendo aplicación en la preservación, rehabilitación y restauración de ecosistemas (Morin, 2002). Así, los bosques secundarios son un potencial para restaurar las propiedades del suelo, proteger cuencas, servir como zonas de amortiguamiento y conexión para los bosques primarios, preservar la diversidad de especies, proporcionar productos y servir como sistemas de captura y almacenamiento de carbono atmosférico.

En este contexto, el proyecto general “Manejo de Bosques Tropicales en México: bases científicas para la conservación, restauración y el aprovechamiento de ecosistemas”, tiene como objetivo abordar desde una perspectiva interdisciplinaria e integral, los aspectos ecológicos y sociales del manejo de bosques tropicales, así como formular una propuesta metodológica que pueda servir de marco de referencia, para los proyectos que se refieren a la aplicación de los resultados de la investigación en la toma de decisiones sobre el manejo (aprovechamiento, conservación y restauración) de ecosistemas en México.

El presente estudio es una parte de este proyecto más amplio. En particular, esta tesis aborda el estudio de la estructura y composición de la comunidad regenerativa (plántulas y plantas jóvenes de especies leñosas) del bosque tropical caducifolio y de la vegetación herbácea a lo largo de un gradiente de sucesión. Este estudio no sólo es importante para comprender aspectos básicos sobre la ecología de las comunidades bióticas (e.g., reclutamiento y sucesión secundaria), sino también es importante en el desarrollo de planes de manejo de bosques, incluyendo la introducción de especies en los esfuerzos de restauración ecológica (Khurana y Singh, 2000).

La tesis esta dividida en nueve capítulos. En el capítulo dos, se integran los estudios sobre la estructura y dinámica de bosques tropicales en ambientes sucesionales, en particular del bosque tropical caducifolio. En el capítulo tres y cuatro se formulan hipótesis, preguntas principales y objetivos del estudio. El capítulo cinco describe las características físicas y biológicas del área de estudio. El capítulo seis trata de los materiales y métodos, dividido en dos partes; en la primera parte, se presenta una descripción del diseño de campo empleado y en la segunda se detalla el procesamiento y análisis de los datos. El capítulo siete abarca la descripción de los resultados y el capítulo ocho la discusión de los mismos. Finalmente, la tesis termina en el capítulo nueve con las conclusiones más importantes.

2 ANTECEDENTES

2.1 Sucesión ecológica

La sucesión es un fenómeno general de cambios temporales en la composición de especies seguida de una perturbación natural o antropogénica. Históricamente, los ecólogos han distinguido dos tipos de sucesión: a) sucesión primaria, que ocurre en sitios donde no existe vegetación y b) sucesión secundaria, en los casos en que la vegetación de una zona ha sido eliminada total o parcialmente, pero se conserva un suelo bien desarrollado y un buen número de semillas y esporas (Begon *et al.* 1994). La sucesión primaria ocurre en sustratos inorgánicos estériles generados por vulcanismo o glaciación. Durante la sucesión primaria las especies llegan de sitios externos. El proceso es lento debido a que los primeros colonizadores a menudo transforman el ambiente antes de que otras especies puedan establecerse. Por ejemplo, la formación de suelo requiere el rompimiento de la roca, acumulación de materia orgánica, y el establecimiento gradual de microorganismos del suelo. La sucesión secundaria ocurre después de una perturbación que no elimina totalmente las comunidades bióticas preexistentes. Las tormentas, fuego, tala, minería, agricultura son ejemplos de perturbaciones que pueden conducir a una sucesión secundaria (Morin, 2002).

El concepto de sucesión ha sido uno de los más ampliamente debatidos en Ecología, ubicándose esta discusión desde finales del siglo XIX. Cowles (1899) fue uno de los primeros en reconocer la sucesión como un fenómeno ecológico. Cowles estudió las diferencias en la vegetación de dunas de arena de diferente edad para inferir patrones sucesionales a lo largo de la costa del Lago Michigan. Años después, Clements (1916) y Gleason (1917) tendrían una de las controversias más fuertes sobre el proceso de sucesión. Clements tenía la idea de que las comunidades ecológicas eran análogas a un “superorganismo”, con diferentes especies interactuando mutuamente y beneficiándose unas con otras. Gleason discutía que las especies tienden a incrementar o disminuir independientemente una de otra a través de la sucesión. Egler (1952) proveyó el siguiente concepto importante en la sucesión, llamada la hipótesis de la composición florística inicial. Esta idea está específicamente basada en los patrones de sucesión secundaria y sostiene que la

sucesión en un sitio está determinada por los propágulos de las especies presentes cuando el sitio es perturbado. Connell y Slatyer (1977) señalaron que cualquier transición que involucra a las especies que llegan a la comunidad en tiempos diferentes, puede ser el resultado de tres tipos de interacciones (facilitación, tolerancia e inhibición). Walker y Chapin (1987) expandieron la idea de la sucesión como un gradiente temporal en la importancia de varias interacciones interespecíficas y otros eventos, por ejemplo, dispersión de semillas, disponibilidad de propágulos, eventos estocásticos, facilitación, competencia, tasas de crecimiento, longevidad, micorrizas y herbivoría por insectos, patógenos y mamíferos. En la Teoría Jerárquica de Pickett y Mc Donnell (1989) se presenta un marco conceptual que explora las causas fisiológicas, demográficas y de nivel comunidad del reemplazamiento de especies en ambientes sucesionales. Según esta teoría, la sucesión ocurre cuando: (i) se presenta un sitio abierto a la colonización (provocado por una perturbación), (ii) existe un banco diferencial de propágulos y (iii) las especies que surgen de estos bancos se desarrollan diferencialmente en supervivencia, crecimiento y reproducción. Las ideas actuales sostienen que la sucesión no es un proceso sencillo y aislado, sino una consecuencia de complejas interacciones iniciadas por la perturbación y que crea oportunidades para el establecimiento. La combinación de las interacciones interespecíficas y características de historias de vidas crean cambios en la composición de la comunidad a través del tiempo (Morin, 2002).

Es evidente que el proceso sucesional es diferente y de complejidad variable según las características del ecosistema que se está regenerando; por ello no ha sido posible, hasta ahora, tener un modelo general de regeneración para todos los ecosistemas (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, *op. cit.*). En condiciones ambientales extremas, con poca diversidad de especies, por ejemplo en zonas áridas, el proceso de regeneración es aparentemente más sencillo y consiste en la substitución de la comunidad que ha sido destruída por otra constituída por las mismas especies preexistentes. Por el contrario, en los bosques tropicales, en los que se presenta una gran diversidad de especies, formas de crecimiento y heterogeneidad estructural y ambiental, la regeneración tiene propiedades de mayor complejidad. Prueba de ello es que a través del tiempo se observan diversos estados intermedios, antes de que

se construya un ecosistema similar al original (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985).

2.2 Dinámica de bosques tropicales

2.2.1 Regeneración natural en bosques tropicales

Para los bosques tropicales, el término regeneración puede asignarse a un proceso natural de recambio de árboles; este proceso, en un sentido general, podría definirse como el reemplazo de un conjunto de árboles, que han llegado a su etapa madura, por otros, considerando una unidad de espacio y tiempo definidos (Martínez-Ramos, 1994).

Los bosques tropicales pueden ser perturbados por diversas causas: descargas eléctricas, incendios, vulcanismo, caída de árboles por vientos fuertes, muerte de árboles por enfermedad, extracción selectiva o completa de árboles en actividades de explotación forestal-agropecuarias, la roza-tumba-quema para fines agrícolas o pecuarios, inundaciones, muerte o debilitamiento por contaminación química, herbicidas, entre otras. Las perturbaciones provocan la destrucción parcial o total del ecosistema y modifican de manera súbita las condiciones ambientales, la disponibilidad de recursos y las interacciones bióticas (Bazzaz, 1996). Las perturbaciones varían en función de su magnitud e intensidad (grado de alteración del ecosistema original), de la extensión y forma de la superficie afectada, la frecuencia de ocurrencia (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985; Pickett y White 1985).

Los patrones de regeneración de los bosques, seguidos de una perturbación natural o antropogénica, están determinados por interacciones entre las características de la perturbación y la biología de las especies (por ejemplo, historia de vida, fisiología, comportamiento). Los diferentes modos de regeneración (rebrotos, banco de plántulas, banco de semillas, dispersión/lluvia de semillas) pueden influir en el éxito y dominancia de las especies en las comunidades sucesionales (Kennard *et al.* 2002). Los bosque tropicales caducifolios secos son mosaicos complejos de diferentes hábitats (que varían en composición de especies y ambientes) en los cuales estos modos de regeneración pueden variar en su importancia relativa, generando diferentes rutas de sucesión (Janzen, 1988).

En términos generales, la sucesión secundaria de los bosques está influida por la biología de las especies y sus interacciones (dentro y entre niveles tróficos) así como por el ambiente operante sobre las especies (por ejemplo, factores de clima y suelo). La interacción de factores bióticos y abióticos determina una composición florística particular a cierta edad (etapa sucesional) e influyen en el grado de recuperación estructural y funcional del ecosistema original. Así, la sucesión secundaria puede ser considerada como un proceso continuo. En las etapas tempranas, los factores que gobiernan al proceso son las condiciones ambientales que afectan la germinación y el desarrollo de meristemas presentes en los bancos de semillas y bancos vegetativos. Hacia las etapas tardías, la competencia y tolerancia que se genera bajo ambientes limitados en recursos determinan el rendimiento de las especies y su persistencia en la sucesión. Al inicio de la sucesión, los organismos presentes se caracterizan por una longevidad corta, tamaño reducido, maduración precoz, reproducción abundante y amplia dispersión. En etapas avanzadas de sucesión, los organismos poseen longevidad prolongada, madurez tardía, tamaños grandes, reproducción reducida, baja capacidad de dispersión y elevada tolerancia a bajos niveles de recursos (Walter y Chapin, 1987). En este recambio, los árboles reclutas provienen de una o varias de las siguientes fuentes de propágulo: a) semillas latentes en el suelo, b) semillas recién dispersadas, c) plántulas y árboles jóvenes que se establecen antes de que ocurra la caída de un árbol, d) rebrotes de árboles caídos, derribados o aún de las raíces y tallos de los árboles vivos (Martínez-Ramos, 1994).

De manera general, la sucesión en bosques tropicales húmedos ocurre de la siguiente manera: Las especies que completan su ciclo de vida en poco tiempo eventualmente van desapareciendo y la vegetación en el lugar va cambiando, tendiendo a la estabilización por un corto periodo de las especies arbustivas. Mas tarde aparece otra etapa, en la cual la dominancia es de árboles bajos, que posteriormente van desapareciendo conforme las especies arbóreas, de mayor tamaño, dominan el sitio y sustituyen en la dominancia del estrato superior a los árboles anteriores de menor tamaño (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985). Para los bosques tropicales secos se desconoce en que grado este esquema se puede aplicar a ellos. Pennington y Sarukhán (1998) mencionan que en el bosque tropical

caducifolio, un número muy alto de especies tienen capacidad de retoñar de tocones y de producir “chupones”. Tal vez el reemplazo de especies a través de bancos vegetativos sea un componente importante de la dinámica sucesional de los bosques tropicales secos.

2.2.2 Antecedentes en la dinámica de plántulas en bosques tropicales caducifolios

En uno de los pocos estudios realizados sobre el tema de sucesión secundaria en bosques tropicales caducifolios, Marod *et al.* (2002) estudiaron la producción de semillas y la dinámica de plántulas en un bosque estacional en la Estación de Investigación Mae Klong, al oeste de Tailandia. En su estudio, desarrollado durante seis años, se encontró lo siguiente: i) la abundancia de semillas producidas y la emergencia de plántulas varió notablemente entre años y especies, ii) la emergencia de plántulas fue diferencial entre especies en respuesta a la temporada de lluvias, iii) sin embargo, la mayoría de especies exhibieron un pico de emergencia entre el final de la temporada seca y el inicio de la temporada de lluvias y iv) las tasas más elevadas de mortalidad de plántulas ocurrieron durante la época seca.

Patrones semejantes a los anteriores se encontraron en un bosque seco en Jamaica (McLaren y McDonald, 2003) y en uno de Ghana (Lieberman y Li, 1992). En este último caso, el reclutamiento y la mortalidad de plántulas variaron en relación con los cambios estacionales de lluvia; el reclutamiento aumentó durante la época lluviosa, alcanzando máximos hasta el final del periodo de lluvias; la mortalidad durante el año fue más baja durante la temporada de lluvias (4%) y la más alta mortalidad (33%) ocurrió durante los meses secos. Marod *et al.* (2002) registraron 11.5% de supervivencia de plántulas durante la temporada de lluvias y sólo 6.1% durante la temporada seca. Lieberman y Li (1992) encontraron valores promedio de densidad de plántulas de entre 13 y 19 plántulas/m²; los sitios que estuvieron bajo sombra tuvieron densidades significativamente mayores que los expuestos a la radiación solar directa.

McLaren y McDonald (2003) estudiaron la dinámica de plántulas en sitios que fueron perturbados a diferentes intensidades por corte de árboles en un área de

bosque tropical caducifolio en Jamaica. El estudio mostró que la regeneración por semillas no fue afectada de manera importante por la perturbación relativamente baja (50% de los árboles con DAP \geq 5cm fueron cortados) o alta intensidad (100% de los árboles con DAP $>$ 2 cm fueron cortados), sin embargo, las densidades de plántulas de algunas especies disminuyeron a consecuencia de las condiciones ambientales creadas por las perturbaciones y los efectos estacionales sobre la dinámica de las plántulas fueron más pronunciados después de la perturbación.

Hoffman (1996) realizó un estudio sobre los efectos que tiene el fuego y la cubierta vegetal sobre el establecimiento de plántulas en una sabana neotropical. Su estudio mostró que el establecimiento de plántulas en sitios abiertos es menor que en sitios con el dosel parcial o totalmente cerrado; en sitios quemados menores de un año de edad el reclutamiento fue bajo, sin embargo durante el segundo año alcanzó los niveles de reclutamiento observados en sitios no perturbados.

Kennard *et al.* (2002) estudiaron el efecto de la intensidad de perturbación en los mecanismos de regeneración de un bosque tropical caducifolio en Bolivia. Encontraron que las plantas originadas de rebrotes fueron dominantes después de la perturbación, debido a que el sistema de raíces es más grande y puede ofrecer más área superficial para la toma de nutrientes y agua. Probablemente, las plantas originadas vegetativamente tienen sus raíces a mayor profundidad del suelo en menor tiempo que las plántulas provenientes de semillas. Esta diferencia puede dar una ventaja a los rebrotes, particularmente en el bosque tropical caducifolio donde el agua es un factor limitante.

Janzen (1988) encontró que la tasa de reclutamiento de plántulas es menor en los pastizales encontrados en áreas con bosque tropical perennifolio que en áreas con bosque tropical caducifolio. Este resultado puede deberse a lo siguiente: i) la carencia de vientos fuertes en el bosque tropical perennifolio, lo cuál puede impedir el movimiento de las semillas dispersadas por el viento hacia los pastizales, ii) las semillas del bosque tropical caducifolio que están en los pastizales se encuentran en ambientes semejantes a aquellos que se encuentran en el suelo del bosque (en términos de temperatura, radiación solar, humedad del ambiente, movimiento del viento) mientras que la diferencia ambiental es más pronunciada entre los pastizales y el bosque en las regiones tropicales húmedas. La mayoría de

las semillas de los árboles del bosque tropical caducifolio están adaptadas para sobrevivir largos periodos sin humedad, de modo que conservan su viabilidad durante más tiempo que las semillas de rápida germinación de muchas especies del bosque tropical perennifolio (Challenger, 1998)

2.2.3 Plántulas del bosque tropical caducifolio vs. plántulas del bosque tropical perennifolio

La mayoría de los estudios sobre establecimiento de plántulas en México, se han llevado a cabo en bosques tropicales perennifolios. No obstante, existe una gran diferencia entre el bosque tropical perennifolio y el bosque tropical caducifolio en términos de estructura, diversidad y composición de especies, frecuencia relativa de diferentes formas de vida, fenología, productividad, estacionalidad y otros aspectos funcionales (Gerhardt y Hytteborn, 1992; Khurana y Singh, 2000). Algunos investigadores que han trabajado en bosques tropicales caducifolios, se han dado cuenta que la dinámica de fase de claros, el paradigma de la dinámica de bosques tropicales perennifolios, no describe adecuadamente los patrones dominantes de disturbio y regeneración en el bosque tropical caducifolio (Kennard, 2002).

Otras diferencias importantes entre estos dos tipos de bosques son la viabilidad y latencia que presentan las semillas. En el bosque tropical caducifolio existe alta frecuencia de especies que producen semillas ortodoxas (permanecen vivas deshidratadas y pueden ser almacenadas durante largos periodos de tiempo sin perder viabilidad), aunque también existen especies con semillas recalcitrantes (pierden la viabilidad al deshidratarse) las cuales predominan en los bosques tropicales perennifolios (Khurana y Singh, 2000). Las raíces de las plántulas en el bosque tropical caducifolio son más conspicuas, es decir, la relación masa de raíz/masa de tallo es mayor en estos bosques secos (Lieberman y Li, 1992). La regeneración vegetativa de árboles es más importante en el bosque tropical caducifolio y más común que en el bosque tropical perennifolio (Ewel, 1977). En el bosque tropical caducifolio, la mayoría de las semillas germinan en la temporada de lluvias y las plántulas, que se encuentran en sitios abiertos, enfrentan una

competencia potencial con la flora herbácea que germina al mismo tiempo (Khurana y Singh, 2000). En el bosque tropical caducifolio los eventos de defoliación en etapas tempranas de la temporada de lluvias pueden afectar al crecimiento de las plántulas, mientras que un evento de defoliación al final del periodo de lluvias puede afectar la supervivencia de las plantas durante la temporada de sequía (Gerhardt, 1998). Las tasas de crecimiento son más lentas en el bosque tropical caducifolio que en el perennifolio, sin embargo, debido a que los bosques caducifolios son menores en altura y su estructura es más simple que el bosque tropical perennifolio, el bosque tropical caducifolio tiene el potencial de recuperarse a un estado maduro más rápidamente, y por lo tanto, son considerados más resilientes (Murphy y Lugo, 1986)

Khurana y Singh (2000) mencionan que la disponibilidad de agua en el suelo, la temperatura ambiental, el fuego, la disponibilidad de luz, los nutrientes del suelo, los depredadores y parásitos son los factores ambientales más importantes que influyen en el reclutamiento de plántulas en el bosque tropical caducifolio. Las etapas de semilla y plántula son importantes en la historia de vida de un árbol, debido a que pueden causar cambios drásticos en las poblaciones (Harcombe, 1987). Y estos procesos demográficos son importantes en la dinámica de poblaciones de los árboles (Cook, 1979).

2.3. Estructura del bosque

Estructura es un concepto impreciso que puede ser objeto de interpretación diversa por distintos autores, si bien todos parecen estar de acuerdo en que la estructura es la apariencia externa de la vegetación, su aspecto tal como se aprecia visualmente, donde cada individuo reacciona a caracteres distintos de la misma (Matteucci y Colma, 1982). Algunos interpretan la estructura como la disposición de estratos de las plantas (Whittaker, 1970), otros como la forma de vida y el tamaño de las hojas que predominan en la comunidad (Shimwell, 1971), otros como la resultante de la disposición espacial de las plantas y las características funcionales, tales como periodicidad del follaje, tamaño y forma de la hoja (Montoya-Maquín, 1966). Sin embargo, existe consenso en cuanto que la estructura del bosque generalmente abarca los siguientes aspectos: biomasa vegetal, variabilidad del tamaño de los árboles (usando al diámetro a la altura del pecho –DAP- como criterio de tamaño),

abundancia de tallos, composición y riqueza de especies y formas de crecimiento, distribución espacial de las especies (Lamprecht, 1989). Se estudia la estructura de una comunidad con el fin de entender la organización espacial de las especies que la constituyen y las respuestas funcionales y demográficas que estas tiene como un todo a los factores ambientales operantes (Whittaker, 1975). En los siguientes párrafos se darán algunas definiciones de los componentes principales de la estructura.

2.3.1. Formas de crecimiento

El concepto “forma de crecimiento” se refiere al aspecto externo, a la morfología y la distribución de meristemas de crecimiento de las plantas y fue uno de los primeros criterios empleados por los exploradores naturalistas y geógrafos para describir y definir la vegetación (Matteucci y Colma, 1982). Las formas de crecimiento agrupan a las plantas con características morfológicas que no son sensibles a cambios ambientales (Medina, 1995).

La dominancia de las diferentes formas de crecimiento en una comunidad en sucesión se modifica con el tiempo. En términos de biomasa, las plantas anuales y bianuales disminuyen rápidamente y después de algunos años las plantas perennes son las que dominan. Las plantas herbáceas latifoliadas generalmente disminuyen cuando compiten con las gramíneas en ambientes abiertos y son reemplazadas por las plantas leñosas en condiciones de sombra. Los patrones de dominancia de especies nativas comparadas con las exóticas de diferentes formas de crecimiento no están aún claros y parecen diferir entre diferentes trayectorias sucesionales (Bazzaz, 1996).

2.3.2. Abundancia y dominancia de especies

El número de individuos por especie, o abundancia, varía ampliamente en una comunidad. La abundancia es el número de individuos en un sitio y al expresarlo en términos de área se define como densidad (Dieleman, 2003; Matteucci y Colma, 1982). En general, se ha observado que en la mayoría de las comunidades hay muchas especies representadas por pocos individuos, y las especies con números crecientes de individuos son progresivamente menos numerosas (Matteucci y Colma, 1982). Este hecho ha llevado a investigar las causas (estocásticas,

ecológicas, biogeográficas) de la relación entre la abundancia y el número de la especie (Magurran, 2004). Este es un tema muy debatido actualmente, enmarcado en la llamada “Teoría Unificadora de la Biodiversidad y Biogeografía” propuesta por Hubbell (2001).

El patrón de distribución de las especies (e.g., el arreglo espacial de los individuos de las especies) es una característica importante en la ecología de comunidades. Se reconocen básicamente tres patrones: al azar, agregadas o uniformes (Whittaker, 1975). Estos patrones reflejan el resultado de procesos y mecanismos tales como: i) dispersión de propágulos, ii) influencia de la heterogeneidad ambiental en el establecimiento, crecimiento y mortalidad de las plantas, iii) actividad de enemigos naturales que actúan en función de la distancia a las plantas progenitoras y de la densidad de las poblaciones de plantas (Crawley, 1997).

La estructura de dominancia (jerarquías de abundancia y más propiamente de biomasa) entre especies en la comunidad se modifica a través de la sucesión (Bazzaz, 1996; Magurran 2004). La biomasa de una especie expresa la habilidad de la misma para obtener recursos y traducirlos en individuos de ciertos tamaños de manera que una especie con mayor dominancia tiene mayor abundancia e individuos de mayor talla. En hábitats de edad sucesional temprana, con sólo unas cuantas especies presentes, se espera una distribución geométrica en cuanto a la dominancia. Conceptualmente, en esta distribución geométrica, la especie con mayor contribución a la biomasa total de la comunidad utiliza la mitad de los recursos disponibles, la siguiente en dominancia utiliza la mitad de los recursos restantes y así sucesivamente (Magurran, 2004). Este tipo de estructura de dominancia ocurre en ambientes sucesionalmente tempranos, donde la colonización del hábitat abierto es fundamental al inicio del proceso de dominancia. En contraste, en hábitats de edad sucesional avanzada, donde operan ambientes limitados en recursos (por ejemplo, la luz disponible al nivel del suelo es reducida), aumenta el número de especies que tienden a dividir más finamente los recursos, tienen mayor grado de especialización de microhábitat y la biomasa entre especies muestra una mayor equitatividad (Bazzaz, 1996; Figura 2.1).

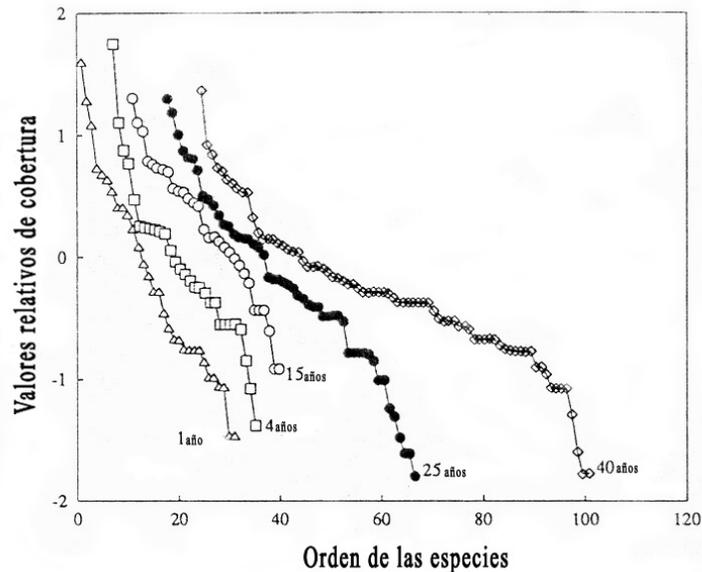


Figura 2.1. Patrones de dominancia diversidad a través de la sucesión en campos de entre uno y 40 años de abandono (Tomada de Bazzaz, 1996).

2.3.3 Riqueza de especies

La riqueza de especies puede ser definida como el número de especies de un taxón dado en un área determinada. Aunque esta definición parece sencilla su aplicación en muchas circunstancias implica incertidumbre ya que no se tiene con certeza la identificación de las entidades taxonómicas. Quizás el 75% de las especies del mundo continúan sin ser formalmente descritas y es difícil en el campo diferenciar entre especies. Los morfotipos o las morfoespecies proveen una solución práctica en esas circunstancias, donde se encuentran organismos que no se han registrado o que no pueden ser identificados. Las morfoespecies son taxa que son distinguibles considerando atributos morfológicos distintivos (Oliver y Beattie, 1996a).

2.3.4 Diversidad

Cuando la composición de la comunidad se describe en términos del número de especies, se ignora un aspecto importante de la estructura numérica de las comunidades. Se pasa por alto la información de que algunas especies son raras y otras comunes (Begon *et al.* 1988). Así, las medidas de diversidad toman en cuenta dos factores: riqueza de especies, que es el número de especies y la equitatividad,

que es la regularidad con que los individuos están distribuidos (Magurran, 1987; ver también párrafo 2.3.2 de este texto).

2.4 Características principales del bosque tropical caducifolio

Se estima que el bosque tropical caducifolio ocupaba el 42% de la superficie tropical mundial hacia el final del siglo XX (Murphy y Lugo, 1986). De acuerdo con el análisis del potencial de la vegetación en México, Rzedowski (1978, 1990) estima que este tipo de bosque abarcó 14% del territorio mexicano (alrededor de 270 000 km²). Con base en los mapas oficiales gubernamentales (SSP, 1981), alrededor del 8% del país (160 000 km²) cubierto con este bosque estaba todavía intacto a finales de 1970. Un análisis realizado a principios de 1990 sugiere que 30% de los terrenos con cobertura original de bosque tropical caducifolio ha sido convertido en tierras para la ganadería y la agricultura (Flores y Geréz 1994; Masera *et al.* 1997). En general, el estado de conservación de estos bosques en México es precario (Dirzo y Trejo, 2001).

En cuanto a la distribución geográfica en México, el bosque tropical caducifolio es particularmente característico de la vertiente pacífica donde cubre grandes extensiones, prácticamente continuas, desde el sur de Sonora y el suroeste de Chihuahua hasta Chiapas, continuándose a Centroamérica (Rzedowski, 1978). Otras áreas con bosque tropical caducifolio ocurren en la Depresión del Balsas, Istmo de Tehuantepec, Depresión Central de Chiapas y algunas áreas de la Península de Yucatán (Trejo y Dirzo, 2002). La precipitación media anual en estas regiones varía entre 300 y 1400 mm. La repartición de la lluvia durante el año es uno de los factores determinantes del área de distribución del bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978). La distribución desigual de la lluvia a lo largo del año puede dividirse en dos estaciones bien marcadas: lluviosa y seca. El número de meses secos consecutivos varía de cinco a ocho, lo cual da idea de lo acentuado de la aridez entre diciembre y mayo (Rzedowski, *op. cit.*). En la mayoría de los bosques tropicales caducifolios del país, otro factor crítico que define la distribución geográfica del mismo bosque es la temperatura y en especial la mínima extrema, que en general no es menor de 10° C.

La característica más sobresaliente de este tipo de vegetación la constituye la pérdida de las hojas durante el periodo de sequía, la cual afecta la gran mayoría, a menudo la totalidad, de los componentes vegetales de la comunidad. Aunque la caída del follaje no es necesariamente simultánea para las diferentes especies, son varios meses en los que se mantiene la fisonomía de letargo estacional. Numerosas plantas del bosque tropical caducifolio nunca poseen hojas y flores al mismo tiempo. Así, a mediados o al final de la época de sequía, cuando la temperatura alcanza sus valores máximos anuales, muchas especies leñosas se cubren de flores. En cuanto a la estructura del bosque tropical caducifolio, lo más frecuente es que haya un solo estrato arbóreo y uno arbustivo (Rzedowski, 1978; Gerhardt y Hytteborn, 1992).

El bosque tropical caducifolio es una comunidad que contiene alto porcentaje de la flora de México, debido a las características tan diversas de los sitios en donde se desarrolla (Zepeda-Gómez y Velázquez-Montes, 1999). Es probable que sean los ecosistemas más representativos de México debido a sus afinidades florísticas y a su cobertura potencial (constituyen la tercera zona ecológica más extensa del país); no obstante, son también de los menos estudiados (Challenger, 1998). Las diferencias tanto climáticas como estructurales y funcionales, entre los bosques tropicales caducifolios y los bosques tropicales perennifolios hacen que estos difieran en su vulnerabilidad y respuesta a la deforestación (Maass, 1995). Por ello, las formas de restauración en el bosque tropical caducifolio, obviamente deberán ser diferentes a los del bosque tropical perennifolio, no obstante que habría muchas similitudes (Janzen, 1988).

Grandes áreas que fueron cubiertas con bosque tropical caducifolio necesitan ser restauradas con el fin de revertir la tendencia actual de deforestación, de conservar la biodiversidad, la colonización natural y los procesos sucesionales. Sin embargo, para ello se requiere de conocimiento ecológico básico y sólido del proceso sucesional. Sin una guía apropiada, el manejo inapropiado del proceso puede estar dominado por especies que colonizan, persisten y dominan el ecosistema por periodos muy largos de tiempo, con la consecuente pérdida de biodiversidad y funciones del ecosistema (Khurana y Singh, 2000).

2.4.1 Estudios en el bosque tropical caducifolio en México

En el bosque tropical caducifolio de México se han realizado diversas investigaciones de ciencia básica sobre su dinámica y estructura, las cuales son de gran importancia ya que aportan conocimientos necesarios para restaurar y conservar las selvas bajas del país. Entre estas se cuentan las relativas al clima (Bullock, 1986, 1988; García-Oliva *et al.* 1991), a la composición florística (Lott, 1987, 1993), a la fenología de las especies vegetales (Bullock y Magallanes, 1990), a la composición faunística (Atkinson, 1986; Arizmendi *et al.* 1990; Ramírez-Bautista, 1994; Ceballos y Miranda, 2000), a las características del suelo (Solís, 1993), a la dinámica de los nutrimentos minerales en el suelo (Vitousek *et al.* 1989; Jaramillo y Sanford, 1995), al impacto de la conversión en la materia orgánica del mismo (Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1990; García-Oliva *et al.* 1994), a la dinámica de la rizósfera y fauna del suelo (Cuevas, 1995), entre otros. Estos estudios han generado aportaciones importantes. Se sabe por ejemplo, que la baja disponibilidad de los fosfatos es un factor limitante para el crecimiento de la vegetación; que la disponibilidad de los nutrimentos en el suelo depende de la alternancia y duración de los periodos de lluvia y de sequía, así como de la mineralización de la hojarasca acumulada. Se ha encontrado que la riqueza en nutrimentos de un suelo varía y es espacialmente mayor en los pies de montes y en lado norte de las montañas (efecto ladera), que en las partes altas y al sur de las montañas. En el mismo sentido, se sabe que durante la conversión de la selva baja caducifolia a pastizales las tasas de pérdida de materia orgánica son mayores a las registradas para cualquier otro ecosistema tropical.

Diversos autores han analizado la estructura y composición de la comunidad de plantas leñosas perennes del bosque tropical caducifolio en Chamela, principalmente las que forman parte del dosel. La caracterización se limitó a los árboles con DAP \geq 5cm y se basó en la información de 49 parcelas de 0.1 ha (20 x 50). Por parcela se registraron entre 19 y 52 especies (Durán *et al.* 2002). Trejo y Dirzo (2002) desarrollaron el estudio más extenso conocido para México el cuál abarcó el análisis de la composición y estructura de la comunidad leñosa del bosque tropical caducifolio de 20 localidades distribuidas en todo el país.

3 PREGUNTAS E HIPÓTESIS

El estudio del fenómeno de sucesión secundaria en áreas de bosque tropical caducifolio es un tema poco desarrollado. En particular, virtualmente no se ha explorado como se desarrolla la vegetación de sotobosque (plantas pequeñas ≤ 1 m de altura, incluyendo las comunidades regenerativas de especies arbóreas, arbustivas y lianas) en campos agropecuarios abandonados. La comunidad de sotobosque incluye el potencial regenerativo de las especies (plántulas y brinzales) y su estudio puede aportar ideas sobre la composición y estructura futuras del bosque a partir de un momento dado de la sucesión. En este contexto, el presente estudio documenta trayectorias sucesionales de composición y estructura de la comunidad de sotobosque de bosques secundarios desarrollados a partir de praderas ganaderas abandonadas en una región tropical estacionalmente seca. Las preguntas principales del presente estudio son: ¿Es la edad de abandono un buen indicador de las tendencias de cambio en la estructura y composición de las comunidades sucesionales de plantas del sotobosque? ¿Qué tan rápido ocurren estas tendencias durante los primeros 12 años de sucesión? ¿Qué tan rápido cambia la disponibilidad lumínica a nivel del suelo a lo largo de estos 12 años? ¿Cómo cambia la contribución relativa de especies exóticas (pastos ganaderos y plantas asociadas) y nativas a lo largo de este lapso sucesional? ¿Después de 12 años de sucesión, que tanto la composición y estructura de la comunidad de sotobosque se parece a aquella de bosques maduros prístinos, es decir, en qué medida la recuperación de los atributos de la comunidad del sotobosque ocurre durante los primeros 12 años de sucesión? ¿Cuál es la contribución de diferentes formas de crecimiento (árboles, arbustos, hierbas y trepadoras) a la riqueza y diversidad de especies, abundancia, cobertura y dominancia de la comunidad del sotobosque a lo largo de la sucesión? ¿Pueden diferenciarse gremios de especies que se reemplazan a través de la sucesión?

De acuerdo con lo anterior, se espera que al aumentar la edad de abandono la composición y estructura del sotobosque de los bosques secundarios tienda a parecerse al de los bosques maduros prístinos. A medida que el dosel del bosque secundario crece, se espera una disminución en el nivel de luz en el sotobosque,

una disminución en la abundancia, cobertura y diversidad de especies de las formas herbáceas y trepadoras, que crecen en ambientes abiertos, y un aumento en las formas arbóreas, arbustivas y lianas que son de mayor tolerancia a la sombra.

4 OBJETIVOS

4.1 Objetivo General

Caracterizar la estructura y composición de comunidades de sotobosque a lo largo de una cronosecuencia de praderas ganaderas abandonadas en una región tropical estacional.

4.2 Objetivos particulares

- Determinar tendencias sucesionales de la abundancia, cobertura, riqueza de especies y diversidad de especies de plantas herbáceas y trepadoras así como de plántulas y brinzales de árboles, arbustos y lianas a través de la sucesión secundaria.
- Cuantificar la disponibilidad lumínica (porcentaje de apertura del dosel) en las diferentes edades sucesionales.
- Explorar la existencia de gremios sucesionales que ocurren en diferentes etapas de la sucesión secundaria en praderas ganaderas abandonadas.

5 AREA DE ESTUDIO

5.1 Localización

El presente trabajo se llevó a cabo dentro y en las inmediaciones de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixamala, en el Municipio de La Huerta ($19^{\circ}29'$ y $19^{\circ}34'$ Norte y $104^{\circ}58'$ y $105^{\circ}04'$ Oeste), Jalisco. Esta reserva se encuentra aproximadamente a 120 km al norte de Manzanillo, en el margen del río Cuixamala (Ceballos y Miranda, 2000; García-Oliva *et al.* 2002; Figura 5.1).

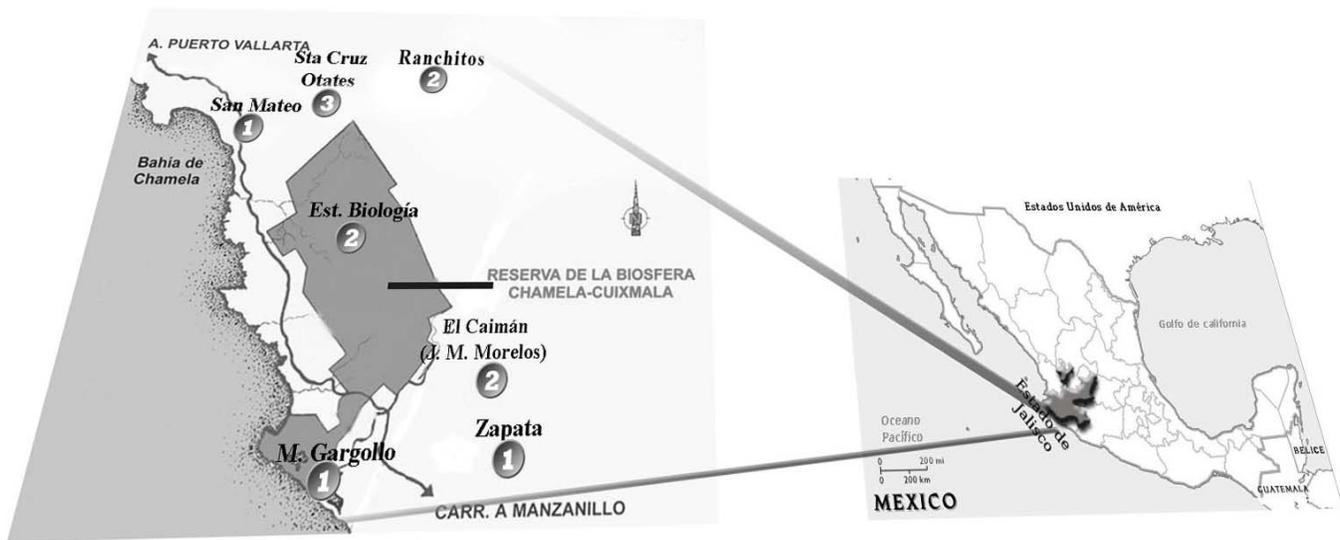


Figura 5.1. Localización del área de estudio. Los puntos grises indican los sitios que fueron seleccionados y los números indican la cantidad de parcelas establecidas en cada sitio.

5.2 Geología

La mayoría de los afloramientos en el área, están formados por granitos, granodioritas y tonalitas; algunas secuencias de rocas volcánicas se pueden observar frecuentemente de composición andesítica-dacítica; cerca de la EBCH se encuentra una brecha con líticas angulares principalmente de composición andesítica (Schaaf, 2002).

5.3 Clima

Pueden reconocerse cuatro estaciones en la costa central del Pacífico mexicano: La primera es una primavera seca, que abarca parte de marzo hasta mayo; la segunda estación es el inicio de lluvias en junio y julio; la tercera estación es la época de lluvias propiamente dicha, que abarca desde agosto hasta octubre y por último, la temporada invernal, que incluye de noviembre hasta parte de marzo (García-Oliva *et al.*, 2002). La temperatura media anual es de 20.6° C (1978-2000). La humedad relativa ambiental se mantiene por arriba de 65% durante todo el año; las fuentes principales de humedad son la evaporación y transpiración locales, los vientos alisios húmedos al inicio del verano y sobre todo, los ciclones tropicales durante septiembre y octubre; la precipitación media anual de la Estación de Biología de Chamela (ver ubicación en Figura 5.1) es de 788mm (1977-2000), con amplia variación interanual, que varió desde 453 mm en 1985, hasta 1393 mm en 1992 (García-Oliva *et al.* 2002; Figura 5.2). El tipo de clima en el área de estudio, de acuerdo a la clasificación de Köppen modificado por García (1988), es Aw_{oi} el cual corresponde a un clima cálido subhúmedo, con cociente de precipitación temperatura media anual de 32 (P/T), lluvias en verano, 5.6% de lluvia invernal y con régimen isotermal (García-Oliva *et al.*, 2002).

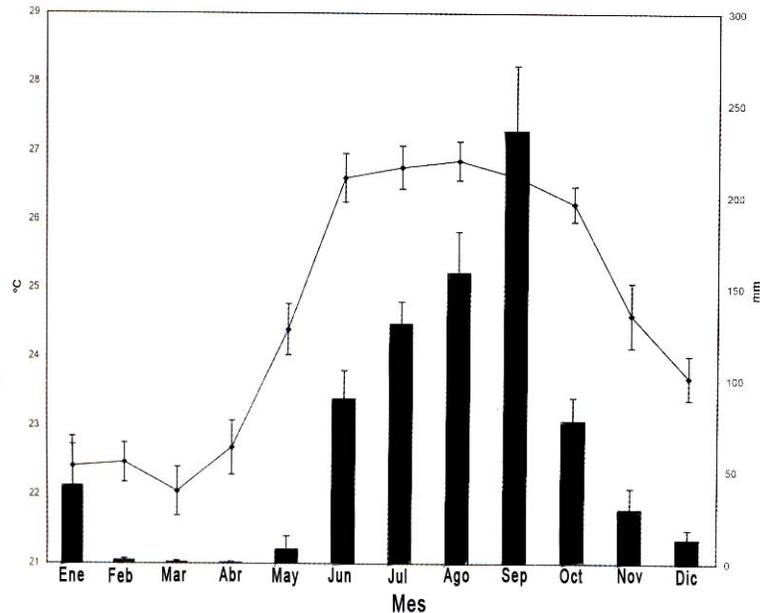


Figura 5.2. Promedios mensuales y error estándar de la temperatura media y precipitación (1978-2000), de la Estación de Biología Chamela (Tomado de García-Oliva, 2002)

5.4 Suelos

Los principales tipos de suelos en las diferentes unidades geomórficas son: a) Montañas: los suelos corresponden a Regosoles luvi-éutricos y éutricos, Lixosol háplico, Regol stagni-éutrico; b) Lomerios: Regosoles éutricos y Cambisoles éutricos; c) Superficies de nivelación: Regosoles éutricos y Faeozems háplicos; d) Superficies de erosión: Lixosol háplico; e) Valle: Flucisol éutrico (Cotler *et al.* 2002)

5.5 Vegetación

Los principales tipos de vegetación de la costa de Jalisco son la selva baja caducifolia, selva mediana subperennifolia, vegetación riparia, manglar, matorral xerófilo, vegetación de dunas costeras y el palmar; donde el bosque tropical caducifolio es por su extensión, la vegetación más importante, lo mismo que en la reserva de la biósfera Chamela-Cuixmala (Ceballos y Miranda, 2000). Se han registrado 125 familias de plantas vasculares en la región de Chamela-Cuixmala; de las cuales las que tienen mayor número de especies son las Leguminosae con 160 especies y Euphorbiaceae con 94 especies; ambas comprenden el 22.2% de toda la flora (Lott y Atkinson, 2002). La flora de la región, se compone básicamente de un grupo de especies restringidas a la región Pacífico y de otro grupo de amplia distribución neotropical; en total, se reportan 1,220 especies y 544 géneros de plantas vasculares para esta localidad (Lott y Atkinson, 2002).

5.6 Uso del suelo

El bosque tropical caducifolio en la región de Chamela ha sufrido numerosos cambios desde antes de la llegada de los españoles hasta la actualidad. Estos cambios, sin embargo, han aumentado en las pasadas cuatro décadas, ocasionando que las relaciones planta-hombre se hayan intensificado de manera importante en tiempos recientes (Bye *et al.* 2002).

La población actual se distribuye en aproximadamente 60 asentamientos humanos con tres cabeceras municipales, 14 poblaciones y más de 43 rancherías; las actividades locales son la agricultura, la ganadería, la extracción de madera, los trabajos de construcción, los servicios de apoyo al turismo y un gran número de

personas que emigra a los Estados Unidos de América (Bye *et al.* 2002). El uso del suelo se caracteriza por una agricultura de temporal con labranza manual y por tracción animal, una agricultura de riego con labranza mecanizada; el pastoreo se practica en la vegetación natural y praderas cultivadas (Bye *et al. op. cit.*).

En general, en el bosque tropical caducifolio los grupos mestizos utilizan menos especies de plantas que los grupos indígenas; además, la mayoría de las plantas empleadas por los mestizos se ocupan con fines medicinales y menos con fines alimenticios; mientras que presenta el patrón opuesto en los indígenas (Bye *et al.* 2002). El incremento en extensión y la disminución de los ciclos de descanso del sistema agrícola roza-tumba-quema, ha cambiado la estructura y la composición del bosque tropical caducifolio, hacia un bosque espinoso; la conversión completa del bosque a pastizal inducido de zacate guinea y buffel (*Panicum maximum* Jacq. y *Cenchrus ciliaris* L.) y la consecuente invasión de zonas ruderales por estos pastos forrajeros, representa una amenaza para la vegetación original (Bye *et al. op. cit.*). La acción humana de la transformación intencional y accidental es un factor dominante en varias zonas de la región y requiere programas inmediatos para promover la protección de la vegetación, así como la restauración de zonas con plantas nativas (Bye *et al.* 2002).

6 MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Diseño experimental

6.1.1 Sitios de estudio

Se establecieron 12 sitios de 1.1 ha (120m x 90m) cada uno, tratando de cubrir una cronosecuencia de campos abandonados representativos del mosaico de bosques secundarios existentes en la localidad de estudio. La cantidad de sitios por edad de abandono fue el siguiente: tres de un año o menos, tres de entre 3 y 5 años, tres de entre 8 y 12 años y tres sitios de bosque maduro sin perturbación humana. La edad de abandono se obtuvo a través de entrevistas a los propietarios de los terrenos y de vecinos a los mismos. Dado que no es posible ubicar de manera confiable la edad exacta de abandono, los sitios se asignaron a las categoría de edad sucesional antes indicadas.

Cada sitio de bosque secundario fue cercado con cuatro hileras de alambre de púas para aislarlo de la actividad del ganado. En cada sitio, se establecieron tres parcelas permanentes de 20 x 50 m. Para la presente investigación sólo se utilizó la parcela A que se está usando para el estudio de la dinámica de sucesión secundaria. Las otras dos parcelas se están empleando en otros estudios experimentales. En cada parcela A, se establecieron al azar 12 cuadrantes permanentes de 1m x 1m (Figura 6.1). En total se muestrearon 144 m² en las 12 parcelas de estudio.

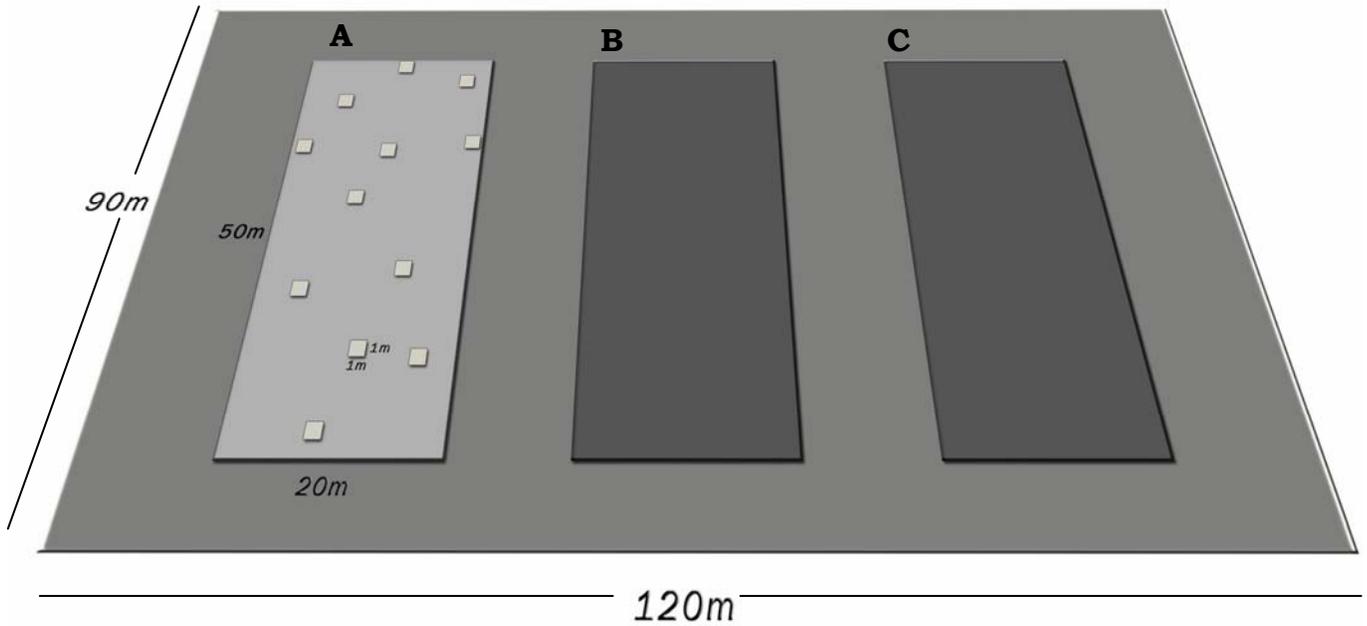


Figura 6.1. Esquema de un sitio de estudio. Este consta de tres parcelas (A, B y C). En la parcela A se establecieron 12 cuadrantes de 1 m² los cuáles fueron empleados en el presente estudio. Las parcelas B y la C se destinaron para la realización de otros estudios del proyecto general (ver texto para más detalles).

Se indican los nombres de los sitios de estudio con su respectiva categoría de edad sucesional (Cuadro 6.1). Los sitios tuvieron una orientación al S, E, W, SE y SW con el fin de abarcar áreas donde el agua es más restringida y el bosque más seco. Se seleccionaron laderas suaves (15° - 35°) ya que el bosque tropical caducifolio se encuentra principalmente en zonas de ladera.

Cuadro 6.1. Nombres de las sitios de estudio y categoría de edad sucesional determinado por el número aproximado de años de abandono en la región de la Huerta, Jalisco. Al momento de su abandono, todos los sitios fueron usados como praderas ganaderas.

Sitios	Categoría de edad sucesional
Santa Cruz Otates	Bosque secundario 0-1años de abandono 1
Ejido Zapata	Bosque secundario 0-1años de abandono 2
San Mateo	Bosque secundario 0-1años de abandono 3
Santa Cruz Otates	Bosque secundario 3-5 años de abandono 1
Ranchitos	Bosque secundario 3-5 años de abandono 2
Ejido Caimanes	Bosque secundario 3-5 años de abandono 3
Santa Cruz Otates (parcela escolar)	Bosque secundario 8-12 años de abandono 1
Ranchitos	Bosque secundario 8-12 años de abandono 2
Ejido Caimanes	Bosque secundario 8-12 años de abandono 3
Estación de Biología (EBCH)	Bosque Maduro 1
Mercedes Gargollo	Bosque Maduro 2
Estación de Biología (EBCH)	Bosque Maduro 3

6.1.2 Censo de vegetación

Todas las plantas y rebrotes con alturas de entre 10 y 100 cm fueron registrados en los 144 cuadrantes de 1 m² en el mes de octubre de 2004, en el periodo de lluvias. Con la ayuda de un experto botánico¹ se identificaron, en lo posible, las plantas a nivel de especie. De otra manera, se identificaron a nivel de género, familia o bien sólo como morfoespecie. Cada planta fue asignada a una de las siguientes formas de crecimiento, de acuerdo con Lott y Atkinson (2002): i) árboles, plantas leñosas que en la fase adulta generalmente alcanzan 4 m o más de altura, de tallo simple o ramificado arriba de 1.3 m, ii) arbustos, plantas leñosas que en fase adulta poseen varias ramas o troncos emergentes al nivel del suelo, iii) trepadoras, plantas mecánicamente dependientes, que requieren soporte del tallo para crecer, incluyendo formas herbáceas y leñosas (lianas), iv) herbáceas, plantas mecánicamente independientes, sin tejido leñoso incluyendo especies de ciclo anual, bianual y perennes.

Estrictamente se define a una plántula como el estado de desarrollo de las plantas que inicia con su emergencia a partir de la semilla y se continúa mientras se

¹ M. C. Alfredo Pérez-Jiménez, Instituto de Ecología, UNAM

desarrolla a expensas de los cotiledones (Vogel, 1980). Sin embargo, en términos prácticos, esta definición es difícil de emplear en el campo dado que las estructuras cotiledonares se encuentran en muchos casos por debajo del suelo (por ejemplo, en aquellas denominadas hipocotiledonares). Por esta razón, en el presente trabajo se consideran a las plántulas y brinzales (plantas leñosas juveniles que ya no dependen de los cotiledones) en conjunto incluyendo a las menores de 1 m, como antes de mencionó. Cada planta de las especies de árboles y arbustos registrada se etiquetó con un número particular y se midió la altura en centímetros, desde el nivel del suelo hasta parte superior de la copa. También se midió en centímetros el diámetro máximo y el diámetro transversal de la cobertura foliar de cada planta. A las plantas herbáceas sólo se les midió la cobertura. Se obtuvieron de cada especie y morfoespecie ejemplares de referencia, que también se emplearán para formar una colección de plantas juveniles y herbáceas de las especies vegetales de la zona.

6.1.3 Ambiente lumínico

Se empleó un densitómetro para cuantificar el porcentaje de cielo abierto (apertura del dosel) por arriba de 1.3 m sobre el nivel del suelo. El densitómetro es un espejo cóncavo (ca. 10 cm de diámetro) reticulado en 24 cuadros de 0.5 cm, montado en una estructura de madera y con un nivel. Para su uso, cada cuadro se divide imaginariamente en cuatro partes. El espejo se coloca horizontalmente y se cuenta el número de cuadros pequeños donde al menos la mitad de su área está libre de cobertura (ramas, hojas, troncos). El número de cuadritos se multiplica por un factor de corrección de 1.04 con lo que se obtiene un porcentaje de apertura del dosel, el cual es un estimador directo de la disponibilidad de luz en ese punto. Dado que existe el problema de paralaje, en cada punto de medición se tomaron cuatro lecturas, orientando el densitómetro al Norte, Oeste, Sur y Este. En otros trabajos se ha obtenido correlaciones estrechas ($R^2 > 0.95$) entre medidas de luz fotosintéticamente activa (PAR por sus siglas en inglés) y el porcentaje de apertura del densitómetro (Anten *et al.* 2003).

6.2 Análisis de datos

6.2.1 Estructura

Abundancia. Se obtuvieron valores de abundancia (número de registros en un cuadrante) por sitio considerando 12 m² (conjunto de cuadrantes por parcela) como la unidad de muestreo. La abundancia se obtuvo por especie, por forma de crecimiento y para la comunidad total.

Cobertura. Se estimó la cobertura foliar ó área de suelo cubierta por la proyección vertical de la copa de una planta, a partir de los diámetros de cobertura usando la siguiente ecuación:

$$CF = \pi \left(\frac{D1}{2} \right) \left(\frac{D2}{2} \right)$$

CF= Cobertura foliar

D1= diámetro mayor

D2 = diámetro transversal al diámetro mayor

La cobertura se obtuvo por especie, forma de crecimiento y para la comunidad total. Finalmente se cuantificó el porcentaje total de suelo cubierto por vegetación de sotobosque y por forma de crecimiento, dividiendo la cobertura absoluta entre el área muestreada y multiplicando este cociente por cien.

Frecuencia. Se cuantificó el número de cuadros en los que se registró cada especie y forma de vida en cada uno de las parcelas. Este número se expreso en términos porcentuales dividiéndolo entre el número total por parcelas (12).

Valor de importancia. Krebs (1994) indica que la importancia estructural de distintas especies y formas de crecimiento en una comunidad se puede evaluar a partir de sus valores de importancia relativa (VIR). El índice de valor de importancia se obtiene mediante la suma de la abundancia (A), dominancia (en el presente caso indicado por la cobertura C) y la frecuencia (F) relativa. Los valores

relativos se obtienen mediante el porcentaje representado por la especie o la forma de crecimiento respecto al total de la comunidad y el atributo estructural en cuestión ($VIR = Ar+Cr+Fr$). Por lo tanto el valor de importancia máximo es 300.

Riqueza de especies. La riqueza de especies es la cantidad de especies en un área determinada. El estimador más sencillo para determinar la riqueza de especies es el número total de especies observadas (RE_{obs}) en el área muestreada. Sin embargo, el número de especies observadas siempre subestima la riqueza de especies (Houllier *et al.* 1998), ya que una muestra no cubre el total del área con todas las especies. Por esta razón, otros métodos han sido desarrollados para determinar los valores más cercanos a la riqueza real de especies en un sitio. Determinar la riqueza de especies es difícil por el hecho de que entre más muestras se tomen, mayor será el número de especies que se registren, debido a que la mayoría de las especies son raras y al abarcar mayor área es posible incorporar un mayor número de especies de baja abundancia (Gotelli y Colwell, 2001). Otro problema consiste en que los individuos de muchas especies están espacialmente agregados y al realizar un muestreo aleatorio existe la probabilidad de que una fracción de este conjunto de especies no sean registradas (Gotelli y Colwell, 2001). Para estimar la riqueza de especies en el presente estudio se utilizó la riqueza de especies observada (RE_{obs}) y se seleccionaron tres estimadores no paramétricos de la riqueza real de especies que son sugeridos como los más apropiados para plántulas de bosques tropicales (Chazdon *et al.* 1998). Estos estimadores subsanan en parte los problemas de subestimación de la riqueza de especies debido a la agregación y rareza de las especies. Los estimadores empleados en este estudio fueron el ACE (Abundance Coverage Estimator, basado en la abundancia), ICE (Incidence Coverage Estimator, basado en registros de presencia/ausencia) y Chao-2 (basados también en registros de presencia/ausencia). Estos estimadores se emplearon a través del programa EstimateS 7.5 (Colwell, 2005).

Diversidad de especies. Se obtuvo la diversidad de especies mediante el índice de Shannon-Wiener (H') y el índice de Simpson (D) por forma de crecimiento y para toda la comunidad de sotobosque en las 12 parcelas de estudio. Ambos índices se

basaron en la proporción (p_i) aportada por una especie al valor de abundancia total de la comunidad o para el total de abundancia de una forma de crecimiento.

Índice de Shannon (H')

$$H' = -\sum p_i \ln(p_i)$$

Índice de Simpson (D)

$$D = \sum p_i^2$$

Al considerar el logaritmo de p_i , el índice H' pondera en mayor grado la ocurrencia de especies de baja abundancia de manera que entre mayor es H' mayor es el número de especies y/o la equitatividad de la abundancia entre las especies. Por el contrario, el índice D pondera en mayor grado a las especies dominantes (de mayor abundancia). El componente p_i^2 indica la probabilidad de que al elegir dos individuos de la comunidad al azar resulten de la misma especie. El inverso de las sumas de todas las p_i^2 determina el número de especies dominantes en la comunidad.

Relación dominancia-diversidad. Existen diferentes métodos para investigar la relación entre la dominancia (aporte a la biomasa de una comunidad) y la riqueza de especies en las comunidades bióticas. Uno de los métodos más informativos en este aspecto son las llamadas “curvas dominancia-diversidad” (Magurran, 2004). Las especies se arreglan en secuencia de la mayor a la de menor rango de dominancia en el eje de las X's y la abundancia (o cobertura) de la especies en escala logarítmica en el eje de las Y's. Así, las especies que tienen abundancia que difiere en varios órdenes de magnitud pueden ser acomodadas fácilmente en una misma gráfica. La forma de las curvas dominancia-diversidad se usa para inferir diferentes procesos de organización de las comunidades (Magurran, 2004). Por ejemplo, las curvas geométricas (rectas con pendiente negativa en la gráfica semi-

log) implican mecanismos de colonización diferencial conformando ensambles de unas cuantas especies con alta dominancia, típicas de comunidades serales de estadios sucesionales tempranos (e.g., Bazzaz, 1996). Las curvas de alta equitatividad (pendientes de la curva poco pronunciadas) como las llamadas “log-normal” o de la “vara partida” implican mecanismos de elevada coexistencia de especies por una fina repartición de microhábitats (Magurran, 2004). Estas últimas se observan en comunidades con estadios avanzados de sucesión (Bazzaz, 1996). En el presente estudio se utilizó el análisis de curvas de dominancia-diversidad para caracterizar los cambios en la estructura de la comunidad de sotobosque a través de la sucesión y explorar posibles mecanismos de organización de dichas comunidades (Magurran, 2004). Para este propósito se empleó la cobertura como criterio de dominancia de las especies y se mezcló la información de las tres parcelas de cada categoría de edad de abandono para obtener una curva de dominancia-diversidad por edad sucesional.

Un método alternativo de representar la relación dominancia-diversidad es el de las llamadas “curvas ABC” (Magurran, 2004). En estas curvas sobre el eje X se ordena en escala logarítmica el orden numérico de dominancia de las especies (de mayor a menor dominancia). En el eje Y se indica el porcentaje acumulado de dominancia al considerar en forma sucesivas a las especies en la secuencia del eje X. En la misma gráfica se incorpora una curva basada en la abundancia como criterio de dominancia y otra basada en cobertura (u otro indicador de biomasa) como indicador de dominancia. La diferencia entre las dos curvas revela aspectos de la distribución de la abundancia y biomasa de las especies en la comunidad. Con este método es posible hacer inferencias sobre la organización de la comunidad a lo largo del gradiente sucesional. Por ejemplo, bajo un proceso inicial de sucesión puede ocurrir que una sola especie de baja abundancia colonice el área con individuos que rápidamente se desarrollan acaparando una parte importante de los recursos disponibles. Este proceso daría como resultado un porcentaje pequeño de abundancia pero uno elevado en biomasa para esa especie (Magurran 2004).

6.2.2 Análisis estadísticos

Diferencias estructurales entre categorías de edad sucesional. Dado que no se puede saber la edad del bosque maduro, para evaluar las diferencias estructurales entre los sitios se categorizaron en cuatro edades sucesionales: 0-1, 3-5, 8-12 años de abandono y bosque maduro, cada una con tres parcelas como réplicas. Para determinar las diferencias en la abundancia, cobertura, riqueza de especies y la diversidad de especies entre categorías sucesionales, a nivel de las formas de crecimiento y del total de la comunidad, se emplearon Análisis de Devianza (modelos lineales generalizados). Para el caso de variables discretas (de conteos) se empleó un error tipo Poisson y una función de unión logarítmica; en caso de problemas de sobredispersión el modelo se reescaló siguiendo los criterios establecidos en Crawley (1993). La devianza explicada por el factor (en nuestro caso la categoría de edad de abandono, con cuatro niveles) se aproxima a un valor de X^2 con $n-1$ grados de libertad. Para el caso de variables continuas (cobertura, índices de diversidad) se empleó un error tipo normal y una función de unión de identidad. En este caso los resultados de los modelos lineales son equivalentes a los de un Análisis de Varianza (ANOVA) en el cual el efecto del factor se evalúa con el estadístico F con n (número de categorías de edad sucesional), m (número de parcelas por categoría de edad sucesional). Los modelos lineales generalizados fueron procesados a través del paquete estadístico GLIM 3.77 (Green y Payne, 1994). Cuando el factor tuvo efectos significativos sobre la variable de respuesta se aplicó una prueba *a posteriori* de t para identificar las categorías de edad de abandono estadísticamente diferentes (Crawley, 1993).

Para explorar las tendencias de cambio en los atributos estructurales de la comunidad de sotobosque a través de los primeros 12 años de sucesión se emplearon análisis de regresión ajustando las tendencias a diferentes modelos y seleccionando aquel con el máximo nivel de explicación de la varianza entre sitios.

Ordenación de especies por estadios sucesionales. Con el fin de determinar la agrupación de especies en función de las categorías sucesionales, se llevó a cabo un Análisis de Correspondencias de las especies y sitios a través del programa Orden 2.0 (Ezcurra, 1992). El Análisis de Correspondencias es una técnica de ordenación

indirecta donde los gradientes ambientales son inferidos a partir de los datos de las especies (Ludwig y Reynolds, 1988). Las relaciones entre estos gradientes y las variables ambientales pueden ser examinadas posteriormente, generalmente mediante un análisis de correlación. La ordenación se llevó a cabo considerando valores de presencia-ausencia de las especies. Con la ordenación de especies y sitios, se emplearon a las especies con mayor valor de importancia para definir diferentes grupos que ocurrieron de manera diferencial a través del gradiente sucesional. Para ello, se obtuvo un valor de importancia relativa (VIR) de cada especie por categoría de edad sucesional, dividiendo el valor de importancia de la especie i en una categoría de edad sucesional j entre la suma de los valores de importancia de esa especie en todas las categorías sucesionales. Finalmente, el VIR se graficó en función de la categoría de edad sucesional para determinar los patrones de reemplazo entre especies.

7 RESULTADOS

7.1 Composición florística

En total se encontraron 815 plántulas, distribuidas en 118 morfoespecies bien diferenciadas de las cuales 52 se identificaron a nivel de especie, 25 a nivel de género, 29 a nivel de familia y 12 no se pudieron asignar a algún nivel taxonómico (ANEXO I). Se determinaron ocho familias en los bosques de 0-1 año de abandono, representadas por 111 individuos y 15 morfoespecies. Siete de estas familias tuvieron un porcentaje mayor al 5% del total de individuos para esta categoría sucesional (Cuadro 7.1). En el bosque de 3-5 años de abandono se registró un total de 174 individuos y 39 morfoespecies, pertenecientes a 19 familias. Cinco familias tuvieron un porcentaje mayor al 5% del total de individuos para esta categoría de edad sucesional (Cuadro 7.1). De un total de 20 familias, 257 individuos y 55 morfoespecies en el bosque secundario de 8-12 años de abandono, tres familias tuvieron un porcentaje mayor al 5% del total de los individuos (Cuadro 7.1). En la categoría de bosque maduro se registraron 19 familias, representadas por 52 morfoespecies y 275 individuos. Seis de estas familias representaron un porcentaje mayor a 5% del total de individuos para esta categoría de edad sucesional (Cuadro 7.1).

Para la forma de crecimiento arbóreo, del total de 134 registros, se identificaron 49 morfoespecies de las cuales 29 se reconocieron a nivel de especie, 10 a nivel de género, cinco a nivel de familia y cinco no se identificaron. Para la forma de vida arbustiva, de un total de 120 registros, se identificaron 19 morfoespecies de las cuáles siete se reconocieron a nivel de especie, seis a nivel de género y seis a nivel de familia. En la forma de crecimiento herbácea se obtuvieron 502 registros y 34 morfoespecies de las cuáles 13 se identificaron a nivel de especie, siete a nivel de género, 11 a nivel de familia y tres no fueron taxonómicamente identificadas. Finalmente, para la forma de crecimiento de plantas trepadoras se obtuvieron 57 registros y nueve morfoespecies de las cuales se identificaron dos a nivel de especie, tres a nivel de género y cuatro a nivel de familia.

Cuadro 7.1. Familias con porcentaje de abundancia mayor al 5% en sitios que representan cuatro categorías de edad sucesional secundaria del bosque tropical caducifolio. El porcentaje de abundancia considera al número total de registros obtenidos en un área de 36 m² por categoría de edad sucesional. En la última columna se exhibe el número de morfoespecies registrado para cada familia en cada categoría de edad sucesional en la región de La Huerta, Jalisco.

Etapas sucesional	Familia	Composición %	No. de especies
0-1 años	Fabaceae	37.8	5
	Poaceae	16.2	2
	Compositae	14.4	1
	Acanthaceae	9.9	2
	Euphorbiaceae	8.1	2
	Convolvulaceae	7.2	1
	Polygonaceae	5.4	1
3-5 años	Malvaceae	31.6	2
	Fabaceae	26.3	12
	Acanthaceae	14.0	3
	Compositae	6.4	1
	Poaceae	6.4	1
8-12 años	Fabaceae	43.9	15
	Acanthaceae	29.4	10
	Malvaceae	5.9	2
BM	Acanthaceae	46.9	7
	Euphorbiaceae	17.1	6
	Fabaceae	10.9	13
	Bignoniaceae	6.2	1
	Poaceae	5.4	1
	Sapindaceae	5.0	2

7.2. Disponibilidad de luz

En este estudio, la apertura del dosel fue significativamente diferente ($F_{3,8}=18.3$, $P < 0.0006$) entre las diferentes categorías de edad sucesional (Figura 7.1). La apertura del dosel fue disminuyendo conforme avanzó la edad sucesional de los sitios; los bosques secundarios de 0-1 años de abandono tuvieron un promedio de 67.5% de apertura del dosel, los bosque secundarios de 3-5 años de abandono tuvieron un promedio de 26%, los bosques secundarios de 8-12 años de abandono no fueron significativamente diferentes a los bosque maduros con promedio de 12.4% y 9.7% de apertura del dosel respectivamente.

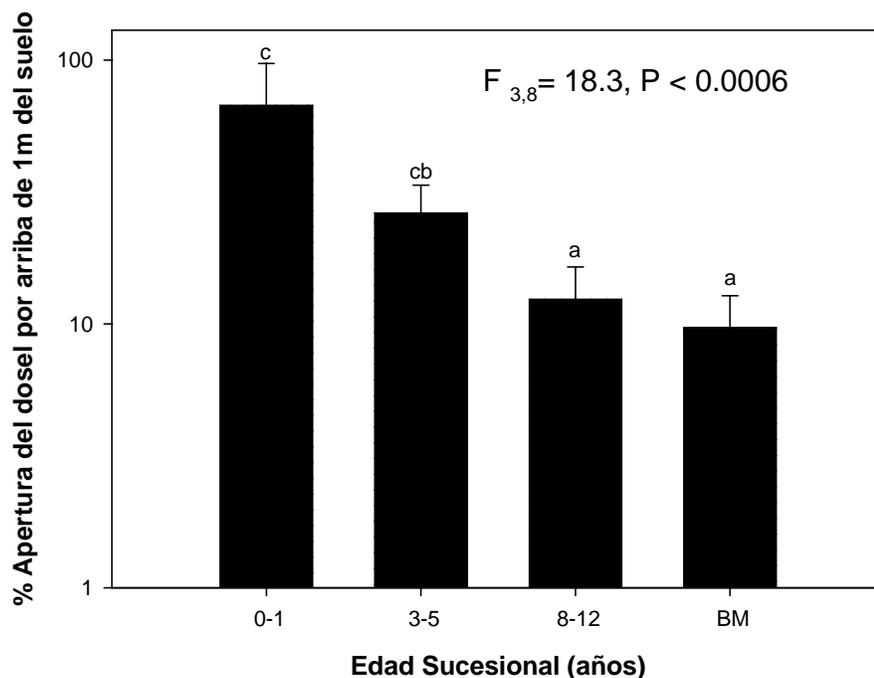


Figura 7.1 Disponibilidad de luz (apertura del dosel >1 m) entre comunidades vegetales de diferente categoría de edad sucesional en el Municipio de La Huerta, Jalisco. Cada barra representa el promedio de tres sitios y la línea vertical por encima de las barras un error estándar. Los sitios que no comparten letras iguales difieren significativamente ($P < 0.5$).

7.3 Estructura

7.3.1 Abundancia

La Figura 7.2 muestra la variación del promedio de abundancia de plantas del sotobosque (número de registros en 12m²), por forma de crecimiento y por comunidad total, entre las categorías de edad sucesional. La abundancia de árboles fue significativamente menor ($X^2=9.312$, $gl=3$, $P=0.025$) únicamente para la categoría sucesional de 0 a 1 años de abandono (Figura 7.2a). Los arbustos estuvieron ausentes en etapas sucesionales tempranas y aumentaron conforme avanzó la edad sucesional, aunque el único valor significativamente diferente fue el elevado valor del bosque maduro ($X^2=39.66$, $gl=3$ $P<0.000.1$; Figura 7.2b). Las plantas herbáceas mostraron un aumento de abundancia durante los primeros 12 años de abandono y una disminución en bosque maduro; sin embargo, esta tendencia no fue significativa (Figura 7.2c). Las plantas trepadoras están presentes en todas etapas serales y aunque existió una tendencia de aumento con la edad sucesional esta no fue estadísticamente significativa (Figura 7.2d). La abundancia de toda la comunidad (mezclando todas las formas de crecimiento) aumentó significativamente con la edad sucesional, en los sitios de 8 a 12 años de abandono y en bosque maduro con mayor abundancia que los sitios más jóvenes (Figura 7.2e).

La Figura 7.3 muestra cambios en la abundancia relativa de las diferentes formas de crecimiento entre las categorías de edad sucesional. En etapas tempranas, las plantas herbáceas contribuyeron con más de 80% del valor de abundancia total de la comunidad y este porcentaje disminuyó con la categoría de edad sucesional hasta 34% en el bosque maduro. La abundancia relativa de comunidad de árboles fue reducida en el primer año de sucesión, aumentó hasta 17% después de los 3 años de sucesión y se mantuvo bastante constante hasta la etapa de bosque maduro. Las plantas de especies arbustivas contribuyeron con mayor porcentaje conforme aumentó la edad sucesional de los sitios pasando de una contribución marginal al inicio de la sucesión hasta cerca de 40% en el bosque maduro. Las plantas trepadoras contribuyeron con el segundo aporte de abundancia relativa al

inicio de la sucesión pero este aporte se mantuvo más o menos a lo largo del proceso (Figura 7.3).

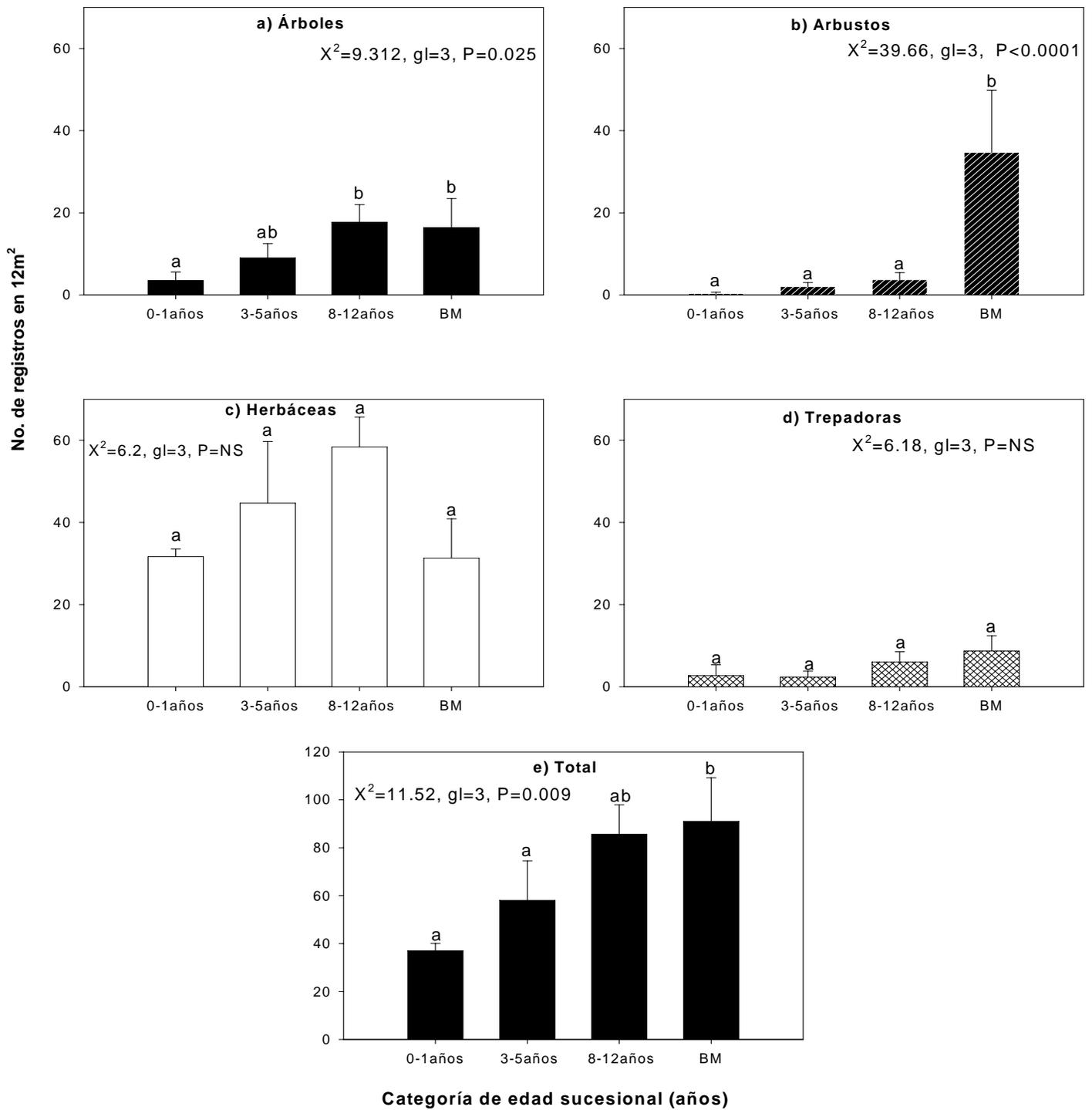


Figura 7.2. Variación de la abundancia de plantas menores a 1 m de altura entre comunidades vegetales de diferente categoría de edad sucesional en el municipio de la Huerta, Jalisco. por forma de crecimiento y en conjunto (sumando todas las formas de crecimiento). Cada barra representa el promedio de tres sitios y la línea vertical por encima de las barras un error estándar. Dentro de cada histograma, los sitios que no comparten letras iguales difieren significativamente ($P<0.05$)

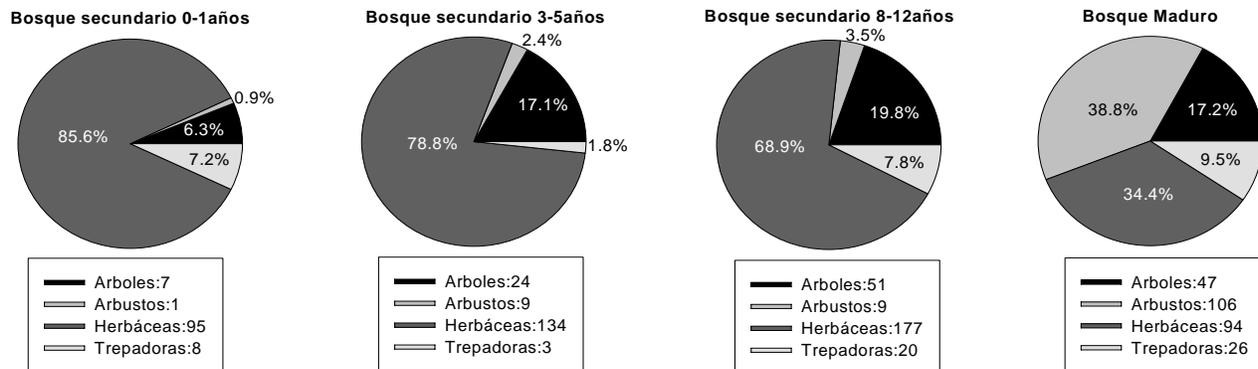


Figura 7.3 Cambios sucesionales de la abundancia relativa de plantas menores a 1 m de altura con diferente forma de crecimiento en el municipio de la Huerta, Jalisco. Los porcentajes expresan la fracción representada por una forma de crecimiento respecto al total de registros obtenidos en los tres sitios de cada categoría de edad sucesional. En los recuadros se muestra el número de registros por cada forma de crecimiento en 36 m².

7.3.2 Cobertura foliar

La Figura 7.4 muestra la variación de la cobertura foliar del sotobosque entre los sitios con diferentes categorías de edad sucesional. Los árboles no mostraron diferencia entre las categorías de edad sucesional. La cobertura de arbustos aumentó significativamente con la sucesión aunque sólo el bosque maduro fue significativamente mayor al resto de las categorías de edad sucesional (Figura 7.4b). La cobertura de las plantas herbáceas disminuyó en forma notoria y significativamente con la edad de abandono (Figura 7.4c). Finalmente, las plantas trepadoras mostraron una tendencia similar a la de las plantas herbáceas pero esta tendencia no fue estadísticamente significativa (Figura 7.4d). En conjunto, la cobertura de la comunidad de sotobosque mostró una clara tendencia con el avance de la edad sucesional (Figura 7.4e).

Al igual que con la abundancia, la contribución relativa de las formas de crecimiento a la cobertura total de la comunidad presenta un patrón similar de cambio con el avance de la sucesión a aquel mostrado por la abundancia (Figura 7.5). Sin embargo, se pueden resaltar algunas diferencias. 1) los árboles y arbustos tienen una contribución prácticamente nula respecto a la cobertura en los sitios de 0-1 de abandono. 2) las plantas trepadoras tienen una contribución relativa mayor por cobertura que por abundancia en todas las categorías de edad sucesional. 3),

los árboles tienen una contribución menor en cobertura relativa que en abundancia en todas las categorías de edad sucesional (compare Figuras 7.3 y 7.5).

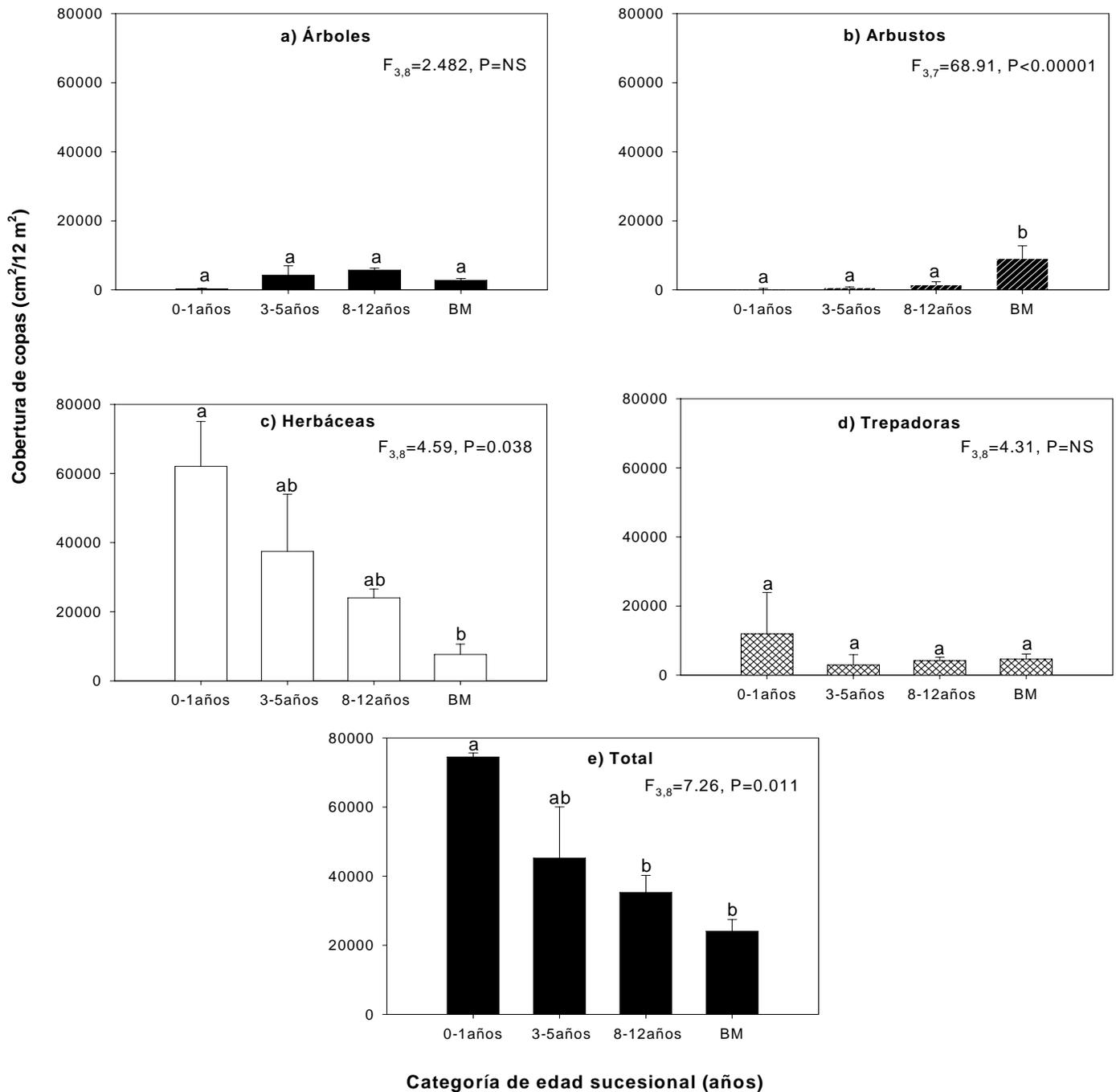


Figura 7.4. Variación de la cobertura foliar de plantas menores a 1 m de altura entre comunidades vegetales de diferente categoría de edad sucesional en el municipio de la Huerta, Jalisco, por forma de crecimiento y en conjunto (sumando todas las formas de crecimiento). Cada barra representa el promedio de tres sitios y la línea vertical por encima de las barras un error estándar. Dentro de cada histograma, los sitios que no comparten letras iguales difieren significativamente ($P<0.05$)

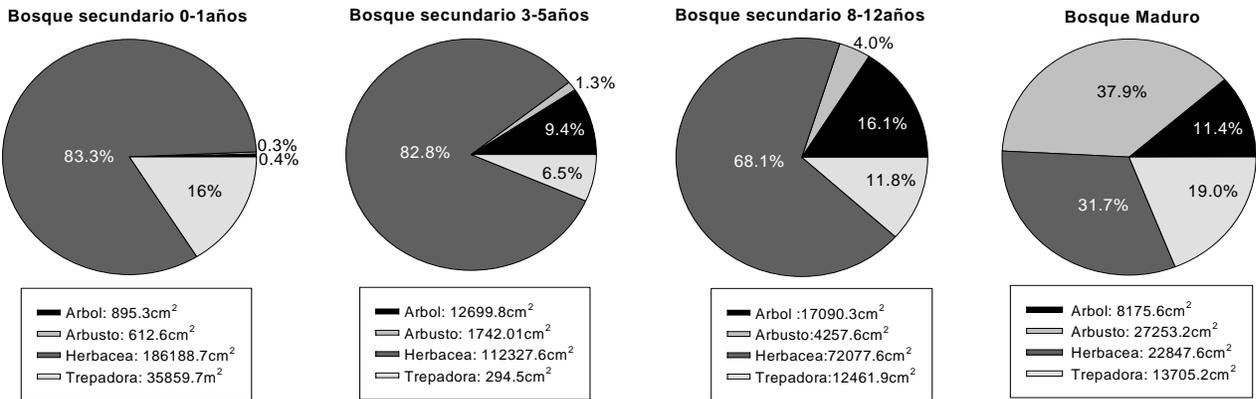


Figura 7.5. Cambios sucesionales de la cobertura foliar relativa de plantas menores a 1 m de altura con diferente forma de crecimiento en el municipio de la Huerta, Jalisco. Los porcentajes expresan la fracción representada por una forma de crecimiento respecto al total de la cobertura obtenidos en los tres sitios de cada categoría de edad sucesional. En los recuadros por debajo de cada pie muestran el área de cobertura foliar por cada forma de crecimiento en 36 m².

7.3.3 Frecuencia

La Figura 7.6 muestra la frecuencia relativa de especies que mostraron diferente amplitud de distribución espacial (porcentaje de cuadrantes en la que una especie fue registrada) dentro de las parcelas de estudio. Si se considera a toda la comunidad, la frecuencia de especies con distribución restringida (presencia en menos del 6% de los cuadrantes por parcela) fue preponderante en todas las categorías de edad sucesional lo cual indica la existencia de muchas especies raras o de distribución agregada a lo largo de la sucesión. En la categoría de edad de 0-1 años de abandono ocurrió un porcentaje importante (cerca del 40%) de especies con amplia distribución espacial. En ninguna categoría de edad sucesional se encontraron especies que cubriesen la totalidad del área muestreada por parcela. Las especies de menor amplitud espacial fueron arbustivas y trepadoras (no mostradas en la Figura 7.6).

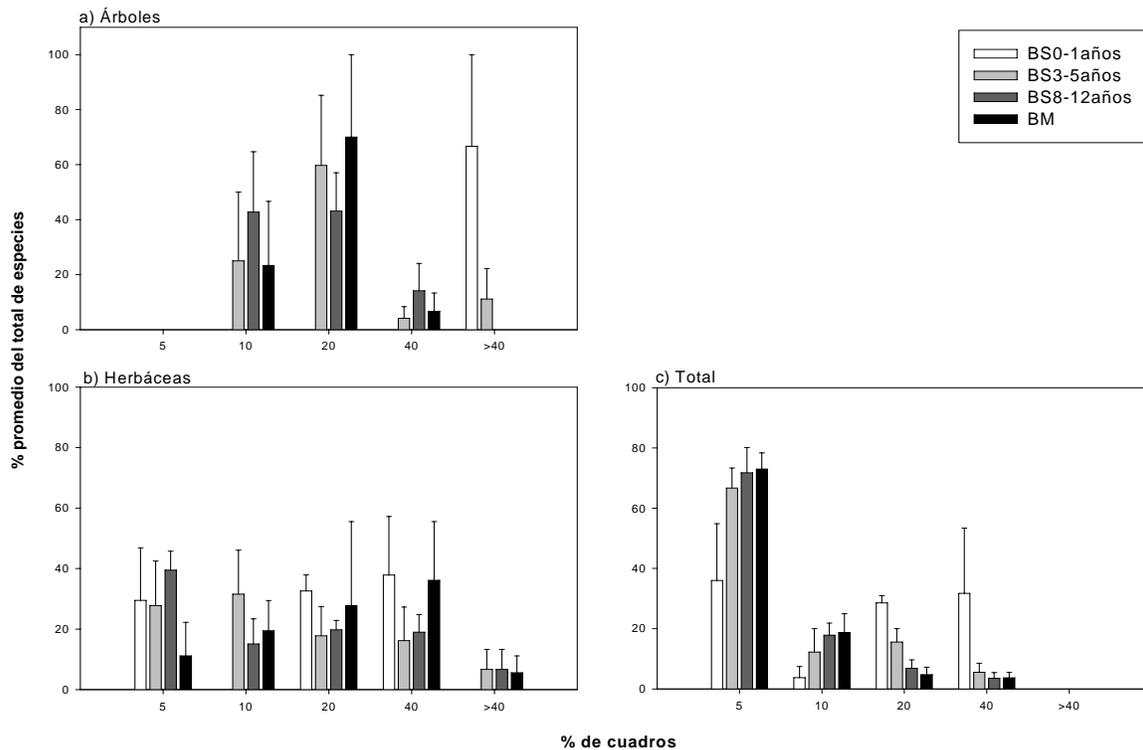


Figura 7.6. Porcentaje de cuadros en donde fueron registradas plantas ≤ 1 m de altura entre diferentes categorías de edad sucesional en el Municipio de la Huerta, Jalisco.

7.3.4 Valor de importancia

La Figura 7.7 muestra el cambio del valor de importancia de las diferentes formas de crecimiento en función de la categoría de edad sucesional. Resulta evidente que las plantas herbáceas tienen el máximo valor de importancia al inicio de la sucesión y este disminuye a medida que avanza la edad de abandono. Las otras formas de vida muestran la tendencia contraria, sobre todo la forma arbustiva que junto con la herbácea constituyen 70% del valor de importancia total de la comunidad de plantas en el bosque maduro. Las plantas trepadoras muestran máximos de valor de importancia al inicio y al final de la sucesión (Figura 7.7).

En la comunidad de plantas arbóreas las especies con mayor valor de importancia fueron *Coccoloba liebmanni* (Polygonaceae), *Bauhinia paultetia* (Fabaceae) y *Croton roxanae* (Euphorbiaceae). Las especies con mayor valor de importancia en la comunidad de plantas arbustivas fueron *Senna* sp.1 (Fabaceae)

Jacquinia pungens (Theophrastaceae) y *Malpighia* sp.1 (Malphigiaceae). En el estrato herbáceo las especies más importantes fueron *Elytraria imbricata* (Acanthaceae), *Indigofera constricta* (Fabaceae), *Panicum maximum* (Poaceae). La especie más importante de trepadoras fue *Serjania* sp.1 (Sapindaceae). Las tres especies más importantes en la categoría de 0-1 años de abandono fueron el zacate exótico *Panicum maximum* (Poaceae), una herbácea Compuesta y la herbácea nativa *Elytraria imbricata* (Acanthaceae). En el bosque secundario de 3-5 años de abandono las especies con mayor valor de importancia fueron una herbácea Malvaceae, *Panicum maximum* (Poaceae), *Elytraria imbricata* (Acanthaceae), la misma herbácea Compuesta que en la categoría anterior y el árbol *Bauhinia paultetia* (Fabaceae). En el bosque de 8-12 años las cinco especies más importantes fueron la herbácea nativa *Indigofera constricta* (Fabaceae), la misma herbácea Acanthaceae, *Elytraria imbricata*, la herbácea nativa *Justicia* sp.2 (Acanthaceae) y el arbusto nativo *Ruellia albiflora* (Acanthaceae). Las siete especies con mayor valor de importancia en el bosque maduro fueron el arbusto *Ruellia foetida* (Acanthaceae), *Elytraria imbricata*, la misma Acanthaceae, una liana Bignonaceae, el arbusto *Acalypha* sp.1, la liana *Serjania* sp.1 (Sapindaceae) y el pasto nativo *Lasiacis rescifolia* (Poaceae). En el ANEXO I se muestra el valor de importancia, abundancia y cobertura para todas las especies en los 12 sitios de estudio.

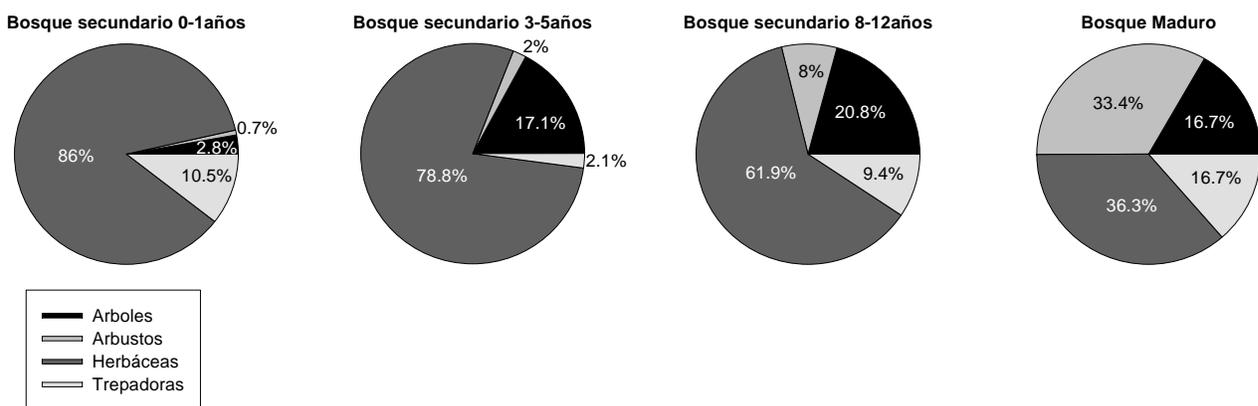


Figura 7.7. Cambios sucesionales del valor de importancia relativa de plantas menores a 1 m de altura con diferente forma de crecimiento en el municipio de la Huerta, Jalisco. Los porcentajes expresan la fracción representada por una forma de crecimiento respecto al total del valor de importancia obtenidos en los tres sitios de cada categoría de edad sucesional. En el recuadro se muestran la forma de crecimiento.

7.4 Riqueza y Diversidad de especies

7.4.1 Riqueza de especies

El número promedio de morfoespecies (de aquí en adelante referidas como “especies”) que se encontraron por sitio (en 12 m²) fue de 16. La riqueza de especies varió desde cuatro especies, en el sitio de Santa Cruz Otates (categoría de 0-1 años de abandono), hasta 27 en el sitio Ranchitos 2 (bosque secundario de 8-12 años). La riqueza observada de especies a nivel de toda la comunidad aumentó significativamente con la edad sucesional. En los sitios con 8-12 años de abandono no difirieron significativamente de aquellos de bosque maduro (Cuadro 7.2a). El mismo patrón se observó usando los estimadores ACE e ICE de la riqueza real de especies, aunque en este caso la única categoría de edad sucesional estadísticamente diferente fue la de 0-1 años con los estimadores ACE e ICE. Con el estimador Chao-2 no se encontraron diferencias significativas entre las categorías sucesionales. Según estos estimadores, la riqueza real de especies debería ser casi el doble de la riqueza de especies observadas (Cuadro 7.2).

Esta riqueza aumentó significativamente con la edad sucesional en las formas de crecimiento de árboles, arbustos y trepadoras; la excepción fue el grupo de plantas herbáceas las cuales mostraron una riqueza de especies estadísticamente homogénea a través de la cronosecuencia. Usando los diferentes estimadores de la riqueza real de especies, estas tendencias se hicieron más fuertes (Cuadro 7.2).

La contribución relativa de las formas de crecimiento a la riqueza de especies total por categoría de edad sucesional se muestra en la Figura 7.8. Las especies de plantas herbáceas disminuyen conforme avanza la edad sucesional, constituyendo 75% de las especies en los sitios de 0-1 año de abandono hasta 24% en los bosques maduros. La comunidad de especies arbóreas es un importante componente en la riqueza de especies desde etapas sucesionales tempranas y se vuelve la forma de crecimiento más rico en especies desde los sitios con 3-5 años de abandono en adelante. La riqueza de la comunidad de arbustos aumenta con la edad sucesional, desde 10% en bosques de 3-5 años de abandono hasta 30% en bosques maduros. Finalmente, las plantas trepadoras representan el componente menos rico en especies en todas las etapas sucesionales (Figura 7.8). Puede observarse que a lo largo de la sucesión se pasa de una comunidad dominada por taxa de plantas

herbáceas a otra en que las especies de árboles y arbustos constituyen la mayor parte de la riqueza total de la comunidad de sotobosque del bosque maduro. Es también interesante notar que la estructura de riqueza de especies por formas de crecimiento de bosques secundarios de 8-12 años es ya semejante a aquella del bosque maduro (Figura 7.8).

7.4.2. Diversidad de especies

La diversidad de especies, considerando tanto el índice de Shannon como el de Simpson, para toda la comunidad de plantas del sotobosque tendió a aumentar con la categoría de edad sucesional, sin embargo esta tendencia no fue significativa (Cuadro 7.3). La misma trayectoria se encontró para las formas de crecimiento arbóreo, arbustivo y de trepadoras. La tendencia fue significativa para los árboles y plantas trepadoras pero no para los arbustos (Cuadro 7.3). Para las plantas herbáceas, la diversidad de especies no varió significativamente entre las categorías de edad sucesional.

Cuadro 7.2. Riqueza de especies de comunidades de plantas del sotobosque (≤ 1 m de altura) en diferentes etapas sucesionales de campos agropecuarios abandonados en el municipio de La Huerta, Jalisco. Los valores representan el promedio de la riqueza de especies (número de especies en 12 m²) para tres sitios por categoría sucesional y en paréntesis se muestra un error estándar. Para diferentes formas de crecimiento y para el conjunto total, se indican diferentes estimadores de la riqueza de especies: a) riqueza de especies observadas (RE_{obs}), b) riqueza real de especies según el estimador no paramétrico ACE, c) riqueza real de especies según el estimador no paramétrico ICE y c) riqueza real de especies según el estimador no paramétrico Chao-2. Los sitios que no comparten letras iguales son estadísticamente diferentes ($P < 0.05$).

a) Riqueza de especies observada (RE _{obs})						
	BS 0-1años	BS 3-5años	BS 8-12 años	Bosque Maduro	χ^2	P
Árboles	0.67 ±(0.33) ^a	5.33 ±(1.45) ^b	8.66 ±(1.45) ^b	7.67 ±(1.20) ^b	27.48	>0.0001
Arbustos	0.33 ±(0.33) ^a	1.33 ±(0.33) ^a	2.67 ±(0.88) ^{ab}	5.00 ±(1.52) ^b	16.63	0.0008
Herbáceas	6.67 ±(1.45) ^a	7.33 ±(1.20) ^a	8 ±(2.08) ^a	5.33 ±(0.67) ^a	1.75	NS
Trepadoras	0.33 ±(0.33)	0.66 ±(0.66)	2.67 ±(0.33)	1.67 ±(0.33)		
Total	7.67 ±(1.86) ^a	15.00 ±(2.89) ^b	22 ±(3.21) ^c	19.67 ±(1.45) ^c	24.73	>0.0001

b) Estimador ACE						
	BS 0-1años	BS 3-5años	BS 8-12 años	Bosque Maduro	χ^2	P
Árboles	0.83 ±(0.44) ^a	15.87 ±(4.78) ^b	15.69 ±(4.63) ^b	21.08 ±(1.57) ^b	30.43	>0.0001
Arbustos	0.50 ±(0.5) ^a	2.33 ±(0.83) ^a	6.33 ±(2.52) ^b	7.45 ±(2.14) ^b	25.12	>0.0001
Herbáceas	9.50 ±(3.67) ^a	9.72 ±(0.55) ^a	9.49 ±(3.07) ^a	6.31 ±(1.25) ^a	2.89	NS
Trepadoras	0.33 ±(0.33)	0.66 ±(0.66)	3.86 ±(1.16)	2.41 ±(0.70)		
Total	13.34 ±(6.27) ^a	28.48 ±(3.92) ^b	36.08 ±(8.80) ^b	33.13 ±(3.29) ^b	8.61	0.034

c) Estimador ICE						
	BS 0-1años	BS 3-5años	BS 8-12 años	Bosque Maduro	χ^2	P
Árboles	1 ±(0.50) ^a	17.66 ±(6.12) ^b	19.21 ±(5.65) ^b	27.65 ±(2.17) ^c	29.69	>0.0001
Arbustos	0.5 ±(0.50) ^a	2.33 ±(0.83) ^a	7 ±(3.04) ^b	7.68 ±(1.75) ^b	29.02	>0.0001
Herbáceas	9.83 ±(3.93) ^a	11.92 ±(0.81) ^a	12.31 ±(3.73) ^a	11.41 ±(5.17) ^a	1.14	NS
Trepadoras	0.33 ±(0.33)	0.66 ±(0.66)	4.68 ±(0.91)	2.48 ±(0.74)		
Total	14.42 ±(6.48) ^a	38.59 ±(12.27) ^b	54.29 ±(10.75) ^b	51.54 ±(9.71) ^b	11.14	0.01

d) Estimador Chao-2						
	BS 0-1años	BS 3-5años	BS 8-12 años	Bosque Maduro	χ^2	P
Árboles	1 ±(0.50) ^a	12.92 ±(3.97) ^b	13.79 ±(3.52) ^b	25.63 ±(3.03) ^c	37.15	>0.0001
Arbustos	0.5 ±(0.50) ^a	2.33 ±(0.83) ^a	7 ±(3.04) ^b	6.91 ±(1.50) ^b	26.02	>0.0001
Herbáceas	11.5 ±(5.20) ^a	10.39 ±(0.59) ^a	10.59 ±(3.37) ^a	7.52 ±(2.13) ^a	2.72	NS
Trepadoras	0.33 ±0.33	0.66 ±0.66	3.75 ±(0.14)	2 ±(0.5)		
Total	18.83 ±(9.14) ^a	32.29 ±(9.78) ^a	42.08 ±(9.69) ^a	39.98 ±(4.96) ^a	4.15	NS

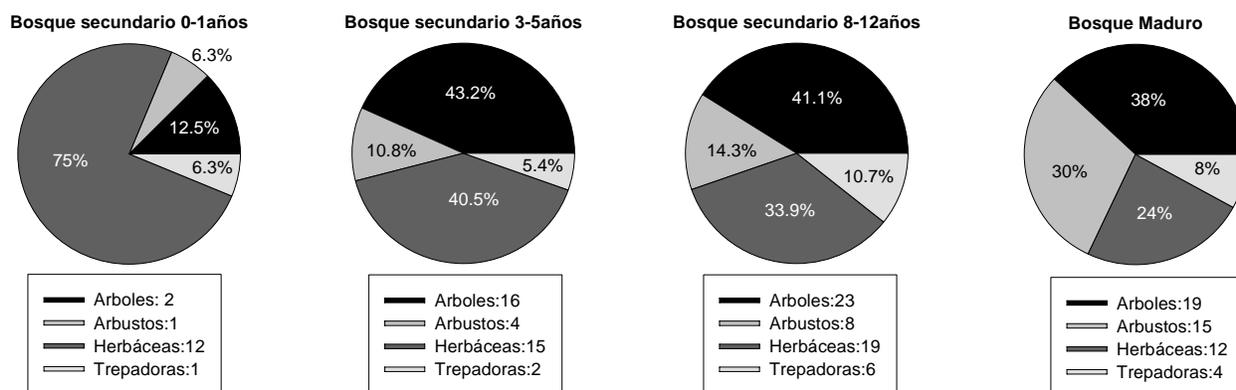


Figura 7.8. Cambios sucesionales de la riqueza relativa de especies de plantas menores a 1 m de altura con diferente forma de crecimiento en el municipio de la Huerta, Jalisco. Los porcentajes expresan la fracción representada por una forma de crecimiento respecto al total de la riqueza de especie obtenidos en los tres sitios de cada categoría de edad sucesional. En los recuadros se muestra el número de especies por cada forma de crecimiento en 36 m².

Cuadro 7.3. Diversidad de especies (Índice de Shannon e Índice de Simpson) de comunidades de plantas del sotobosque (≤ 1 m de altura) en diferentes etapas sucesionales de campos agropecuarios abandonados en el municipio de La Huerta, Jalisco. Los valores representan el promedio de diversidad de especies en 12 m² para tres sitios por categoría sucesional (en paréntesis se muestra un error estándar) para comunidades de diferente forma de crecimiento y para el conjunto total. Los sitios que no comparten letras iguales son estadísticamente diferentes ($P < 0.05$).

Árboles						
<i>Diversidad</i>	<i>Edad sucesional</i>				<i>F</i>	<i>P</i>
	0-1 años	3-5 años	8-12 años	Bosque Maduro		
Shannon (H')	0 ±(0.00) ^a	1.37 ±(0.25) ^b	1.92 ±(0.14) ^b	1.8 ±(0.02) ^b	36.64	< 0.001
Simpson	0.67 ±(0.33) ^a	3.48 ±(0.87) ^{ab}	5.70 ±(0.82) ^b	5.11 ±(0.45) ^b	11.70	0.003
Arbustos						
<i>Diversidad</i>	<i>Edad Sucesional</i>				<i>F</i>	<i>P</i>
	0-1 años	3-5 años	8-12 años	Bosque Maduro		
Shannon (H')	0 ±(0.00) ^a	0.23 ±(0.23) ^a	0.81 ±(0.41) ^a	0.99 ±(0.30) ^a	2.81	NS
Simpson	0.33 ±(0.33) ^a	1.33 ±(0.33) ^a	2.52 ±(0.78) ^a	2.28 ±(0.69) ^a	3.04	NS
Herbáceas						
<i>Diversidad</i>	<i>Edad Sucesional</i>				<i>F</i>	<i>P</i>
	0-1 años	3-5 años	8-12 años	Bosque Maduro		
Shannon (H')	1.54 ±(0.15) ^a	1.52 ±(0.17) ^a	1.55 ±(0.34) ^a	1.35 ±(0.10) ^a	0.20	NS
Simpson	3.97 ±(0.57) ^a	3.58 ±(0.72) ^a	4.08 ±(1.14) ^a	3.27 ±(0.33) ^a	0.24	NS
Trepadoras						
<i>Diversidad</i>	<i>Edad Sucesional</i>				<i>F</i>	<i>P</i>
	0-1 años	3-5 años	8-12 años	Bosque Maduro		
Shannon (H')	0 ±(0.00) ^a	0 ±(0.00) ^a	0.88 ±(0.11) ^b	0.34 ±(0.17) ^a	16.64	<0.001
Simpson	0 ±(0.00) ^a	0 ±(0.00) ^a	2.29 ±(0.21) ^c	1.33 ±(0.18) ^b	64.82	<0.001
Total						
<i>Diversidad</i>	<i>Edad Sucesional</i>				<i>F</i>	<i>P</i>
	0-1 años	3-5 años	8-12 años	Bosque Maduro		
Shannon (H')	1.67 ±(0.21) ^a	2.10 ±(0.20) ^a	2.44 ±(0.21) ^a	2.27 ±(0.15) ^a	2.90	NS
Simpson	4.45 ±(0.95) ^a	5.84 ±(1.46) ^a	7.63 ±(1.94) ^a	6.27 ±(1.36) ^a	0.79	NS

Existió una relación lineal, positiva y significativa, entre la riqueza de especies y la edad de abandono durante los primeros 12 años de la sucesión (Figura 7.9a). Igualmente, la diversidad de especies (H') aumentó con la edad de abandono durante este lapso de tiempo (Figura 7.9b). La edad de abandono explicó el 70% ($F_{1,8} = 15.33$, $P < 0.001$) y el 50% ($F_{1,8} = 7.1$, $P < 0.001$) de la variación entre sitios de la riqueza y diversidad de especies, respectivamente.

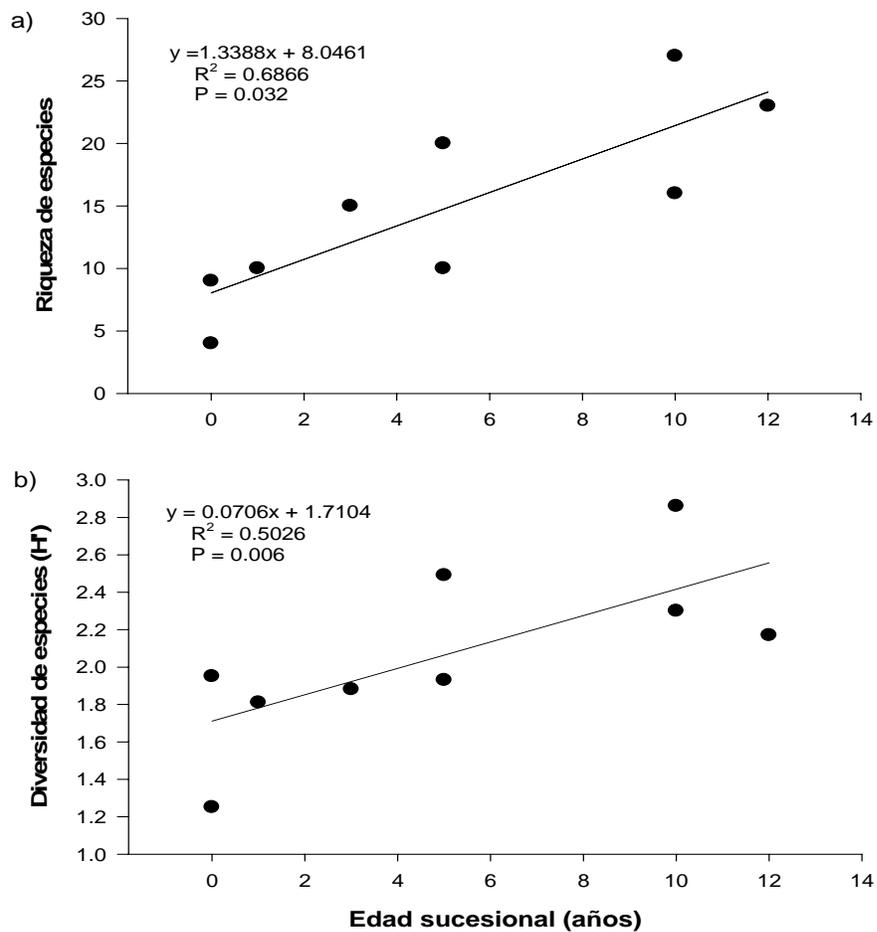


Figura 7.9. Relación entre la edad después del abandono y la riqueza de especies a) y la diversidad (H') de especies b) para nueve campos agropecuarios abandonados en el municipio de La Huerta, Jalisco.

7.4.3 Relación dominancia-diversidad

La forma de la curva dominancia-diversidad de la comunidad del sotobosque cambió con la categoría de edad sucesional. En la etapa sucesional inicial (categoría de edad de abandono de 0-1 años) la curva es de tipo geométrica (Figura 7.10a), con pendiente pronunciada que indica una fuerte jerarquía de dominancia entre las especies. A medida que la edad sucesional es mayor, la curva cambia a una de tipo de “vara partida” en la categoría de 8-12 años de abandono (Figura 7.10c) y a una de tipo log-normal en el bosque maduro (Figura 7.10d). En esta tendencia, el número de especies aumenta así como la equitatividad entre especies (menor pendiente de la curva). En el presente estudio, la máxima riqueza de especies y equitatividad ocurrió en la categoría de 8-12 años de abandono (Figura 7.10).

Las curvas ABC, que agrupan todas las formas de crecimiento (Figura 7.11c), muestran que durante los primeros cinco años de sucesión las tres especies más abundantes aportan el 50% o más de cobertura de la comunidad. Después de 8 años de sucesión, este aporte de las especies más abundantes disminuye, inclusive el aporte relativo en cobertura es menor que en abundancia. Esta tendencia implica que en promedio los individuos disminuyen en tamaño al aumentar la edad sucesional. El patrón a nivel de toda la comunidad emerge de diferentes arreglos en la abundancia y la cobertura de las diferentes formas de vida. Por ejemplo, en las especies herbáceas dominantes la contribución relativa al total de cobertura de la comunidad es mayor que la contribución relativa por abundancia en casi todas las categorías de edad sucesional (Figura 7.11b). En contraste, en los árboles la contribución por abundancia y cobertura es similar, inclusive la contribución por abundancia supera a la de cobertura a medida que avanza la sucesión (Figura 7.11a). Las plantas herbáceas tienen en promedio una cobertura mayor que aquella de plántulas y brinzales de las formas arbóreas.

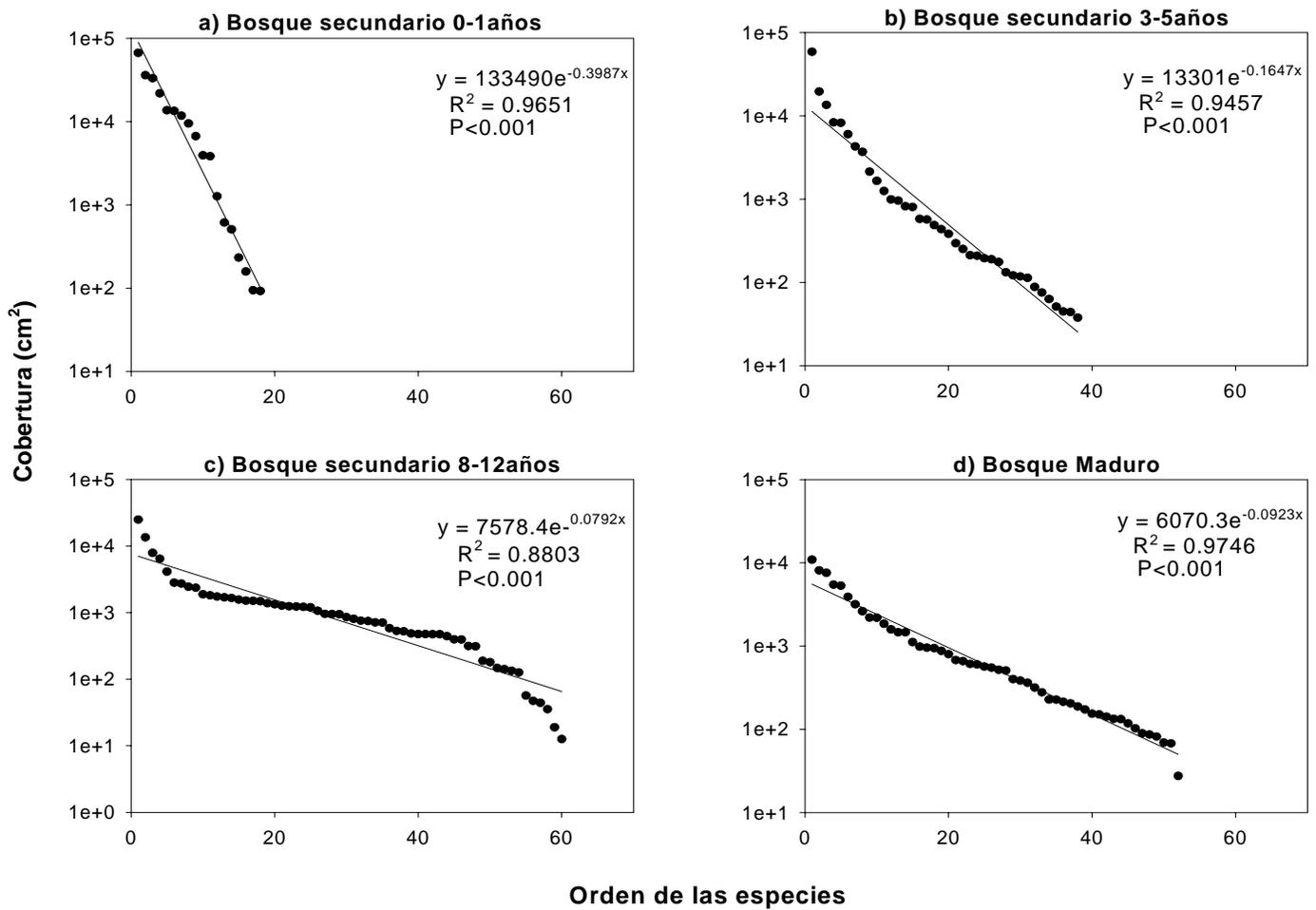


Figura 7.10. Curvas de dominancia-diversidad para las comunidades de plantas <1 m de altura representativas de diferentes estadios de desarrollo sucesional (categorías de número de años transcurridos desde el abandono del campo agropecuario) en el municipio de La Huerta, Jalisco. Observe que la escala del eje-Y es logarítmica.

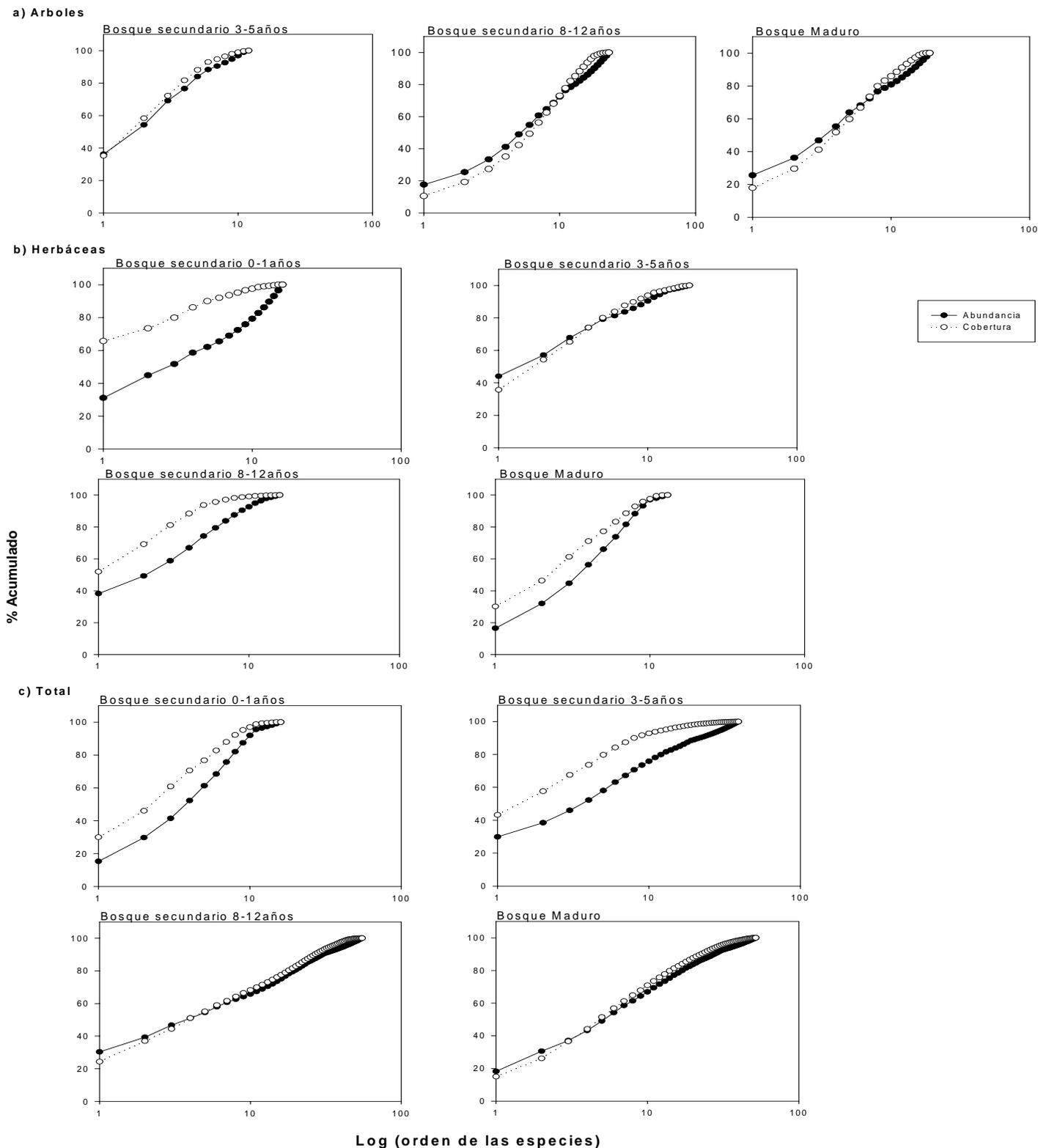


Figura 7.11. Curvas ABC para las comunidades de plantas ≤ 1 m de altura de: a) árboles, b) herbáceas y c) todas las formas de crecimiento (total) desarrolladas en campos abandonados en el municipio de La Huerta, Jalisco. En el eje de las Y's se indica el porcentaje acumulado de la cobertura (círculos en blanco) y de abundancia (círculos negros) de las especies arregladas en secuencia de la mayor a la de menor rango de importancia (note este arreglo en escala logarítmica en el eje de las X's). Se muestran estas curvas para diferentes etapas del proceso sucesional.

7.5. Análisis de ordenación.

La Figura 7.12 muestra los resultados del análisis de correspondencia de los sitios de estudio considerando valores de presencia-ausencia de las especies como criterio de ordenación. El primer eje se correlacionó con la secuencia sucesional (edad de abandono relativa) de los sitios ($r = 0.66$, $P = 0.018$). Este eje explicó el 14% de la variación entre sitios mientras que el eje 2 explicó 13%. En total, la variación explicada por los tres ejes fue de 51%. Considerando los dos primeros ejes de la ordenación, se observó una secuencia sucesional de los sitios con un traslape en composición de especies entre los sitios de 0-1 año y de 3-5 años de abandono. Los sitios de 8-12 años de abandono presentan una composición de especies que se traslapa tanto con categorías sucesionales jóvenes y con los sitios de bosque maduro (Figura 7.12a). Este patrón sugiere que existe un reemplazamiento secuencial de especies a lo largo de la sucesión. Así, el zacate *Panicum maximum* (Poaceae) es representativa de las etapas tempranas de sucesión y es reemplazado por especies como el árbol *Bahuinia paulletia* (Fabaceae) y las hierbas *Elytraria imbricata* (Acanthaceae) e *Indigofera constricta* (Fabaceae) entre los 3 a 12 años de edad sucesional. Finalmente, algunas especies como los arbustos *Ruellia foetida* (Acanthaceae) y *Acalypha* sp.1 (Euphorbiaceae) reemplazan a estas especies en el sotobosque en etapas maduras de sucesión (Figura 7.12b)

7.6. Grupos de especies sucesionales

La Figura 7.13 ilustra varios patrones sobre el cambio en la importancia estructural de las especies con el avance de la sucesión. Estos patrones sucesionales corresponden a grupos de especies que se van reemplazando a través del tiempo (Cuadro 7.4). Los patrones I y IV presentaron el menor número de especies mientras que los del tipo VI al VIII, que corresponden a especies con mayor importancia en las comunidades de bosque maduro, tuvieron el mayor número de especies. En los patrones I y II se encuentran especies herbáceas y trepadoras herbáceas mientras que en los patrones del VI al VIII se encuentran especies arbóreas, arbustivas y lianas.

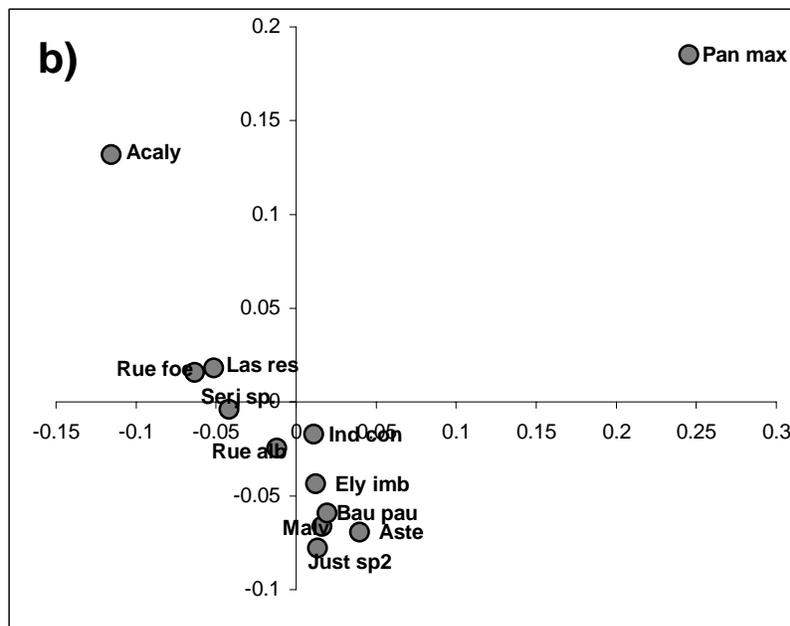
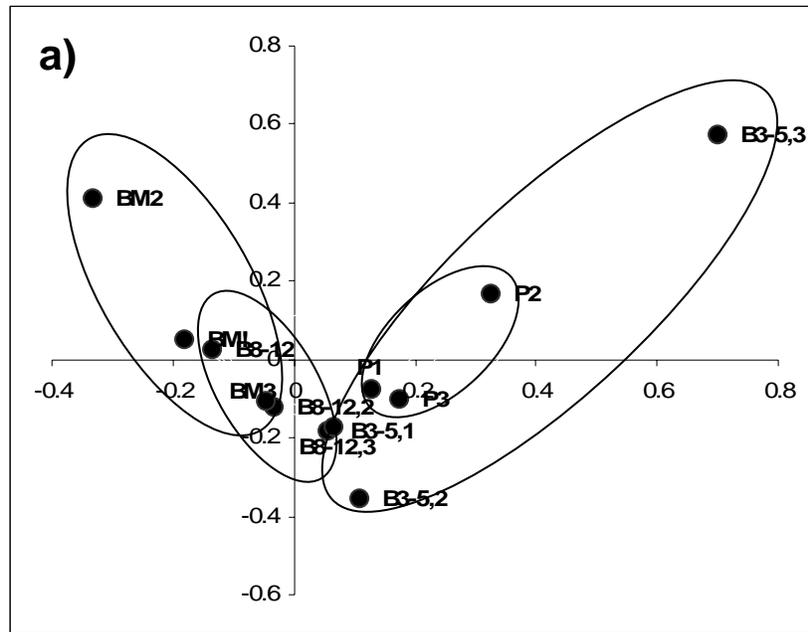


Figura 7.12. Análisis de ordenación por correspondencia de sitios sucesionales (a) y de especies estructuralmente importantes (b) encontradas en estos sitios en el Municipio de La Huerta, Jalisco. La ordenación uso datos de presencia/ausencia. Los sitios de una misma categoría de edad sucesional se han delimitado en elipses. Pan max = *Panicum maximum*; Acaly = *Acalypha* sp.1; Ind con = *Indigofera constricta*; Bau pau = *Bauhinia paulletia*; Ast = Asteraceae; Just sp2 = *Justicia* sp.2; Malv = Malvaceae; Ely imb = *Elytraria imbricata*; Rue alb = *Ruellia albiflora*; Serj sp = *Serjania* sp.1; Rue foe = *Ruellia foetida*.

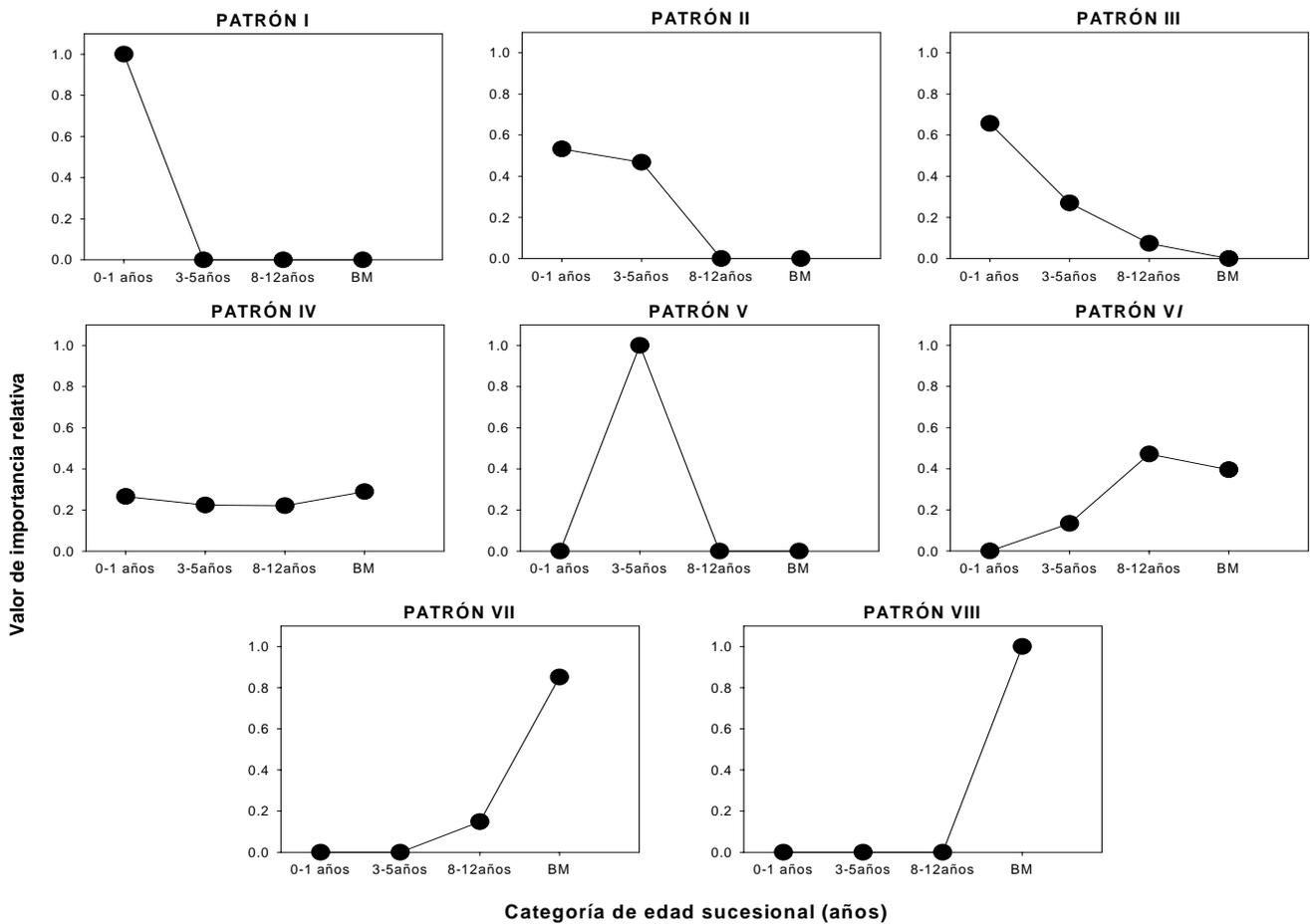


Figura 7.13. Patrones de cambio en la importancia estructural de especies a través de la sucesión en la comunidad de plantas del sotobosque del bosque tropical caducifolio en la región de la Huerta, Jalisco. De la parte superior izquierda a la inferior derecha se presentan especies cuya importancia relativa varía con la etapa sucesional distinguiendo los siguientes patrones: **Patrón I** = especies que sólo se encuentran en praderas ganaderos de 0-1 años de abandono; **Patrón II** = especies que tienen su máxima importancia en los sitios de 0-1 año de abandono pero están presentes hasta los 5 años de sucesión; **Patrón III** = especies que tienen su máxima importancia en sitios de 0-1 año de abandono pero que ocurren en sitios de hasta 8-12 años de abandono; **Patrón IV** = especies que están presentes en todas las categorías sucesionales; **Patrón V** = especies que sólo están en bosques secundarios de 3-5 años de edad; **Patrón VI** = especies que se encuentran en todos los bosques excepto de 0-1 años de abandono; **Patrón VII** = especies presentes en bosque de 8-12 años de abandono y con máxima importancia en el bosque maduro; **Patrón VIII** = especies exclusivas de bosque maduro.

Cuadro 7.4 Especies representativas de los patrones mostrados en la Figura 7.13 para la región de La Huerta, Jalisco.

Patrón I	Patrón II	Patrón III	Patrón IV
<i>Ipomoea</i> sp.2	<i>Panicum maximum</i>	<i>Chamaecrista nictitans</i> var. <i>jaliscensis</i>	<i>Elytraria imbricata</i>
<i>Cenchrus ciliaris</i>	Compositae sp.1	<i>Mimosa quadrivalvis</i>	<i>Indigofera constricta</i>
	<i>Euphorbia</i> sp.2	<i>Desmodium</i> sp.1	
	<i>Senna</i> sp.1		
Patrón V	Patrón VI	Patrón VII	Patrón VIII
<i>Bauhinia pauletia</i>	Malvaceae sp.1	Acanthaceae sp.4	<i>Ruellia foetida</i>
Leguminosae sp.6	<i>Cissus sycioides</i>	Bignoniaceae sp.2	<i>Acalypha</i> sp.1
<i>Ayenia</i> sp.1	<i>Croton suberosus</i>	<i>Serjania</i> sp.1	<i>Croton</i> sp.1
<i>Hyptis suaveolens</i>	Acanthaceae sp.6	<i>Lasiacis rescifolia</i>	<i>Phyllanthus</i> sp.1
	<i>Jacquinia pungens</i>	<i>Justicia</i> sp.1	Leguminosae sp.2
		Parotilla sp.1	Malvales
		<i>Croton roxanae</i>	Acanthaceae sp.1
		<i>Malpighia</i> sp.1	Acanthaceae sp.3
		<i>Apoplanesia paniculata</i>	
		<i>Lonchocarpus constrictus</i>	
		<i>Lonchocarpus</i> sp.2	
		<i>Achatocarpus gracilis</i>	

8 DISCUSIÓN

En el presente trabajo se encontró que la edad de abandono es un buen indicador de tendencias sucesionales que ocurren en la estructura y composición de las comunidades del sotobosque en el bosque tropical caducifolio. Estas tendencias no necesariamente son direcciones en el sentido de un aumento gradual de los atributos de las comunidades con el tiempo, ya que variaron dependiendo del atributo estructural y de las formas de crecimiento. Así, mientras la abundancia, la cobertura y, en menor grado, la diversidad de especies herbáceas tuvo su máximo en etapas tempranas de la sucesión y su mínimo en el bosque maduro, aquellas de árboles, arbustos y trepadoras leñosas aumentó sostenidamente con la edad de abandono. Estas diferencias muestran la afinidad de las herbáceas a ambientes con altas disponibilidad de recursos de las primeras etapas sucesionales y la diversificación y proliferación de especies leñosas a medida que el bosque madura.

La mayor parte de la abundancia y cobertura de plantas herbáceas en las etapas tempranas de sucesión correspondieron a pastos exóticos, introducidos, y plantas ruderales asociadas (ANEXO I), las cuales son heliófilas y crecen abundantemente en áreas abiertas y tienden a desaparecer a medida que disminuye la luz en el sotobosque. En el presente estudio, el porcentaje de apertura del dosel, como indicador de disponibilidad de luz, tuvo una disminución logarítmica (exponencial) con la edad de abandono, llegando a un mínimo de casi 10% en el bosque maduro (Figura 7.1). El bosque secundario de 8-12 años tuvo un nivel lumínico semejante (alrededor de 12%) lo cual sugiere que la cobertura del dosel en estos bosques es semejante al del bosque maduro. Estos niveles de apertura del dosel son mayores a los típicos detectados en el sotobosque de sitios cerrados de un bosque tropical perennifolio (< 5%, e.g., Dieleman 2002). En estos sitios la abundancia de arbustos y herbáceas heliófilas es muy reducido (Martínez-Ramos 1991) lo cual contrasta con la notable abundancia de arbustos y herbáceas encontrados en el presente estudio en el sotobosque de bosque tropical caducifolio maduro. Al parecer, la mayor apertura del dosel del bosque tropical caducifolio permite un mayor desarrollo de dichas formas de crecimiento.

Considerando a toda la comunidad de plantas de sotobosque, mezclando las diferentes formas de crecimiento, se observó un rápido cambio sucesional de los atributos comunitarios durante los primeros 12 años de sucesión. Así, los valores de abundancia, cobertura de copas, riqueza y diversidad de especies de bosques secundarios entre 8 y 12 años de abandono no difirieron de los valores observados en el bosque maduro. Estas trayectorias sucesionales rápidas, se han observado en otros bosques tropicales caducifolios. Por ejemplo, en Bolivia los bosques secundarios de 15 años de abandono no difirieron respecto al bosque maduro en abundancia, área basal y diversidad de especies considerando árboles mayores 1.3 de DAP (Kennard, 2002). Parecería que esta dinámica es más rápida que aquella desarrollada en campos tropicales abandonados en regiones húmedas, en donde generalmente se requiere más de 20 años para alcanzar valores cercanos al de los bosques maduros (e.g., Denslow, 2000; Peña-Claros 2003; Walt *et al.* 2003). Por ejemplo, en la región de Marqués de Comillas, Dieleman (2002) encontró que los bosques secundarios desarrollados en campos agropecuarios abandonados tienen un sotobosque menor abundante y diverso en especies que aquel del bosque tropical perennifolio maduro. Sin embargo, aún se requieren de mayor número de casos de estudio en las regiones tropicales secas para evaluar si esto es un patrón y explorar las posibles causas.

Considerando las formas de crecimiento por separado, la tendencia sucesional a alcanzar rápidamente los valores estructurales del bosque maduro se mantuvo, prácticamente, en todas las formas de crecimiento. En la forma arbustiva, sin embargo, tanto los valores de abundancia como la cobertura de copas en los bosques secundarios de 8 a 12 años de abandono fueron aún significativamente menores que los encontrados en el bosque maduro. Este componente de la comunidad de sotobosque tiene un ritmo de desarrollo sucesional más lento que el resto de formas de crecimiento. Esto no se debe a que con el tiempo ingresan más especies a la comunidad ya que los valores de riqueza de especies y de diversidad de especies no difirieron entre los bosques de 8-12 años y el bosque maduro. Se debe a que la biomasa de arbustos, determinada por la abundancia y tamaño de los individuos, toma tiempos mayores que 12 años para su máximo desarrollo. En la forma de crecimiento arbóreo, por otro lado, la riqueza

real de especies (estimada con los indicadores no paramétricos, en particular Chao-2, Cuadro 7.2) en los bosques secundarios fue significativamente menor que aquella del bosque maduro. Esto indica, entonces, que la acumulación y arreglo de plántulas de especies arbóreas sigue un proceso más largo que 12 años de sucesión. Aquí, a diferencia de los arbustos, la acumulación de especies se debe a la presencia de nuevas entidades taxonómicas más que a la acumulación de individuos. Una mayor actividad de dispersión de semillas, una mayor diversidad local de árboles reproductivos o ambas cosas en el bosque maduro puede explicar la mayor riqueza de especies en etapas sucesionales avanzadas.

Cuando se comparó la comunidad de sotobosque entre edades sucesionales, en términos de la contribución relativa de las formas de crecimiento a los valores de atributos estructurales, fue evidente que la organización de esta comunidad le toma más de 12 años para alcanzar el estado observado en el bosque maduro. Tal situación fue más evidente para la abundancia y la cobertura (Figura 7.3, 7.5, 7.7) y en menor grado para la riqueza de especies (Figura 7.8). En general, la estructuración del sotobosque por formas de crecimiento es un proceso que toma más de 12 años de sucesión.

Finalmente, el presente estudio aporta evidencias de la existencia de un reemplazamiento de especies a lo largo de la sucesión. En este reemplazamiento, las especies tempranas fueron herbáceas y fueron sustituidas a medida que avanza la sucesión por especies arbustivas y arbóreas, como se ha observado en otros procesos sucesionales de bosques templados (Morin, 2002). Quizá el aspecto resaltante en el proceso sucesional estudiado es que la forma de crecimiento arbustiva fue predominante sobre la arbórea al final la sucesión en el bosque maduro.

A continuación se discute en detalle los cambios observados en la composición y estructura de la comunidad vegetal de sotobosque a lo largo de la cronosecuencia estudiada.

8.1 Composición florística y estructura

La familia Fabaceae fue la mejor representada en la mayoría de las categorías sucesionales, con mayor abundancia en el bosque secundario de 8-12 años de abandono; comprende el 44% de todas las especies. Patrones similares fueron encontrados en otros bosques tropicales caducifolios en México (Miranda, 1958; Lott *et al.* 1987; Marín, 1997). Como mencionan González-Iturbe *et al.* (2002), varias causas pueden considerarse para tal dominancia de las leguminosas (Fabaceae) en bosques tropicales caducifolios: semillas con testas duras y persistencia a perturbaciones (e.g. fuego), que las hacen resistentes a condiciones secas, así como su capacidad de fijar nitrógeno. A diferencia de otros estudios (Gillespie *et al.* 2000; González-Iturbe *et al.* 2002; Kalacska *et al.* 2004), la familia Acanthaceae tuvo mayor representación en los bosques maduros, comprendiendo casi la mitad (47%) de la abundancia total de especies, las especies arbustivas *Elytraria imbricata* y *Ruellia foetida* fueron las que contribuyeron con mayor número de individuos para esta familia, lo cual pudo deberse a que estas especies tienen mayor crecimiento vegetativo durante la temporada de lluvias, cuando se realizó el censo de la vegetación. A diferencia de las comunidades donde las herbáceas se encuentran principalmente en áreas perturbadas (por ejemplo bosques tropicales perennifolios), en el bosque tropical caducifolio muchas de estas especies forman parte importante del sotobosque en fases sucesionales avanzadas (Lott y Atkinson, 2002).

En el presente trabajo no se encontró ni una sola especie que fuese dominante en las cuatro categorías sucesionales. Lo mismo encontró Gillespie *et al.* (2000) al estudiar los cambios sucesionales de diversidad, composición y estructura de un bosque tropical caducifolio en Centroamérica. En el presente estudio solamente dos especies estuvieron presentes en todos los sitios (*Indigofera constricta* y *Elytraria imbricata*) pero sólo dominaron en abundancia en los sitios con 3-5 años de abandono.

Aunque las plantas trepadoras estuvieron presentes a lo largo del gradiente sucesional, las trepadoras leñosas (lianas) sólo se encontraron en sitios de edad sucesional más avanzada (8-12 años de abandono y en el bosque maduro). Las lianas son importantes indicadores fisonómicos de la madurez de un bosque. En los

bosques tropicales caducifolios, el fuego destruye lianas y arbustos del sotobosque que constituyen una proporción significativa de la estructura de las plantas leñosas (Bullock, 1985; Medina, 1995). La mayoría de las lianas tienen bajas densidades en la madera para proveer mayor conductividad hidráulica en sus tallos y asignan gran cantidad de recursos en crecimiento, mientras los árboles asignan recursos en tejidos de soporte (Putz, 1984). Las densidades bajas en la madera de las especies de lianas las hacen susceptibles al fuego, comparadas con los árboles del bosque tropical caducifolio que tienen mayores densidades y que los hace más resistentes a ser quemados (Daubenmire, 1972). Por el contrario, las trepadoras herbáceas fueron abundantes en los primeros cinco años de sucesión, donde las especies como *Ipomoea* sp.1 crecen de manera abundante en sitios abiertos.

Al contrario de lo que ocurre en los bosques húmedos, la densidad y cobertura de las plantas de especies herbáceas fueron conspicuas en todo el gradiente sucesional. Esto puede deberse a la mayor penetración de luz irradiante a través del dosel, aún del bosque maduro, el cual no es tan denso como el bosque húmedo. De hecho, el porcentaje promedio de dosel abierto que se encontró en el presente estudio en los sitios de bosque tropical caducifolio maduro en Chamela (ca. 10%, Figura 7.1) fue de tres veces o más que el registrado en bosques tropicales perennifolios (< 3% de apertura del dosel). González-Iturbe *et al.* (2002) registraron 94 especies herbáceas en etapas sucesionales tempranas en la Península de Yucatán sugiriendo que esta elevada riqueza de especies puede deberse a las constantes perturbaciones que abren el dosel del bosque y tienden a aumentar el número de especies herbáceas.

La curva de dominancia-diversidad (Figura 7.10) obtenida para los bosques secundarios muestra que la riqueza de especies en el sotobosque aumenta rápidamente, de modo que entre 8 y 12 años después del abandono esta riqueza de especies es comparable a aquella encontrada en los bosques maduros. Es posible que la rápida recuperación de este atributo de la comunidad del sotobosque se deba a la alta dispersión potencial de semillas de especies de árboles dispersadas por el viento. Se sabe que un alto porcentaje de las especies de bosque tropical caducifolio, incluyendo el de la región de estudio, poseen dispersión anemócora que pueden alcanzar distancias de varias decenas de metros desde la planta madre

(Augsburger y Franson, 1987). Este patrón de recuperación rápida en etapas sucesionales tempranas (<15 años) también fue encontrado por Kennard (2002) en un bosque tropical caducifolio en Bolivia.

8.2 Riqueza y diversidad de especies

En el área de estudio se encontró a la mayoría de las especies representadas por un bajo número de individuos (especies raras). Es muy probable que esta rareza ocasione una subestimación del número real de especies presente en los sitios. De hecho, los estimadores no paramétricos de la riqueza real de especies empleados en este estudio indican que la riqueza de especies debería ser del doble o mayor al valor observado, sobre todo en los bosques de más de tres años de abandono (Cuadro 7.2). Como resultado, el aumento de la riqueza de especies de árboles con la edad sucesional se hizo más clara con los estimadores no-paramétricos de la riqueza real de especies debido a que existen más especies raras en el bosque maduro (Cuadro 7.2 y ANEXO I).

La intensidad de las perturbaciones es un factor determinante de la diversidad de especies en bosques tropicales (Connell, 1978; Foster, 1990). Las perturbaciones antrópicas, como la quema, el pastoreo y la tala influyen la riqueza de especies en bosques tropicales caducifolios (Sabogal, 1992; Maass, 1995). En el sistema de estudio se encontró que la riqueza y diversidad de especies de los bosques maduros disminuyó por un factor de dos a tres veces en las praderas ganaderas recién abandonadas (Cuadro 7.2), lo cual indica la severidad de este tipo de perturbaciones. Sin embargo, en el presente caso es difícil separar e identificar el agente de perturbación individual que afectó la diversidad de los bosques ya que los campos abandonados generalmente tienen una historia de uso compleja. Esta historia incluye campos de cultivos que varían en extensión de tiempo y manejo del suelo, uso o no de fuego, intensidad de pastoreo y la carga de éste, tala en años posteriores al abandono, entre otras variables. Además, los factores como el tipo de suelo, disponibilidad de propágulos al momento del abandono, la precipitación durante el primer año de desarrollo y el patrón temporal de lluvias pueden interactuar con las variables de uso del suelo que determinan diferentes situaciones de inicio de la sucesión en la comunidad vegetal. En praderas ganaderas, el ganado vacuno compacta el suelo y disminuyen la diversidad de plantas (Gerhardt y

Hytteborn, 1992). La compactación por ganado reduce el volumen y la continuidad de los poros en el suelo, disminuye el movimiento del agua y aire a través del perfil del suelo (Maass, 1995). El pastoreo intensivo también puede formar una comunidad vegetal dominada por arbustos espinosos, situación que no se encontró con las plantas menores a 1 m de altura en el presente estudio.

Los resultados obtenidos respecto al cambio de la riqueza y diversidad de especies con la edad sucesional son consistentes con la hipótesis de perturbación intermedia de Connell (1978). Esta hipótesis establece que después de una perturbación la diversidad de especies es baja, aumenta a un máximo y luego disminuye con la edad sucesional. Al inicio de la sucesión hay pocas especies pioneras, que producen propágulos al momento de la perturbación y que tienen capacidad para dispersarlos ampliamente y colonizan el sitio. En etapas intermedias se mezclan especies pioneras (que van de salida del proceso sucesional) con especies de etapas sucesionales intermedias y tardías. Conforme aumenta la edad, en etapas maduras solo se encuentran las especies tardías que son tolerantes a bajos niveles de disponibilidad de recursos. En el presente estudio se encontró un máximo de riqueza y diversidad de especies en la categoría de 8-10 años de abandono en la comunidad total y en algunas formas de crecimiento (plantas herbáceas y trepadoras). Este patrón sugiere un reemplazo de especies con diferentes estrategias de historia de vida asociadas a los gradientes ambientales que ocurren a través de la sucesión (ver discusión más adelante).

El aumento de la diversidad de especies a través de la sucesión es un patrón observado en sistemas boscosos tropicales y templados (Bazzaz, 1996). De forma semejante a Connell (1978), Loucks (1970) argumenta que los hábitats en edades sucesionales tempranas tienen una baja diversidad relativa de especies ya que sólo un número limitado de estas está adaptado a las condiciones severas del ambiente. Los hábitats estables, en edades sucesionales tardías, también son pobres en diversidad de especies debido a que la competencia entre especies en estos sistemas elimina a las especies competitivamente más débiles. En contraste, los hábitats de edad sucesional media, exhiben un máximo de diversidad de especies, ya que se encuentran especies de las dos etapas sucesionales antes mencionadas.

En las curvas de dominancia diversidad obtenidas para los sitios de estudio puede notarse que los bosques secundarios de 8-12 años de edad tienen la mayor riqueza de especies como la mayor equitatividad (una curva sigmoide aplanada, del tipo “vara partida”). La secuencia de cambio en la forma de la curva dominancia-diversidad, pasando de una forma geométrica al inicio de la sucesión a una log-normal en bosques maduros es característica de un proceso sucesional, como el observado por Bazzaz (1975), (Figura 2.1 y Figura 7.6 de esta tesis) en los campos abandonados en Illinois, Estados Unidos. El análisis de correspondencia detectó como eje principal de ordenación de los sitios y especies a la edad de abandono. En este tiempo sucesional, se encontró evidencia de grupos de especies que se reemplazan a través de la sucesión, pasando de un gremio constituido por plantas herbáceas en las primeras etapas sucesionales a uno dominado por plantas leñosas de especies arbustivas, arbóreas y lianas.

Algunas especies de árboles son características de etapas sucesionales tardías, tal como *Apoplanecia paniculata*, misma que también registraron González-Iturbe *et al.* (2002) en etapas de sucesión tardía.

9 CONCLUSIONES

1. La edad de abandono es un buen indicador de tendencias sucesionales que ocurren en la estructura y composición de las comunidades del sotobosque en el bosque tropical caducifolio, estas variaron dependiendo del atributo de la comunidad y de las formas de crecimiento
2. Durante los primeros 12 años de sucesión existió una tendencia de cambio sucesional rápido hacia los valores estructurales observados en el sotobosque del bosque en sus etapas maduras. Esta tendencia, sin embargo, varió entre las formas de crecimiento. Así, la abundancia y la cobertura de copas de arbustos en los bosques secundarios de 8 a 12 años de abandono fueron aún significativamente menores que los encontrados en el bosque maduro.
3. Los arbustos tienen una elevada representación en la estructura y composición del sotobosque en la fase madura del bosque tropical caducifolio en la región de estudio. Esto contrasta notablemente con el caso de los bosques tropicales perennifolios donde esta forma de crecimiento es marginal en el sotobosque.
4. El porcentaje de apertura del dosel tuvo una disminución logarítmica (exponencial) con la edad de abandono, llegando a un mínimo de casi 10% en el bosque maduro. Este porcentaje de apertura del dosel es mayor que el presente en el sotobosque de bosques tropicales perennifolio.
5. Existió de un reemplazamiento de especies a lo largo de la sucesión. En este reemplazamiento, las especies tempranas fueron herbáceas y trepadoras herbáceas y fueron sustituidas a medida que avanza la sucesión por especies arbustivas, arbóreas y trepadoras leñosas.

6. Se requiere de un mayor número de casos de estudio en las regiones tropicales secas para evaluar la generalidad de las tendencias sucesionales observadas en el presente estudio. Un siguiente paso es explorar las causas de las tendencias sucesionales detectadas.

10 LITERATURA CITADA

- Anten, N. P. R., M. Martínez-Ramos, y D. D. Ackerly. 2003. Defoliation and growth in an understory palm: quantifying the contributions of compensatory responses. *Ecology* **84**:2905-2918.
- Arizmendi, M., H. Berlanga, L. Márquez-Valdemar, L. Navarrijo, y F. Ornelas. 1990. Avifauna de la región de Chamela, Jalisco, México. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Cuaderno del Instituto de Biología 4, México, D. F.
- Atkinson, T., y A. Equihua. 1986. Biology of the Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera) in tropical deciduous forest at Chamela, Jalisco, México. *Florida Entomol.* **69**:303-310.
- Augspurger, C. K., and S. E. Franson. 1987. Wind dispersal of artificial fruits varying in mass, area and morphology. *Ecology* **68**:27-42.
- Bazzaz, F. A. 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology* **56**:485-488.
- Bazzaz, F. A. 1996. *Plants in Changing Environments: Linking physiological, population, and community ecology.* Cambridge University Press, Great Britain.
- Begon, M., J. L. Harper, y C. R. Townsend. 1988. *Ecología.* Omega, Barcelona.
- Brown, A. D., S. C. Chalukian, and L. M. Malmierca. 1985. Estudio florístico-estructural de un sector de selva semidecidua del Noreste Argentina 1. Composición florística, densidad, y diversidad. *Darwiniana* **26**:27-41.
- Bullock, S. H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* **17**:287-301.
- Bullock, S. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the South coastal region of Mexico. *Arch. Meteorol. Geophys. Bioclimatol. Ser.* **36**:297-316.
- Bullock, S., y J. A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* **22**:22-35.
- Bye, R., L. Cervantes, y B. Rendón. 2002. Etnobotánica en la región de Chamela, Jalisco, México. Pp 545-559 *en* F. A. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete, y M. Quesada-Avedaño, editores. *Historia Natural de Chamela.* Instituto de Biología, UNAM, México.
- Ceballos, G., y A. Miranda. 2000. *Guía de campo de los mamíferos de la costa de Jalisco, México.* Fundación Ecológica de Cuixmala, UNAM, México.
- Challenger, A. 1998. *y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro.* CONABIO, Instituto de Biología, UNAM Agrupación Sierra Madre S.C, México.

- Clements, F. E. 1916. Plant Succession. Carnegie Inst. Wash Publ. 242.
- Chazdon, R. L., R. K. Colwell, J. S. Denslow, y M. R. Guariguata. 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of NE Costa Rica. Pp. 285-309 en F. Dallmeier y J. A. Comiskey, editores. Forest biodiversity research, monitoring and modeling: Conceptual background and Old World case studies. Parthenon Publishing, Paris.
- Colwes, H. C. 1899. The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of lake Michigan. The Botanical Gazette **27**:95-117, 167-202, 281-308, 361-391.
- Colwell, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Connell, J. H., y R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. Amer. Natur. **111**:1119-1144.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. Science **199**:1302-1310.
- Cook, R. E. 1979. Patterns of juvenile mortality and recruitment in plants. Pp 207-231 en P. H. Raven, editor. Topics in Plant Population Biology. Columbia University Press, New York.
- Cotler, H., E. Durán, y C. Siebe. 2002. Caracterización morfo-edafológica y calidad de sitio de un bosque tropical caducifolio. Pp 17-79 en F. A. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete, y M. Quesada-Avenidaño, editores. Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Crawley, M. J. 1993. GLIM for Ecologist. Blackwell Scientific Publications, Great Britain.
- Crawley, M. J. 1997. The Structure of Plant Communities. *in* M. J. Crawley, editor. Plant Ecology. Blackwell Science, Ascot, Berks.
- Cuevas, E. 1995. Biology of the belowground system of tropical dry forests. Pp 362-383 en S. H. Bullock, H. A. Mooney, y E. Medina, editores. Seasonally Dry Tropical Forest. Cambridge University Press, New York, USA.
- Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest en northeastern Costa Rica. J. Ecol. **60**:147-170.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rain forest and tree species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics **18**:431-451.
- Denslow, J. S. 2000. Patterns of structure and diversity across a tropical moist forest chronosequence. Preceedings IAVS Symposium pp.237-241.
- Dieleman, M. 2003. Composition and Structure of Seedling Communities in Tropical Forest, Chiapas, México. MSc Thesis. Wageningen University, Neherlands.

- Dirzo, R. e I. Trejo. 2001. Selvas tropicales secas de México: un ecosistema de importancia planetaria (recuadro III.1) en: 99-129 (R. Primack, R. Rozzi, R. Dirzo y P. Feinsinger) *¿dónde se encuentra la diversidad biológica?* en (R. Primack, R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo y F. Massardo) *Fundamentos de Conservación Biológica: Perspectivas Latinoamericanas*, Fondo de Cultura Económica, México, 797 pp.
- Dodson, C. H., y A. H. Gentry. 1992. *Florula de Capeira*. Banco Nacional de Ecuador, Quito.
- Durán, E., P. Balvanera, E. Lott, G. Segura, A. Pérez-Jiménez, A. Islas, y M. Franco. 2002. Estructura, composición y dinámica de la vegetación. Pp 443-472 en F. A. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete, y M. Quesada-Avendaño, editores. *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Durán-Medina, E. 2004. Estructura, diversidad y mortalidad del componente arbóreo en un mosaico ambiental de Chamela, México. Tesis de Doctorado. UNAM, México, D.F.
- Egler, F. 1952. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition a factor in old-field vegetation development. *Vegetation* **4**:412-417.
- Ewel, J. J. 1977. Differences between wet and dry successional tropical ecosystems. *Geo-Eco-Trop* **1**:103-117.
- Ezcurra, E. 1992. Programa Orden ver 2.0. Centro de Ecología. UNAM, México.
- Flores, V. O., y P. Geréz. 1994. Biodiversidad y Conservación en México: Vertebrados, Vegetación y Uso del Suelo, 2nd edition. CONABIO, UNAM, México.
- Foster, R. B. 1990. Heterogeneity and disturbance in tropical vegetation. Pp 75-92 in M. E. Soule y B. A. Wilcox, editores. *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates, Sunderland.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Autónoma de México, México, D.F.
- García-Oliva, F., A. Camou, y J. M. Maass. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. Pp 3-10 en F. A. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete, y M. Quesada-Avendaño, editores. *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, México.
- García-Oliva, F., E. Ezcurra, y L. Galicia. 1991. Pattern of rainfall distribution in the central Pacific coast of México. *Geografiska Annaler* **73-A**:179-186
- García-Oliva, F., I. Casar, P. Morales, y J. M. Maass. 1994. Forest-to-pasture conversion influences on soil organic carbon dynamics in a tropical deciduous forest. *Oecologia* **99**:392-396.
- Gentry, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. Pp 146-194 En S. H. Bullock, H. A. Mooney, y E. Medina, editores. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Gerhardt, K. 1998. Leaf defoliation of tropical dry forest tree seedlings -implications for survival and growth. *Trees* **13**:88-95.
- Gerhardt, K., y H. Hytteborn. 1992. Natural dynamics and regeneration methods in tropical dry forest -an introduction. *Journal of Vegetation Science* **4**:361-364.
- Gómez-Pompa, A., y C. Vázquez-Yanes. 1985. Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México. Pp 1-25 en A. Gómez-Pompa y S. R. Amo, editores. Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Editorial Alhambra Mexicana, S.A. de C.V, Xalapa, Veracruz, México.
- Gillespie, T. W., A. Grijalva, y C. N. Farris. 2000. Diversity, composition, and structure of tropical dry forest in Central America. *Plant Ecology* **147**:37-47.
- Gleason, H. A. 1917. The structure and development of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club* **44**:463-481.
- González-Iturbe, J. A., I. Olmsted, y F. Tun-Dzul. 2002. Tropical dry forest recovery after long term Henequen (sisal, *Agave fourcroydes* Lem.) plantation in Northern Yucatan, Mexico. *Forest Ecology and Management* **167**:67-82.
- Gotelli, N. J., y R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures of pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* **4**:379-391.
- Green, F. B. M., y C. Payne. 1994. GLIM 4: The statistical system for generalized linear interactive modeling. Clarendon Press, Oxford, England.
- Harcombe, P. A. 1987. Tree life tables: simple birth, growth, and death data encapsulate life histories and ecological roles. *Bioscience* **37**:557-568.
- Hartshorn, G. S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. Pp 617-630 en P. B. Tomlinson y M. H. Zimmerman, editors. *Tropical trees as living system*. Cambridge University Press, New York.
- Heybrock, G. 1984. Der Tayrona-Trockenwald Nord-Kolumbiens. Eine kosystemstudie unter besonderer Berücksichtigung on Biomasse und Blattflächenindex (LAI). *Giessener Geographische Schriften* **55**:1-104.
- Hoffmann, W. A. 1996. The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *Journal of Ecology* **84**:383-393.
- Houllier, F., R. M. Krishnan, y C. Elouard. 1998. Assesment of forest biological diversity. FAO trainig course. Lecture notes. Institute français de Pondichéry. *Pondy Papers in Ecology*.
- Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princenton University Press, Princenton, New Jersey.
- Janzen, D. H. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Ann. Missouri. Gard.* **75**:105-116.

- Jaramillo, V., y R. Sanford. 1995. Nutrient Cycling in tropical deciduous forests. Pages 361-362 *en*: S. H. Bullock, H. A. Mooney, y E. Medina, editors. Seasonally Dry Tropical Forest. Cambridge University Press, New York, USA.
- Kalacska, M., G. A. Sanchez-Azofeifa, J. C. Calvo-Alvarado, M. Quesada, B. Rivard, y D. H. Janzen. 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management* **200**:227-247.
- Keel, S., A. H. Gentry, y L. Spinzi. 1993. Using vegetation analysis to facilitate the selection of conservation sites in eastern Paraguay. *Cons. Biol.* **7**:66-75.
- Kennard, D. K. 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* **18**:53-66.
- Kennard, D. K., K. Gould, F. E. Putz, T. S. Fredericksen, y F. Morales. 2002. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* **162**:197-208.
- Khurana, E., y J. S. Singh. 2000. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* **28**:39-52.
- Krebs, C. J. 1994. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*, 4th edition. Harper Collins College Publishers, New York.
- Kruk, R., y R. A. A. Oldeman. 1998. *The tropical rain forest. A first encounter*. Springer-Verlag, Berlín.
- Lamprecht, H. 1989. *Silviculture in the tropics: tropical forest ecosystem and their tree species: possibilities and methods for their long-term utilization*: Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit, Germany.
- Lieberman, D., y M. Li. 1992. Seedling recruitment patterns in a tropical dry forest in Ghana. *Journal of Vegetation Science* **28**:375-382.
- Lott, E. J., S. H. Bullock, y J. A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in coastal Jalisco. *Biotropica* **19**:228-235.
- Lott, E. J. 1993. *Annotated checklist of the vascular flora of Chamela Bay region, Jalisco Mexico*. California Academy Sciences, California.
- Lott, E. J., y T. H. Atkinson. 2002. Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. Pp 83-97 *en* F. A. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete, y M. Quesada-Avedaño, editores. *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Loucks, O. 1970. Evolution of diversity, efficiency and community stability. *Am. Zool* **10**:17-25.
- Ludwin, A. J., y F. J. Reynolds. 1988. *Statistical ecology: a primer on methods and computing*. Wiley, New York.

- Maass, J. M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. Pp 399-422 *en* S. H. Bullock, H. A. Mooney, y E. Medina, editores. *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press, New York, USA.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science, Malden, MA, USA.
- Marín, J. 1997. Composición y estructura de la vegetación y sus relaciones con el banco de semillas en tres sitios de la selva baja caducifolia de la Península de Yucatán. Tesis de Maestría en Manejo y Conservación de Recursos Naturales Tropicales. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán, México.
- Marod, D., U. Kutintara, H. Tanaka, y T. Nakashizuka. 2002. The effects of drought and fire on seed and seedling dynamics in a tropical seasonal forest in Thailand. *Plant Ecology* **161**:41-57.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. Pp 191-239 *en* A. Gómez-Pompa y S. R. Amo, editores. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Editorial Alhambra Mexicana, S.A. de C.V, Xalapa, Veracruz, México.
- Martínez-Ramos, M. 1991. Patrones, procesos y mecanismos en la comunidad de plántulas de una selva húmeda Neotropical. Tesis de Doctorado. UNAM, México, D. F.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies en selvas húmedas. *Biol. Soc. Bot.* **54**:179-224.
- Martínez-Yrizar, A., y J. Sarukhán. 1990. Litterfall patterns in tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology* **6**:433-444.
- Masera, O. R., M. J. Ordóñez, y R. Dirzo. 1997. Carbon emissions from Mexican Forest: current situation and long-term scenarios. *Climate Change* **35**:265-295.
- Matteucci, S. D., y A. Colma. 1982. *Metodología para el Estudio de la Vegetación*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, D.C.
- Medina, E. 1995. Diversity of life forms of higher plants in neotropical dry forest. Pages 221-242 *en* S. H. Bullock, H. A. Mooney, and E. Medina, editores. *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press, New York, USA.
- Miranda, F. 1958. Estudios de la vegetación. Pages 215-271 *in* E. Beltrán, editor. *Los Recursos Naturales del Sureste y su Aprovechamiento*. IMRN, México.
- McLaren, K. P., y M. A. McDonald. 2003. Seedling dynamics after different intensities of human disturbance in a tropical dry limestone forest in Jamaica. *Journal of Tropical Ecology* **19**:567-578.

- Montoya-Maquín, J. M. 1966. El Acuerdo de Yangambi (1956) como Base para una Nomenclatura de los Tipos de Vegetación en el Trópico Americano. *Turrialba*:169-180.
- Morin, P. J. 2002. *Community Ecology*. Blackwell Science, New Jersey.
- Murphy, P. G., y A. E. Lugo. 1986a. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**:67-88.
- Murphy, P. G., y A. E. Lugo. 1986b. Structure and biomass of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica* **18**:89-96.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. Fonseca, y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**:853-858.
- Oliver, I., y A. J. Beattie. 1996a. Designing a cost-effective invertebrate survey: a test of methods for rapid biodiversity assessment. *Ecol. Appl.* **6**:594-607.
- Pennington, T. D., y J. Sarukhán. 1998. Árboles tropicales de México: manual para identificación de las principales especies, 1st edition. UNAM Fondo de cultura económica, México D.F.
- Peña-Claros, M. 2003. Changes in Forest Structure and Species composition during Secondary Forest Succession in the Bolivian Amazon1. *Biotropica* **35**:450-461.
- Pickett, S. T. A., y P. S. White, editores. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York.
- Pickett, S. T. A., S. L. Collins, y J. J. Armesto. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *Bot. Rev.* **53**:335-371.
- Pickett, S. T. A., y M. J. McDonnell. 1989. Changing perspectives in community dynamics: a theory of sucesional forces. *Trees* **4**:241-245.
- Putz, F. E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado island, Panama. *Ecology* **65**:1713-1724.
- Ramírez-Bautista, A. 1994. Manual y claves ilustradas de los anfibios y reptiles de la región Chamela, Jalisco. UNAM, Cuadernos del Instituto de Biología 23, México. D. F.
- Ray, G. J., y B. J. Brown. 1995. Restoring Caribbean dry forest: evaluation of tree propagation techniques. *Restoration Ecology* **3**:86-94.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México D.F.
- Rzedowski, J. 1990. *Vegetación Potencial*. Atlas Nacional de México, Sección Naturaleza. Hoja IV.8.2, Vol II. Mapa escala:1:4,000 000. Instituto de Geografía, UNAM, México.
- Sabogal, C. 1992. Regeneration of tropical dry forest in Central America, with samples from Nicaragua. *Journal of Vegetation Science* **3**:407-416.

- Schaaf, P. 2002. Geología y geofísica de la costa de Jalisco. Pp 11-16 en F. A. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete, y M. Quesada-Avedaño, editores. Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Shimwell, D. W. 1971. The Description and Classification of Vegetation. Sidwick & Jackson, London.
- Solís, E. 1993. Características Físicoquímicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional. Tesis de Licenciatura. UNAM, México, D. F.
- SPP (Secretaría de Programación y Presupuesto), 1981. Atlas Nacional del Medio Físico. SPP, México.
- Trejo, I., y R. Dirzo. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* **11**:2063–2048.
- Vitousek, P., P. Matson, C. Volkman, J. M. Maass, y G. García. 1989. Nitrous oxide flux from dry tropical forests. *Global Biochemical Cycles* **3**:375-382.
- Vogel, E. F. 1980. Seedlings of dicotyledons. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, Netherlands.
- Walker, L. R., y F. S. Chapin-III. 1987. Interactions among processes controlling successional change. *Oikos* **50**:131-135.
- Walt, S. D., S. K. Maliakala, and J. S. Denslow. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management* **182**:139-151.
- Whitmore, T. C. 1978. Gaps in the forest canopy. Pp 639-655 en P. B. Tomlinson y M. H. Zimmerman, editores. Tropical trees as living system. Cambridge University Press, New York.
- Whittaker, R. H. 1970. *Communities and Ecosystems*, 2nd edition. Macmillan Publishers, New York.
- Whittaker, R. H. 1975. *Communities and Ecosystems*, 3rd edition. Macmillan Publishers, New York.
- Zepeda-Gómez, C., and E. Velázquez-Montes. 1999. El bosque tropical caducifolio de la vertiente sur de la Sierra de Nanchititla, estado de México: La composición y la afinidad geográfica de su flora. *Act. Bot. Mex* **46**:29-55.

Familia	Especies	Bosque secundario 0-1 años						Bosque secundario 3-5 años												
		Santa Cruz			Zapata			San Mateo			Santa Cruz 2			Ranchitos			Caimán			
		Ab	CF (cm ³)	IVI	Ab	CF (cm ³)	IVI	Ab	CF (cm ³)	IVI	Ab	CF (cm ³)	IVI	Ab	CF (cm ³)	IVI	Ab	CF (cm ³)	IVI	
Fabaceae	<i>Aeschynomene amorphoides</i> (S. Wats.) Rose ex B. L. Rob.											1	794.8	5.3						
	<i>Apoplanesia paniculata</i> Presl.											9	8338.6	43.0						
	<i>Bauhinia paulletia</i> Pers.											2	44.8	7.0						
	<i>Caesalpinia eriostachys</i> Benth											2	44.8	7.0						
	<i>Caesalpinia</i> sp.1											2	44.8	7.0						
	<i>Caesalpinia</i> sp.2											2	44.8	7.0						
	<i>Chamaecrista nictitans Moench var jaliscensis</i> (Greenm.) J. & B.			9 2975.9	45.8	3	946.4	2.5				3	946.4	2.5	6 433.5	19.2				
	<i>Desmodium</i> sp.1	4	11651.4	43.8			88.0	6.5	3			1	117.9	6.4						
	Leguminosae sp.											1	117.9	6.4						
	<i>Indigofera constricta</i> Rydb.	15	129.5	73.4	1	6.3	5.7	1	49.5	6.5	5	677.8	1.3	8	573.3	25.5				
	Leguminosae sp.1											1	677.8	1.3	8	573.3	25.5			
	Leguminosae sp.2											1	677.8	1.3	8	573.3	25.5			
	Leguminosae sp.3											1	677.8	1.3	8	573.3	25.5			
	Leguminosae sp.4											1	677.8	1.3	8	573.3	25.5			
	Leguminosae sp.5											1	677.8	1.3	8	573.3	25.5			
	Leguminosae sp.6											1	677.8	1.3	8	573.3	25.5			
	Leguminosae sp.6											1	677.8	1.3	8	573.3	25.5			
	<i>Lonchocarpus constrictus</i> Pitt.											1	677.8	1.3	8	573.3	25.5			
	<i>Lonchocarpus eriocarpalis</i> Micheli.											1	677.8	1.3	8	573.3	25.5			
	<i>Lonchocarpus minor</i> Sousa											1	677.8	1.3	8	573.3	25.5			
	<i>Lonchocarpus</i> sp.1											1	677.8	1.3	8	573.3	25.5			
	<i>Lonchocarpus</i> sp.2											1	677.8	1.3	8	573.3	25.5			
	<i>Lonchocarpus</i> sp.3											1	677.8	1.3	8	573.3	25.5			
	<i>Lysitima microphyllum</i> Benth.											1	677.8	1.3	8	573.3	25.5			
	<i>Mimosa quadrivalvis</i> L. var. <i>diffusa</i>			6	13376.1	45.6	1	84.8	6.5			1	84.8	6.5						
	<i>Parotilla</i> sp.1											1	84.8	6.5						
	<i>Piptadenia constricta</i> (Pers.) J. F. Macbr.			1	612.6	6.5						1	612.6	6.5						
	<i>Senna</i> sp.1											1	612.6	6.5						
Malpighiaceae	<i>Malpighia</i> sp.1											17	4291.4	49.5	35	1525.8	153.0			
Malvaceae	Malvaceae sp.1											17	4291.4	49.5	35	1525.8	153.0			
	Malvaceae sp.2											2	88.0	6.1						
	Malvaceae sp.3											2	88.0	6.1						
Marantaceae	<i>Maranta arundinacea</i> L.											1	212.6	6.465						
Meliaceae	<i>Trichilia trifolia</i> (Sesé & Moc.) Pennington											1	212.6	6.465						
Menispermaceae	<i>Hyperbaena ilicifolia</i> Standl.											1	212.6	6.465						
Nyctaginaceae	<i>Guapira cf. macrocarpa</i> Miranda											1	212.6	6.465						
Ochnaceae	<i>Ouratea mexicana</i> (Humb. & Bonpl)											1	212.6	6.465						
Poaceae	<i>Cenchrus ciliaris</i> L.											5	16188.5	53.3						
	<i>Lasiacis rescifolia</i> (H.B.K) Hitchc var <i>ruscifolia</i>											5	16188.5	53.3						
	<i>Panicum maximum</i> Jacq.	5	395.0	95.2	3	6.0	25.3	5	215.0	6.1	1	82.5	3.6							
Polygonaceae	<i>Coccoloba liebmannii</i> Lindau.											1	82.5	3.6						
Rhamnaceae	<i>Colubrina triflora</i> Brongn.											1	82.5	3.6						
Rubiaceae	Rubiaceae sp.1											1	82.5	3.6						
Rutaceae	<i>Helietta lotifolia</i> Chiang.											1	82.5	3.6						
Sapindaceae	<i>Cardiospermum halicacabum</i> L.											1	82.5	3.6						
	<i>Serjania</i> sp.1											1	82.5	3.6						
Simaroubaceae	<i>Tohuthia paucidentata</i> Radlk.											1	82.5	3.6						
Steculiaceae	<i>Recchia mexicana</i> Moc. & Sessé											4	137.4	9.8	1	37.7	4.5			
	<i>Ayeria</i> sp.1											1	956.6	5.7						
Theophrastaceae	<i>Jacquinia pungens</i> A. Gray.											1	956.6	5.7						
Tiliaceae	<i>Helicocarpus pallidus</i> Rose.											1	13.0	3.7						
Vitaceae	<i>Cissus sycioides</i> L.											1	294.5	4.1						
ND	ND																			

