

11



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

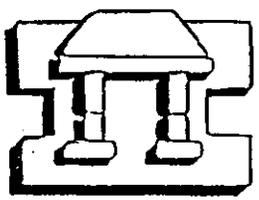
29/3/8

ANALISIS SUCESIONAL DEL BOSQUE MESOFILO DE MONTAÑA EN EL RINCON, SIERRA NORTE DE OAXACA.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G A
P R E S E N T A:

ALEJANDRA MARGARITA BLANCO MACIAS

DIRECTOR DE TESIS: DR. RAFAEL FELIPE DEL CASTILLO SANCHEZ



IZTACALA LOS REYES IZTACALA, EDO. DE MÉX.

2001.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNAM IZTACALA

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
IZTACALA
JEFATURA DE LA CARRERA DE BIOLOGIA



2001.

DR. FELIPE TIRADO SEGURA
DIRECTOR
PRESENTE.

Atención Lic. América Landa Romero
Jefa de la Unidad de Administración Escolar.

Los abajo firmantes, miembros de la Comisión Dictaminadora del trabajo de
(X) Tesis de Investigación Tesis de experiencia Profesional ()
Titulado "Análisis sucesional del bosque mesófilo de montaña en el Rincón Sierra Norte de Oaxaca"

Que presenta el pasante de Biología **ALEJANDRA MARGARITA BLANCO MACIAS**

Para obtener el título de Biólogo.

Informan que después de haber revisado cuidadosamente el trabajo, consideramos que reúne las características de calidad académica que se requieren para aspirar a la obtención del título citado, razón por la cual otorgamos nuestros votos aprobatorios para la presentación del examen profesional correspondiente.

GRADO	NOMBRE	FIRMA	CARGO
DR.	DIODORO GRANADOS SANCHEZ		Presidente
DR.	RAFAEL FELIPE DEL CASTILLO SANCHEZ		Vocal
M EN C	DANIEL TEJERO DIEZ		Secretario
M EN C	SILVIA AGUILAR RODRIGUEZ		Suplente
M EN C	LEONOR ANA MARIA ABUNDIZ BONILLA		Suplente

Con base en lo anterior solicito su autorización para que los profesores que otorgan los votos aprobatorios funjan como sinodales del examen profesional en el cargo anotado, y a la Administración Escolar otorgue la fecha para la Réplica Oral del trabajo presentado.

Atentamente
"Por mi raza hablará el espíritu"

Dr. Sergio Vaca Pacheco
Jefe de la Carrera

VoBo Dr s

Agradecimientos

Quiero dedicar esta tesis a:

Dios y a mis padres por darme el lujo de disfrutar enormemente de la vida y por ser la luz en los momentos de oscuridad esperó que siempre estén a mi lado.

A mi mami: gracias por ser mi soporte, mi amiga, mi ejemplo, pero sobre todo gracias por existir, te amare y admirare por siempre.

A mi Tía Chela: he aprendido tantas cosas de ti y me has ayudado tanto, que me faltan las palabras para decirte toda la admiración, cariño y respeto que siento por ti. Gracias por estar siempre conmigo y por ser la mujer más ejemplar que yo conozco.

A todos los grandes amigos que tengo y que siempre han estado incondicionalmente conmigo, por muy lurias que yo este; Miri, Sandy, Rachel (y su pegoste), Adrián, Martha, Alfiux, Marcos, Pedro, Lalo, bongito, Isaac, Victor, Juan, Memo, Dany, Jose, Gabita, Tere, Isa, Yuri, Nati, Moncho, Rafita, Miguel Angel, Alex, Vero, Alberto, Alicia, Raúl, a la lacra de mi prima Salma y por supuesto al socio mayoritario Gilito precioso y su familia.; a todos los Nerds, al club sonrisitas Azules y a todos mis amigos y a las familias de mis amigos también!

A mis mejores maestros: mi papa Armando, Eduardo Gómez-Tagle, Ignacio Peñalosa, Daniel Tejero, a Dios... digo a Dany Muñoz (jamás revelaré tu identidad secreta), Rose Eisenberg, Emma y Charlie, Rolando, Celerino, Arce, gracias por enseñarme tanto, no sólo intelectualmente, sino emocionalmente; son y serán siempre para mi, lo máximo.

A toda mi familia y en especial a mi tía July ya mi tío Marcelo; a Malu, Tzintli, Ixshel, Yocshio, a mi abuelita Espe, a Juan y Dany; y a todas mis primitas y primos; gracias por los buenos momentos.

A mi Gekito precioso: por toda la felicidad y apoyo que me has brindado, esperó, que la energía de este universo te cubra noche a noche con un manto de estrellas, te provea de los manjares más deliciosos de la vida y que la arena y el mar sean poca cosa junto a tus triunfos y dichas. Gracias por mi mejor motivo para despertar feliz.

Agradezco también, a mi Director de Tesis Rafael del Castillo Sánchez, a Salvador Acosta, Raúl rivera, Sonia Trujillo y a todo el personal del Cúidir, Oaxaca por todo el apoyo y la paciencia que me brindaron. También agradezco a todos mis sinodales y a Eduardo Morales, que además de ayudarme a mejorar mucho este trabajo son mis amigas (os).

Esta tesis no hubiera sido posible sin el apoyo de las siguientes instituciones: Darwin Initiative for the Survival of Species, Conacyt, SIBEJ, Instituto Politécnico Nacional, Coordinación de posgrado e investigación.

INDICE

INDICE	*
INDICE DE CUADROS	**
INDICE DE FIGURAS	***
RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	3
MARCO TEÓRICO	
Sucesión	4
Tipos de sucesión	6
Modelos de sucesión secundaria	7
Métodos de estudio de la sucesión	8
Bosque mesófilo de montaña	10
Importancia del bosque mesófilo de montaña	11
Distribución del bosque mesófilo de montaña en México	11
ANTECEDENTES	13
OBJETIVOS	14
MATERIALES Y MÉTODOS	
Zona de estudio	15
Métodos	15
RESULTADOS	
Florística	19
Similitud florística	19
Riqueza florística	20
Diversidad ecológica	20
Estructura del bosque	20
DISCUSIÓN	
Florística	23
Similitud florística	24
Riqueza florística	25
Diversidad ecológica	26
Estructura del Bosque	27
IMPLICACIONES DE MANEJO	29
CONCLUSIONES	30
LITERATURA CITADA	31
Cuadros	36

Pie de Figuras	42
Figuras	43
Apéndice 1. Listado florístico	54

Índice de Cuadros

Cuadro 1. Diferencias entre la sucesión primaria y secundaria .

Cuadro 2. Relevancia del bosque mesófilo de montaña.

Cuadro 3. Estudios relacionados a la sucesión secundaria en el bosque mesófilo de montaña en México.

Cuadro 4. Distribución y atributos de las etapas serales en tres cronosecuencias de El Rincón, Sierran Norte de Oaxaca.

Cuadro 5. Índice de similitud de (Sørensen) entre parcelas de las tres cronosecuencias.

Cuadro 6. Análisis de covarianza de la densidad promedio por línea.

Cuadro 7. Análisis de covarianza de la altura promedio por línea.

Cuadro 8. Análisis de covarianza de las categorías diamétricas promedio por línea.

Cuadro 9. Análisis de covarianza de los organismos ramificados.

Índice de Figuras

- Figura 1.** Distribución taxonómica de plantas vasculares en organismos menores y mayores a 3.5 cm dap.
- Figura 2.** Familias con mayor número de especies en acahuales en organismos menores y mayores a 3.5 cm dap.
- Figura 3.** Familias con mayor número de especies en bosques maduros en organismos menores y mayores a 3.5 cm dap.
- Figura 4.** Análisis de agrupamiento (UPGMA) de organismos >3.5 cm dap.
- Figura 5.** Cambio en la similitud (I. DeSörensén) entre etapas serales.
- Figura 6.** Cambio por cronosecuencia de la riqueza florística a través de la sucesión.
- Figura 7.** Cambio por cronosecuencia del índice de diversidad ecológica (Shannon-Wiener) a través de la sucesión.
- Figura 8.** Cambio por cronosecuencia del índice de uniformidad (Pielou) a través de la sucesión.
- Figura 9.** Cambio por cronosecuencia de la densidad promedio a través de la sucesión.
- Figura 10.** Cambio por cronosecuencia del promedio de las categorías diamétricas a través de la sucesión.
- Figura 11.** Cambio por cronosecuencia de la altura promedio a través de la sucesión.
- Figura 12a.** Distribución de alturas en acahuales para organismos > 3.5 cm dap.
- Figura 12b.** Distribución de alturas en bosques incipientes para organismos > 3.5 cm dap.
- Figura 12c.** Distribución de alturas en bosques jóvenes para organismos > 3.5 cm dap.
- Figura 12d.** Distribución de alturas en bosques maduros para organismos > 3.5 cm dap.
- Figura 13.** Cambio por cronosecuencia del porcentaje de organismos ramificados y tocones a través de la sucesión.
- Figura 14.** Mapa de la zona de estudio.

Resumen

Oaxaca es el estado con mayor superficie de bosque mesófilo de montaña en México, sin embargo existen muy pocos estudios realizados en este tipo de vegetación. Por otro lado, los estudios de sucesión secundaria se han realizado principalmente en bosques tropicales húmedos y muy pocos trabajos tratan del bosque mesófilo de montaña. El presente estudio es una contribución al conocimiento de la Flora y de los patrones sucesionales de este importante tipo de vegetación.

Se seleccionó la Sierra Norte de Oaxaca como zona de estudio debido a la presencia de diferentes etapas serales del bosque mesófilo de montaña, la alta riqueza florística registrada y el escaso conocimiento que se tiene de la zona.

El muestreo se realizó en tres cronosecuencias, cada una con cuatro etapas serales: acahuales (11-34 años), bosques incipientes (40-60 años), bosques jóvenes (70- 85 años) y bosques maduros (mayores a 90 años). En cada etapa seral se levantaron 10 transectos de 100 m²; se registró la altura y diámetro a la altura del pecho de los organismos mayores de 3.5 cm dap. Con el fin de obtener un listado florístico más completo se realizaron dos cuadros de 2x2 m en cada línea para incluir a los organismos menores de 3.5 cm dap.

Fueron identificadas 209 especies de plantas vasculares que incluyen 123 especies de árboles. Estas pertenecen a 69 familias y 128 géneros

En la zona de estudio encontramos seis especies consideradas en alguna categoría de riesgo por la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-ECOL-1994). Tres especies se presentaron en hábitats secundarios: *Pinus chiapensis* y *Saurauia serrata*, y *Magnolia dealbata*. Las otras tres especies se presentaron en bosque mesófilo maduro: *Cyathea mexicana* y *Marattia weinmannifolia* y *Chamaedorea liebmanni*. Por otro lado, especies como: *Saurauia pringlei*, *Billia hippocastanum*, *Beilschmiedia ovalis*, *Miconia phaeotricha*, *Ticodendron incognitum* y *Ceratozamia withelockiana*, no incluidas en la NOM-059-ECOL-1994 deben de ser estudiadas para su posible inclusión.

El análisis de agrupamiento mostró a los acahuales en un solo grupo seguidos de un grupo más grande que incluyó: bosques jóvenes e incipientes; los bosques jóvenes y maduros de Yotao formaron otro grupo aparte. Al comparar las similitudes entre sitios de la misma edad de las tres cronosecuencias se encontró que los bosques maduros son los más disimiles seguidos de los acahuales y los bosques jóvenes.

La diversidad ecológica fue baja en general para acahuales y bosques incipientes; la mayor diversidad se presentó en los bosques incipientes seguido de un ligero descenso en los bosques maduros. El índice de uniformidad mostró un comportamiento muy similar en las tres cronosecuencias; La mayor uniformidad se encontró en los bosques jóvenes e incipientes; mientras que la menor uniformidad estuvo en: acahuales y bosques maduros.

La densidad y la riqueza florística se comportaron en términos generales de acuerdo al modelo de Peet y Christensen (1988).

El incremento en el diámetro y la altura media de los árboles y arbustos presentó un crecimiento lineal estadísticamente significativo.

El porcentaje de organismos ramificados y tocones no mostró una relación clara con la etapa seral del bosque y con el grado de perturbación; sin embargo, las cronosecuencias de Tanetze y Tarántulas presentaron una disminución de organismos ramificados en los bosques maduros.

Los bosques mesófilos maduros presentaron la mayor diversidad beta por lo que se sugiere poner más énfasis en la conservación de los mismos; sin que esto implique el descuido de los bosques secundarios que aparte de albergar también especies amenazadas; juegan un papel importante en la dinámica de los bosques mesófilos de montaña.

Introducción

En las últimas dos décadas se han incrementado los estudios en los bosques secundarios en el neotrópico, debido al aumento vertiginoso de esta vegetación. De hecho, la mayor parte de la superficie actual de la tierra está cubierta por vegetación secundaria; México no es la excepción (Gómez-Pompa, 1976).

Para poder conocer los procesos de regeneración de los ecosistemas después de un disturbio se pueden seguir varios métodos tales como estudiar los cambios a través del tiempo en una área específica después de un disturbio o bien estudiar en la misma zona ecológica diversos estados sucesionales de edad conocida. Este último método de cronosecuencias ha sido ampliamente utilizado por una gran cantidad de ecólogos vegetales para determinar la dirección de los cambios sucesionales a través del tiempo (Drury y Nisbet, 1973; Connell y Slatyer, 1977; González-Espinosa *et al.*, 1991).

En México, los estudios de sucesión secundaria se han realizado principalmente en bosques tropicales húmedos (E.j. Sarukhán, 1964; Gómez-Pompa *et al.*, 1976, Ramos *et al.*, 1982; Delgado y Ramos, 1984; Jardel, 1986). Sin embargo, existen pocos trabajos en otros ecosistemas como el bosque mesófilo de montaña (Jardel *et al.*, 1993).

Los bosques mesófilos son de suma importancia por sus servicios ambientales y económicos. La compleja estructura de este bosque sugiere una mayor captura e infiltración del agua con respecto a otros bosques. Además de brindar estabilidad al suelo contra la erosión. Aunque no está muy claro aún, se cree que el bosque mesófilo contribuye significativamente en un aumento en la precipitación del sitio (Brunzeel y Proctor, 1994). Los bosques mesófilos, en general, presentan un alto endemismo de especies (Rzedowski, 1996). El valor económico de una alta diversidad es elevado ya que de él se obtienen gran cantidad de plantas útiles (Doumenge, *et al.*, 1995).

En México, el bosque mesófilo de montaña ocupa menos del 1% del territorio nacional y presenta de manera exclusiva o preferente el 10% (cerca de 2,500 especies) del total de la flora mexicana (Rzedowski, 1996). Para este autor, el bosque mesófilo, presenta 30% de especies endémicas para México y aproximadamente el 60% si se incluye a México junto con la porción de América Central que abarca hasta el norte de Nicaragua; esto con el objetivo de proporcionar al endemismo un marco de referencia geográfico más natural (Rzedowski, 1991). En México, la mayor superficie de bosque mesófilo se encuentra en el estado de Oaxaca (con más 50,000 hectáreas); en las regiones de Chimalapas y Sierra Norte (Ortega y Castillo, 1996; Schiblí *et al.*, 1998).

Actualmente, el bosque mesófilo de montaña es una de las comunidades vegetales más amenazadas de nuestro país (Williams, 1992; Jardel *et al.*, 1993; Ortega y Castillo, 1996). De hecho, la tasa promedio de deforestación es de 78,687 hectáreas al año (Ortega y Castillo, 1996). La explosión demográfica, la tala clandestina, el cultivo de café, la ganadería y agricultura de temporal, muchas veces seminómada, han causado en estos últimos lustros la disminución drástica de su extensión (Ortega y Castillo, 1996).

Este estudio es una contribución al conocimiento de los cambios florísticos y estructurales de la sucesión del bosque mesófilo de montaña de la Sierra Norte de Oaxaca.

Sucesión.

En cualquier parte del mundo, las comunidades vegetales cambian constantemente con relación a su edad, composición florística, estratificación, densidad, dominancia, diversidad, entre otros factores (Drury y Nisbet, 1973). Al proceso de colonización y extinción de poblaciones de especies a través de un espacio y tiempo ecológico se le denomina sucesión (Glenn-Lewin y Del Maarel, 1992; Begon *et al.*, 1999).

La sucesión ha sido estudiada desde la época de los griegos por Theophrastus (300 D.C; Drury y Nisbet, 1973); sin embargo, el primero en dar un marco conceptual sólido fue Clements (1926). En su teoría de sucesión vegetal, Clements define la sucesión como el desarrollo y regeneración del clímax en áreas desnudas. Clements identificó los siguientes pasos en el desarrollo de la sucesión: exposición al nuevo sustrato (nudación), migración de esporas o de propágulos germinativos (migración), germinación de esporas o propágulos (ecesis), competencia entre las plantas establecidas (competencia), reacción y estabilización o clímax (Clements, 1936).

Para Clements (1936, 1939), el clímax es el estado final de la sucesión con poco o ningún cambio a través de cientos e incluso, millones de años. Esta estabilización es una tendencia de la vegetación universal y está determinada básicamente por el clima. Clements (1936) opinaba que los cambios anuales o estacionales eran superficiales y no permanentes. Él comparaba el desarrollo de la vegetación a través de la sucesión con el desarrollo de un superorganismo que crece madura y muere y que, incluso, poseía ontogenia y filogenia (Clements, 1939). Dentro de los autores contemporáneos que sostienen esta teoría se encuentran Odum (1959) y Daubenmire (1968).

La teoría de sucesión de Clements fue criticada por: Drury y Nisbet (1971); Pickett *et al.*, (1976); Connell y Slatyer (1977); Darrell *et al.*, (1980) y Krebs (1985). Las críticas contra la teoría de Clements por estos autores se resumen en los siguientes puntos: las comunidades naturales no se comportan como superorganismos, que crecen, se reproducen y mueren; el clímax está determinado por una gran cantidad de factores y no solamente el clima; los cambios en la vegetación no siempre son unidireccionales y progresivos; y, finalmente, las especies pioneras no mejoran necesariamente el ambiente para que las especies posteriores puedan colonizarlo después.

Drury y Nisbet (1973) definen a la sucesión como secuencias temporales o espaciales de plantas y/o animales. Para ellos, las diferencias de secuencias sucesionales se deben simplemente a un gradiente ambiental al cual se han adaptado las plantas. Los fenómenos de la sucesión se explican mejor como resultado de diferencias en crecimiento, sobrevivencia y, tal vez, en dispersión ocasionadas por gradientes de estrés, que desde el nivel de las comunidades (Drury y Nisbet, 1973).

En esta línea, varios investigadores han tratado de explicar los fenómenos sucesionales a través de procesos poblacionales o ecofisiológicos como: Pickett (1987), Noble y Slatyer (1980) y Gómez-Pompa y Vázquez-Yañez (1976), quienes se dedicaron a entender la historia de vida de las especies y sus atributos vitales (edad de la primera reproducción, longevidad, tamaño de la semilla, viabilidad, etc.) para predecir el cambio sucesional (Peet y Christensen, 1980; Glenn-Lewin y Deer Maarel 1992). Esta visión reduccionista olvida que la sucesión es un proceso complejo que incluye también cambios en el suelo, el microclima, las comunidades y los ecosistemas; y que, el entendimiento de todos estos cambios es necesario para comprender cabalmente este fenómeno (Peet y Christensen, 1980; Glenn-Lewin y Deer Maarel 1992).

Un enfoque diferente para abordar la sucesión es el de Connell y Slatyer (1977). Para estos autores, el fenómeno sucesional es la serie de cambios en la comunidad que siguen después de una perturbación. Los mecanismos que estos autores proponen para explicar las secuencias de especies en las diferentes etapas sucesionales son tres: facilitación, tolerancia e inhibición.

En la facilitación, las especies pioneras modifican el sitio de tal manera que lo hacen más adecuado para la invasión de otras especies que resultan competitivamente superiores (pero que necesitan de sitios más específicos para poderse desarrollar). Esto se repite hasta que llega la especie residente y se detiene la modificación al ambiente (Connell y Slatyer 1977).

En el modelo de tolerancia, los colonizadores primarios no incrementan ni reducen la velocidad de invasión y el crecimiento de los colonizadores tardíos. Estos últimos simplemente llegan más tarde o su crecimiento es muy lento. Las especies tardías pueden tolerar niveles de bajos recursos y alcanzar la madurez en presencia de especies tempranas, que finalmente son desplazadas por competencia. Así la sucesión está sólo determinada por la historia de vida de las especies y las especies tolerantes son aquellas capaces de sobrevivir con bajos recursos y resisten la presencia de especies tempranas (Connell y Slatyer 1977).

En el modelo de inhibición, el crecimiento de las especies posteriores es suprimido a causa de los primeros colonizadores. De esta manera, las especies tardías logran establecerse pero no pueden llegar al estado adulto por la inhibición de las especies primeras, hasta que las residentes primarias mueren y liberan, de esta forma, los recursos (Connell y Slatyer 1977).

A pesar de su popularidad, los modelos de Connell y Slatyer (1977) tienen algunas inconveniencias. En general, la sucesión es un fenómeno complejo que puede tomar múltiples direcciones. Además, los mecanismos de reemplazamiento de especies a través del tiempo y del espacio pueden operar de manera simultánea en función de una gran cantidad de factores. Estos mecanismos pueden ser dilucidados con base en la demografía y la ecofisiología de cada especie (Pickett *et al.*, 1987).

La hipótesis de la proporción de recursos de Tilman (1985) propone que la sucesión primaria y secundaria pueden ser predecibles en cuanto a dinámica y estructura

si se estudian los recursos limitantes para especies dominantes. Los cambios en las tendencias sucesionales estarían causados por cambios en los recursos limitantes y cambios de especies adaptadas a las diferentes condiciones medio ambientales. Esta teoría no toma en consideración otros factores importantes como diferencias en viabilidad de colonización de las especies, la herbivoría, competencia, inhibición entre otros factores importantes en la sucesión.

Peet y Christensen (1988) proponen un modelo sucesional, con cuatro estados definidos por sus procesos. La primera etapa o establecimiento se caracteriza por una mínima competencia, es el periodo donde una gran cantidad de individuos de diferentes especies se establecen; así el dosel superior comienza a cerrarse y da lugar a la segunda fase (competencia). Durante la competencia, el crecimiento de una gran cantidad de individuos en el dosel genera un gran hacinamiento que eventualmente mata a la mayoría de los árboles jóvenes. La intensa competencia impide el establecimiento de nuevos individuos. En la tercera fase (transición) se crean huecos por los árboles muertos que no tardan en ser llenados por árboles jóvenes. La cuarta fase o estadio-estable ("clímax") ocurre cuando el tamaño de los árboles alcanza su máxima altura y se encuentran más dispersos (Peet y Christensen, 1988). Para estos autores, la sucesión es un proceso predecible en cuanto a la riqueza de especies y densidad de individuos. En la primera fase, o establecimiento, la riqueza de especies aumentará para luego decaer en la fase de alta competencia y después incrementar un poco en la fase de transición. En la etapa de clímax, la riqueza del ecosistema muestra un declive por la desaparición de especies pioneras.

En conclusión podemos decir que, la sucesión es un fenómeno complejo, que depende de la interacción de los atributos que contribuyen al cambio sucesional (medio abiótico, historia de vida de los organismos colonizadores, tipo de perturbación, competencia, etc.). Para la generación de un modelo que prediga los cambios en la comunidad vegetal se requiere de investigaciones en sus diferentes niveles de organización (especies, poblaciones, comunidades y ecosistemas).

Tipos de sucesión

De acuerdo con las características previas a la colonización de plantas en una área dada, la sucesión ha sido dividida en primaria y secundaria (Cuadro 1). La sucesión primaria se desarrolla en áreas donde existe poca o ninguna modificación al ambiente por organismos, especialmente los que intervienen en la formación del suelo (Glenn-Lewin *et al.*, 1992). En la sucesión primaria, los mecanismos de cambio son a largo plazo, entre cientos y miles de años (Glenn-Lewin y Deer Maarel 1992; Begon *et al.*, 1999).

En contraste, la sucesión secundaria se desarrolla en un sustrato donde los organismos han sido eliminados de forma total o parcial, después de un disturbio, pero se ha conservado un suelo bien desarrollado y un buen número de semillas y esporas (Tansley, 1935; Braun-Blanquet, 1951; Drury y Nisbet, 1973; Connell y Slatyer, 1977; Pickett *et al.*, 1988; Glenn-Lewin *et al.*, 1992; Begon *et al.*, 1999). Generalmente la sucesión secundaria involucra predominantemente procesos poblacionales y ocurre en un periodo de tiempo más corto (Glenn-Lewin y Deer Maarel 1992; Begon *et al.*, 1999).

Un disturbio ha sido definido como: el conjunto de mecanismos que limitan la biomasa de las plantas y que causan su pérdida total o parcial (Grime, 1979 en Glenn-Lewin y Deer Maarel 1992); o como el cambio en las condiciones normales que interfieren con el funcionamiento de los sistemas biológicos (Glenn-Lewin y Deer Maarel 1992). La elección de la definición depende del énfasis que se le da a las causas, efectos o mecanismos.

El régimen del disturbio puede dividirse de acuerdo con la naturaleza del mismo en: alogénico y autogénico. El disturbio autogénico es generalmente continuo y local, como la caída de árboles. En cambio, el disturbio alogénico hace referencia a cambios discontinuos ocasionados por un agente externo a la comunidad como las actividades humanas, la caída de un rayo, un huracán, etc. (Peet, 1992)

El disturbio puede ser estudiado en tres dimensiones: magnitud, tiempo y espacio (Connell y Slatyer, 1977; Glenn-Lewin y Deer Maarel 1992). La dimensión espacial hace referencia a las características físicas: el área, el volumen y la localidad de la zona perturbada; en cambio, la dimensión temporal hace referencia a la frecuencia y predictibilidad del evento de cambio. La magnitud describe la fuerza y severidad del evento en función de los daños ocasionados a la vegetación (Glenn-Lewin y Deer Maarel 1992). Cada ecosistema tiene un régimen de disturbio natural predominantemente pequeño generalmente ocasionado por árboles muertos. Ocasionalmente, puede haber un disturbio a gran escala ocasionado por eventos catastróficos como el fuego y los huracanes (Peet, 1992).

Actualmente, el ser humano ha jugado un papel determinante en los procesos de deterioro ecológico, a través del fuego, desmontes agrícolas, ganadería explotación forestal, minería, contaminación atmosférica, etc. (Jardel, 1991). Dada la extensión de la influencia antropogénica ésta debe ser considerada en los estudios de la composición, estructura y dinámica de la vegetación (Rico-Bernal *et al.*, 1976).

Modelos de sucesión secundaria

Existen pocos trabajos que consideren los mecanismos responsables de los cambios a través de la sucesión secundaria (Peet, 1992). Los modelos de gradiente en el tiempo, basados en las ideas de Whittaker y el modelo de competencia jerárquica de Margalef, son de los pocos estudios que contemplan la formación de modelos sucesionales (Peet, 1992).

El modelo de gradiente en el tiempo utiliza las características de las especies (historias de vida, fisiología y adaptaciones al ambiente) para explicar su distribución a lo largo del gradiente temporal (Peet, 1992). Este modelo hace énfasis en los nichos ecológicos con algunas predicciones. Primero, la secuencia sucesional muestra un orden en el sentido de que hay conjuntos de especies posibles para cada etapa sucesional, aunque no se puede predecir la combinación resultante de especies. Segundo, las características fisiológicas y la forma de vida de las especies muestran un cambio de forma predecible; es decir, que se esperaría en mayor frecuencia especies con estrategia "r" en las etapas incipientes, mientras que en las etapas avanzadas se esperaría encontrar principalmente especies con estrategia "K" (Peet, 1992)

En cambio, el modelo de competencia jerárquica divide los procesos sucesionales en dos etapas. En las primeras etapas o incipientes, la composición de especies es impredecible, debido a que la competencia es baja y la mayoría de las especies puede

llegar al sitio y reproducirse. Sin embargo, con el incremento en tamaño de las poblaciones, la competencia se intensifica, entonces la composición de especies se vuelve más predecible ya que sólo pocas especies pueden arribar al sitio y sólo se mantienen las que se encuentran bien adaptadas al mismo (Peet, 1992). Las predicciones para este modelo son: (a) para cualquier sitio existe una convergencia monotónica alrededor del ambiente que define a la comunidad clímax. (b) El incremento de la competencia jerarquizada resulta en la disminución del nicho de las especies a lo largo del gradiente y (c) la diferenciación de la comunidad a lo largo del gradiente ambiental puede incrementarse y esto aumenta la diversidad beta (Peet, 1992).

Métodos de estudio de la sucesión

Existen dos formas de analizar los cambios en la vegetación, a través del tiempo (sincrónicos) y a través del espacio (asincrónicos). Los métodos sincrónicos permiten de manera directa y precisa registrar el desarrollo de la vegetación en una área dada y realizar experimentos en la misma; usualmente mediante el método de parcelas permanentes. Este método tiene como ventaja el control de las condiciones ambientales y el registro constante de los cambios ambientales durante todas las etapas de la sucesión (Drury y Nisbet, 1973; Glenn-Lewin *et al.*, 1992; Navarro 1995). Sin embargo, estos estudios requieren de largos periodos para completar toda la secuencia; por tal motivo, los pocos estudios realizados sincrónicamente sólo involucran los cambios en las primeras etapas sucesionales (Rico-Bernal, 1976). Aunque algunos se enfoquen a los cambios en bosques maduros (Woods, 2000).

Los métodos asincrónicos evalúan la sucesión al ubicar una secuencia en el espacio que representa los cambios de la comunidad a través del tiempo mediante parcelas de diferentes edades. Estos métodos son los más usados para estudios de sucesión secundaria, debido a que, en corto tiempo, se obtiene una gran cantidad de información acerca de la vegetación. Aunque tienen como desventaja el desconocimiento de una gran cantidad de factores y el supuesto de que las condiciones ambientales de los sitios son iguales o similares es cuestionable (Drury y Nisbet, 1973; Glenn-Lewin *et al.*, 1992; Navarro, 1995). Los métodos asincrónicos más utilizados son: cronosecuencias, inferencia de la estructura poblacional, registros históricos y depósitos de macro y microfósiles.

El método de cronosecuencias sustituye a los cambios a través del tiempo por los cambios a través del espacio, en el que se eligen sitios con ambientes similares pero de diferentes edades. El resultado se toma como la secuencia sucesional. Este método necesita de otros análisis para completar el estudio como los métodos mencionados a continuación Pickett, 1987).

El método de inferencia acerca de la estructura poblacional utiliza técnicas dendrocronológicas para determinar las edades de las poblaciones y su dinámica; con esto se pretende reconstruir la historia de la vegetación y obtener información acerca de posibles disturbios drásticos que afectaron la secuencia de la sucesión (Glenn-Lewin *et al.*, 1992).

El estudio de los registros históricos, a través de fotografías aéreas, artículos, encuestas, entre otros, puede usarse para determinar los cambios de la vegetación en periodos largos. Esta metodología se encuentra bastante limitada en cuanto a las diferencias taxonómicas de los organismos y sólo aportan diferencias cualitativas acerca de la fisonomía de la vegetación (Glenn-Lewin *et al.*, 1992).

El estudio de los depósitos de macro y microfósiles constituye un importante registro de la cronología ecológica. Su limitación es la selectiva preservación de los organismos, además de la problemática identificación de especies. Aunque la resolución de estos métodos se ha incrementado en los últimos años (Glenn-Lewin *et al.*, 1992).

Bosque mesófilo de montaña

El bosque mesófilo de montaña agrupa a comunidades que otros autores denominan como: selva baja perennifolia, bosque caducifolio, elfin forest, nubo selva, cloud forest, tropical montane rain forest, bosque de neblina y tropical montane cloud forest (Meave *et al.*, 1992; Hamilton *et al.*, 1994; Rzedowski, 1996).

Estas comunidades, aunque muy heterogéneas con respecto a su fisionomía, características edáficas, orientación y pendiente, pueden definirse como comunidades que se encuentran en una franja altitudinal entre los 500 y los 4000 m de altitud, aunque en México la mayoría de estos bosques están entre 1,200 y 2,500 m de altitud. Estos bosques presentan un ambiente atmosférico caracterizado por la persistencia estacional de alta humedad relativa en el ambiente y constancia de neblina. La temperatura es moderada y oscila anualmente entre los 12 y 23 °C, con un clima templado húmedo o subhúmedo e incluso cálido húmedo o subhúmedo (Cf o Cw, Af, Am y Aw, de Köppen modificado por García, 1981) y precipitaciones pluviales anuales entre los 1,200 a los 2,000 mm anuales o más (Jardel *et al.*, 1993; Luna *et al.*, 1994; Hamilton *et al.*, 1994; Kappelle, 1995).

En cuanto a su fisionomía, los bosques mesófilos de montaña presentan en común: una cubierta vegetal con predominio de especies latifoliadas de 15 a 30 m de altura, estratificación compleja, y abundantes epífitas y helechos, que le dan al bosque una apariencia exuberante. Algunos árboles pierden las hojas en función del gradiente de humedad; pero nunca quedan totalmente defoliados y conservan su apariencia siempre verde (Jardel *et al.*, 1993; Rzedowski, 1996). Los bosques mesófilos de montaña son florísticamente muy heterogéneos presentan en común la mezcla de especies de afinidades holárticas en el estrato arbóreo alto y las meridionales en los estratos arbóreo bajo, arbustivo y herbáceo (Jardel *et al.*, 1993; Puig, 1993; Rzedowski, 1996).

En México, los géneros que se presentan en común y que sirven para definir estas comunidades son: *Alfaroa*, *Ainus*, *Carpinus*, *Carya*, *Chiranthodendron*, *Cinnamomum*, *Clethra*, *Cleyera*, *Comus*, *Dalbergia*, *Dendropanax*, *Fraxinus*, *Ilex*, *Juglans*, *Liquidambar*, *Matudaea*, *Meliosma*, *Nyssa*, *Oecopetalum*, *Oreomunnea*, *Oreopanax*, *Persea*, *Prunus*, *Quercus*, *Saurauia*, *Styrax*, *Symplocos*, *Temstroemia*, *Tilia* y *Zinowiewia* (Luna *et al.*, 1989; Jardel *et al.*, 1993; Rzedowski, 1996).

Dentro de los géneros exclusivos o preferentes de bosque mesófilo encontramos: *Anthurium*, *Begonia*, *Chamaedorea*, *Deppea*, *Elaphoglossum*, *Encyclia*, *Epidendrum*, *Hoffmannia*, *Miconia*, *Parathesis*, *Peperomia*, *Pilea*, *Polypodium*, *Rondeletia* y *Saurauia* (Rzedowski, 1996).

De acuerdo con la franja altitudinal en la que se encuentren los bosques mesófilos se pueden dividir en: inferiores y superiores. Los primeros se encuentran ubicados entre los 1,200-2,400 m y los altos se encuentran a una altitud superior a los 2,400 m. Esto determina la fisionomía de los árboles dominantes, ya que la composición florística es muy similar (Hamilton *et al.*, 1994; Kappelle, 1995).

Importancia del Bosque mesófilo

El Bosque Mesófilo de Montaña es una comunidad de tipo relictual que se encuentra en áreas muy reducidas donde se presentan las condiciones climáticas favorables (Luna, 1993; Jardel, 1993). Es por tanto, una comunidad frágil que, una vez removida la cubierta vegetal, el suelo de estas zonas tiende a erosionarse con rapidez (Ortega y Castillo, 1996).

Por su importancia biológica, hidrológica y económica (cuadro, 2), los bosques mesófilos de montaña son de gran trascendencia para la humanidad (Miranda-Sharp, 1950; Luna, 1988; Puig, 1993; Rzedowski, 1991). La compleja estructura de este bosque sugiere una mayor captura e infiltración del agua con respecto a otros bosques (Voigelmann, 1973; Barradas, 1983). Aunque no está muy claro aún, se cree que el bosque mesófilo contribuye significativamente en un aumento en la precipitación del sitio (Brunzeel y Proctor, 1994). Los bosques mesófilos, en general, presentan un alto endemismo (Rzedowski, 1996). El valor económico de una alta diversidad es potencialmente grande, ya que de él se obtienen gran cantidad de plantas útiles (Doumenge, *et al.*, 1995).

A pesar de lo anterior, el bosque mesófilo es una de las comunidades más amenazadas en nuestro país (Williams, 1992; Jardel, 1993; Ortega y Castillo, 1996). La explosión demográfica, la tala clandestina, el cultivo de café, la ganadería y la agricultura de temporal, muchas veces seminómada, han causado en los últimos lustros la disminución drástica de su extensión. De hecho, en 1971 este bosque ocupaba 1,716 110 has (0.86% de la superficie del país). Para 1991, sólo se registraron 142, 371 hectáreas, que representan el 0.07% del territorio mexicano. Es decir, que en veinte años el área ocupada por esta formación forestal se redujo a menos de una décima parte, a una tasa promedio de 78, 687 hectáreas al año (Castillo, 1996). Esto es debido a que estos sitios, por su gran cantidad de materia orgánica, son en general, adecuados para la agricultura de temporal, durante los primeros años después del desmonte (Ortega y Castillo, 1996).

Distribución del Bosque mesófilo de montaña en México

El bosque mesófilo de montaña tuvo una distribución más extensa en el pasado geológico (Oligoceno-Mioceno), pero se fragmentó por procesos de vicarianza, como resultado de los cambios ocurridos por lo menos durante los últimos 39,000 años (Luna *et al.*, 1989).

En México, la franja de bosque mesófilo más continua se encuentra en la vertiente del Golfo y se inicia en la región de Xilitla, en el suroeste de San Luis Potosí y corre a lo largo de las laderas de barlovento de la Sierra Madre Oriental hasta el centro de Veracruz, y, de ahí, hasta las sierras del norte y noroeste de Oaxaca. Existe también en una área aislada en el SW de Tamaulipas, así como en el Istmo de Tehuantepec y en Chiapas (Jardel *et al.*, 1993; Rzedowski, 1996).

El bosque mesófilo de montaña también se encuentra en la vertiente del Pacífico, pero ahí es más fragmentado (Sierra Madre Occidental y Sierra Madre del Sur). Esto es debido principalmente a los factores climáticos (Jardel *et al.*, 1993); ya que la vertiente del Pacífico presenta una exposición predominantemente hacia el Sur, que recibe mayor

radiación solar y el clima es más seco; en cambio, en la vertiente del Golfo el clima es más húmedo y las cadenas montañosas están orientadas hacia el Este y Noreste, que les permite recibir la influencia de vientos cargados de humedad del Océano (Jardel *et al.*, 1993).

Los estados con mayor superficie del bosque mesófilo de montaña en México son: Oaxaca (35,217 has), Chiapas (27,526 has), Hidalgo (21,641 has), San Luis Potosí (17,184 has) seguidos de Veracruz, Puebla y Colima (Ortega y Castillo, 1996).

Antecedentes

En México, Los estudios sobre sucesión secundaria se han realizado principalmente en bosques tropicales húmedos (E.j. Sarukhán, 1964; Gómez-Pompa *et al.*, 1976, Ramos *et al.*, 1982; Delgado y Ramos, 1984; Jardel, 1986). Sin embargo, existen pocos trabajos en otros ecosistemas como el bosque mesófilo de montaña (Jardel *et al.*, 1993).

Los primeros trabajos en bosque mesófilo, estuvieron relacionados a estudios forestales de pinos asociados a bosque mesófilo (Negreros-Castillo y Snook, 1984; Sánchez-Velázquez 1986). El primer trabajo enfocado a la regeneración del bosque mesófilo en México lo realizó Sosa V. y H. Puig (1987) en Tamaulipas. Este estudio maneja la regeneración del nicho de árboles en bosques no perturbados y no existe otro trabajo en esta línea hasta 1991 con el estudio realizado por Saldaña y Jardel.

La mayoría de los trabajos de sucesión secundaria en los bosques mesófilos de México se han realizado a partir de 1990, y los podemos agrupar en dos líneas básicas. La primera enfocada a la estructura y afinidad de la flora secundaria (Breceda y Reyes, 1990; Quintana-Ascencio, *et al.*, 1993). La segunda línea relacionada con el efecto de la perturbación humana y el reemplazamiento de los bosques mesófilos por especies de bosques secos (Pino-encino). Los autores hasta ahora encontrados son: González-Espinosa, *et al.*, 1991; Jardel, *et al.*, 1993; Sánchez-Velázquez, 1993.

En el Estado de Oaxaca, los trabajos realizados en bosque mesófilo se encuentran enfocados a la estructura y composición del bosque mesófilo (E.j Rzedowski, y Palacios-Chávez, 1977; Campos-Villanueva, y Villaseñor, 1995; Ruíz-Jiménez, 1995, Boyle, 1996; Acosta, 1997; Ruíz-Jiménez, *et al.*, 2000); y, estos son escasos; a pesar de ser el estado que cuenta con la mayor extensión de bosques mesófilos en el país.

El primer trabajo enfocado a la sucesión secundaria, en los bosques mesófilos de montaña en Oaxaca fue realizado por Sánchez-Velázquez (1986), en El Municipio de San Pablo Macuiltianguis, Sierra Norte. En el cual se muestrearon tres parcelas de 1, 11 y 43 años después de un incendio forestal y se encontró el reemplazamiento de *Pinus patula* por especies como *Persea schiediana* y *Symplocos limoncillo* que son especies típicas de bosque mesófilo; sin embargo no se determinó si existe un patrón de cambio florístico y estructural a través de la sucesión.

La realización de este estudio en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca es debido primero a los pocos estudios realizados en esta zona; segundo a la alta riqueza de especies reportada para este sitio y tercero a la presencia de diferentes etapas serales en conjunto con parches de bosque mesófilo conservado. Este estudio es el primero hasta ahora realizado con tres cronosecuencias que permiten disminuir el error por este tipo de muestreo, y pretende determinar si existe un patrón de cambio florístico y estructural que prediga el comportamiento de los mismos a través de cuatro etapas sucesionales en el bosque mesófilo de montaña.

El entendimiento de los cambios a través de la sucesión secundaria permitirá conocer la dinámica del bosque generará un conocimiento esencial para el manejo y conservación de esta comunidad vegetal

Objetivos

Identificar los cambios sucesionales en estructura y composición florística de tres cronosecuencias en bosque mesófilo de montaña de El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca.

Contribuir al conocimiento florístico de los bosques mesófilos de montaña de El Rincón de la Sierra Norte de Oaxaca.

Materiales y Métodos

Zona de estudio

El trabajo de campo fue realizado en una porción de la Sierra Norte conocida como El Rincón, entre los paralelos 17°15' y 17°30' N y los meridianos 95°15' y 96°25' W (Anónimo; 1987). Políticamente la zona de estudio esta ubicada en los distritos de Villa Alta e Ixtlán de Juárez. Los municipios comprendidos para Villa Alta son: Tanetze de Zaragoza, San Juan Juquila Vijanos y parte de San Miguel Talea de Castro; y para Ixtlán el municipio de San Miguel Yotao. Los municipios estudiados fueron seleccionados por su cercanía, similitud en cuanto a clima, altitud, topografía; además de presentar diferentes etapas sucesionales que constituirían tres cronosecuencias.

Las altitudes para los sitios de estudio oscilan entre los 1,600 y los 2,100m (Cuadro 4). El clima es templado húmedo a semicálido húmedo [C(m)(w)b(i')g] y [(A)C(m)w"b(i)g], según Köppen modificado por García (1981); con una precipitación media de 1,856 mm anuales, que puede alcanzar los 3000 mm en años lluviosos (Anónimo, 1970). La temperatura media anual es de 18.3°C, la de 22°C y la mínima, de 15°C (Anónimo, 1970). El tipo de sustrato geológico corresponde principalmente a esquistos del Cretácico (Anónimo, 1986). Los suelos de la zona presentan textura gruesa con un pH menor a 5, por los que se les considera ácidos y de fácil lixiviación (Bautista A. Comp. Pers.)

La vegetación de los municipios estudiados esta conformada por bosques mesófilos de montaña, bosques de pino y encinos (Anónimo, 1985); con terrenos agrícolas y cafetales que forman un mosaico de la vegetación con diferentes etapas sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

Métodos

Estudiamos tres cronosecuencias cada una con cuatro etapas serales. La cronosecuencia de Tanetze esta ubicada aproximadamente a 3.3 km. del poblado de Tanetze y a 2.4 Km. del poblado de Talea. La cronosecuencia de Tarántulas esta ubicada aproximadamente a 4.8 km. del poblado de Tanetze y a 2.8 Km. de Juquila Vijanos. Mientras que la cronosecuencia de Yotao se encuentra ubicada entre 1.6 y 3.2 km. al del poblado de Yotao (Fig.)

La edad de las parcelas fue estimada mediante la edad de *Pinus chiapensis*; debido a que es uno de los primeros colonizadores después del disturbio y para el cual se tienen estudios dendrocronológicos confiables; además de ser un árbol heliófilo que no regenera bajo el dosel (R. F. Del Castillo Com. Pers.). En cada parcela se tomaron dos muestras de dos árboles cuyo diámetro era cercano a la media de los árboles de *P. chiapensis* ahí existentes. Las muestras de madera para el fechado fueron tomadas con un taladro Pressler, debajo de la altura del pecho para acahuales y a la altura del pecho para árboles de las etapas serales con mayor edad (Bell, J.F. *et al.*, 1984). La edad de los árboles tomados por parcela se determinó contando los anillos desde el núcleo de la viruta extraída hacia el exterior (Bell, J.F. *et al.*, 1984). Las edades fueron ajustadas al modelo de crecimiento de alturas, realizado para *Pinus chiapensis* en la zona de estudio

(Sánchez, V. M. 1999). La edad de los bosques maduros donde no hubo *P. chiapensis* se estimó como mayor a 120 años; en virtud de que el promedio máximo detectado para *P. chiapensis* es de 120 años en los bosques maduros (Del Castillo Com. Pers. R: F.). La primera etapa seral fue de acahuales entre los 11 y 34 años, la segunda etapa o bosques incipientes presentó edades entre 40 a 60 años. Las edades para la tercera etapa o bosques jóvenes fueron entre 70 y 85 años. La cuarta etapa fue para los bosques viejos mayores de 90 años (Cuadro 4).

El trabajo de campo se realizó entre julio del 1997 y mayo del 1999. En cada etapa sucesional de 0.1 ha. Fueron realizados 10 transectos de 100 m; con excepción de la cronosecuencia de Tanetze donde la fragmentación del paisaje no lo permitió. En este caso, para cada parcela los transectos fueron realizados en dos parcelas cercanas. Cada transecto fue trazado perpendicular a la pendiente y separado de los otros por 7 m, para aumentar la representatividad del muestreo. Además éstos fueron alejados 10 metros de cualquier vereda o claro del bosque para disminuir el efecto de borde. En cada sitio se determinó la altitud, orientación y pendiente (cuadro, 4).

En cada transecto registramos a los individuos mayores a 3.5 cm de diámetro a la altura del pecho (1.30 m, dap), con los siguientes atributos: altura y dap (para arbustos tomamos la suma de los diámetros de las ramificaciones a la altura del pecho; Cuadro 4). De acuerdo con su diámetro, los organismos fueron clasificados en seis categorías diamétricas de acuerdo con Kappelle (1995): 1=3.5 < 5 cm, 2 = 5.1 < 10 cm, 3 = 10.1 < 20 cm, 4=20.1 < 40cm, 5=40 cm en adelante. Con respecto a su altura, los organismos fueron clasificados en las siguientes categorías: 1=<5 m, 2=5.1 < 15 m, 3=15 < 30 m y 4= 31 m en adelante de acuerdo a Kappelle (1995).

Con el fin de obtener una estimación más completa de la flora del bosque mesófilo de montaña realizamos dentro de cada línea dos cuadros de 2 X 2 m (0.08 ha) elegidos al azar para incluir a los individuos menores a 3.5 cm de dap. Para cada especie fueron colectados ejemplares de herbario para su posterior identificación.

Las plantas colectadas las identificamos en el herbario del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Oaxaca (OAX) del Instituto Politécnico Nacional (IPN); los ejemplares que no pudieron ser determinados fueron enviados a especialistas de las siguientes instituciones: Herbario Nacional de la Universidad Nacional Autónoma de México (MEXU); Facultad de Ciencias de la UNAM (FCME); Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB); Instituto de Ecología A.C. Xalapa (XAL). y University of Wisconsin, Madison, (WIS). Las identificaciones fueron cotejadas en los herbarios MEXU y ENCB. La colección completa de ejemplares fue depositada en el Herbario de la Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Iztacala (ENEPI); y parte de los duplicados en el Herbario OAX y en el Herbario MEXU.

Con los datos obtenidos elaboramos un listado florístico; los autores fueron citados de acuerdo con Mabberley (1997). Las especies encontradas las clasificamos de acuerdo con su forma de crecimiento y su posición en el dosel en: árboles y plantas arborescentes mayores a 10 m (A); árboles y plantas arborescentes menores de 10 m (a); plantas frutescentes y arbustos que incluyen organismos de hasta 5 m que se encuentren ramificados desde la base (F); hierbas, consideramos aquí a todos los organismos no lignificados menores a 2 m (C); plantas gramíneas (G); plántulas e individuos juveniles de árboles menores a 2 m (P) y lianas y bejucos (B).

Para estimar la similitud florística en organismos >3.5cm dap, entre sitios de muestreo usamos el índice de Sørensen (Mueller-Dombois y Ellenberg; 1974), mediante los datos de presencia ausencia de especies arbóreas. La formula utilizada fue:

$$2C/(A+B)$$

C= Número de especies comunes entre las parcelas A, B.
A = especies que se encuentran únicamente en la parcela A
B= especies que se encuentran únicamente en la parcela AB

Este índice es útil para determinar diferencias florísticas en muestras de tamaño asimétrico, porque da el mismo peso a especies abundantes y a especies raras (Krebs, 1999). Con los resultados de la matriz de similitud obtenidos con el índice de Sørensen realizamos un análisis de agrupamiento por el método no ponderado de agrupamiento por pares que usa el promedio aritmético (UPGMA, Krebs, 1999) mediante la fórmula:

$$S_{j(k)} = 1/ T_j * T_k (\sum S_{jk})$$

Donde $S_{j(k)}$ = Similitud entre los conglomerados j y k
 T_j = Número de muestras en el conglomerado j
 T_k = Número de muestras en el conglomerado k
 S_{jk} = Coeficientes de similitud observados entre cada una de las muestras en j y k.

El análisis de agrupamiento (UPGMA) es uno de los más utilizados en ecología ya que permite identificar grupos afines, mediante el promedio aritmético de similitud entre pares de muestras, que agrupa de manera secuencial a los promedios más semejantes (Krebs, 1999). Estos análisis fueron realizados mediante el software PC-ORD (McCune y Mefford, 1995).

La riqueza florística de organismos >3.5cm dap. (número de especies en 0.1 ha) fue obtenida por parcela y por transecto. La densidad (número de individuos en 0.1 hectárea) también fue obtenida por parcela y por transecto. Para cada etapa sucesional obtuvimos el diámetro y la altura promedio. La media y la desviación estándar fueron calculadas para cada una de las variables anteriores.

En muchos ecosistemas los arbustos y tocones aumentan de manera significativa en eventos de disturbio como: fuego, huracanes, disturbio antropogénico, entre otros (Bond y Midgley, 2001). Cada cronosecuencia presento un régimen de disturbio diferente, la cronosecuencia de Tanetze se encontraba cerca de tres poblados y en cada etapa seral había extracción de leña y paso continuo de gente; en cambio las cronosecuencias de Tarántulas y Yotao se encontraban poco accesibles a la gente con pocas veredas y extracción de leña. Para determinar si existe alguna relación entre el grado de perturbación y si existe una correlación directa entre los arbustos y la edad del bosque; para cada etapa seral sumamos lo individuos sin ramificación (árboles) y ramificados (arbustos y tocones) y obtuvimos estadísticos básicos (media y desviación estándar) para observar el comportamiento de los datos.

Para determinar si existían diferencias significativas en las variables (densidad, riqueza de especies, organismos ramificados, altura y diámetro) con respecto al tiempo y si estos cambios variaban entre sitios, realizamos un análisis de covarianza con un componente lineal, cuadrático y cúbico, mediante la fórmula:

$$V_i = \mu_o + \alpha_1 t^1 + \alpha_2 t^2 + \alpha_3 t^3 + \alpha_1 t^1 * \text{sitio} + \alpha_2 t^2 * \text{sitio} + \alpha_3 t^3 * \text{sitio}$$

Donde:

V_i = Variable de respuesta (densidad, altura, categorías diamétricas y organismos ramificados)

μ_o = Media general

α = Constantes de las variables del modelo

t = Tiempo (etapas serales)

sitio = Cronosecuencia

El componente lineal (t^1) nos indicará si la variable medida (densidad, altura, promedio diamétrico y porcentaje de organismos ramificados) aumenta o disminuye de forma lineal; mientras que el componente cuadrático (t^2) nos dirá si la variable aumenta hacia las etapas serales intermedias y luego disminuye en las últimas o disminuye hacia las intermedias y luego aumenta en las últimas etapas serales. En el componente cúbico (t^3) se esperará que la variable presentará un comportamiento curvilíneo; con dos curvas posibles. La interacción de las variables de respuesta con el sitio nos permitirá determinar si cada sitio presentará un comportamiento diferencial con respecto a los otros sitios.

Los análisis fueron realizados mediante el paquete estadístico SAS (1996).

La diversidad de especies mayores a 3.5cm de dap fue obtenida el índice de Shannon y Wiener (H' , Krebs, 1999); ya que este índice es sumamente utilizado por combinar el número de especies y la distribución de individuos entre las especies, mediante la fórmula:

$$H = -\sum (P_i) \ln(P_i)$$

Donde:

H' = contenido de información de la muestra (índice de diversidad ecológica)

P_i = proporción del total del número de individuos de la muestra que corresponde a la especie i

Para comparar la uniformidad entre las diferentes parcelas utilizamos el índice de uniformidad de Pielou mediante la fórmula:

$$E = H'/H_{\max}$$

Donde:

H_{\max} = $\ln(S)$

S = número de especies de la muestra de la comunidad

H' = Índice de diversidad de Shannon-Wiener

H_{\max} = diversidad de especies de la muestra si todas tuvieran igual abundancia o diversidad máxima de especies.

RESULTADOS

Florística

Fueron identificadas 209 especies de plantas vasculares de organismos menores como mayores de 3.5 cm dap. Estas pertenecen a 69 familias y 128 géneros (Tabla 1). Las Divisiones que presentaron mayor cantidad de especies fueron: Magnoliophyta y Polypodiophyta, seguido de Pinophyta; siguiendo la clasificación de Cronquist (1977; Figura 1). Las Magnoliopsida fueron el grupo predominante de las Magnoliophyta; mientras que el grupo predominante de las Polypodiophyta fueron las Filicopsida. En la División Pinophyta no se encontró ningún grupo predominante.

Las familias que presentaron mayor cantidad de géneros independientemente de la etapa seral del bosque mesófilo fueron: Asteraceae, Melastomataceae y Ericaceae; con 16, 11 y 5 géneros respectivamente. Las demás familias generalmente presentaron entre uno y tres géneros (Apéndice 1). Las Asteraceae, Fagaceae, Melastomataceae, Rubiaceae, Poaceae y Aspidiaceae; en conjunto abarcaron el 36.84% del total de la flora registrada, a pesar de representar sólo el 8.7% del total de las familias.

En general, no parece existir una asociación estrecha de las familias por alguna etapa seral en particular (Apéndice 1). Sin embargo, el número de especies de: Asteraceae, Brunelliaceae y Pterydaceae fue mayor en acahuales (Fig. 2); y el de Arecaceae, Polypodiaceae, Lauraceae y Theaceae fue mayor en los bosques de edad más avanzada (Fig. 2). Las familias que presentaron especies en todas las edades y sitios fueron: Ericaceae, Escalloniaceae y Caprifoliaceae.

Similitud

La similitud florística medida con el Índice de similitud de Sørensen y el análisis de agrupamiento (UPGMA), separaron a los acahuales de las demás etapas serales; estos, a su vez, quedaron unidos en dos grupos Tarántulas-Yotao y Tanetze. El segundo grupo incluyó a los bosques incipientes de Tanetze, Tarántulas y Yotao; además de los bosques jóvenes y maduros de Tanetze y Tarántulas; aunque, los bosques jóvenes y maduros de Tarántulas se separaron ligeramente de los demás. Los bosques jóvenes y maduros de Yotao formaron un grupo aparte (Fig. 4).

Los bosques incipientes y jóvenes de Tarántulas tuvieron los valores más elevados del índice de similitud de Sørensen (75 %); seguidos de los bosques incipientes de Tarántulas y Tanetze en conjunto con el bosque maduro de Tanetze (con un 71.7 %); mientras que las mayores diferencias florísticas se encontraron al comparar los bosques jóvenes y maduros de Yotao con los acahuales de Tanetze con un (13%, Cuadro, 5).

Al comparar las similitudes florísticas entre sitios de la misma edad en las tres cronosecuencias, se encontró que los bosques maduros fueron los más disimiles seguidos de los acahuales y los bosques jóvenes, en tanto que los bosques incipientes fueron los más similares entre sí (Fig. 5). Las cronosecuencias geográficamente más cercanas (Tanetze-Tarántulas) presentaron poca similitud en los acahuales; pero éstas, al

aumentar la edad, tuvieron una mayor similitud florística (Fig. 5). Por otra parte, la comparación por pares de las cronosecuencias más alejadas, Tarántulas-Yotao y Tanetze-Yotao mostró un comportamiento muy similar entre ellas: baja similitud en los acahuales, seguidos de una mayor similitud en los bosques incipientes, para después volverse menos similares en los bosques juveniles y maduros (Fig. 5).

Riqueza florística

La riqueza florística parece estar altamente influenciada por los procesos de sucesión y del sitio. Las 3 cronosecuencias presentaron un comportamiento bimodal diferente para cada cronosecuencia. Los acahuales de las 3 cronosecuencias presentaron valores de riqueza florística elevados y similares entre ellos (Fig. 6). En los bosques incipientes, la riqueza florística decreció en Yotao y en Tanetze; pero la cronosecuencia de Tarántulas presentó un comportamiento opuesto. En los bosques jóvenes, la riqueza florística aumentó notoriamente en las cronosecuencias de Tarántulas y Tanetze; sin embargo, en tarántulas la riqueza florística de los bosques jóvenes decreció. Los bosques maduros presentaron la mayor riqueza florística con excepción de Tanetze cuya mayor riqueza estuvo en los bosques jóvenes (Fig. 6).

Diversidad ecológica

El índice de diversidad ecológica de Shannon-Wiener fue, en general, menor en los acahuales y mayor en bosques jóvenes. Las cronosecuencias más alejadas entre sí (Tanetze-Yotao) mostraron un comportamiento similar en los cambios observados en diversidad ecológica, pues ellas tuvieron la menor diversidad en acahuales y en los bosques incipientes; seguidos de los bosques maduros. La mayor diversidad ecológica la encontramos en ambas cronosecuencias en los bosques jóvenes. En cambio, en Tarántulas la diversidad florística aumento hasta los 45 años para después mantenerse más o menos constante a lo largo de la cronosecuencia (Fig. 7) .

El índice de uniformidad mostró un comportamiento muy similar en las tres cronosecuencias; La mayor uniformidad se encontró en los bosques jóvenes seguido de los bosques incipientes; mientras que la menor uniformidad fue registrada en los acahuales y bosques maduros.

Estructura del bosque.

La densidad de árboles y arbustos presentó un comportamiento curvilíneo significativo a través de la sucesión; esto estuvo evidenciado por un efecto cúbico significativo (Cuadro 6). La mayor densidad fue detectada en los bosques incipientes y bosques maduros; mientras que la menor densidad la mostraron los bosques jóvenes y acahuales (Fig. 9). Las tres cronosecuencias mostraron un comportamiento semejante de la densidad a través de la sucesión: densidades elevadas en acahuales y bosques incipientes; seguido de una disminución drástica en bosques jóvenes para después aumentar ligeramente en los bosques maduros (Fig. 9). A pesar de la similitud en las tendencias de cambio de la densidad con respecto a la etapa sucesional del bosque, cada sitio varió de forma significativa en cuanto a número de individuos por etapa

sucesional como lo indica la interacción significativa entre el sitio y la edad (Cuadro 6). El menor número de individuos por etapa sucesional fue registrado en la cronosecuencia de Tanetze seguido de Yotao; mientras que Tarántulas, presentó el mayor número de individuos por etapa sucesional (Fig. 9).

En los acahuales, la mayor parte de los individuos pertenecieron a pocas especies. En Tanetze, las tres especies con mayor densidad en acahuales fueron, de mayor a menor: *Pinus chiapensis*, *Quercus sapotifolia* y *Liquidambar macrophylla* mientras que en Tarántulas fueron: *Liquidambar macrophylla*, *Phyllonoma laticuspis* y *Gaultheria acuminata*. En el caso de la cronosecuencia de Yotao las tres especies con mayor densidad fueron: *Liquidambar macrophylla*, *Hedyosmun mexicanum* y *Clethra integerrima*.

En los bosques incipientes, las tres especies con mayor densidad para cada cronosecuencia fueron: *Phyllonoma laticuspis*, *Bejaria mexicana* y *Clethra kenoyeri* para Tanetze; *Phyllonoma laticuspis*, *Viburnum acutifolium* e *Ilex pringlei* para Tarántulas y en Yotao encontramos a: *Vaccinium leucanthum*, *Lyonia squamulosa* y *Bejaria mexicana*.

Los bosques jóvenes, al presentar la mayor uniformidad y riqueza florística, presentaron pocas especies con una densidad que sobresaliera de las demás. Para cada cronosecuencia encontramos de mayor a menor a: *Clethra kenoyeri*, *Phyllonoma laticuspis*, *Rapanea jurgensenii* en Tanetze y para Tarántulas a: *Temstroemia hemsleyi*, *Quercus laurina* y *Persea americana*; mientras que en Yotao encontramos a *Persea americana*, *Rondeletia liebmanni* y *Ocotea helicterifolia*.

Los bosques maduros presentaron poca similitud de especies abundantes entre sitios. Las especies encontradas con mayor densidad fueron de mayor a menor: *Temstroemia hemsleyi*, *Bejaria mexicana* e *Ilex pringlei* para la cronosecuencia de Tanetze; en Tarántulas a *Quetzalia occidentalis*, *Weinmannia pinnata*, *Persea americana* y, en Yotao, a: *Clethra kenoyeri*, *Ocotea helicterifolia* y *Hamelia patens*.

El diámetro a la altura del pecho (dap) para árboles y arbustos aumentó significativamente de manera lineal a través de la sucesión. En las etapas incipientes de la sucesión el diámetro promedio de organismos mayores a 3.5 cm dap estuvo entre los 3.5 y 10 cm; mientras que en las etapas avanzadas el diámetro promedio aumentó hasta los 40 cm. Aunque el incremento fue lineal para las tres cronosecuencias, el aumento fue diferencial como lo muestra la interacción significativa entre edad y sitio (Tabla 8). El mayor aumento en el diámetro lo presentó la cronosecuencia de Yotao seguido de Tarántulas y Tanetze.

La altura de los organismos mayores de 3.5 cm de dap, aumentó linealmente de manera significativa conforme avanzaba la edad del bosque (Fig. 11). Sin embargo, las tasas de aumento variaron por sitio de manera significativa (Tabla 7). La cronosecuencia de Tarántulas presentó el mayor aumento en la altura; seguida de Yotao y Tanetze. Las cronosecuencias de Tanetze y Yotao presentaron un ligero descenso en la altura promedio en los bosques maduros; mientras que en Tarántulas la altura promedio de los árboles fue mayor en la última etapa (Fig. 11).

En las etapas incipientes, la mayoría de los individuos tuvo alturas por debajo de 5 m; sin embargo, al aumentar la edad del bosque los individuos menores a 5 m disminuyeron de forma apreciable. En cambio, los organismos mayores de 10 m aumentaron con relación a la edad del bosque hasta ser los más dominantes en los bosques maduros, la altura máxima fue de 35 m (Fig. 11).

En este estudio en las tres primeras etapas de la sucesión no se observó una estratificación obvia. Sin embargo, la distribución de alturas aumentó en complejidad al avanzar la edad del bosque, pues la dispersión de los datos fue muy poca en las etapas incipientes de la sucesión; y aumento notablemente en las edades avanzadas (Fig. 11).. En los bosques maduros posiblemente existan dos estratos. El primero estrato conformado por árboles menores a 20 m y el segundo, que incluyó a árboles de 25 hasta 35 m de alto.

Los organismos ramificados mostraron un comportamiento curvilíneo con una fuerte divergencia en el comportamiento por sitio; como lo muestra el análisis de covarianza en la interacción edad*sitio cuadrática y cúbica (Cuadro 9). Las tres cronosecuencias presentaron una variación en el porcentaje de organismos ramificados entre el 15 y 30%; con excepción de la cronosecuencia de Yotao que mantuvo un comportamiento casi lineal para todas las etapas serales. El mayor porcentaje de individuos ramificados se encontró en las etapas serales intermedias; en los bosques incipientes para Tanetze y en los bosques jóvenes para Yotao; este porcentaje disminuyó para ambas cronosecuencias en los bosques maduros (Fig. 13). La cronosecuencia de Tarántulas presentó un porcentaje bajo de individuos ramificados en los acahuales, después el porcentaje aumentó al doble en los bosques incipientes; para después decaer casi linealmente hasta los bosques maduros. En cambio, en la cronosecuencia de Tanetze el porcentaje de individuos ramificados fue alto en acahuales, bajo en los bosques incipientes y presentó su máximo en los bosques jóvenes; para después decaer en los bosques maduros (Fig. 13).

Discusión

Florística

Las familias más abundantes en El Rincón Sierra Norte de Oaxaca coincidieron con lo reportado por Rzedowski (1996) para bosques mesófilos mexicanos- La familia Asteráceae presentó el mayor número de géneros y especies; esto no es de sorprender, debido a que esta familia es ampliamente dominante a nivel nacional, tanto en las regiones de clima árido como en las regiones de clima templado (Rzedowski; 1996). Las familias que se presentaron de manera abundante en todas las etapas serales de las tres cronosecuencias fueron las ericáceas y fagáceas. Estas dos familias son tolerantes a intensidades lumínicas altas con temperaturas frías y suelos ácidos, adaptaciones que seguramente les favorecen para vivir en bosques mesófilos semi-perturbados (Luteyn, 1988; González-Espinosa, *et al.*, 1991). Quizás la alta abundancia de estas familias en la zona de estudio esté relacionada con los suelos ácidos y el disturbio antropogénico.

La zona de estudio presenta una alta riqueza florística de familias, géneros y especies comparados con otros estudios de bosque mesófilo en México (Puig *et al.*, 1983; Luna-Vega *et al.*, 1989; Breceda y Reyes, 1990; Saldaña y Jardel 1991; Meave *et al.*, 1992; Santiago y Jardel, 1993; entre otros). Los estudios que presentaron mayor riqueza florística fueron realizados en un muestreo de área abierta (Luna-Vega *et al.*, 1988; Luna-Vega *et al.*, 1994 López, 1995; Ramírez-Marcial *et al.*, 1998). Los estudios de Puig (1983) y Breceda (1990) se realizaron en un área mayor a 5 hectáreas; pero estos estudios sólo contemplaron a organismos mayores a 3.5 cm dap; en el presente estudio la riqueza florística con organismos mayores de 3.5 cm dap fue de 123 especies. Esta cifra fue mayor comparada con el estudio de Puig realizado en el mesófilo de Gómez Fariás, Tamaulipas (73 especies); pero no con el de Breceda realizado en la Reserva de la Biosfera de El Cielo, Tamaulipas (209 especies); quizás este último presente una mayor riqueza florística por la mayor superficie de muestreo, que fue mayor a 5 ha. Los estudios de Saldaña (1991); Meave (1992) y Santiago (1993), presentaron una superficie de muestreo muy similar a nuestro estudio 0.8, 1 y 1.2 hectáreas respectivamente. Saldaña y Santiago, encontraron 53 y 73 especies en individuos mayores de 3.5 cm dap; está riqueza florística es baja comparada con la zona de estudio (123 especies). Meave (1992), encontró 138 especies que incluyen, con excepción de las epífitas, todas las formas de vida consideradas en este estudio; su estudio fue realizado en bosques mesófilo maduros y eliminando a las especies de epífitas, la riqueza florística para esta zona fue de 78 especies. En la zona de estudio, el número de especies en 0.3 ha. en bosque maduro fue de 125 especies sin epífitas. Todo lo anterior nos indicaría que la zona de estudio presenta quizás la mayor riqueza florística hasta ahora reportada para estos bosques en México. Esto podría explicarse por lo reportado por Boyle (1996), quien reporta para los bosques mesófilos. de la Sierra Norte de Oaxaca, donde se ubica a zona de estudio, la mayor diversidad beta comparada con Costa Rica y Ecuador; quizás debido a la compleja orografía de la zona de estudio y a la transición entre bosques holárticos y tropicales.

La alta riqueza de la zona de estudio se puede deber a dos factores. El primero relacionado con la metodología empleada, que incluye un gradiente en el tiempo (cronosecuencias), con diferentes etapas sucesionales; lo que permite que especies con diferentes preferencias ecológicas fueran incluidas en el muestreo. El segundo factor es la elevada riqueza florística existente en los bosques de Oaxaca, aunado a su gran

heterogeneidad local que aumenta la diversidad beta (Boyle, 1996; Ortega y Castillo, 1996; Ruiz-Jiménez, *et al.*, 1999).

Similitud

El análisis de agrupamiento mostró a los acahuales separados del resto de las otras etapas serales, pero con baja similitud florística entre ellos. Esta similitud puede deberse a la presencia de especies colonizadoras comunes de hábitats perturbados; como: *Pinus chiapensis*, *Podochaenium pachyphyllum* y *Liquidambar macrophylla*; entre otras.

Nosotros esperábamos que de acuerdo al modelo de selección "K" y "r" propuesto por MacArthur y Wilson (1967; en Rapoport y Drausal, 1979); los acahuales más cercanos (Tanetze-Tarántulas) fueran más semejantes en su composición florística; ya que según estos autores, las especies colonizadoras de hábitats inestables (perturbados, estrategias "r"), tienen ciclos de vida cortos, se reproducen rápidamente y son fácil dispersión. Estas características teóricamente permitirían a estas especies colonizar otros hábitats de manera rápida y efectiva (Peet, 1992; Begon, *et al.*, 1996). Sin embargo, esto no fue así, los acahuales más cercanos (Tanetze y Tarántulas), resultaron los más disimiles (42%) mientras que los más similares fueron los más alejados. (Tarántulas y Yotao (60%).

Las diferencias entre los acahuales más cercanos y la similitud entre los más alejados pudiera estar relacionada con el grado de disturbio. En algunos estudios se ha observado que ha mayor perturbación las especies de bosques mesófilos (E.j. *Liquidambar macrophylla*, *Hedyosmun mexicanum*, *Persea americana*, etc) son reemplazadas por especies de bosques más secos (E.j. *Pinus chiapensis*, *Quercus sp*; etc; Peet y Christensen, 1981; González-Espinosa *et al.*, 1991; Jardel *et al.*, 1986, 1991, 1993; Gómez, 2000). Esto coincide con lo encontrado en la zona de estudio, ya que los acahuales más similares Tarántulas y Yotao fueron los que presentaron una menor intensidad de disturbio; mientras que Tanetze presentó la mayor perturbación.

Uno de los resultados más sorprendentes fue la convergencia florística entre los bosques incipientes y los bosques jóvenes de las tres cronosecuencias. Nosotros esperábamos que conforme avanzara la edad del bosque los sitios fueran más disimiles entre si debido a las teorías de Margalef (1968) y Peet (1988). Margalef en su modelo de competencia jerárquica propuso que después del disturbio existe poca competencia y por lo tanto, cualquier especie puede colonizar él; por lo tanto en sitios cercanos la similitud sería alta; sin embargo, cuando la densidad aumenta, la competencia se intensifica y sólo las especies mejor adaptadas a ese sitio pueden colonizar y sobrevivir en el sitio; esto disminuye la similitud entre sitios cercanos. Para Peet (1988) en su modelo de gradiente en el tiempo, la diversidad beta entre sitios debe ser baja en las etapas sucesionales iniciales y alta en los bosques maduros; debido a que el promedio de la amplitud de nicho disminuye conforme avanza la sucesión, esta disminución ocasiona que la colonización se realice por especialistas al sitio.

La convergencia en los bosques incipientes, posiblemente es debida a que en bosques incipientes existe una fuerte competencia (evidenciada por la alta densidad que decae en la siguiente etapa); lo que restringe a unas cuantas especies altamente especializadas para vivir en un ambiente con alta competencia y un medio ambiente con condiciones de penumbra asociadas a perturbación moderada (lo que se observó también por la disminución de la riqueza florística).

En los bosques jóvenes observamos una baja similitud florística entre las tres cronosecuencias, lo anterior pudiera estar relacionado con la distancia entre las tres cronosecuencias; ya que las cronosecuencias más cercanas (Tanetze-Tarántulas) presentaron una similitud alta (68%) con respecto a la similitud presentada en las cronosecuencias más alejadas (Tanetze-Yotao y Tarántulas-Yotao con un 37 y 42% de similitud respectivamente). La diferencia entre cronosecuencias pudiera estar relacionada con la especificidad de las condiciones ambientales ya que entre más alejadas fueron las cronosecuencias más disímiles fueron entre si. Esto posiblemente generó la colonización a los sitios por especies específicas a los mismos (con una amplitud de nicho baja). Esto concordaría con el modelo de competencia jerárquica de Margalef (1968) y con el modelo de gradiente en el tiempo de Peet (1988).

Los bosques maduros fueron todavía más disímiles entre si, que los bosques jóvenes. Cada cronosecuencia tendió a diferenciarse cada vez más conforme avanzó la edad del bosque. Esto sugiere que a mayor edad la competencia se intensifica y que, aunado a esto, las diferencias ambientales entre sitios (como humedad, grado de disturbio, pH del suelo etc.) aumentan las diferencias florísticas; ya que sólo las especies mejor adaptadas a ese sitio en específico podrán competir mejor. Esto concordaría con lo planteado por Margalef (1968) en su modelo de competencia jerárquica y con lo propuesto por Peet (1988); quienes proponen que en las etapas avanzadas de la sucesión se intensifica la competencia y existe una especialización en los nichos; que aumentan la diversidad beta.

Riqueza florística

Los cambios observados en riqueza florística a través de la sucesión, fueron con excepción de los bosques maduros, muy semejantes a lo planteado por Peet y Christensen (1988). Según estos autores, la riqueza florística es alta en la fase de establecimiento, decae en la fase de competencia, para posteriormente aumentar en la fase de transición y disminuir en el equilibrio estable. En las tres cronosecuencias estudiadas, los tres acahuales presentaron una riqueza de especies alta que decayó en los bosques incipientes de Tanetze y Yotao; quizás debido a una alta competencia, evidenciada por un decremento drástico de la densidad en los bosques jóvenes. En los bosques jóvenes, la riqueza de especies se incrementó en Tanetze y Yotao, quizás debido a una baja densidad que posiblemente facilitó que nuevas especies pudieran colonizar estos bosques. Finalmente, en los bosques maduros la riqueza florística aumento con excepción de Tanetze donde la riqueza florística decayó. Esto último fue contrario a lo propuesto por Peet y Christensen (1988) que predecían un decaimiento en la riqueza florística debido a la falta de especies competitivas. En las tres cronosecuencias, esto sólo sucedió en la cronosecuencia de Tanetze; sin embargo, el decaimiento en la riqueza florística puede ser debido no a la falta de especies competitivas, sino a que Tanetze es el sitio con mayor perturbación por extracción de leña y por la gran cantidad de veredas internas; esto debido a la mayor cercanía con Talea y Juquila. Nosotros pensamos que los bosques mesófilos maduros presentan una mayor cantidad de especies con respecto a otros bosques templados de Piedmont, Norte de Carolina.

La cronosecuencia de Tarántulas tuvo un comportamiento diferente al de las otras dos en la riqueza florística. Esta cronosecuencia presentó, a partir de los bosques incipientes, un aumento monótonico de la riqueza florística en consistencia con lo propuesto Odum (1969). El opinaba que la riqueza florística aumentaba a través de la

sucesión secundaria de forma monotónica hasta el climax. En Tarántulas esto pudo ser debido a que esta cronosecuencia presentó un menor disturbio y posiblemente una mayor humedad atmosférica (Cordova y del Castillo, 2001), que le permitieron presentar un aumento en la riqueza sin ser afectado por la competencia.

Diversidad ecológica

La riqueza florística y la uniformidad de las especies presentaron una relación estrecha con la etapa sucesional. En los acahuales, aunque encontramos una riqueza florística alta, el índice de diversidad fue bajo. Esto pudo ser debido a la alta densidad de pocas especies de hábitats perturbados como: *Pinus chiapensis* y *Liquidambar macrophylla*; que disminuyeron el índice de uniformidad. En bosques incipientes el índice de diversidad fue bajo en Tanetze y Yotao, aunque la uniformidad aumentó posiblemente a causa de la disminución de la densidad de especies propias de hábitats perturbados; la riqueza florística disminuyó, esto quizás asociado con los procesos intensos de competencia existentes en esa etapa sucesional. Tarántulas en cambio presentó su mayor diversidad en los bosques incipientes debido tal vez a un aumento en la riqueza florística y en el índice de uniformidad.

En los bosques jóvenes de Tanetze y Yotao, la diversidad ecológica aumentó de forma marcada, quizás por a un aumento en la riqueza florística aunado a una mayor uniformidad en la distribución de los recursos entre especies. El aumento en la uniformidad se puede explicar debido a que la mayoría de los individuos de especies colonizadoras más abundantes en los acahuales y bosques incipientes disminuyeron notablemente en cantidad al aumentar la edad del bosque; tal vez debido a la alta competencia existente en las etapas sucesionales tempranas y a la estrechez de su nicho. La riqueza florística, en cambio, no se vio afectada por la competencia existente en las etapas serales anteriores, ya que la disminución en especies de hábitats perturbados fue posiblemente compensada con el aumento de especies tardías. A diferencia de las dos cronosecuencias anteriores, la cronosecuencia de Tarántulas presentó, en los bosques jóvenes la alta diversidad se debió a una alta uniformidad; ya que la riqueza florística disminuyó en esta etapa seral.

En los bosques maduros de Tarántulas y Yotao a pesar de que la riqueza florística aumentó, presentaron una disminución ligera en el índice de diversidad ecológica esto puede atribuirse a la disminución del índice de uniformidad, debido posiblemente al aumento de individuos de especies dominantes de gran tamaño y por lo tanto, con gran demanda de recursos. En la cronosecuencia de Tanetze el índice de diversidad disminuyó ligeramente causado posiblemente por una baja considerable en la riqueza florística; causado tal vez por el proceso de extracción de leña aparentemente más abundante que en las otras etapas serales.

Estructura del bosque

Los bosques maduros de las tres cronosecuencias de la zona de estudio presentaron una densidad por hectárea más alta que la reportada por Santiago y Jardel, (1993); Puig, (1983); Meave, (1992); Ruiz-Jiménez *et al.*, (2000); en los bosques mesófilos de México, donde el promedio nunca sobrepasó los 3000 ind/ha (3200 ind/ha en Tanetze, 3680 ind/ha en tarántulas y 2940 ind/ha en Yotao;). Estas densidades fueron menores a las registradas en otras regiones neotropicales, como las registradas en Blue Mountains en un bosque mesófilo (Montane rain forest) de Jamaica que presentó 4000 ind/ha (Ruiz-Jiménez *et al.*, 2000). Sin embargo, los bosques incipientes de Tarántulas y Yotao si sobrepasaron esta densidad (4620 y 4460 ind/ha respectivamente); esto sería consistente con el modelo propuesto por Peet y Christensen (1988); quienes proponen que la mayor cantidad de individuos se encontrará en los bosques jóvenes (transición); ya que, aun no se sierra el dosel, la competencia aun es escasa; cuando esto se invierte, gran cantidad de individuos de especies colonizadoras muere y la densidad decae en los bosques jóvenes (Transición).

El comportamiento general de la densidad posiblemente se pueda explicar por los procesos de competencia, establecimiento y mortalidad. El número de individuos llegó a su máximo en los bosques incipientes; donde debido a la alta densidad, la competencia entre individuos posiblemente se intensificó; esto ocasiono que especies de hábitos secundarios murieran y bajará la densidad de manera drástica en los bosques jóvenes. En los bosques maduros, la densidad aumentó ligeramente. Este comportamiento de la densidad concuerdan con lo reportado por Peet y Christensen (1988) en un bosque de templado húmedo en Carolina del Norte y con lo observado por Kappelle (1995) en los bosques mesófilos de Talamanca en Costa Rica. Lo cual sugeriría que el modelo propuesto por Peet y Christensen (1988) para sucesión secundaria con cuatro etapas sucesionales es adecuado para predecir los cambios en la densidad a través de la sucesión en bosques templados húmedos y subtropicales

La altura promedio de árboles y arbustos para todas las etapas sucesionales, varió entre 5 y 15 m. Mientras que la altura máxima de los árboles de los bosques maduros fue de 35 m en promedio. Esto concuerda con lo reportado por Rzedowski, (1978); Puig, (1983); Luna, *et al.*, (1989); Meave, *et al.*, (1992); Santiago y Jardel, (1993); Luna, *et al.*, (1994); López, (1995); Ruiz-Jiménez, *et al.*, (2000); quienes encontraron un promedio entre 2 y 27 m. para otros bosques mesófilos mexicanos. La altura máxima aumento de un promedio de 16 m en acahuals a 35 m en los bosques maduros; como fue observado por Kappelle (su rango fue de 5 (8) a 38 (40), 1995) en los bosques mesófilos de Talamanca en Costa Rica. Este incremento fue de tipo asintótico. La disminución en el incremento de la altura pudiera explicarse por la competencia entre los árboles del dosel por el espacio, limitaciones de recursos como profundidad del suelo, la luz y por factores genéticos (Koslowski *et al.*, 1991).

En este estudio, contrario a lo encontrado por algunos autores (Jardel, 1986; Luna, *et al.*, 1988; López, 1995), no se observó evidencia alguna de estratificación en las tres primeras etapas de la sucesión. Sin embargo en los bosques maduros se observó una discontinuidad en las alturas que sugeriría dos estratos, uno que incluye a organismos menores a 20 m y otro que incluye a eminencias aisladas mayores a 25 m. Esto concuerda con los dos estratos (el primer estrato de 0 a 15 (20) y el segundo de 15 (20) a 35 (40) m) encontrados en los bosques mesófilos maduros de Talamanca en Costa Rica (Kappelle, 1995) y con las dos discontinuidades encontradas en la cañada húmeda de los bosques mesófilos de Puerto Soledad, Oaxaca. (Ruiz-Jiménez *et al.*, 2000).

El diámetro promedio de árboles y arbustos se encontró entre los 3.5 y los 10 cm dap para todas las etapas serales y cronosecuencias. Esto coincide con lo reportado por Ruiz-Jiménez *et al.*, (2000); quienes encontraron en los bosques mesófilos de Puerto Soledad, Oaxaca; que la mayoría del arbolado tenía diámetros a la altura de pecho entre 3.18 y 18.2 cm. En los bosques maduros se encontró una mayor dispersión de diámetros debido tal vez a que en esta edad se encuentran pocos individuos con una edad mayor a los 90 años y que generalmente presentan un diámetro y altura de gran tamaño y una gran cantidad de individuos jóvenes de menor diámetro, en el sotobosque.

Breceda y Reyes (1990) encontraron que la regeneración en el bosque mesófilo es relativamente rápida debido posiblemente al método de cultivo; ya que el suelo no es removido, de tal manera que se dejan restos (tocones, bulbos y raíces) que favorece a las especies que rebrotan. Algunas especies de bosque templados que tienen la capacidad de emitir rebrotes son: *Liquidambar macrophylla*, *Quercus sp.*, y algunas Ericáceas (Bond y Midgley, 2000; Breceda y Reyes 1990). Debido a que el disturbio favorece a los organismos con capacidad de ramificar o rebrotar y a los tocones (Breceda y Reyes, 1990; Turner, *et al.*, 1997; Bond y Midgley, 2000) es de esperar que el mayor número de organismos ramificados cerca de la base del tronco y la presencia de tocones sea más abundante en los acahuales y este número descienda conforme avanza la edad. Contrario a lo anterior, el mayor porcentaje de organismos ramificados para las cronosecuencias de Tarántulas y Tanetze fue registrado en las etapas intermedias y no en los acahuales; Aunque, en estas dos cronosecuencias (Tanetze y Tarántulas), el número de organismos ramificados y tocones si disminuyó en los bosques maduros. Cabe destaca que este número fue menor en la cronosecuencia de Tarántulas donde no se observo perturbación aparente. Esto coincidiría, con el menor número de organismos ramificados y tocones, esperado en la hipótesis; posiblemente debido a la baja o casi nula perturbación. Sin embargo la cronosecuencia de Yotao presentó un porcentaje de organismos ramificados y tocones similar en todas las etapas serales. Quizás la relación entre perturbación y etapa seral no esté muy clara debido al análisis empleado, que incluyó tanto a arbustos como a tocones en la misma categoría. Un análisis posterior donde se separen organismos ramificados de tocones quizás pudiera esclarecer el comportamiento de los organismos que rebrotan a través de la sucesión.

La riqueza florística, densidad, altura, diámetro promedio y organismos ramificados variaron significativamente entre sitios. Esto concordaría con lo observado en el bosque mesófilo de Puerto Soledad (Oaxaca) donde el comportamiento de la vegetación y estructura varió notablemente entre sitios cercanos; posiblemente debido a diferencias en la incidencia de los vientos húmedos ocasionada por la distinta orientación de los sitios de muestreo y su compleja orografía (Ruiz-Jiménez *et al.*, 2000). La cronosecuencia de Tarántulas se encuentra ubicada en el sitio donde los vientos del Norte, provenientes del Golfo de México, descargan la humedad en este sitio; mientras que las cronosecuencias de Yotao y Tanetze se encuentran afectadas por un efecto de sombra orográfica por lo que presentan menor humedad. Quizás por esto la cronosecuencia de Tarántulas presentó la mayor altura de árboles y la mayor estabilidad en la diversidad ecológica; así como un patrón diferencial en el comportamiento de la riqueza florística. Sin embargo para comprobar esta hipótesis sería necesario realizar un registro de la humedad y de la lluvia presente en cada cronosecuencia.

Implicaciones de manejo y conservación

En el presente estudio encontramos seis especies en la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-ECOL-1994). Tres especies se presentaron en hábitats secundarios del bosque mesófilo de montaña, *Pinus chiapensis* y *Saurauia serrata*, en toda la zona de estudio y *Magnolia dealbata* en los terrenos cercanos del poblado de San Juan Juquila Vijanos. Las otras tres especies se presentaron en bosque mesófilo maduro: *Cyathea mexicana* y *Marattia weinmannifolia* en la cronosecuencia de San Miguel Yotao; y *Chamaedorea liebmanni* en los bosques conservados de San Juan Juquila Vijanos. La ubicación en la zona de estudio de especies dentro de la Norma Oficial Mexicana permite ubicar zonas prioritarias para la conservación de estas especies dentro de un ordenamiento territorial que permita una adecuada explotación de los recursos naturales de la zona de estudio.

Especies como: *Saurauia pringlei*, *Billia hippocastanum*, *Beilschmiedia ovalis*, *Miconia phaeotricha*, *Ticodendron incognitum* y *Ceratozamia withelockiana*, no incluidas en la NOM-059-ECOL-1994 deben de ser estudiadas para su posible inclusión. Estas especies, por lo menos en la zona de estudio fueron raras y parecen presentar una alta sensibilidad al disturbio; pues sólo se observaron escasos individuos en los bosques mesófilos maduros con escasa perturbación.

Los bosques más diversos y mejor conservados a juzgar por el grado de perturbación y los resultados hasta ahora analizados fueron los encontrados en San Juan Juquila Vijanos y San Miguel Yotao. Mientras que los bosques de San Miguel Talea de Castro y Tanetze Zaragoza presentaron el mayor grado de perturbación y la mayor pérdida en su riqueza florística; esto último sugerido por la baja en la riqueza florística en los bosques mesófilos maduros. Por todo lo anterior se sugiere que se realicen ordenamientos territoriales que permitan identificar zonas prioritarias para la conservación, recuperación y uso del territorio de los municipios estudiados.

Los bosques mesófilos maduros presentaron la mayor diversidad beta por lo que se sugiere poner más énfasis en la conservación de los mismos; sin que esto implique el descuido de los bosques secundarios que a parte de albergar también especies dentro de la NOM-059-ECOL-1994; juegan un papel importante en la dinámica de los bosques mesófilos de montaña.

Conclusiones

El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca, presentó en 1.2 hectáreas 209 especies de plantas vasculares que incluyeron a organismos menores y mayores a 3.5 cm dap, y 123 especies si sólo se incluyen árboles, por lo que se considera que es la mayor riqueza florística hasta ahora reportadas para bosques mesófilos. Esto pudo ser debido al uso de cronosecuencias y a su alta diversidad beta.

El análisis de similitud de Sørensen y el análisis de agrupamiento (UPGMA) mostraron una alta similitud entre los bosques incipientes y bosques jóvenes y baja similitud entre acahuales y bosques maduros. La mayor diferencia entre parcelas de la misma edad se encontró en los bosques maduros.

La densidad y la riqueza florística se comportaron en términos generales de acuerdo al modelo de Peet y Christensen (1988). La densidad presentó dos máximos en los bosques incipientes y maduros; mientras que la menor densidad se presentó en acahuales y bosques jóvenes. La riqueza florística, por su parte, presentó alta riqueza en acahuales, baja en los bosques incipientes y después comenzó a aumentar a partir de los bosques jóvenes. Sin embargo, en los bosques maduros, la riqueza florística aumentó en lugar de disminuir como lo predicho por estos autores.

Los bosques maduros de las tres cronosecuencias presentaron la mayor densidad por hectárea hasta ahora reportada para los bosques mesófilos de montaña de México.

La diversidad ecológica fue en general baja para acahuales y bosques incipientes; la mayor diversidad se presentó en los bosques incipientes seguido de un ligero descenso en los bosques maduros.

El índice de uniformidad mostró un comportamiento muy similar en las tres cronosecuencias; La mayor uniformidad se encontró en los bosques jóvenes e incipientes; mientras que la menor uniformidad estuvo en: acahuales y bosques maduros.

El incremento en el diámetro y la altura media de los árboles y arbustos presentó un crecimiento lineal significativo.

El porcentaje de organismos ramificados y tocones no mostró una relación clara con la etapa seral del bosque y con el grado de perturbación; sin embargo, las cronosecuencias de Tanetze y Tarántulas presentaron una disminución de organismos ramificados en los bosques maduros. Se recomienda realizar un estudio más detallado

Las tres cronosecuencias tuvieron patrones generales de respuesta a los cambios sucesionales para casi todas las variables.

Literatura citada

- Acosta, S.** 1997. Afinidades fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de la zona de Pluma-Hidalgo, Oaxaca, México. *Polibotánica* 6: 25-39.
- Anónimo,** 1970. Carta de climas, hoja San Pedro Pochutla 14P-(II) Oaxaca 14Q-VIII. Comisión de estudios del territorio nacional y planeación-Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. Escala 1:500,000.
- Anónimo,** 1985. Carta de uso del suelo y vegetación, hoja Oaxaca E 14-9. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. Escala 1:250,000.
- Anónimo,** 1986. Carta Geológica, hoja Oaxaca e14-9. Instituto Nacional de Geografía e Informática. Escala 1:250,000.
- Barradas V. L.** 1983. Capacidad de captación de agua a partir de la niebla en *Pinus Montezumae* Lambert, de la región de las grandes montañas del Estado de Veracruz. *Biotica* Vol 8: 4:427-431.
- Bell, J.F.,** H.C., K.I. Hitchcock, C.I. MacMillan, C. I. Miller, J. M. Moser, D.S. Tuck y L.C. Wensel, 1984. Timber measurements In: *Forestry Handbook*. K.F. Wenger 2da. Ed. John Wiley y Sons
- Bond J.W.** y J.J. Midgley, 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology y Evolution* 16 (1): 45-51.
- Boyle, B.L.** 1996. Changes on altitudinal and latitudinal gradients in neotropical montane forest. Ph. D. Dissertation. Washington University. 275 p.
- Begon, M.,** J.L Harper y C. Townsend, 1999. *Ecología*. Ed. Omega. Pp. 1148.
- Braun-Blanquet, H.** 1951. *Fitosociología; bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Ed Blume. pp: 582-672.
- Breceda A.** y G. Reyes, 1990. Composición florística de la vegetación secundaria inducida por las actividades agrícolas en el bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biosfera "El Cielo", Tamaulipas, México. *Biotam* 2: 30-41.
- Brunzeel, L.A.** y J. Proctor, 1994. Hydrology and biogeochemistry of tropical montane cloud forest: What do we really know? In: Hamilton, L.S; J.O Juvik y F.N. Scatena (eds) *Tropical Montane Cloud Forest*. *Ecological studies* 110. Ed. Springer-Verlag. pp: 1-23.
- Campos-Villanueva, A.** y J. L. Villaseñor, 1995. Estudio florístico de la porción central del Municipio de San Jerónimo Coatlán, distrito de Miahuatlán (Oaxaca). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56: 95-120
- Clements F.E.** 1926. *Plant succession and indicators*. Hafner Publishing Company. New York. pp: 3-7.
- Clements F.E.** 1936. Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology* 24:252-284.
- Clements F.E.** y V. Shelford, 1939. *Climax and sere*. Bio-ecology. University of Chicago- John Wiley y Sons. pp: 229-250.
- Connell H. J.** y O.H. Slatyer, 1977. Mechanisms of sucesion in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Cordova J.** y R. Del Castillo, 2001. Changes in epiphyte cover in three chronosequences in a tropical montane cloud forest in Mexico. In: ?
- Cronquist, A.** 1977. *Introducción a la botánica*. 2da Ed. Compañía Editorial Continental, S. A. México D.F. 848p
- Darrel, W.,** H. Shugart y B. Daniel, 1980. *Forest Sucesion, Concepts and applications*. Springer Verlag. New York. pp: 1-95.

- Delgado, R. M.** y J.M. Ramos, 1984. Diversidad y distribución de la abundancia de las especies en una área de vegetación secundaria de 10 años de edad. *Biótica* 9: 137-151.
- Daubenmire, R.** 1968. *Plant communities*. Harper y Row Publ., new York, Evanston, y London 490 pp.
- Doumenge, C.,** D. Gilmour, M. Ruiz y J. Blodkhus, 1995. Tropical Montane Cloud Forest: conservation status and management issues. In: Hamilton, L.S.; J.O Juvik y F.N. Scatena (eds.). *Tropical Montane Cloud Forest. Ecological studies Num. 110.* ed Springer-Verlag. pp: 24-37.
- Drury H.W.** y I.C.T. Nisbet, 1973. Sucesion. *Journal of the Arnold Arboretum* 54:331-369.
- García, E.** 1981. Modificación al sistema de Clasificación de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). 3ra Ed. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. 252 pp.
- Gentry H.A.** 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75 (1): 3-34.
- Gleason H.A.** 1926. The individualistic concept of plant association. *Bulletin Torrey Botanical Club* 53: 7-53.
- Glenn-Lewin, D.C.** y E. V. Der Maarel, 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics. In: Glenn-Lewin C.D; K.R Peet and T.T. Veblen Eds. *Plant Succession, theory and prediction. Population and community biology series 11.* Chapman and Hall. pp:1-59.
- Gómez-Pompa, A.** y B. Ludlow-Wiechers, 1976. Regeneración de los ecosistemas tropicales y subtropicales. En: Gómez-Pompa, A; C. Vazquez-Yanes; R.S. Del Amo, y A.C. Butanda Eds. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México* Ed. Consejo Nacional para la enseñanza de la Biología pp: 11-30.
- Gómez-Pompa, A.** y C. Vazquez-Yanes, 1976. Estudios sobre sucesión secundaria en los trópicos cálido-húmedos: el ciclo de vida de las especies secundarias. En Gómez-Pompa, A; C. Vazquez-Yanes, R.S. Del Amo y A.C. Butanda. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México.* Consejo Nacional para la enseñanza de la Biología. pp: 579-593.
- Gómez L. T.** 2000. Influencia de la pinarización en la diversidad de arvenses y la productividad de los suelos, bajo el sistema de cultivo: roza-tumba-quema, en los Altos de Chiapas México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 57 p.
- González-Espinosa, M.,** P.F Quintana-Ascencio, N. Ramírez-Marcial y P. Gaytán-Guzmán, 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forest in the highlands of Chiapas, México. *Journal of Vegetation Science* 2: 351-360.
- González-Espinosa, M.,** S. Ochoa-Gaona; N. Marcial-Ramirez y P.F. Quintana-Ascencio, 1993. Current land-use trends and conservation of old-growth forest habitats in the highlands of Chiapas, México in: Simposio-taller, conservación de aves migratorias en México. pp: 2-27.
- Hamilton, L.S.,** J.O. Juvik and F.N Scatena, 1994. The Puerto Rico Tropical Cloud Forest Symposium: Introduction and workshop synthesis issues In: Hamilton, L.S.; J.O. Juvik y F.N. Scatena (eds). *Tropical Montane Cloud Forest. Ecological Studies Num. 110.* Springer-Verlag pp: 1-23.
- Jardel, E.** 1986. Efecto de la explotación forestal en la estructura y regeneración del bosque de coníferas de la vertiente oriental del Cofre del Perote, Veracruz-México. *Biótica* 11: 247-270.
- Jardel, E.** 1991. Perturbaciones naturales y antropogénicas y su influencia en la dinámica sucesional de los bosques de las Joyas, Sierra de Manantlán, Jalisco. *Tiempos de Ciencia* 22:9-26.

- Jardel, E.,** Santiago, A.L. y Muñoz, M. 1993. El bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán. *Tiempos de Ciencia* 30: 20-28.
- Kappelle, M.** 1995. Ecology of Mature and Recovering Talamancan Montane Quercus forest, Costa Rica. *Academisch Proefschrift Universiteit van Amsterdam*. pp: 11-268.
- Krebs, C.J.** 1985. *Ecología, estudio de la distribución y abundancia*. 2da Ed. Harla, S.A. de C.V. México. 753 p.
- Krebs, C.J.** 1998. *Ecological methodology*. 2nd ed. Benjamin Cummings. Menlo Park. 620 p.
- Koslowski, T.T.,** J.P. Kramer y G. S. Pallardy, 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press. United States of America. pp: 31-121.
- Loehle, C.** 2000. Strategy space and the disturbance spectrum: A life-history model for tree species coexistence. *The American Naturalist* 156 (1): 14-33.
- López, P.Y.** 1995. Inventario florístico y conocimiento estructural del bosque mesófilo en el Municipio de Valle de Bravo, Estado de México. Tesis Profesional. ENEP-Iztacala, UNAM. 56 p.
- Luna-Vega, I.,** L. Almeida-Leñero, L. Villers, y L. Lorenzo, 1988. Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de Tocolo, Veracruz. *Bol. Soc. Bot. México* 48: 35-63.
- Luna-Vega, I.,** L. Almeida-Leñero y J. Llorente-Bousquets, 1988. Florística y aspectos fitogeográficos del bosque mesófilo de montaña de las cañadas de Ocuilan, Estados de Morelos y México. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.* 59 (1): 63-87.
- Luna, V. I.,** C. S. Ocegueda y A. O. Ayala, 1994. Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlalchinol, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Ser. Bot.* 65: 31-62.
- Luteyn, J.L.** 1988. Speciation and diversity of Ericaceae in Neotropical montane vegetation. In: Holm-Nielsen, L.B, I.C. Nielsen y H. Balslev. *Tropical Forests, Botanical dynamics, speciation and diversity*. Academic Press; London. pp: 298-307.
- Martínez, E.** 1996. La restauración ecológica. *Ciencias (Fac. Ciencias UNAM)* 43: 56-61.
- Matteuccci, S. D.** y A. Colma, 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. Monografía No 22 Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington. 167p.
- Mabberley D.J.** 1997. *Plant book- 2th Edition*. Cambridge University Press 258p.
- McCune, B.,** y M.J. Mefford, 1995. *PC-ORD Multivariate Analysis of Ecological Data*, Version 2.0. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- Meave, J.,** M. A. Soto, L.M. Irabien, P. H. Hernández y V.S. Ávalos, 1992. Análisis sinecológico del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, Guerrero. *Bol. Soc. Bot. México* 52: 31-77.
- Müller-Dombois D.** y H. Ellenberg, 1974. *Aims and Methods of vegetation ecology*. John Wiley and Sons. 547 pp.
- Navarro M. A.** 1995. Dinámica sucesional en un bosque tropical afectado por disturbios naturales en la zona norte de Quintana-Roo. Tesis de Maestría Universidad Autónoma de Chapingo. pp: 1-38.
- Negreros-Castillo P.** y L. Snook, 1984. Análisis del efecto de la intensidad de corta sobre la regeneración natural de pinos en un bosque de pino-encino. *Ciencia Forestal* 47: 49-61.
- Noble, I. R.** y R. O. Slatyer, 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43: 5-21.

- Odum E. P. 1959. *Fundamental of ecology* (2nd edition). W. B. Saunders Co. Philadelphia. 546 pp.
- Ortega E.S., y C.G. Castillo, 1996. El bosque mesófilo de montaña y su importancia forestal. *Ciencias* (Fac. Ciencias UNAM) 43: 32-39.
- Peet, R. K. y N. L. Christensen, 1980. Succession: a population process. *Vegetatio* 43: 131-141.
- Peet K.R. y N. L. Christensen, 1988. Changes in species diversity during secondary forest succession on the North Carolina piedmont. *Diversity and pattern in plant communities*. pp: 235- 245.
- Peet K.R. 1992. Community structure and ecosystem function. In: Glenn-Lewin C.D; K.R. Peet y T.T. Veblen (Eds.). *Plant Succession, theory and prediction. Population and community biology series 11*. Chapman and Hall. pp: 103-151.
- Pickett S.T.A., S.L. Collins y J.J. Armesto, 1987. Models, Mechanisms and Pathways of Succession. *The Botanical Review* 53: 335-375.
- Puig, H., R. Bracho, y V. Sosa, 1983. Composición Florística y estructura del bosque mesófilo en Gómez Farías, Tamaulipas. México. *Biótica*. 8: 339-359.
- Puig, H. 1993. Árboles y arbustos del bosque mesófilo de montaña de la Reserva: el cielo de Tamaulipas. Ed. Instituto de Ecología. Xalapa Ver. et Centre National de la Recherche Scientifique. 85 pp.
- Quintana-Ascencio, P. y E. M. González, 1993. Afinidad fitogeográfica y el papel sucesional de la flora leñosa de los bosques de pino-encino de los Altos de Chiapas, México. *Act. Bot. Mex.* 21: 43-57.
- Ramírez-Marcial N., S. Ochoa-Gaona y M. González-Espinosa, 1998. Análisis florístico y sucesional en la estación biológica Cerro de Huitepec, Chiapas, México. *Act. Bot. Mex.* 44: 59-85.
- Ramos, J.M., M. Rueda, R.S. Del Amo, y E. Fernández, 1982. Análisis estructural de una área de vegetación secundaria en Uxpanapa, Veracruz-México. *Biótica* 7: 9-27.
- Rapoport, E. H. y B. Drausal, 1979. Tácticos y Estrategas r, K y "SOS". En: Rabinovich J. y G. Halffter. *Tópicos de ecología contemporánea*. Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología A.C.-Fondo de Cultura Económica. México D.F. pp: 111-128
- Rico-Bernal M y A. Gómez-Pompa, 1976. Estudio de las primeras etapas sucesionales de una selva alta perennifolia en Veracruz, Mex. En Gómez-Pompa, A; C. Vázquez-Yanes; R.S. Del Amo y A.C. Butanda (Eds). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México* Ed. Consejo Nacional para la enseñanza de la Biología. pp: 112-202.
- Ruiz-Jiménez, C.A. 1995. Análisis estructural del bosque mesófilo de la región de Huautla de Jiménez (Oaxaca), México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. U.N.A.M. México, D.F. 103 pp.
- Ruiz-Jiménez C.A., J. Meave y J. L. Contreras-Jiménez, 2000. El Bosque Mesófilo de la región de Puerto Soledad (Oaxaca), México: análisis estructural. *Bol. Soc. Bot. México* 65:23-37.
- Rzedowski, J. y R. Palacios-Chávez, 1977. El bosque de Engelhardtia (*Oreomunnea*) mexicana en la región de la Chinantla (Oaxaca, México). Una reliquia del Cenozoico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 36: 93-123.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed Limusa. pp: 315-327.
- Rzedowski, J. 1991. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Act. Bot. Mex.* 15: 47-64.
- Rzedowski, J. 1992. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Ciencias* (Fac. Ciencias, UNAM). No. especial 6 (Noviembre).
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los Bosques Mesófilos de Montaña de México. *Act. Bot. Mex.* 35: 25-44.

- Schibli, L., M. S. Salas y E. B. Torres** 1998. Análisis de la Vegetación y uso actual del suelo en Chimalapas. VII Congreso Latinoamericano de Botánica, XIV Congreso Mexicano de Botánica. Libro de resúmenes pp 43
- Saldaña, A. y E. Jardel**, 1991. Regeneración natural del estrato arbóreo en bosques subtropicales de montaña en la Sierra de Manantlán, México: Estudios preliminares. *Biotam* 3: 36-48.
- Sánchez, V. R.** 1986. Estudio de la Sucesión forestal en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México, Después de un incendio forestal superficial. *Biótica* 11: 219-231.
- Sánchez V.R.** 1988. Sucesión forestal en la Sierra de Manantlán Jalisco, México. Tesis Maestría. Colegio de Postgraduados Chapingo
- Sánchez-Velásquez L. y E. García Moya**, 1993. Sucesión forestal en los bosques mesófilos de montaña y de *Pinus* de la Sierra de Manantlán, Jalisco, México. *Agrociencia (ser. Recursos Naturales Renovables)* 3 (1): 7-26.
- Sánchez-Vargas N.M.** 1999. Modelos de crecimiento para *Pinus chiapensis* (Mart.) Andresen de El Rincón, Oaxaca, México. Tesis de Maestría en ecología forestal. Universidad Veracruzana, Centro de Genética Forestal. Xalapa, Veracruz, México. 52 p.
- Santiago, A. y E. Jardel**, 1993. Composición y estructura del bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima. *Biotam* 5(2): 13-26.
- Sousa W.P.** 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. System* 15: 359-91.
- Spurr-Stephen H. Y V. Barnes-Burton**, 1980. *Ecología forestal*. Ed. Agt. pp 297-515.
- Tansley A.G.** 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284-309.
- Tilman, D.** 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *The American Naturalist* 125 (6): 827-852.
- Turner, G.M., H.W. Romme, H.R. Gardner and W.W. Hargrove**, 1997. Effects of fire size and pattern on early succession in Yellowstone National Park. *Ecological Monographs* 67 (4): 411-433.
- Volgelmann, H.W.** 1973. Fog precipitation in the cloud forest of eastern México. *Bioscience* 23:96-100.
- Williams, L.G.** 1992. Ecología del paisaje y el bosque mesófilo en el centro de Veracruz. *Ciencia y Desarrollo* 105: 133-138.
- Woods D. K** 2000. Dynamics in late-successional hemlock-hardwood forests over three decades. *Ecology* 81(1):110-126.

Cuadros

Cuadro 1- Diferencias entre la sucesión primaria y secundaria.

Primaria	Secundaria
Origen: elevación de terrenos, mareas, terremotos, erupciones volcánicas, corrimientos de tierra, inundaciones. etc.	Origen: reemplazamiento de la vegetación preexistente por un disturbio o rompimiento de la vegetación.
Sin legado biológico	Con legado biológico
Sustrato: Roca parental	Sustrato: edáfico
Colonización inicial: inmigración de semillas	Colonización inicial determinada por el banco de semillas

Cuadro 2- Relevancia del bosque mesófilo de montaña.

-IMPORTANCIA DE LA CONSERVACIÓN DEL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA		
BIOLÓGICAS	HIDROLÓGICAS	ECONÓMICAS
Ocupa suelos frágiles, que presentan una alta tasa de erosión, una vez removida la cubierta vegetal.	contribuyen en un 50% a la precipitación pluvial, debido a que interceptan y condensan la niebla.	Proveen de madera utilizable como energético o material de construcción para las comunidades rurales.
Son Bancos de germoplasma tanto animal como vegetal.	La cubierta vegetal permite la mayor filtración de agua de lluvia, que alimenta a los mantos fríasicos.	Suministran: frutos, gomas, resinas, curtientes, fibras y plantas ornamentales como orquídeas, palmas, helechos, etc.
El B. M. M. contiene el 10% del total de la flora de México, de la cual el 30% es endémica del mismo.		Son excelentes sitios para la silvicultura.

Cuadro 3- Estudios relacionados a la sucesión secundaria en México en el bosque mesófilo de montaña.

Autor	Zona de estudio	Tema
Amaga Laura (1987)	Bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas	Perturbaciones por la caída de árboles
Breceda y Reyes (1990).	Bosque mesófilo de Montaña de la Reserva de la Biosfera "El Cielo", Tamaulipas, México	Composición florística de la vegetación secundaria, inducida por actividades agrícolas.
González-Espinosa y Quintana-Ascencio (1991)	Bosques húmedos de los Altos de Chiapas.	Desplazamiento de los bosques húmedos por bosques secos (pino-encino)
Quintana-Ascencio y González-Espinosa (1993).	Bosques húmedos de los Altos de Chiapas.	Afinidad fitogeográfica y papel sucesional de la flora leñosa
Jardel (1991).	Bosques de Las Joyas, Sierra de Manantlán, Jalisco	Influencia antropogénica en el régimen de perturbaciones y el reemplazo de bosques de latifoliadas por bosques de pino.
Negreros-Castillo . y Snook (1984)	Bosque de coníferas en la Sierra de Juárez, Oaxaca.	Efecto de la intensidad de corta en la regeneración.
Sosa V.J y H. Puig (1987)	Bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas	Regeneración del estrato arbóreo en el Bosque mesófilo de montaña
Saldaña-A. . y E. Jardel (1991)	Bosques subtropicales, en la Sierra de Manantial	Regeneración natural del estrato arbóreo.
Sánchez-Velázquez L. (1986)	Estudio forestal en La Sierra Juárez, Oaxaca.	Dinámica de cambio de la población de Pinus patula, así como de las otras especies que coexisten con el.
Sánchez-Velázquez L. Y García E. (1993)	Bosque mesófilo de montaña en la estación científica las Joyas, Manantlán. Jalisco	Sucesión secundaria del bosque mesófilo de montaña.

Cuadro 4. Distribución y atributos de las etapas serales en tres cronosecuencias de El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca.

Cronosecuencia	Edad estimada en años	Coordenadas	Municipio	Altitud (m)	Orientación	Pendiente (%)	Líneas
1-Laguna	15	Lat. 17°21.541 Lon. 96°16.141	Juquila Vijanos	1660	E	55	1-5
1-Laguna	15	Lat. 17°20.637 Lon. 96°16.077	Talea	1700	SE	5	6-9
1-Laguna	47	Lat. 17°21.29 Lon. 96°16.457	Juquila Vijanos	1920	NE	20	1-4
1-Laguna	40	Lat. 17°21.68 Lon. 96°16.445	Talea	1750	SE	20	5-9
1-Laguna	75	Lat. 17°21.129 Lon. 96°16.14	Juquila Vijanos	1920	NE	20	1-4
1-Laguna	70		Juquila Vijanos	1830	NE	30	5-6
1-Laguna	70	Lat. 17°22.057 Lon. 96°16.517	Juquila Vijanos	1925	NE	24	7-10
1-Laguna	95	Lat. 17°21.799 Lon. 96°16.515	Juquila Vijanos	1830	SE	5	1-10
2-Tarántulas	25		Juquila Vijanos	1650	NE	70	1-10
2-Tarántulas	40	Lat. 17°20.224 Lon. 96°15.112	Juquila Vijanos	1990	SE	20	1-10
2-Tarántulas	70		Juquila Vijanos	1990	SE	45	1-10
2-Tarántulas	>100	Lat. 17°19.717 Lon. 96°17.270	Juquila Vijanos	1990	NE	70	1-10
3-Yotao	19	Lat. 17°22.460 Lon. 96°20.847	Yotao	1700	SE	30	1-10
3-Yotao	38	Lat. 17°21.952 Lon. 96°21.008	Yotao	1952	SE	65	1-10
3-Yotao	>75	Lat. 17°21.942 Lon. 96°21.490	Yotao	2150	SE	35	1-10
3-Yotao	>100	Lat. 17°21.920 Lon. 96°21.410	Yotao	2140	SE	10	1-10

Cuadro 5. Índice de Similitud (Sörensen) entre las etapas serales de las tres cronosecuencias.

Localidades	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1. 15 Tanetze	100	52	39.2	42.6	42.6	43.4	33.7	31.4	40	46.1	12.8	12.8
2. 45 Tanetze		100	70	71.7	48	71.7	63.9	55.3	37.6	63.9	39.2	27.9
3. 75 Tanetze			100	70	47.1	73.5	63.9	53.1	36	56.4	37.6	28.6
4. 100 Tanetze				100	41.7	71.7	66.8	62.6	32.2	63.9	44.3	26.5
5. 15 Tarántula					100	52	40	33.7	60	49	25.2	27.9
6. 45 Tarántula						100	68.4	57.6	34.4	62.6	47.1	38.4
7. 75 Tarántula							100	75.5	30	53.1	45.2	34.4
8. 100 Tarántula								100	21.9	45.2	38.4	32.2
9. 15 Yotao									100	46.1	22.5	15.7
10. 45 Yotao										100	33.7	26.5
11. 75 Yotao											100	70
12. 100 Yotao												100

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

Cuadro 6. Análisis de covarianza de la densidad promedio por línea en organismos > 3.5 cm dap., en tres cronosecuencias del bosque mesófilo de montaña, en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca. En el que se prueba el efecto de la edad (etapa seral) dividida en efecto lineal, cuadrático y cúbico. Además de la interacción con el efecto de sitio (cronosecuencia).

	Suma de cuadrados	Valor de F	Pr>F
Modelo	32.55	7.2	0.0001
Sitio	3.73	4.54	0.0128
Edad (Lineal)	18.29	9.1	0.09
Edad (Cuadrática)	0.14	0.16	0.72
Edad (Cúbica)	9.89	1666	0.0006
Edad*Sitio (Lineal)	18.29	9.10	0.09
Edad*Sitio (Cuadrática)	0.14	0.16	0.72
Edad*Sitio (cúbica)	9.89	1666	0.0006

Cuadro 7. Análisis de covarianza de la altura promedio por línea en organismos > 3.5 cm dap., en tres cronosecuencias del bosque mesófilo de montaña en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca. En el que se prueba el efecto de la edad (etapa seral) dividida en efecto lineal, cuadrático y cúbico. Además de la interacción con el efecto de sitio (cronosecuencia).

	Suma de cuadrados	Valor de F	Pr>F
Modelo	5.45	25.63	0.0001
Sitio	.31	7.95	.0006
Edad (Lineal)	4.05	34.74	0.027
Edad (Cuadrática)	0.34	18.76	0.05
Edad (Cúbica)	0.007	0.37	0.60
Edad*Sitio (Lineal)	0.233	6.03	0.0033
Edad*Sitio (Cuadrática)	0.04	0.93	0.39
Edad*Sitio (cúbica)	0.038	0.99	0.37

Cuadro 8. Análisis de covarianza del promedio de las categorías diamétricas por línea en organismos > 3.5 cm dap., en tres cronosecuencias del bosque mesófilo de montaña en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca. En el que se prueba el efecto de la edad (etapa seral) dividida en efecto lineal, cuadrático y cúbico. Además de la interacción con el efecto de sitio (cronosecuencia).

	Suma de cuadrados	Valor de F	Pr>F
Modelo	11.39	13.27	0.0001
Sitio	0.24	1.52	0.22
Edad (Lineal)	7.04	14.44	0.06
Edad (Cuadrática)	1.13	8.42	0.10
Edad (Cúbica)	0.03	0.33	0.62
Edad*Sitio (Lineal)	0.97	6.24	0.0027
Edad*Sitio (Cuadrática)	0.26	1.73	0.18
Edad*Sitio (cúbica)	0.2	1.29	0.27

Cuadro 9. Análisis de covarianza del promedio de organismos ramificados y tocones mayores a 3.5 cm dap., en tres cronosecuencias del bosque mesófilo de montaña en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca. En el que se prueba el efecto de la edad (etapa seral) dividida en efecto lineal, cuadrático y cúbico. Además de la interacción con el efecto de sitio (cronosecuencia).

	Suma de cuadrados	Valor de F	Pr>F
Modelo	1.7	7.77	0.0001
Sitio	0.34	8.54	0.0004
Edad (Lineal)	0.29	1.34	0.36
Edad (Cuadrática)	0.31	9.66	0.08
Edad (Cúbica)	0	0	0.96
Edad*Sitio (Lineal)	0.43	10.87	0.0001
Edad*Sitio (Cuadrática)	0.06	1.62	0.2
Edad*Sitio (cúbica)	0.24	6.2	0.002

Figuras

Mapa 1. Ubicación de la zona de estudio

Figura 1. Distribución taxonómica de plantas vasculares menores y mayores a 3.5 cm dap., en tres cronosecuencias realizadas en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca.

Figura 2. Familias con mayor número de especies menores y mayores a 3.5 cm dap., en acahuales de las tres cronosecuencias, en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca.

Figura 3. Familias con mayor número de especies menores y mayores a 3.5 cm dap., en bosques maduros de las tres cronosecuencias, en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca.

Figura 4. Análisis de agrupamiento (UPGMA) de organismos >3.3 cm dap., en tres cronosecuencias, en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca.

Figura 5. Cambio en la similitud (I. de Sørensen) entre etapas serales en tres cronosecuencias a través de la sucesión, en organismos >3.3 cm dap., en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca.

Figura 6. Cambio de la riqueza florística de organismos >3.3 cm dap, a través de la sucesión, en tres cronosecuencias ubicadas El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca.

Figura 7. Cambio del Índice de diversidad ecológica (Shannon-Wiener) de organismos >3.3 cm dap., a través de la sucesión, en tres cronosecuencias ubicadas en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca.

Figura 8. Cambio el Índice de uniformidad (Pielou) de organismos >3.3 cm dap., a través de la sucesión, en tres cronosecuencias ubicadas en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca.

Figura 9. Cambio la densidad promedio por línea, de organismos >3.3 cm dap., a través de la sucesión, y la dispersión de las 10 líneas por etapa sucesional en tres cronosecuencias ubicadas El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca.

Figura 10. Cambio del promedio de las categorías diamétricas por etapa sucesional de organismos >3.3 cm dap., a través de la sucesión en de 10 líneas, , y la dispersión de las 10 líneas por etapa; ubicadas en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca.

Figura 11. Cambio del promedio por línea de la altura de organismos >3.5 cm dap. a través de la sucesión, , y la dispersión del promedio por etapa en tres cronosecuencias ubicadas en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca.

Figura 12a. Distribución de alturas en acahuales para organismos >3.5 dap. en tres cronosecuencias en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca.

Figura 12b. Distribución de alturas en bosques incipientes para organismos >3.5 dap. en tres cronosecuencias en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca.

Figura 12c. Distribución de alturas en bosques jóvenes para organismos >3.5 dap., en tres cronosecuencias en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca.

Figura 12d. Distribución de alturas en bosques maduros para organismos >3.5 dap., en tres cronosecuencias en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca.

Figura 13. Cambio del porcentaje de organismos ramificados promedio por línea a través de la sucesión y la dispersión del promedio por etapa sucesional, en tres cronosecuencias ubicadas en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca.

Figura 1

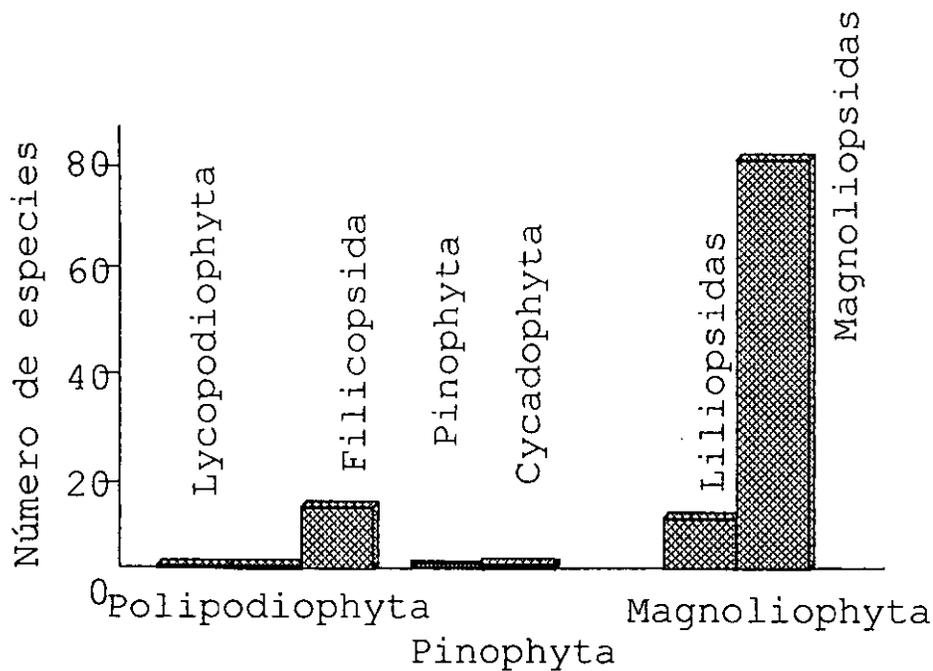


Figura 2

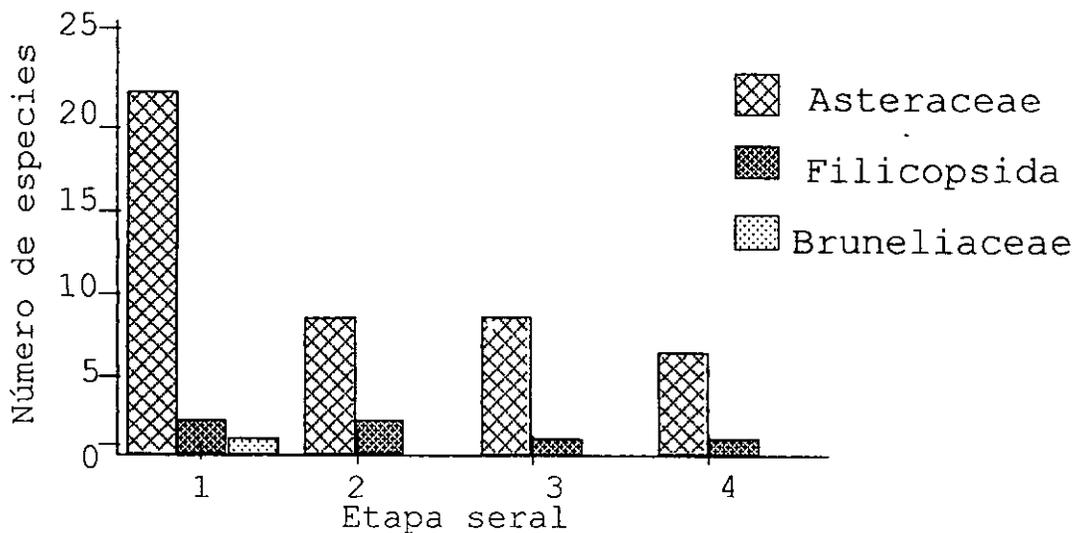


Figura 3

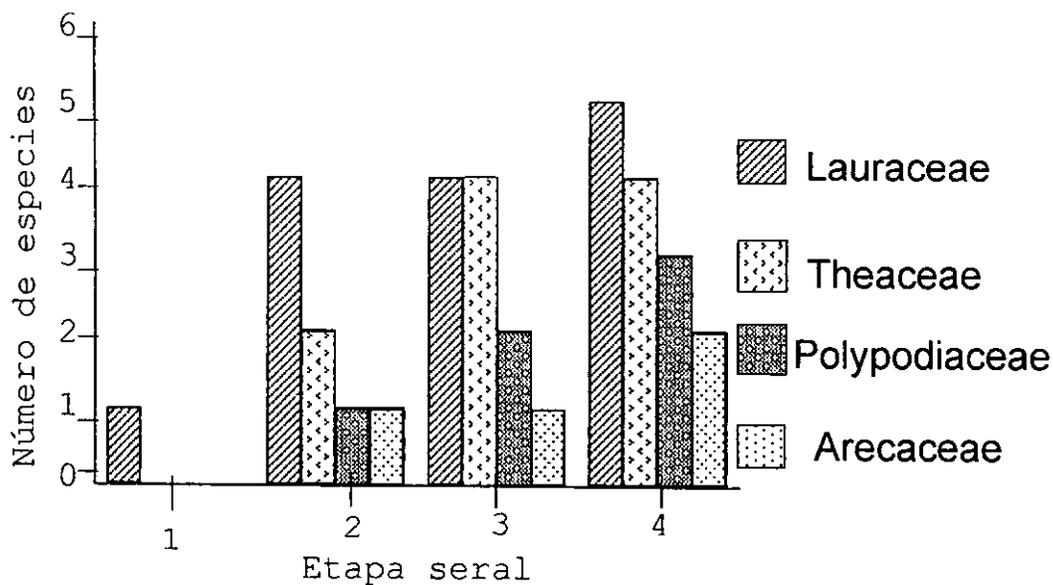


Figura 5

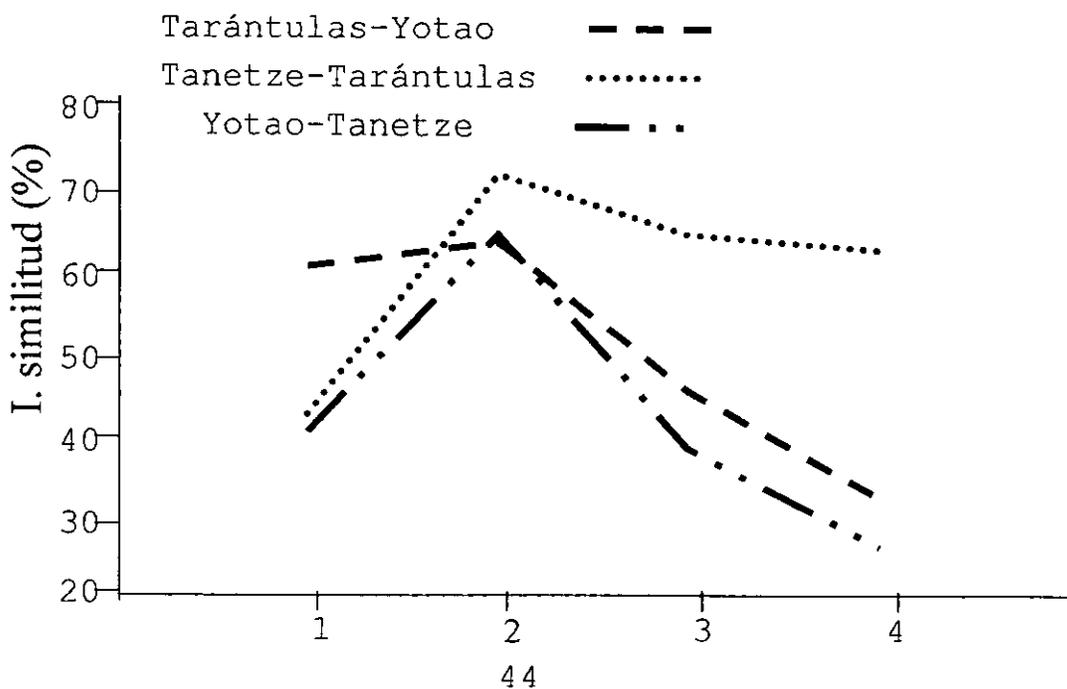


Figura 6

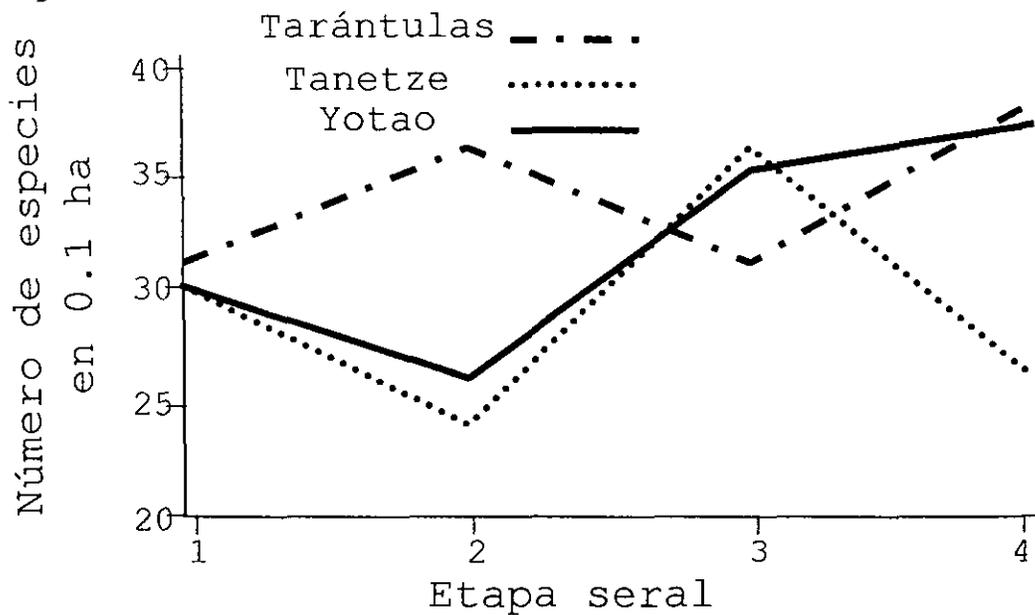


Figura 7

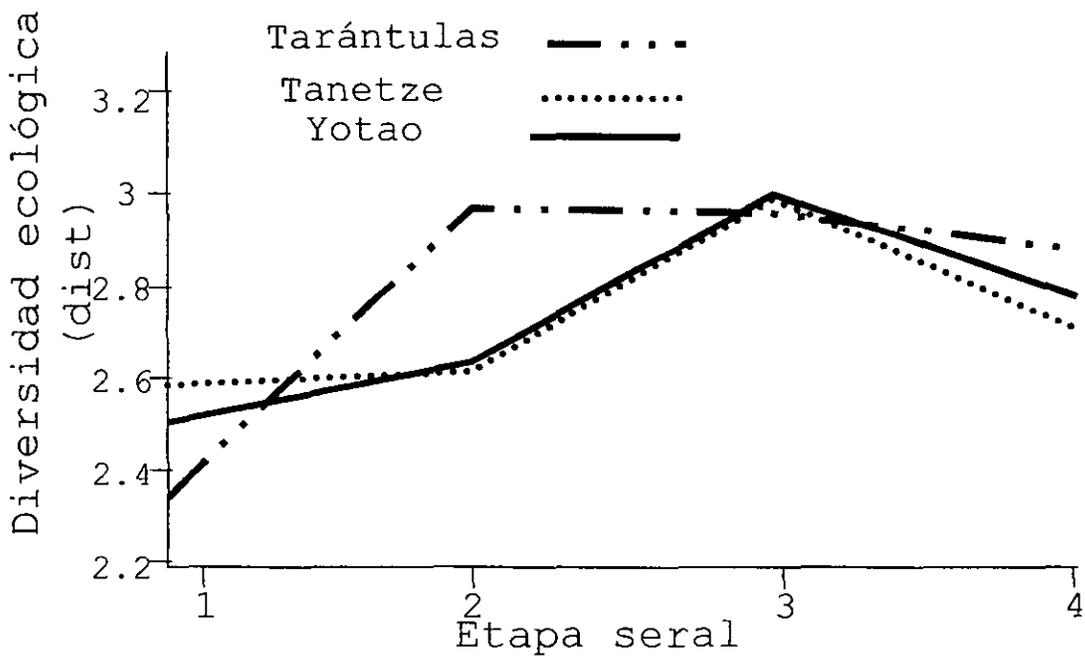


Figura 8

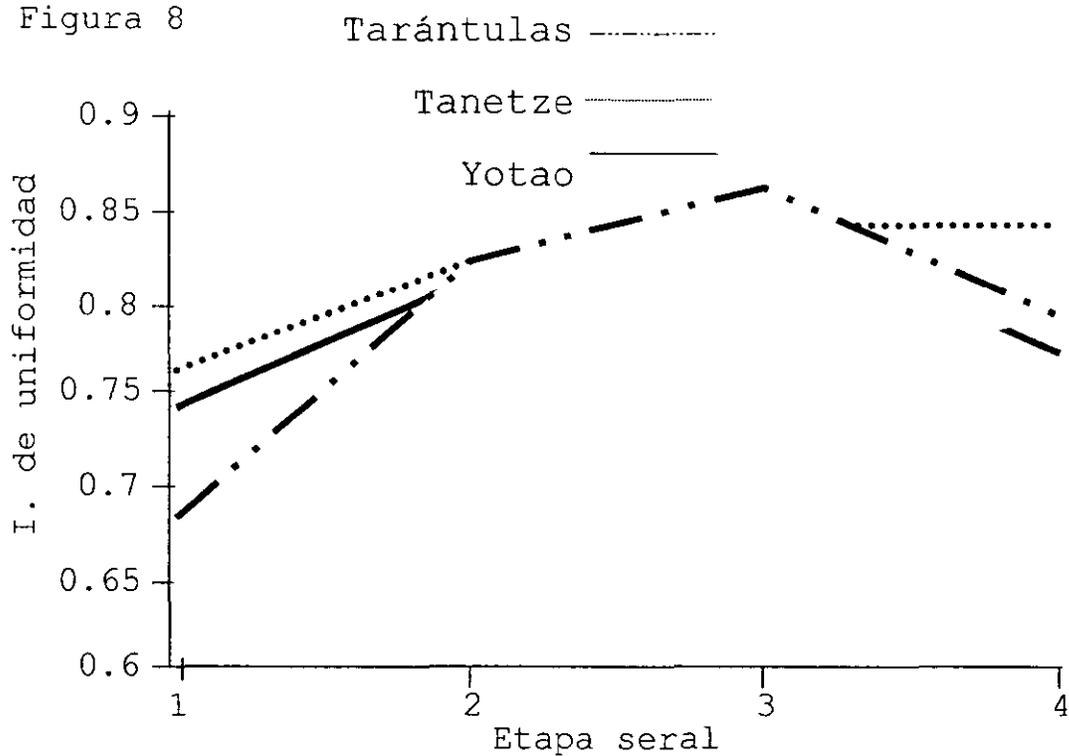


Figura 9

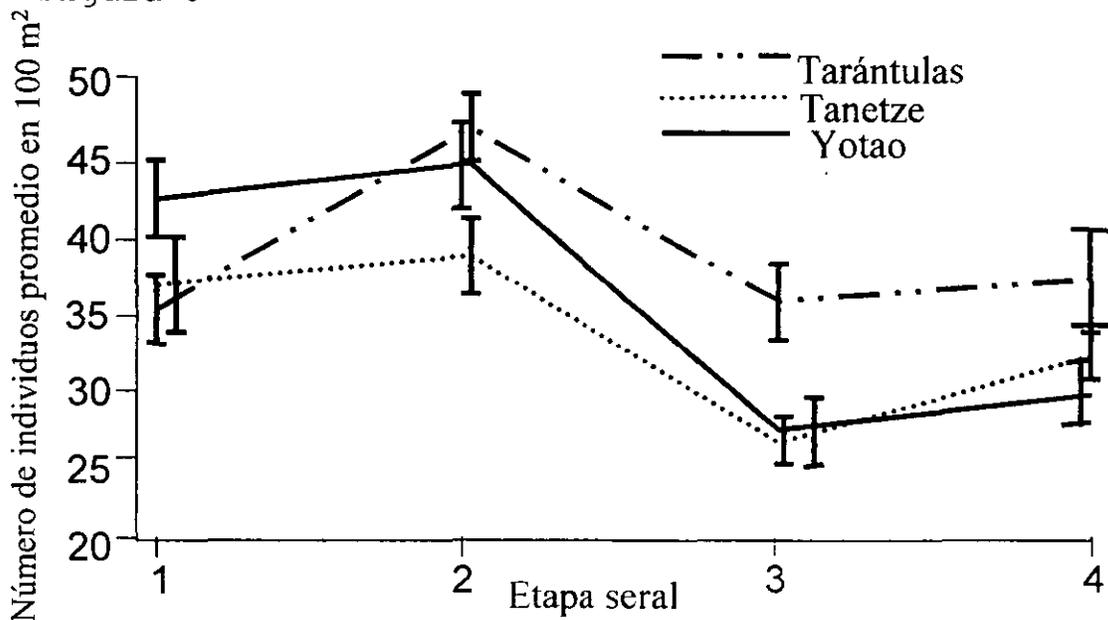


Figura 10

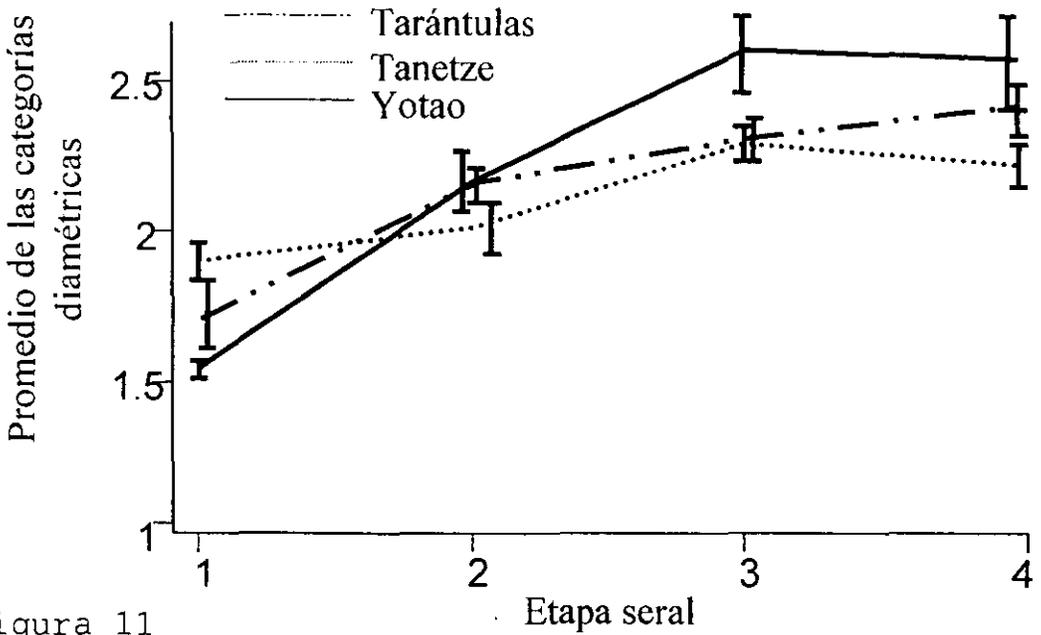


Figura 11

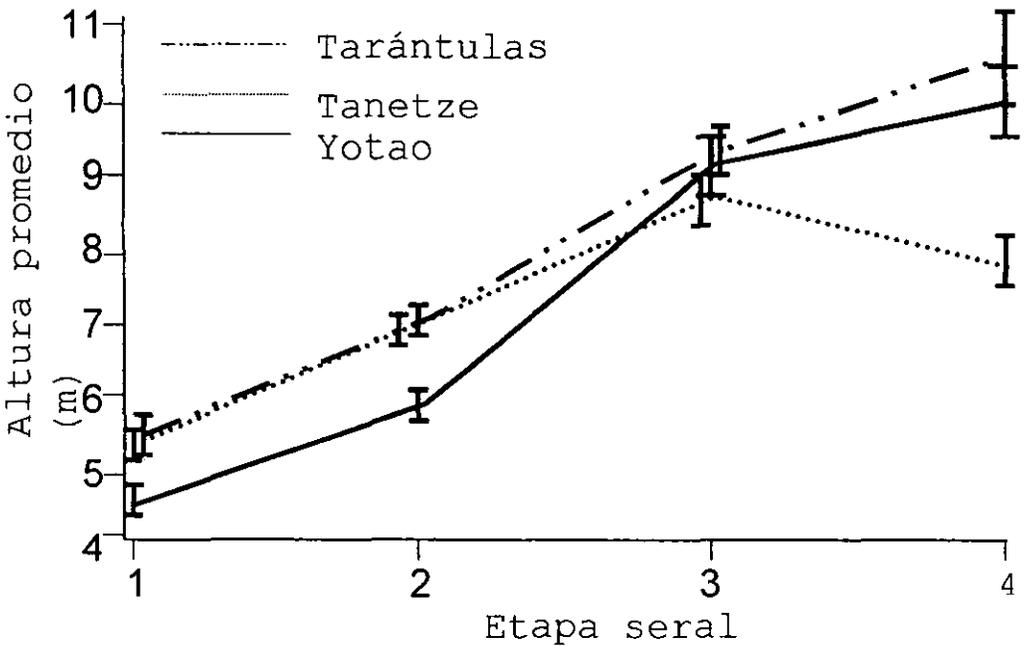
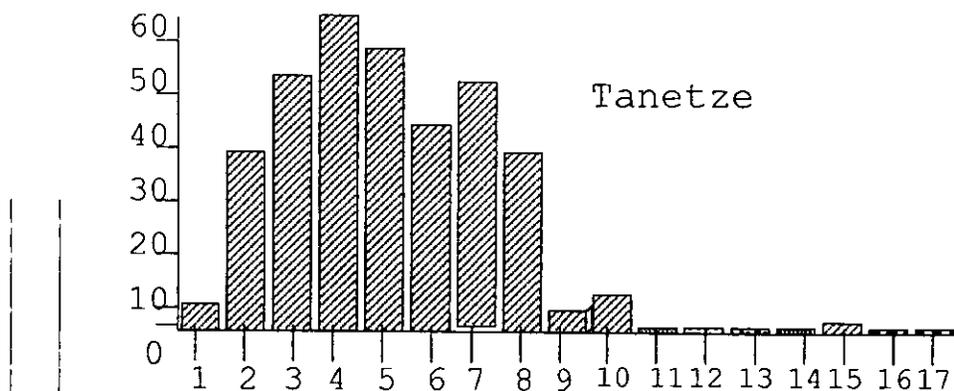
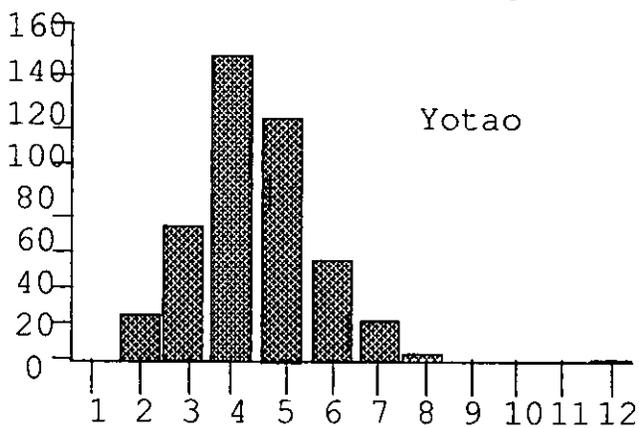
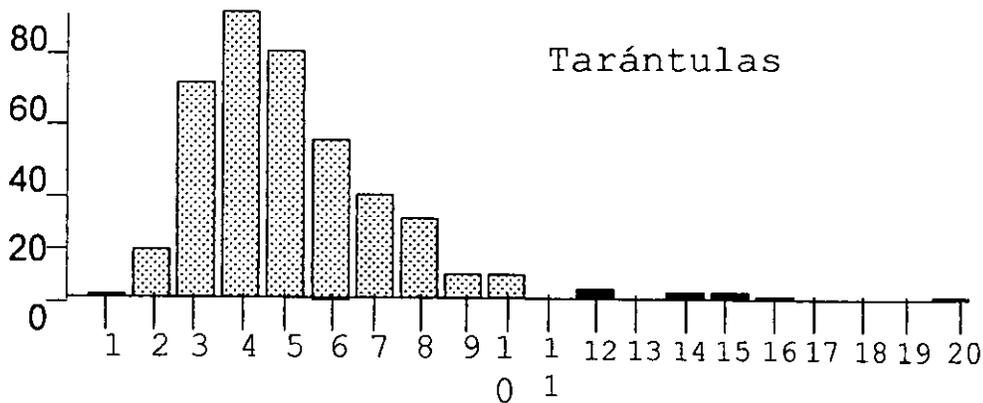


Figura 12a

Acahuales



Número de individuos



Categoría de altura

Figura 12b

Bosques incipientes

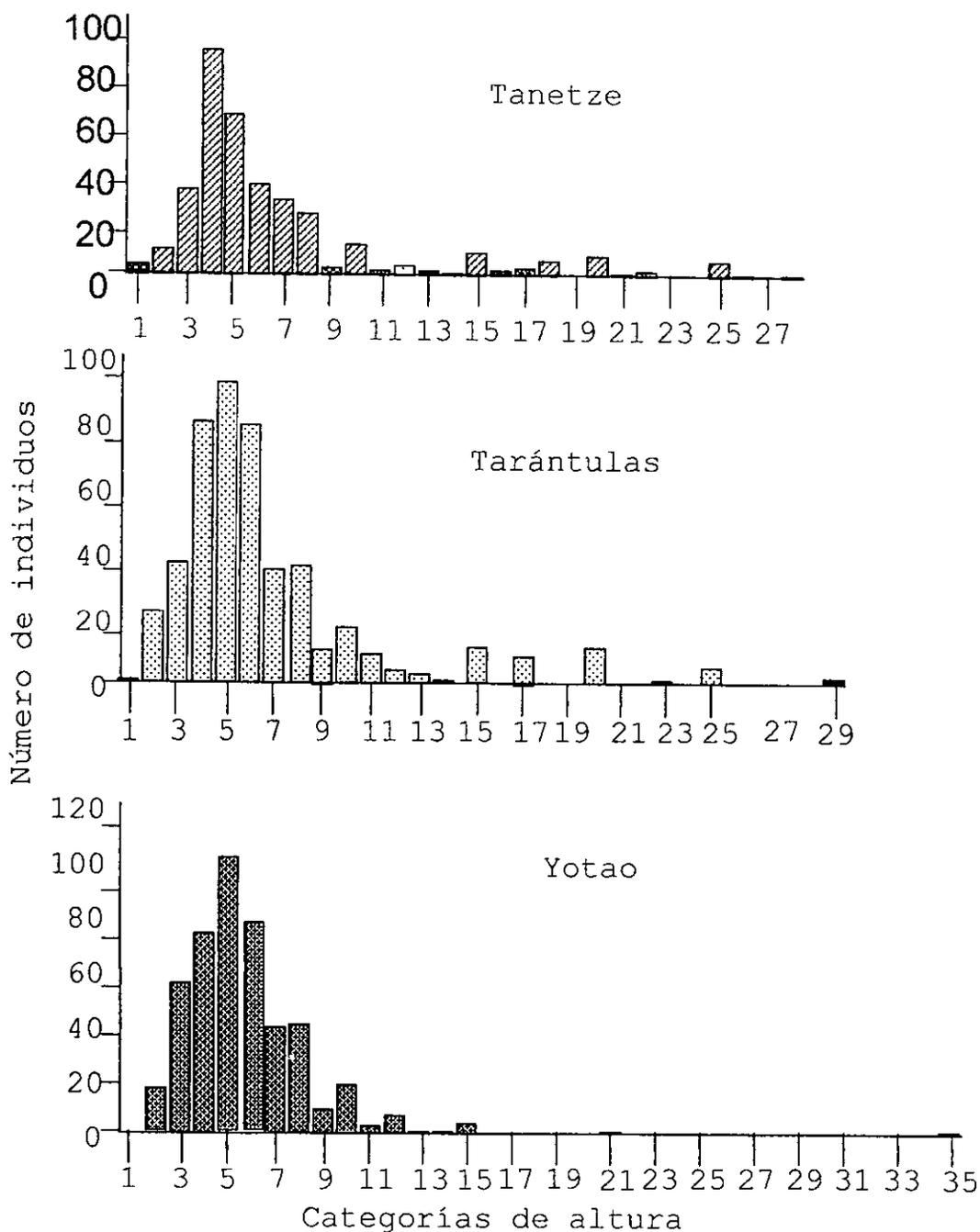
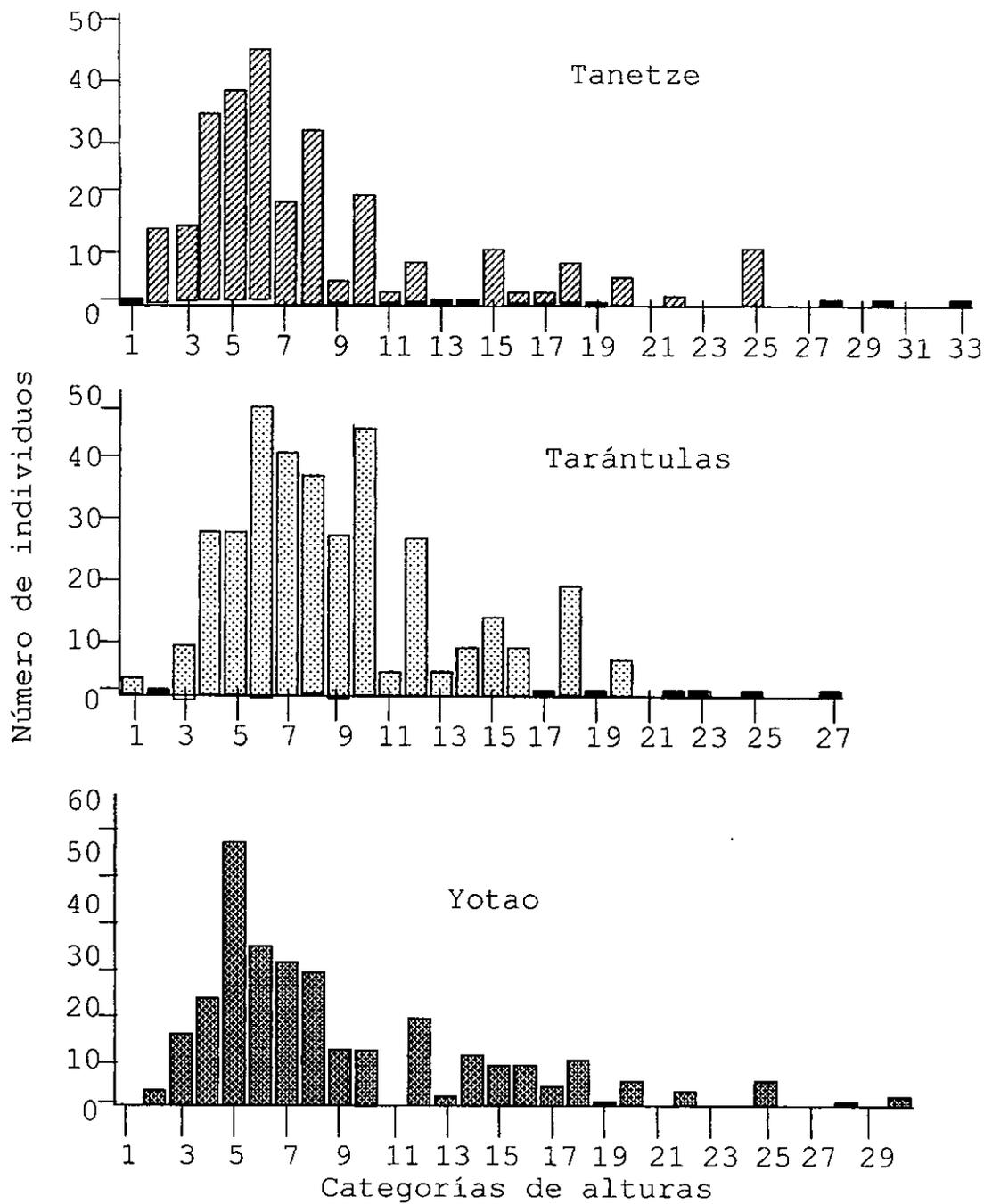


Figura 12c

Bosques jóvenes



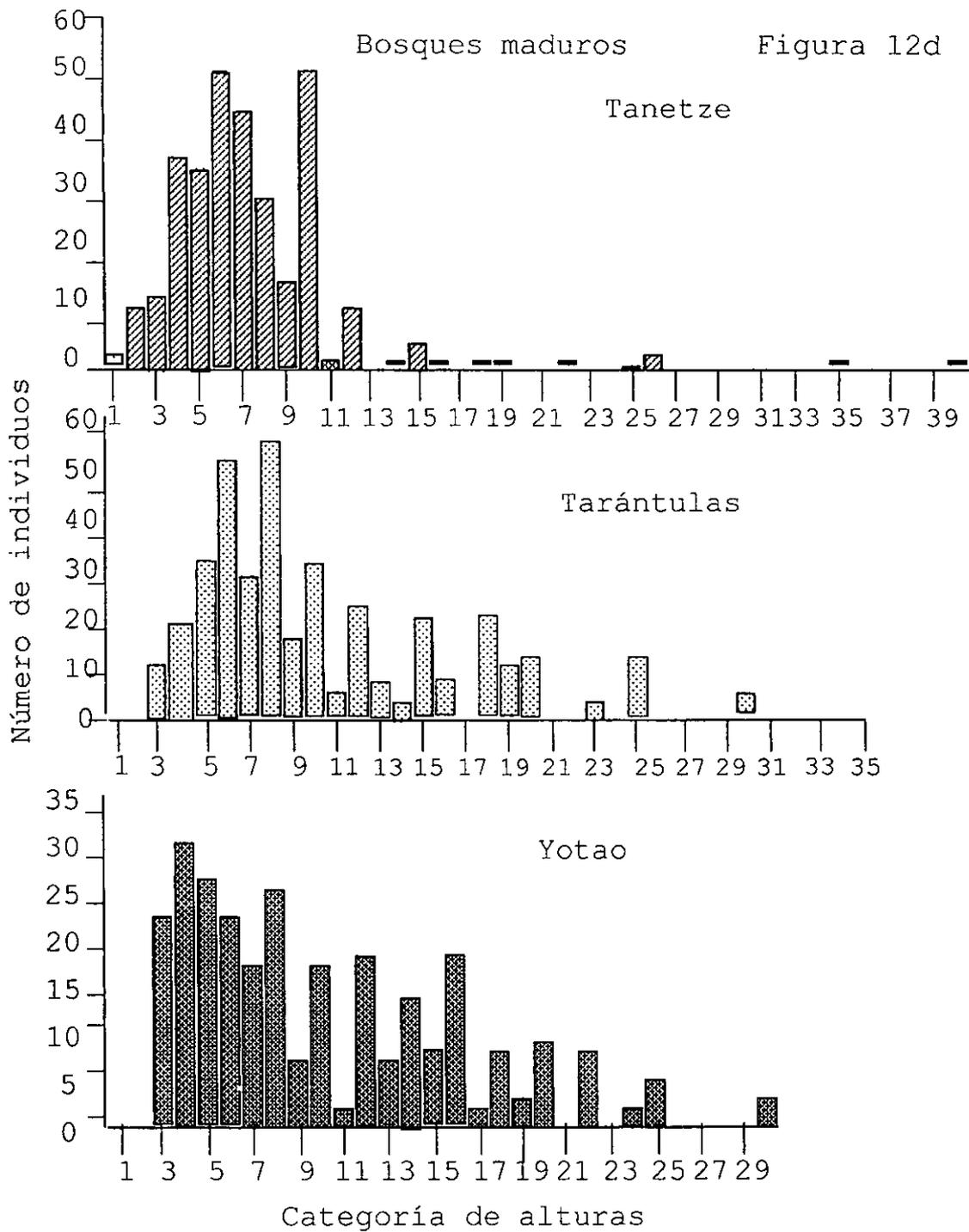
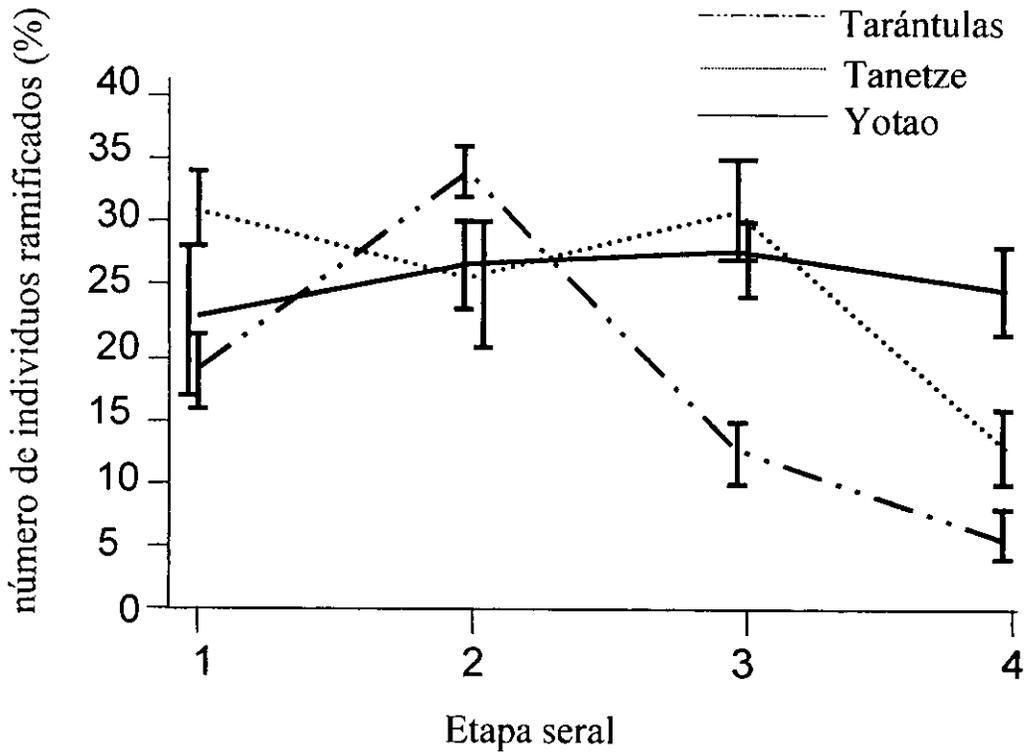


Figura 13



Apéndice 1

Listado florístico de árboles y plántulas de tres cronosecuencias de el bosque mesófilo ubicadas en El Rincón Sierra Norte de Oaxaca (L= Talea y Tanetze, Y= Yotao y T= Tarántulas). Clasificación de acuerdo con el hábito de crecimiento: árboles y plantas arborescentes mayores a 10 m (A); árboles y plantas arborescentes menores de 10 m (a); plantas frutescentes (F); hierbas (C); gramínoideas (G); plántulas e individuos juveniles de árboles menores a dos m (P); y lianas y bejuco (B). Las especies están ordenadas con respecto a su aparición por etapa sucesional. El registro de varias colectas se marco con *.

División taxonómica	Etapa seral									
	15 años	45 años	75 años	75 años			95 años			
	hábito de crecimiento	Tanetze	Tarántulas	Yotao	Tanetze	Tarántulas	Yotao	Tanetze	Tarántulas	Yotao
Division Pteridophyta										
Aspidiaceae										
<i>Thelypteris</i> sp. (AB326)	C	L								
<i>Elaphoglossum</i> sp. 1	C		T							
<i>Elaphoglossum</i> sp. (AB566)	C					Y				
<i>Elaphoglossum auricomum</i> (Kunze) Moore	C					Y				
<i>Elaphoglossum sartoni</i> (Liebm.) Mickel	C					Y				
<i>Elaphoglossum</i> sp. (AB288)	C						L		L	
<i>Elaphoglossum</i> sp. 2	C						T			
<i>Thelypteris</i> sp. (AB652)	C							Y		
<i>Elaphoglossum muscosum</i> (Sw.) Moore	C						T		L	
<i>Elapho tara</i>	C									T
<i>Arachniodes denticulata</i> (Swartz) Ching	C						T			Y
Aspleniaceae	C									
<i>Asplenium sessilifolium</i> Desvaux	C									Y
Blechnaceae										
<i>Blechnum</i> sp. (AB501)	C		T							
<i>Blechnum falciforme</i> (Liebm.) C. Christ.	C						L	T		
Cyatheaceae										
<i>Lophosoria quadripinnata</i> (Gmelin) C. Christ.	F		T		T		L		Y	
<i>Cyathea mexicana</i> Schldl. & Cham.	a								Y	Y
Gleicheniaceae										
<i>Gleichenia bancroftii</i> Hook.	F		Y							
<i>Gleichenia palmata</i> (Schaffner ex Fournier) C. Christ.	F		T	Y	L		Y	L	T	
Hymenophyllaceae										
<i>Hymenophyllum</i> sp.	C								L	
Lycopodiaceae										
<i>Lycopodium clavatum</i> L.	C		T	Y			L			
Marattiaceae										
<i>Marattia weinmanniifolia</i> Liebm.	F								Y	Y
Polypodiaceae										
<i>Polypodium plebejum</i> Schldl. & Cham.	C						Y			
<i>Polypodium montigenum</i> Maxon	C						L			
<i>Polypodium loricum</i> L.	C								Y	T
<i>Polypodium</i> sp. (AB599)	C									Y

Pteridiaceae										
<i>Odontosoria schlechtendalii</i> (Prest.) Christ.	C			T	Y					T
<i>Pteridium aquilinum</i> Underw.	F					L				
<i>Pteridium feei</i> (Schaffner ex Fée) Faulstich	F	L	T	Y			T	Y		T
Selaginellaceae										
<i>Selaginella</i> aff. <i>Hoffmannii</i> Hieron	C			Y						T
Pteridofitas no identificadas										
Especie 369	C						T			
Especie 667	C								Y	
Division Coniferophyta										
Pinaceae										
<i>Pinus patula</i> Loock	A							L	T	Y
<i>Pinus chiapensis</i> (Martinez) Andersen	A	L	T	Y	L		T	Y	L	T
Zamiaceae										
<i>Ceratozamia withelockiana</i> Cheunide & Gregory	a							Y		T
Division Magnoliophyta										
Clase Magnoliopsida										
Actinidiaceae										
<i>Saurauia commitis-rosei</i> Schultes	a			Y						
<i>Saurauia</i> sp. 1	P					L				
<i>Saurauia serrata</i> DC	a	L					T		L	
<i>Saurauia pringlei</i> Rose	A								Y	Y
<i>Saurauia</i> sp. 2	P									L
<i>Saurauia angustifolia</i> Turcz.	A		T				T		Y	Y
Amaranthaceae										
<i>Iresine celosia</i> L.	C								Y	Y
Aquifoliaceae										
<i>Ilex</i> aff. <i>valeri</i> Standley	A								T	
<i>Ilex pringlei</i> Standley	A	L	T	Y	L		T	Y	L	T
Araliaceae										
<i>Oreopanax xalapensis</i> (Kunth) Decne. & Planchon	A						T		Y	Y
<i>Dendropanax populifolius</i> (Marchal) A.C. Smith	A									T
Arecaceae										
<i>Chamaedorea liebmannii</i> Martens, M.	C						T	Y		T
<i>Chamaedorea</i> sp. (AB627)	F									Y
Asclepiadaceae										
Asclepiadaceae (1) (AB60*)	B								Y	Y
<i>Marsdenia macrophylla</i> Humb. & Bonpl.	B									Y
Asteraceae										
<i>Archibaccharis</i> sp. (AB265)	C	L								
<i>Eupatorium isolepis</i> Rob.	C	L								
<i>Archibaccharis esperifolia</i> (Benth.) Blake	C	L							L	
<i>Ageratina areolaris</i> (DC) Gage	F	L		Y				Y		
<i>Eupatorium ligustrum</i> DC	F	L	T	Y						
<i>Bartlettina tuerckheimii</i> (Klatt) King & Rob.	F		T	Y						
<i>Ageratum echioides</i> (Less.) Hemsley	F?			Y						
<i>Archibaccharis schiedeana</i> (Benth.) Jakson	F			Y						
Asteraceae 3 (AB527)	F			Y						
<i>Bartlettina</i> sp. (AB531)	F			Y						
<i>Fleischmanniopsis leucocephala</i> (Benth.) King & Rob.	C			Y						
<i>Bidens riparia</i> Kunth	C			Y						
<i>Calea scabra</i> (Lagasca) Rob.	C			Y						
<i>Schistocarpha longiligula</i> Rydb.	C?			Y						
<i>Senecio oaxacanus</i> Hemsley	F			Y						
<i>Stevia microchaeta</i> Sch. -Bip.	F			Y						
Asteraceae (AB532)	C			Y						

Eupatorium sp. (AB325-357)	C		L	T									
<i>Barlettina aff. sordida</i> (Less.) King & Rob.	F						T						
Asteraceae (AB571)	F					Y							
Asteraceae (AB134)	C							L					
<i>Baccharis sp. 1</i> (AB134-581)	C							L	T				
Asteraceae 2 (AB665)	C									Y			
<i>Roldana lanicaulis</i> (Greenm.) Rob.	C?												Y
Asteraceae 1 (AB508)	C												Y
Asteraceae (AB623)	C												Y
Asteraceae 4	C												Y
<i>Perymenium gracile</i> Hemsley	F	L	Y	L			L						
<i>Senecio liebmannii</i> Bach.	F	L		L						L	T		
<i>Podochaenium pachyphyllum</i> (Klatt) Jansen	F	L	T	Y			Y	L					
<i>Mikania pyramidata</i> Donn-Sm.	B		T	Y	L		T	Y	L	T	Y	L	T
Begoniaceae													
<i>Begonia hydrocotylifolia</i> Otto & Hook.	C												Y
Betulaceae													
<i>Alnus acuminata</i> Kunth	A			Y						Y			Y
Brunelliaceae													
<i>Brunellia mexicana</i> Standley	A		T	Y									
Campanulaceae													
<i>Lobelia aff. sartorii</i> Vatke	C			Y									
Caprifoliaceae													
<i>Viburnum sp.</i> (AB75)	P							L					
<i>Viburnum acutifolium</i> Benth.	A	L	T	Y	L	T		L	T		L	T	
<i>Viburnum discolor</i> Benth.	A		T	Y	L	T	Y	L	T	Y	L		Y
Celastraceae													
<i>Zinowiewia integerrima</i> (Turcz.) Turcz.	a		T										T
<i>Celastrus vulcanicola</i> Donn-Sm.	B								T	Y			T
<i>Perrottetia ovata</i> Hemsley	A												Y
<i>Quetzalia occidentalis</i> (Loes.) Lundell	A				L	T		L	T	Y	L	T	Y
Clethraceae													
<i>Clethra suaveolens</i> Turcz.	a		T										
<i>Clethra integerrima</i> (Turcz.) Gonzalez-Villarreal	a	L	T	Y			Y						
<i>Clethra sp. 1</i>	P				L			L					
<i>Clethra schlechtendalii</i> Briquet	A		T			T				Y			Y
<i>Clethra aff. schlechtendalii</i> Briquet	A										L		
<i>Clethra sp. 2</i>	P												T
<i>Clethra kenoyeri</i> Lundell	A	L			L	T	Y	L	T	Y	L	T	Y
Commelinaceae													
<i>Commelina sp.</i>	C				L								
Convalariaceae													
<i>Maianthemum paniculatum</i> (Mart. & Gal.) La Frankie	C						T			T	Y	L	T
Cornaceae													
<i>Comus disciflora</i> DC	A		T	Y						Y			Y
Cunoniaceae													
<i>Weinmannia pinnata</i> L.	A				L			L	T				T
Chloranthaceae													
<i>Hedyosmum mexicanum</i> Cordemoy	A		T	Y			Y	L		Y			
Ericaceae													
<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	a	L											
<i>Agarista mexicana</i> (Hemsley) Judd.	a				L								
<i>Gaultheria hirtiflora</i> Benth.	a							L					

<i>Gaultheria odorata</i> Willd.	a								T
<i>Vaccinium aff. leucanthum</i> Schldl.	A				T	Y		T	T
<i>Bejania laevis</i> Benth.	A				T		L	T	L
<i>Vaccinium consanguineum</i> Klotzsch	A	L	T		T		L	T	L
<i>Bejania mexicana</i> Benth.	A	L	T	Y	L	T	Y	L	T
<i>Gaultheria acuminata</i> Schldl. & Cham.	A	L	T	Y	L	T	Y	L	T
<i>Lyonia squamulosa</i> Mart. & Gal.	A	L	T	Y	L	T	Y	L	T
<i>Vaccinium leucanthum</i> Schldl.	a	L	T		L	T	Y	L	T
Escalloniaceae									
<i>Phyllonoma laticuspis</i> (Turcz.) Engl.	F	L	T	Y	L	T	Y	L	T
Euphorbiaceae									
<i>Alchomea latifolia</i> Sw.	A		T			Y		Y	Y
<i>Alchomea integrifolia</i> Pax & Hoffm.	A								Y
Fabaceae									
<i>Desmodium amplifolium</i> Hemsley	C	L							
<i>Desmodium</i> sp.	C	L							
<i>Indigofera thibaudiana</i> DC	C	L							
<i>Phaseolus</i> sp.	C	L							
<i>Crotalaria sagittalis</i> L.	C	L							
Fagaceae									
<i>Quercus acutifolia</i> Née	a	L							
<i>Quercus aristata</i> Hook. & Arn	A	L							
<i>Quercus conspersa</i> Benth.	a	L							
<i>Quercus obtusata</i> Humbl. & Bonpl.	A	L							
<i>Quercus scytophylla</i> Liebm.	A	L							
<i>Quercus candicans</i> Née	A	L		L					
<i>Quercus elliptica</i> Née	a	L				Y			
<i>Quercus aff. rubramenta</i> Trel.	a			L				L	
<i>Quercus</i> sp. 1	P			L					
<i>Quercus</i> sp. 4	P					Y			
<i>Quercus</i> sp. 2	P						L		
<i>Quercus</i> sp. 3	P							L	
<i>Quercus zempoaltecana</i> Trel.	A								T
<i>Quercus salicifolia</i> Née	A						L		L
<i>Quercus acatenanguensis</i> Valencia	A							T	T
<i>Quercus leiophylla</i> A. de C.	A							Y	Y
<i>Quercus laurina</i> Humbl. & Bonpl.	A				T	Y		T	Y
<i>Quercus crispifolia</i> Trel.	A								Y
<i>Quercus sapotifolia</i> Née	A	L		L	T	Y		T	L
Gesneriaceae									
<i>Kohleria deppeana</i> (Schldl. & Cham.) Fritsch.	C	L	T	Y					Y
Guttiferae									
<i>Ascyrum hypericoides</i> L.	C	L		Y					
<i>Vismia camparaguey</i> Sprague & Riley	A		T	Y					
<i>Clusia guatemalensis</i> Hemsley	A					Y			
Hamamelidaceae									
<i>Liquidambar macrophylla</i> Oersted	A	L	T	Y	L	T	Y	L	T
Hippocastanaceae									
<i>Bilia hippocastanum</i> Peyr.	A								Y
Lauraceae									
Lauraceae (AB353)	A					T			
<i>Persea liebmannii</i> Mez	A					T	Y	L	
<i>Beilschmiedia ovalis</i> (Blake) C. K. Allen	A					T		T	Y

<i>Ocotea helictenifolia</i> (Meissn.) Hemsley	A					L	T	Y		T	Y
Lauraceae (AB611)	A										Y
<i>Ocotea sp.</i> (AB614)	A										Y
<i>Persea americana</i> Miller	A		T	Y	L	T	Y	L	T	Y	Y
Loganiaceae											
<i>Gelsemium sempervirens</i> (L.) Pers.	B	L	T		L	T	Y	L	T	Y	L
Magnoliaceae											
<i>Magnolia dealbata</i> Zucc.	A		T	Y		T		L	T		T
Melastomataceae											
<i>Miconia lonchophylla</i> Naudin	F	L									
<i>Conostegia icosandra</i> (SW.) Urban	F	L	T								
<i>Miconia sp.</i> (AB483)	F	T									
<i>Tibouchina scabriuscula</i> (Schldl.) Naudin	C	L	Y								
<i>Heterocentron roseum</i> A. Br. & Bouché	C		T	Y							
<i>Miconia glaberrima</i> (Schldl.) Naudin	F		Y			Y		T	Y		T
<i>Miconia globulifera</i> Naudin	C					Y			Y		
<i>Miconia sp.</i> (AB651)	F								Y		
<i>Miconia aff. hemenostigma</i> Naudin	C								Y		
<i>Miconia chrysonera</i> Triana	C								Y		
<i>Miconia phaeotricha</i> Naudin	F								Y		
<i>Miconia aff. oligotricha</i> (DC) Naudin	C										Y
<i>Miconia pinetorum</i> (Schldl.) Naudin	F	L	T	Y	L	T	Y	L		L	T
Myricaceae											
<i>Myrica mexicana</i> Willd.	A	L	T	Y	L	T	Y	L		L	
Myrsinaceae											
<i>Rapanea sp.</i> (AB221)	P			L							
<i>Parathesis melanosticta</i> (Schldl.) Hemsley	F							Y			Y
<i>Parathesis tenuis</i> Standley	F										T
<i>Rapanea myricoides</i> (Schldl.) Lundell	A	L	T	Y	L	T	Y	L	T		T
<i>Rapanea jurgensii</i> Mez.	A	L	T		L	T	Y	L	T	Y	L
Oleaceae											
<i>Osmanthus americana</i> (L.) Benth. & Hook.	A			L	T	Y	L	T		L	T
Onagraceae											
<i>Lopezia hirsuta</i> Jacq.	C		Y								
Oxalidaceae											
<i>Oxalis sp.</i>	C	L									
Passifloraceae											
<i>Passiflora cooki</i> Killip	B								Y		Y
Piperaceae											
<i>Piper sp. 1</i>	C									L	
<i>Piper sp. 2</i> (AB594)	F								Y		Y
Polygalaceae											
<i>Monnina xalapensis</i> Kunth	C	L									
Rhamnaceae											
<i>Rhamnus aff. sharpii</i> M.C. & L.A. Johnst.	A			L							L
<i>Rhamnus sp.</i> (AB135)	A							L			
<i>Rhamnus capraeifolia</i> Schldl.	A					Y			Y		
<i>Rhamnus longistylis</i> C.B. Wolf	A			L	T		L		Y	L	
Rosaceae											
<i>Rubus corifolius</i> Liebm.	B		Y								
<i>Rubus sp. 1</i>	B		T								
<i>Prunus serotina</i> Ehrh.	A			L				L			
<i>Prunus sp. 1</i>	P					T					

<i>Rubus</i> sp. 2	B									L	
<i>Prunus</i> sp. 2 (AB670*)	P										Y
<i>Rubus miser</i> Liebm.	B										
<i>Prunus brachybotrya</i> Zucc.	A									T	L
Rubiaceae											
<i>Borreria laevis</i> Martens, M. & Galeotti	C	L									
<i>Nerthera granadensis</i> (L.F.) Druce	C		T								
<i>Rondeletia buddleiodes</i> Benth.	F			Y							
<i>Palicourea padifolia</i> (Willd. ex R. and S.) Taylor & Lorence	F		T								T
<i>Oldenlandia</i> sp. (AB558)	C								Y		Y
<i>Hamelia patens</i> Jacq.	F										Y
<i>Rondeletia liebmannii</i> Standley	F										Y
<i>Psychotria galeottiana</i> (Mart.) Taylor & Lorence	F									Y	T
<i>Hofmannia</i> aff. <i>culminicola</i> Standley and L. O. Williams	C										Y
<i>Coccocypselum hirsutum</i> Bart & DC	C	L	T	Y	L					L	
Rutaceae											
<i>Zanthoxylum melanostictum</i> Schldl.	A									T	T
Solanaceae											
<i>Solanum schlechtendalianum</i> Walp.	C									T	
<i>Lycianthes inconspicua</i> Bitter	F										Y
Solanaceae (AB664)	C										Y
Styracaceae											
<i>Styrax argenteus</i> var. <i>ramirezii</i> (Greenm.) Gousolin	A										L
Symplocaceae											
<i>Symplocos pycnantha</i> Hemsley	A										T
Theaceae											
<i>Temstroemia hemsleyi</i> (Rose) Melchior	A				L	T	Y	L	T	Y	L
<i>Cleyera theaoides</i> (Sw.) Choisy	A									T	T
<i>Freziera</i> sp. (AB1*)	A				L					T	Y
Thymelaceae											
<i>Daphnopsis ficina</i> Standley & Steyerl.	F										L
Ticodendraceae											
<i>Ticodendron incognitum</i> Gómez-Laurito & Gómez-P.	A										T
Vitaceae											
<i>Vitis bourgaeana</i> Planchon	B										Y
<i>Cissus martiniana</i> Woodson & Seibert	B									T	T
Winteraceae											
<i>Drimys granadensis</i> A.C. Smith	A										T
Clase Liliopsida											
Bromeliaceae											
<i>Tillandsia</i> sp.	C										L
<i>Greigia</i> sp.	C									T	T
<i>Bromelia</i> sp. (AB443)	C										T
Cyperaceae											
<i>Rhynchospora</i> aff. <i>aristata</i> Boeckeler	G		T								Y
<i>Rhynchospora aristata</i> Boeckeler	G										
<i>Rhynchospora</i> sp. (AB548)	G			Y							Y
Orchidaceae											
<i>Sobralia macrantha</i> Lindley	C		Y								
<i>Goodyera brachyceras</i> (A. Rich & Galeotti) Salazar	C				L	T	Y	L			
Poaceae											
Poaceae (AB327)	G	L									

<i>Panicum sp.</i> (AB263)	G	L								
<i>Panicum sellowi</i> Nees	G		T							
<i>Lasiacis procerrima</i> (Hack) Hitchc., C.	G		T	Y						Y
Poaceae (AB545)	G			Y						
<i>Panicum conmutatum</i> Schultes	G			Y						
<i>Isachne arundinacea</i> (Sw.) Griseb.	G		T	Y		T	Y	L		Y
Pasto pegajoso	G				L					
Poaceae (AB370)	G					T				
<i>Panicum obtusum</i> Presl.	G						Y		Y	Y
<i>Panicum stramineum</i> Hitchc. & Chase	G						Y			
<i>Zeugites mexicana</i> (Kunth) Trin. ex Steud.	G						Y			
Smilacaceae										
<i>Smilax sp.</i>	B			Y						T
<i>Smilax sp.</i> (AB589)	B						Y		Y	Y
<i>Smilax lanceolata</i> L.	B								Y	
<i>Smilax dominguensis</i> Willd.	B									T
<i>Smilax subpubescens</i>	B									Y
<i>Smilax aff. glauca</i> Walter	B	L	T		L	T	Y	L	T	L
482 a									T	
575 a							Y			
631 B										Y
544 C			Y							
571 P							Y			
668 B									Y	
492 P			T							
349 P						T				
388 B										T