



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**SUCESIÓN SECUNDARIA EN UN BOSQUE
TROPICAL CADUCIFOLIO: EVALUACIÓN AL
QUINTO AÑO DEL ESTABLECIMIENTO DE
UNA CRONOSECUENCIA**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE :

B I Ó L O G A

PRESENTA :

ISABEL EUNICE ROMERO PÉREZ



DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL
CASTILLO

MÉXICO, D.F., 2011



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

1. Datos del alumno
Apellido paterno
Apellido materno
Nombre(s)
Teléfono
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Carrera
Número de cuenta

2. Datos del tutor
Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

3. Datos del sinodal 1
Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

4. Datos del sinodal 2
Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

5. Datos del sinodal 3
Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

6. Datos del sinodal 4
Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

7. Datos del trabajo escrito.
Título

Número de páginas
Año

1. Datos del alumno
Romero
Pérez
Isabel Eunice
56128445
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
302630707

2. Datos del tutor
Dr
Jorge Arturo
Meave
Del Castillo

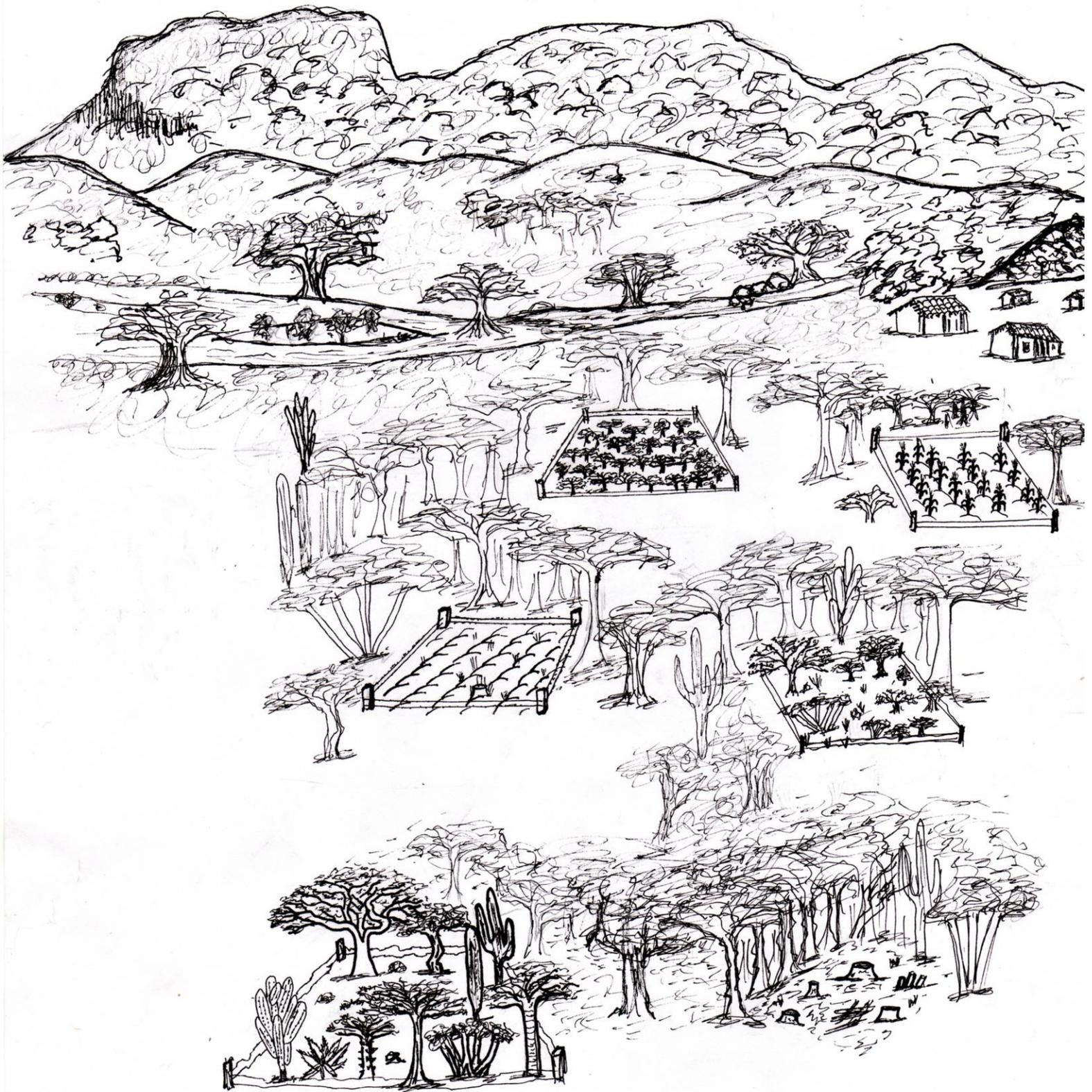
3. Datos del sinodal 1
Dr
Héctor Mario
Benavides
Meza

4. Datos del sinodal 2
Dr
José Alejandro
Zavala
Hurtado

5. Datos del sinodal 3
Dr
Eduardo Alberto
Pérez
García

6. Datos del sinodal 4
Dr
María del Consuelo
Bonfil
Sanders

7. Datos del trabajo escrito.
Sucesión secundaria en un bosque tropical
caducifolio: evaluación al quinto año del
establecimiento de una cronosecuencia.
82 p.
2011



Al que me dio la vida,
y a mi mamá,
quien me ha enseñado a vivirla

A mi Apá,
quien antaño soñó que su nieta lograría esto

AGRADECIMIENTOS

A mi mamá, María de Lourdes Pérez, por... no, no conozco palabras suficientes para agradecerle todo lo que me ha enseñado y todo lo que me ha dado, empezando por su amor incondicional.

A mi familia por su cariño, motivación y apoyo, y a mi papá.

A Jorge Meave por numerosas razones, empezando por dirigir esta tesis, guiándome paso a paso con sabiduría, dedicación, paciencia y alegría, por su apoyo y motivación, por la convivencia, y por sus enseñanzas, las cuales han sido fundamentales en mi formación académica.

A Edwin Lebrija, ya que su trabajo fundó los cimientos de esta tesis, y por ayudarme pacientemente a resolver mis dudas a pesar de la distancia.

A mis sinodales por aceptar revisar este trabajo, por su tiempo y sus comentarios.

A Baudel Arango y a Albertico García por su valiosa colaboración en el trabajo de campo y por compartir conmigo sus conocimientos, anécdotas y ricos totopos con queso.

A Flor Vega porque además de colaborar en el trabajo de campo, me acompañó a superar algunos peculiares contratiempos (que seguimos recordando con singular alegría).

A la gente de Nizanda, en especial a la familia Arango por su hospitalidad y su agradable compañía, así como a la familia Reyes Manuel, por recibirme en su hogar con una sonrisa y con deliciosa comida.

A quienes me han escuchado y han enriquecido este trabajo con sugerencias, comentarios, ideas y críticas: Marco Suárez (Oooo), Francisco Reyes (Hermanito), Flor Vega (Flowersn), Nancy Mejía, Yara García, Alejandro Torres (Montu), Jesús Pérez, Eva van den Elzen, Alberto Gallardo, Hugo Tovar, y a mis compañeros del grupo de trabajo del Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias. Particularmente agradezco a Marco Romero por su eterna disposición y paciencia para ayudarme con los detalles técnicos de computación, y a Edgar Liceaga por ayudarme con todo lo relacionado con los modelos matemáticos.

Agradezco al fondo sectorial CONACyT-SEMARNAT (Proyecto número 2002-C01-0267, “Diferenciación florística y dinámica vegetacional en el paisaje complejo de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca”) y a la Dirección del Personal Académico de la Universidad Nacional Autónoma de México (PAPIIT-UNAM, Proyecto IN221503-3, “Análisis de las relaciones ecológicas, geológicas, edáficas y biogeográficas y su importancia en la diferenciación biológica en un paisaje complejo del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca” y

Proyecto número IN216007-3, “Efecto de la variación y temporal de la vegetación en la diversidad vegetal de un sistema tropical estacionalmente seco”) por el financiamiento de la investigación, así como por la becas otorgada a través de este último proyecto para realizar tesis de licenciatura.

ÍNDICE

RESUMEN

ABSTRACT

1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. Presentación del estudio.....	1
1.2. Sucesión secundaria.....	2
1.3. Características generales del Bosque Tropical Caducifolio maduro.....	4
1.4. Importancia de la vegetación secundaria.....	5
1.5. Métodos para el estudio de la sucesión secundaria.....	5
1.6. Objetivos e hipótesis.....	7
2. DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO.....	10
2.1. Localización geográfica.....	10
2.2. Topografía, litología y suelos.....	11
2.3. Clima.....	11
2.4. Heterogeneidad de la vegetación.....	12
2.5. Estado de conservación de la vegetación.....	13
3. MÉTODOS.....	15
3.1. Características de los sitios permanentes de la cronosecuencia sucesional	15
3.2. Muestreo de la vegetación.....	16
3.3. Análisis de datos.....	18
3.3.1. Variables estructurales sintéticas en 2008	
3.3.2. Diversidad y composición en 2008	
3.3.3. Síntesis de los cambios quinquenales	
3.3.4. Evaluación de las tendencias sucesionales	
4. RESULTADOS.....	25
4.1. Descripción de los cambios quinquenales en la estructura del dosel.....	25
4.1.1. Área basal	
4.1.2. Cobertura	

4.1.3. Altura	
4.1.4. Densidad de individuos	
4.2. Descripción de los cambios quinquenales en la estructura del sotobosque.....	33
4.2.1. Área basal	
4.2.2. Densidad de individuos	
4.3. Descripción de los cambios quinquenales en la diversidad de especies del dosel...	35
4.3.1. Riqueza	
4.3.2. Índice de diversidad de Shannon	
4.3.3. Índice de equitatividad de Shannon	
4.4. Descripción de los cambios quinquenales en la diversidad de especies del sotobosque.....	38
4.4.1. Riqueza	
4.4.2. Índice de diversidad y de equitatividad de Shannon	
4.5. Composición florística en 2003 y 2008.....	40
4.6. Procesos demográficos quinquenales del dosel y del sotobosque.....	42
4.7. Evaluación de las tendencias sucesionales.....	44
4.7.1. Modelos HOF	
4.7.2. Modelos no lineales	
4.7.3. Comparación de modelos HOF con los modelos no lineales	
4.7.4. Análisis de ordenación y correlación	
5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	57
5.1. Resolución temporal en el estudio de la sucesión secundaria	57
5.2. Cambios quinquenales en los atributos de la vegetación secundaria y su relación con la edad sucesional	57
5.2.1. Estructura de la comunidad	
5.2.2. Diversidad y equitatividad florística de la comunidad	
5.2.3. Composición florística del dosel	
5.3. Tasas relativas de cambio quinquenal de los atributos de la vegetación y de los procesos demográficos y su relación con la edad sucesional	61
5.3.1. Tasas quinquenales de las variables estructurales de la comunidad	
5.3.2. Tasas quinquenales de las variables de diversidad	
5.3.3. Tasas demográficas quinquenales	

5.4. Tendencias sucesionales de los atributos de la vegetación secundaria: comparación de dos censos en años diferentes.....	63
5.5. Herramientas para estudiar la sucesión secundaria: comparación de los modelos HOF con modelos no lineales	65
5.5.1. El patrón asintótico de la sucesión secundaria y sus variaciones	
5.6. La edad como factor determinante de los atributos de la vegetación secundaria.....	67
5.6.1. Implicaciones metodológicas	
5.7. Perspectivas.....	68
LITERATURA CITADA.....	69
ANEXOS.....	77
Anexo I. Lista de especies.....	77
Anexo II. Variables estructurales y de diversidad del dosel en 2003 y 2008	78
Anexo III. Variables estructurales y de diversidad del sotobosque en 2003 y 2008	79
Anexo IV. Tasas relativas de los procesos demográficos del dosel y del sotobosque en 2003 y 2008.....	80
Anexo V. Tasas absolutas de cambio quinquenal de los procesos demográficos del dosel y del sotobosque de 2003 a 2008.....	81
Anexo VI. Modelos HOF a los cuales se ajustaron los datos de 2003 y de 2008.....	82

RESUMEN

En 2003 se establecieron parcelas permanentes que conforman una cronosecuencia sucesional de bosque tropical caducifolio en Oaxaca, México. En el presente estudio (1) se sintetizan los cambios sucesionales ocurridos en el primer quinquenio (2003-2008) de desarrollo, (2) se calcularon directamente tasas de cambio sucesional, y (3) se pusieron a prueba las tendencias sucesionales inferidas a partir del primer censo. La mayoría de los cambios quinquenales en la vegetación fueron rápidos en las parcelas jóvenes (incrementos quinquenales de hasta 5.5 m²/ha de área basal, 17,470.6 m²/ha de cobertura, 2.5 m de altura, 5100 ind./ha de densidad, y de 1.7 y 0.8 para los índices H' y J' de Shannon, respectivamente) y graduales en las de mayor edad, coincidiendo con las tendencias obtenidas mediante censos anuales. La riqueza fue una excepción, con un incremento máximo de 13 especies en un acahual de edad intermedia. Las tasas relativas de supervivencia, mortalidad y reclutamiento del dosel fueron constantes durante la sucesión, aunque las primeras dos fueron inversamente proporcionales en el sotobosque. Las tasas de cambio de los atributos estructurales y de diversidad coincidieron con las inferidas mediante las cronosecuencias; las de cambio estructural fueron constantes a partir de 18 años de abandono, mientras que las de diversidad lo fueron desde los sitios con cinco años de edad. Los modelos de las tendencias sucesionales fueron básicamente asintóticos e independientes del año del censo de la vegetación, pues la mayoría de los atributos de la vegetación medidos en 2008 se ajustaron bien al modelo de 2003. Sin embargo, los valores máximos de las variables de diversidad y la rapidez con que éstos fueron alcanzados cambiaron con el año del censo. La densidad no mostró ningún patrón claro. El análisis quinquenal refleja adecuadamente a los cambios sucesionales que son dependientes de la edad de desarrollo o que presentan tasas de cambio bajas.

Palabras clave: composición florística; diversidad florística; estructura de la comunidad; modelos sucesionales; parcelas permanentes; procesos demográficos; tasas de cambio sucesional.

ABSTRACT

In 2003 permanent plots that represent a successional chronosequence of tropical dry forest in Oaxaca, Mexico, were established. In this study (1) the successional changes occurred during the first quinquennium are synthesized, (2) quinquennial successional rates of change were calculated directly, and (3) successional trends inferred based on the first census in the plots were tested. The majority of quinquennial changes were rapid in young plots (quinquennial increases up to 5.5 m²/ha of basal area, 17,470.6 m²/ha of cover, 2.5 m of height, 5100 ind./ha of density, and 1.7 and 0.8 for the H' and J' indices, respectively), and gradual in older ones, in agreement with trends derived from annual censuses. Species richness was an exception, with a maximum increase of 13 species in a fallow of intermediate age. Relative survival, mortality and recruitment rates were constant during succession, with the former two being inversely related in the understory. Rates of change of structural and diversity attributes generally agreed with those inferred from the chronosequence; structural change rates were constant from an age of 18 yr onwards, whereas diversity change rates did display a constant behavior starting at an age of 5 yr of abandonment. Models of successional trends were basically asymptotic and independent of the census year, as most vegetation attributes assessed in 2008 showed a good fit to those predicted by the 2003 model. However, the maximum values of diversity variables and the speed with which these were reached differed depending on the census year. No clear pattern was observed for density. The quinquennial analysis performed here adequately reflects those successional changes that are site-age dependent or that are characterized by having low rates of change.

Key words: community structure; demographic processes; floristic composition; floristic diversity; permanent plots; rates of successional change; successional models.

CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN

1.1 Presentación del estudio

La agricultura es una práctica antropogénica que generalmente causa grandes perturbaciones en los sistemas ecológicos naturales (Maass, 1995; Mooney *et al.*, 1995; Trejo y Dirzo, 2000; Guariguata y Ostertag, 2002; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008). El primer paso de esta actividad consiste en la remoción de prácticamente toda la vegetación natural de un sitio, para establecer un sistema completamente distinto del que había antes del disturbio. En ocasiones los campos agrícolas son abandonados después de la cosecha, muchas veces con el fin de permitir la recuperación de la fertilidad del suelo y favorecer la producción en la siguiente época de cultivo. En regiones donde se practican métodos agrícolas tradicionales es frecuente que permanezcan algunos remanentes de la vegetación original, e inclusive los campos agrícolas pueden estar rodeados de vegetación natural con mayor o menor grado de conservación. ¿Qué sucede en estos sitios perturbados después de su abandono? Si no se presentan nuevamente disturbios severos, la vegetación original se puede restablecer mediante un proceso conocido como sucesión secundaria.

En México, al igual que en otras regiones tropicales, el bosque tropical caducifolio *sensu* Rzedowski (1978; también conocido como selva baja caducifolia *sensu* Miranda y Hernández-X., 1963) ha sido deforestado extensamente con fines agrícolas, en algunos casos mediante el proceso de roza-tumba y quema, para cultivar principalmente maíz. El campo de cultivo suele mantenerse por uno o dos años, al cabo de los cuales es abandonado después de la última cosecha. El desarrollo de la vegetación en los campos abandonados es complejo; entre otras cosas, esto se debe a que el bosque tropical caducifolio se desarrolla en áreas con una estacionalidad climática muy marcada en relación con la precipitación, distinguiéndose una época de sequía de entre seis y ocho meses, durante la cual la vegetación pierde las hojas en respuesta al estrés hídrico, y una época de lluvias, por lo general más corta, durante la cual ocurren la mayoría de los procesos sucesionales (Rzedowski, 1978; Ewel, 1980; Mooney *et al.*, 1995).

En una región de bosque tropical caducifolio del sureste de Oaxaca las actividades agrícolas tradicionales han originado numerosos acahuals (comunidades sucesionales) derivados de este tipo de vegetación. Aprovechando que entre éstos había una gran

heterogeneidad respecto a la edad de desarrollo (o tiempo de abandono desde la última cosecha) y, por lo tanto, distintos grados de recuperación de la vegetación, en 2003 se usó una cronosecuencia (serie de parcelas con diferentes edades de abandono que forman una secuencia temporal) para iniciar el estudio del proceso de sucesión secundaria en este sistema. Como las cronosecuencias constituyen un método estático de estudio de la sucesión, se decidió que las parcelas que la conformaban deberían establecerse como sitios permanentes, ya que la sucesión secundaria requiere estudios de mediano o largo plazo para su mejor comprensión (Franklin, 1988; Finegan, 1996). Estas parcelas permanentes han sido monitoreadas anualmente desde su establecimiento, y con base en este enfoque combinado se han realizado diversos estudios en el sitio que han aportado información valiosa sobre la sucesión secundaria en este ecosistema (Lebrija-Trejos, 2004; Guadarrama-Chávez, 2008; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Brien *et al.*, 2009; Lebrija-Trejos, 2009; Mena-Gallardo, 2009; Heredia-Morales, 2009; van den Elzen, 2010; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a, b).

El presente estudio forma parte de este proyecto de investigación a largo plazo y se basa en el registro de datos vegetacionales realizado en 2008 en dichas parcelas permanentes. Estos datos permitieron cuantificar los cambios quinquenales relacionados con la regeneración de la vegetación secundaria, tanto en el dosel como en el sotobosque, y evaluar los modelos generados a partir de la cronosecuencia inicial.

1.2 Sucesión secundaria

El término 'sucesión secundaria' se refiere a los cambios secuenciales en la composición de especies y en la estructura de la comunidad vegetal que ocurren en sitios donde la comunidad previa fue alterada o removida, y donde el factor de disturbio ha dejado de operar. Un disturbio se define como un evento relativamente discreto en tiempo y espacio, que altera la estructura de una comunidad (Rykiel, 1985; Luken, 1990). La sucesión secundaria es un proceso complejo y sus mecanismos de acción no son leyes fijas, por lo que su resultado no suele ser una trayectoria predecible (Gleason, 1927; Pickett, 1976; Connell y Slatyer, 1977; Huston y Smith, 1987; Luken, 1990; Shugart, 2003; Lebrija-Trejos, 2009). Aunque desde los albores de los estudios sucesionales, tanto Clements como Gleason habían observado que los cambios en las comunidades vegetales presentan patrones florísticos y estructurales similares en localidades distintas, Gleason, a diferencia de Clements, cuestionaba la idea de que la vegetación sucesional tiende a desarrollarse hacia un punto final predecible, a la vez que

ponía mucho énfasis al papel del azar en el proceso.

Después del abandono de los campos agrícolas inicia la sucesión secundaria. Muchos organismos se dispersan hacia estos sitios, o rebrotan, y los que logran establecerse interactúan; durante este proceso, los mecanismos de competencia, facilitación, tolerancia e inhibición comienzan a estructurar gradualmente a la comunidad vegetal (Michalet *et al.*, 2006). A lo largo de una sucesión es posible distinguir diferentes etapas de desarrollo, a las que corresponden distintas asociaciones de especies y condiciones estructurales de la vegetación, usualmente descritas como seres o etapas serales. Estas etapas se pueden distinguir por la dominancia de un grupo funcional determinado y por aspectos de las historias de vida de las especies que lo conforman, tales como las tasas de crecimiento, la longevidad, los requerimientos de luz y la producción y dispersión de semillas. En las regiones tropicales la caracterización de las etapas serales se hizo primero para los bosques perennifolios. En estos sistemas, en la primera sere dominan especies pioneras de crecimiento rápido y vida corta con grandes requerimientos lumínicos; en la sere subsecuente las especies pioneras siguen siendo abundantes, pero las especies pioneras capaces de tolerar la sombra comienzan a dominar el sitio y conforme la luz disminuye las especies heliófitas decrecen; finalmente, en una tercera fase seral la composición y la abundancia de especies son muy similares a las del bosque maduro, pues en ella dominan las especies de larga vida, crecimiento lento y tolerantes a la sombra (Huston y Smith, 1987; Franklin, 1988; Finegan, 1996; ITTO, 2002; Peña-Claros, 2003).

Los intentos por extrapolar los procesos sucesionales que ocurren en el bosque tropical lluvioso al bosque tropical caducifolio (BTC) han sido poco fructíferos porque ambas comunidades son esencialmente diferentes (Murphy y Lugo, 1986). En primer lugar, la variación estacional en la precipitación produce diferencias fundamentales en el patrón de sucesión característico de los BTC; por ejemplo, la sucesión secundaria se detiene parcialmente durante la estación seca (Ewel, 1980; Kennard, 2002). Además, en los BTC se presentan únicamente la primera y la última de las fases sucesionales descritas para los bosques tropicales húmedos: la primera dominadas por especies pioneras, principalmente leguminosas espinosas, y la segunda conformada por especies propias del bosque primario (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008). La estimación de las tasas de cambio en la vegetación permite distinguir las diferentes fases y sus duraciones, definiendo algunas como cortas y otras como largas, esto último debido a una tasa de cambio lenta. Las fases cortas se pueden reconocer mediante observación directa (Gleason, 1927). Si la sucesión secundaria continúa ininterrumpidamente, la tendencia generalmente corresponde a un comportamiento asintótico

que da como resultado un bosque “regenerado” (van Breugel *et al.*, 2006), definido como una comunidad vegetal madura determinada por el clima, que alcanzó un equilibrio dinámico y que puede autopropagarse (Hartshorn, 1980; Condit *et al.*, 1992).

En el estudio de la sucesión secundaria en campos agrícolas abandonados se requiere conocer la comunidad vegetal previa al disturbio como punto de referencia para entender las tasas de cambio y la trayectoria del proceso sucesional; una comunidad cercana que no ha sido perturbada por la agricultura se puede utilizar como una referencia que muestre la estructura y la composición características del bosque maduro (Berkowitz *et al.*, 1988; Hobbs *et al.*, 2007).

1.3 Características generales del BTC maduro

En el continente americano el BTC se distribuye principalmente en la vertiente pacífica de México y continúa hasta Centroamérica (Rzedowski, 1978; Mooney *et al.*, 1995; Trejo y Dirzo, 2000). En México se desarrolla entre 0 y 1500 m de altitud, en regiones con temperaturas medias anuales de entre 20 °C y 29 °C (Rzedowski, 1978). La estacionalidad de las regiones tropicales secas se relaciona principalmente con los patrones de precipitación (Murphy y Lugo, 1995); ésta fluctúa entre 600 y 1200 mm y se concentra en una época lluviosa más bien corta, mientras que el número de meses secos consecutivos varía de cinco a ocho, dependiendo del año y la localidad (Rzedowski, 1978). Los BTC están determinados principalmente por el clima, siendo Aw el tipo más común de acuerdo con la clasificación de Köppen (1948) (García, 1988; Mooney *et al.*, 1995). La característica más sobresaliente de esta formación vegetal la constituye la pérdida de las hojas en la mayoría de las especies vegetales, como respuesta a la sequía (Rzedowski, 1978; Ewel, 1980; Mooney *et al.*, 1995). La altura del dosel del BTC oscila entre 5 y 15 m y el diámetro de los troncos generalmente no sobrepasa 50 cm (Rzedowski, 1978; Mooney *et al.*, 1995; Durán *et al.*, 2002). Los BTC generalmente se desarrollan en suelos someros pedregosos (Rzedowski, 1978; Durán *et al.*, 2002); sin embargo, en ciertas regiones, como por ejemplo en algunas partes del Istmo de Tehuantepec, se presentan sobre una amplia variedad de tipos de sustratos (Pérez-García y Meave, 2004).

Los bosques tropicales caducifolios están considerados como uno de los ecosistemas tropicales más intensamente utilizados y menos conservados (Sánchez-Azofeifa, 2005; Stoner y Sánchez-Azofeifa, 2009). Su extensión en la región neotropical ha disminuido en gran medida debido a la agricultura y la ganadería extensivas (Mooney *et al.*, 1995). En la República

Mexicana el bosque tropical caducifolio actualmente ocupa 11.26% de la superficie total, la vegetación conservada representa sólo 38% del total remanente, por lo que en esta región tropical estacional ahora predomina la vegetación secundaria con diferentes grados de desarrollo y de perturbación (Challenger y Soberón, 2008).

1.4 Importancia de la vegetación secundaria

Los bosques secundarios ocupan áreas enormes en las regiones tropicales (Fernandes y Sanford, 1995) y se predice que éstas seguirán creciendo con la tala de los bosques maduros, la migración hacia zonas urbanas y el consecuente abandono de los campos agrícolas. En el caso del BTC, entender cómo y a qué velocidad se recupera la vegetación secundaria derivada de éste se ha convertido en un tema de investigación actual de gran relevancia, tanto para propósitos básicos como aplicados (Guariguata y Ostertag, 2001; Cramer *et al.*, 2008).

En años recientes la vegetación secundaria comenzó a ser revalorada por varias razones. En primer lugar, destaca su importancia por su papel en la regeneración de la vegetación alterada por las actividades humanas (Brown, 1990; ITTO, 2002). Sin un disturbio antropogénico posterior, los procesos sucesionales naturales pueden restablecer estos ecosistemas degradados (Brown y Lugo, 1990; Guariguata y Ostertag, 2001; DeWalt *et al.*, 2003; Cramer *et al.*, 2008). El valor de conservación de los bosques tropicales secundarios, que ya predominan sobre la vegetación natural, cobra mayor importancia conforme los bosques tropicales maduros son talados (Fearnside y Guimaraes, 1996; Chazdon *et al.*, 2007; DeWalt *et al.*, 2003; Challenger y Soberón, 2008; Quesada *et al.*, 2009). Aunque menor en comparación con la vegetación natural (Brown y Lugo 1990; DeWalt *et al.*, 2003), este valor de conservación es incomparablemente mayor que el de un sitio completamente deforestado.

Entre los servicios ambientales que ofrecen los bosques secundarios se encuentra la fijación de carbono atmosférico, la protección contra la erosión y la formación de suelos (Brown y Lugo, 1990; Fearnside y Guimaraes, 1996; Silver *et al.*, 2000), y localmente proveen a los pobladores de alimento, productos medicinales y leña (Chazdon *et al.*, 2007). Además, proporcionan refugio y alimento a la fauna silvestre (DeWalt *et al.*, 2003; Heredia-Morales, 2009). Al mismo tiempo, se ha observado que los bosques secundarios neotropicales presentan un crecimiento rápido y esto podría ayudar a reducir la presión que existe sobre los bosques primarios, si se aprovecharan adecuadamente, lo cual requiere conocer a fondo los procesos ecológicos que se llevan a cabo durante la sucesión secundaria (Finegan, 1996; Guariguata y

Ostertag, 2001, 2002; Ruiz *et al.*, 2005).

1.5 Métodos para el estudio de la sucesión secundaria

Clements describió dos métodos para estudiar la sucesión secundaria: la cronosecuencia y el estudio a largo plazo (Berkowitz *et al.*, 1988; Luken, 1990). A pesar de su naturaleza esencialmente diferente, ambos enfoques pueden ser complementarios ya que exponen a distintos niveles de detalle los cambios sucesionales (Pickett, 1989; Bakker *et al.*, 1996; Foster y Tilman, 2000; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010b). La cronosecuencia, cuyo principio básico es la sustitución del tiempo por el espacio, es un método estático en el cual se utilizan diferentes comunidades vegetales en distintas etapas de desarrollo sucesional para inferir una secuencia temporal de eventos durante la sucesión (Berkowitz *et al.*, 1988; Luken, 1990; Bakker *et al.*, 1996; Kratz *et al.*, 2003; Chazdon *et al.*, 2007), que ha sido ampliamente utilizado para estudiar los fenómenos ecológicos a largo plazo, como la sucesión vegetal (Berkowitz *et al.*, 1988; Walker *et al.*, 2010). No obstante sus ventajas, se reconoce que las cronosecuencias enfrentan algunas limitaciones; por ejemplo, si bien suponen que cada sitio en distintas etapas de desarrollo sucesional tuvo en algún momento las mismas condiciones iniciales y pasó por la misma secuencia en los cambios, rara vez se prueban estos supuestos (Johnson y Miyanishi, 2007). Además, el nivel de detalle con el que se puede definir la dinámica sucesional es limitado (Foster y Tilman, 2000). Por otra parte, debido a que el registro es disperso en el tiempo, la relación entre las características de la comunidad y la edad sucesional no pueden ser evaluadas directamente. Estas limitaciones pueden ser superadas por los estudios a largo plazo realizados en parcelas permanentes, donde se hacen mediciones repetidas (Luken, 1990). Los estudios a largo plazo permiten observar directamente el cambio a través del tiempo y así probar los supuestos de la cronosecuencia (Lebrija-Trejos, 2009); la dinámica sucesional se puede definir con mayor detalle, revelando los procesos ecológicos que producen los cambios acumulados en la vegetación (Chazdon *et al.*, 2007) y permiten obtener directamente tasas de cambio en una comunidad después de un disturbio. Debe reconocerse, sin embargo, que esta aproximación metodológica también presenta limitaciones. En particular, es muy difícil mantener una serie de parcelas permanentes y analizarlas durante un periodo suficientemente largo como para poder responder preguntas relevantes sobre la sucesión (Luken, 1990; Bakker *et al.*, 1996). Por esta razón, la mayoría de los estudios se han enfocado en la vegetación joven (< 10 años) y en las especies pioneras de vida corta que la

dominan (Finegan, 1996). Además, las mediciones directas de las tasas de cambio sucesional en tiempos > 20 años son poco comunes (Foster y Tilman, 2000). Asimismo, los estudios que utilizan parcelas permanentes deberían tener réplicas en distintos sitios para reconocer el papel del azar en el cambio de la vegetación (Luken, 1990), pero pocas veces se cuenta con ellas. Las limitaciones de los estudios a largo plazo pueden ser superadas a su vez por las cronosecuencias: éstas permiten abarcar periodos sucesionales más largos y, lo que es más importante, dilucidar patrones generales de la dinámica vegetal al promediar la variabilidad interanual y la heterogeneidad espacial de una región (Berkowitz *et al.*, 1988; Foster y Tilman, 2000), haciendo énfasis en los efectos acumulados o netos de los procesos ecológicos.

En conjunto, los estudios de largo plazo y las cronosecuencias permiten describir con mayor precisión la dinámica sucesional, así como generar modelos ecológicos generales y robustos (Bakker *et al.*, 1996; Foster y Tilman, 2000). Estudios realizados en varias regiones han apoyado la validez de utilizar cronosecuencias para inferir patrones básicos de cambio sucesional (Foster y Tilman, 2000; van Breugel *et al.*, 2006). En la zona de estudio de la presente investigación, Lebrija-Trejos (2009) dio seguimiento longitudinal, durante cuatro años, a la trayectoria individual de 17 parcelas permanentes que conforman una cronosecuencia y así describió la dinámica sucesional de la vegetación secundaria, analizando un intervalo de desarrollo de alrededor de 65 años. Al evaluar el grado de predictibilidad sucesional año con año, encontró que el desarrollo de la vegetación en cada parcela mostró una coincidencia buena con los modelos predictivos basados en los datos generados por la cronosecuencia (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a, b). Como parte de esta investigación a largo plazo, el presente estudio se basó en el quinto registro anual de datos vegetacionales en dichas parcelas permanentes.

1.6 Objetivos e hipótesis

Para el análisis de los conceptos ecológicos y sus predicciones las observaciones a largo plazo son esenciales, ya que los métodos estáticos como las cronosecuencias no pueden substituir completamente el seguimiento temporal de procesos ecológicos que se desarrollan en una escala temporal muy amplia (Ewel, 1980; Franklin, 1988). En la zona donde se llevó a cabo este estudio hay numerosos campos agrícolas abandonados donde se están desarrollando bosques secundarios, sugiriendo un potencial grande de restablecimiento del bosque tropical caducifolio. En 2003 Lebrija-Trejos (2004) delimitó una cronosecuencia y estableció parcelas

permanentes de distintas edades de abandono para estudiar la sucesión secundaria. En 2008 se cumplió el primer quinquenio de su establecimiento y entonces surgieron las siguientes preguntas: ¿cómo cambiaron los atributos de la vegetación en cinco años de sucesión secundaria en distintas etapas sucesionales?, ¿cómo se relacionan los atributos de la vegetación con la edad sucesional?, y ¿cómo se relaciona la tasa relativa de cambio quinquenal de los atributos de la vegetación y de los procesos demográficos con la edad sucesional? En su estudio inicial, Lebrija-Trejos (2009) describió fluctuaciones anuales en la trayectoria de los atributos de la vegetación; Mooney *et al.* (1995) encontraron que los periodos de crecimiento pueden variar anualmente en respuesta a lluvias anómalas en la época de sequía, o variaciones en la tasa de desecación. El presente estudio, al cambiar la resolución temporal, hace una síntesis quinquenal del comportamiento de la comunidad vegetal en distintas etapas de desarrollo sucesional. Se esperaba que las trayectorias quinquenales presentaran un comportamiento asintótico respecto a la edad sucesional, en el cual las variables estructurales y de diversidad de especies incrementaran con el tiempo de abandono, exceptuando la densidad de individuos, coincidiendo con las trayectorias anuales descritas por Lebrija-Trejos (2009). Asimismo, se esperaba que la composición de especies de los acahuales convergiera hacia la del bosque maduro conforme avanzara la edad sucesional.

A partir del patrón asintótico obtenido mediante la cronosecuencia es posible inferir que la tasa de cambio sucesional describe un comportamiento rápido en los primeros años que decrece conforme avanza la edad sucesional. Sin embargo, pocos estudios han examinado directamente este comportamiento (Foster y Tilman 2000; Feldpausch *et al.*, 2007) y ninguno de éstos se llevó a cabo en la vegetación derivada del BTC. Se esperaba que la tasa relativa de cambio quinquenal observada coincidiera con la tasa inferida a partir del patrón asintótico.

Lebrija-Trejos *et al.* (2008) propusieron un modelo de sucesión basado en el primer censo estático de la cronosecuencia realizado en 2003; sin embargo, cada sitio es heterogéneo — aunque similar en la historia de uso de suelo y en el sustrato—; además, hay registros de grandes fluctuaciones anuales en los factores abióticos ejemplificadas por los fuertes vientos que azotaron la zona en 2005 y las lluvias intensas en 2008. Por estas razones, cabe preguntar si el modelo generado con los datos de 2003 describe una tendencia sucesional específica de ese año, o si en efecto se trata de un modelo general capaz de describir la dinámica de la vegetación en la región. Dos preguntas más relacionadas con este punto son: ¿los atributos de la vegetación secundaria se mantuvieron bajo las mismas tendencias sucesionales descritas a partir de datos del primer censo de la cronosecuencia?, y ¿los procesos autógenos de la

sucesión secundaria dirigen la dinámica de forma predecible y direccional a través del tiempo, sobreponiéndose a la heterogeneidad de cada sitio y a la variabilidad ambiental interanual?

Para responder las preguntas planteadas, el presente estudio incluyó dos objetivos generales: (1) describir los cambios sucesionales al quinto año del establecimiento de parcelas permanentes que conforman una cronosecuencia, en los atributos de la vegetación secundaria derivada de un bosque tropical caducifolio del sur de México y en sus procesos demográficos; y (2) evaluar las predicciones de las tendencias sucesionales de los atributos de la vegetación secundaria hechas a partir de la cronosecuencia descrita cinco años antes.

Con el fin de describir y analizar los cambios sucesionales se plantearon los siguientes objetivos particulares: (1) describir la trayectoria de los atributos estructurales así como de la diversidad florística, a nivel del dosel y del sotobosque, durante un quinquenio de desarrollo sucesional, (2) calcular y describir las tasas absolutas de cambio de las variables estructurales de los acahuales y del bosque maduro, en función de las categorías de tamaño de los individuos presentes en la comunidad vegetal del dosel, (3) calcular las tasas relativas de cambio de la estructura, la diversidad y los procesos demográficos de la vegetación en cada acahual y en el bosque maduro, y analizarlas en función de la edad sucesional, (4) evaluar el modelo sucesional propuesto por Lebrija-Trejos (2008) elaborado a partir de la cronosecuencia inicial, y (5) examinar si los atributos comunitarios, así como sus tasas de cambio, dependen de la edad sucesional.

CAPÍTULO 2: DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

2.1 Localización geográfica

El estudio se llevó a cabo en los alrededores del poblado conocido localmente como Nizanda, aunque su nombre oficial es Mena (en ocasiones referido como Mena-Nizanda). Esta comunidad es un ejido con la categoría de núcleo rural, de acuerdo con el Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, y pertenece al Municipio de Asunción Ixtaltepec, Distrito de Juchitán, Oaxaca (Pérez-García *et al.*, 2001). En 2007 su población alcanzaba 215 habitantes (Cortés-González, 2007). La región de Nizanda se centra en las coordenadas 16°39'30" N y 95°00'40" O, correspondientes a la vertiente pacífica del Istmo de Tehuantepec, en el sur de México (Pérez-García *et al.*, 2010a; Fig. 1).

2.2 Topografía, litología y suelos

En la región de Nizanda predominan rocas metamórficas (filitas siliciclásticas) del Mesozoico y rocas calizas del Cretácico Inferior (Pérez-Gutiérrez *et al.*, 2009). La geomorfología dominante consiste en lomeríos de baja altitud (cerca de 250 m s.n.m.), con dos elevaciones prominentes de aproximadamente 450 y 750 m s.n.m., conocidas como Cerro Verde o Daniró y Cerro Naranjo, respectivamente (Pérez-García *et al.*, 2001, 2010b).

Los suelos dominantes en el área son Litosoles (es decir, suelos someros dominados por fragmentos de roca), aunque en extensiones menores se presentan también Feozems háplicos (suelos oscuros porosos, ricos en materia orgánica; Anónimo, 1981).

2.3 Clima

El clima regional es cálido subhúmedo, con lluvias en verano ($Aw_0(w)igw''$) (García, 1988; Pérez-García *et al.*, 2010a). La temperatura media anual es de 27.3° C y la precipitación media anual es de 929 mm. Las lluvias caen con una marcada estacionalidad, distinguiéndose una época seca de noviembre a abril y una lluviosa de finales de mayo a mediados de octubre, en la cual se concentra más de 90% de la precipitación (Pérez-García *et al.*, 2001; Fig. 1). Los vientos alisios provenientes del Golfo de México azotan con gran velocidad la región (Álvarez,

1994) y parecen tener una gran influencia sobre las condiciones de vida de las plantas.

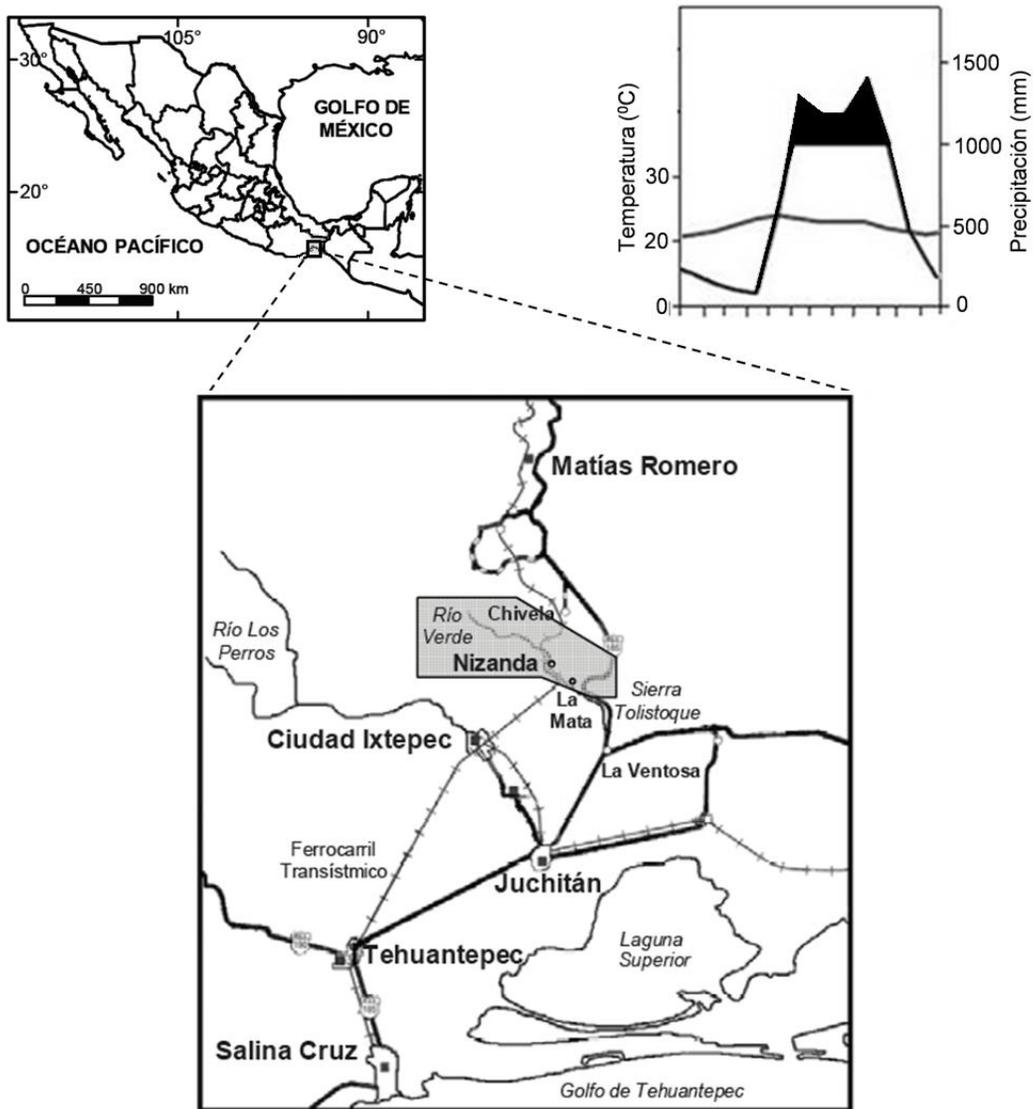


Figura 1. Localización del área de estudio en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. El diagrama ombrotérmico corresponde a la estación meteorológica de Chivela, la más cercana a Nizanda.

2.4 Heterogeneidad de la vegetación

La mayor parte de la superficie de la región de Nizanda está cubierta por BTC. Sin embargo, se presenta un mosaico complejo donde se incluyen también otras comunidades vegetales

como la sabana, el matorral xerófilo, el bosque tropical subcaducifolio y el bosque tropical subperennifolio (Pérez-García *et al.*, 2010b). El BTC presenta variaciones fisonómicas y de composición asociadas con la topografía (Gallardo-Cruz *et al.*, 2009), así como con el tipo de material parental sobre el que se desarrolla (Pérez-García y Meave, 2004; Escamilla-Zerón, en prep.). En el BTC presente sobre la filita siliciclástica, las familias más frecuentes son Fabaceae y Mimosaceae, junto con trepadoras herbáceas de las familias Asclepiadaceae, Convolvulaceae y Dioscoreaceae, y trepadoras leñosas de las familias Bignoniaceae, Malpighiaceae y Sapindaceae (Pérez-García *et al.*, 2001; 2010b). Respecto a la estructura, el BTC alcanza una altura promedio de alrededor de 7 m, aunque ocasionalmente se presentan algunos árboles emergentes de hasta 15 m, principalmente de los géneros *Bursera* y *Lonchocarpus* (Gallardo-Cruz *et al.*, 2005).

2.5 Estado de conservación de la vegetación

Las características de otras áreas del trópico seco mexicano difieren de la región de Nizanda (Trejo y Dirzo, 2000) debido a que ésta aún posee grandes extensiones de bosque maduro en buenas condiciones. No obstante, las prácticas agrícolas y más recientemente la expansión de la ganadería están teniendo impactos significativos sobre la vegetación de la región. Estas actividades productivas no han afectado a todas las comunidades por igual, ya que se han concentrado principalmente en el BTC (Gallardo-Cruz *et al.*, 2010). Por lo tanto, en este componente del paisaje se presentan numerosas parcelas de bosque secundario con distintas edades de desarrollo en campos agrícolas abandonados o en barbecho (Lebrija-Trejos, 2004).

En Nizanda se cultiva principalmente maíz de temporal y las milpas se establecen mediante el sistema de roza, tumba y quema (R-T-Q; Pérez-García y Romero-Romero, 2006), aunque también hay zonas de agricultura permanente en las vegas de los ríos principales. Bajo el sistema R-T-Q, el componente leñoso del bosque es talado y quemado, como parte de la preparación del terreno para la producción agrícola (Lebrija-Trejos, 2004). Las parcelas suelen tener un tamaño máximo de 50 × 50 m y sólo se utilizan durante uno o dos años; posteriormente se abandonan, dando lugar al proceso de regeneración natural. Para que una parcela con vegetación secundaria vuelva a ser utilizada para su cultivo idealmente requiere que transcurran más de 20 años (Pérez-García y Romero-Romero, 2006).

CAPÍTULO 3: MÉTODOS

3.1 Características de los sitios permanentes de la cronosecuencia sucesional

Cuando se llevó a cabo el censo inicial en 2003, la cronosecuencia sucesional de Nizanda estaba conformada por 14 parcelas de tamaño semejante de vegetación secundaria, abarcando un intervalo de edades de 0 a 40 años de abandono; además, incluía una parcela de bosque maduro (BM) (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008). Cuando se realizó el censo anual de 2005 se decidió añadir dos parcelas permanentes más, con 56 y 60 años de abandono, respectivamente (Lebrija-Trejos, 2009). En 2008 y como parte del presente estudio, tuvo lugar el quinto censo anual de las 17 parcelas que conforman actualmente la cronosecuencia (16 acahuales y la parcela de BM).

Cuadro 1. Características de las parcelas que conforman la cronosecuencia.

Edad (años)		Orientación	Altitud (m s. n. m.)	Pendiente (°)	Ejidatario
2003	2008				
0	5	E	145	14	Antonio de León
1	6	E	130	19	Antonio de León
3	8	NE	125	7	Marciano Espinoza
5	10	SE	160	25	Hilario Núñez
7	12	NE	110	9	Bartolino Reyes
9	14	SO	90	8	Wilfrido Toledo
10	15	SE	100	28.5	Abel Núñez
11	16	SO	120	29	Bernardo Aranjó
16	21	NO	80	8	(parcela escolar)
18	23	S	104	13	Isaías Cruz
23	28	S	80	28.5	Isaías Cruz
30	35	SE	160	6	Ricardo Moya
36	41	SE	130	24	Malaquías Reyes
40	45	-	-	-	Severino Gómez
(58)	63	E	-	30	Julián Ríos
(54)	59	O	-	30	Bartolino Reyes
BM	BM	SO	100	30	Severino Gómez

- Dato faltante

Las edades de abandono de las parcelas que se muestran en el Cuadro 1 fueron definidas en primer lugar por medio de entrevistas con los dueños de los terrenos (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008); posteriormente fueron verificadas y corregidas por Brienen *et al.* (2009), mediante un análisis dendrocronológico de los anillos anuales de crecimiento en los árboles más viejos presentes en ellas, principalmente de *Mimosa acantholoba* var. *eurycarpa* y *M. tenuiflora*. Las parcelas permanentes que conforman la cronosecuencia miden aproximadamente 30 × 30 m y fueron establecidas en sitios homogéneos respecto a la historia de uso de suelo (pocos años de cultivo y sin uso de pastizal después del abandono), sustrato geológico y posición topográfica (Lebrija-Trejos, 2004; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008).

3.2 Muestreo de la vegetación

Dentro de cada parcela se establecieron cuatro transectos, también marcados permanentemente con estacas de metal, de 20 × 5 m, subdivididos en cuatro cuadros de 5 × 5 m y separados entre sí por corredores de 2 m de ancho (Lebrija-Trejos, 2004). La recolección de datos en el campo para las plantas leñosas (árboles, arbustos y lianas) y suculentas se basó en un diseño estratificado por tamaños, asignado al azar en la superficie de 400 m² que conforma el área de muestreo por parcela. En cada transecto, los individuos con diámetro a la altura del pecho (DAP; medido a 1.3 m sobre el suelo) de 1 a < 2.5 cm se midieron en un cuadro (total de 100 m² en el sitio); este conjunto se denota con la letra mayúscula C. Los árboles con DAP ≥ 2.5 pero < 5 cm se midieron en dos cuadros (total de 200 m², conjunto B), y los individuos con DAP ≥ 5 cm se midieron en todos los cuadros (total de 400 m², conjunto A). En cada transecto se colocaron de forma adicional dos cuadros de 2 × 2 m (ocho en el sitio), ubicados sistemáticamente en las esquinas de los cuadros de 25 m²; en ellos se midieron plantas con DAP < 1 cm y altura ≥ 30 cm en el meristemo apical, incluyendo arbustos pequeños, plantas suculentas, plántulas de árboles establecidas a partir de semilla y plantas pequeñas producidas por el rebrote de individuos leñosos. La Figura 2 ilustra el diseño usado en cada sitio.

En el censo de 2008 se repitió el registro y se tomaron de nuevo las mediciones de los individuos marcados con etiquetas de metal y con pintura en aerosol en el lugar de medición del DAP, todos los cuales habían sido mapeados e identificados a nivel de especie en los censos previos (Lebrija-Trejos, 2009). Los individuos que en el quinto censo ya cumplían con el criterio de muestreo de cada categoría de tamaño, es decir, los individuos reclutados en

dichas categorías, fueron registrados, marcados e identificados a nivel de especie. Los individuos de especie desconocida fueron recolectados y determinados por comparación con especímenes que conforman una colección de referencia de la zona de estudio albergada en el laboratorio de Ecología y Diversidad Vegetal de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

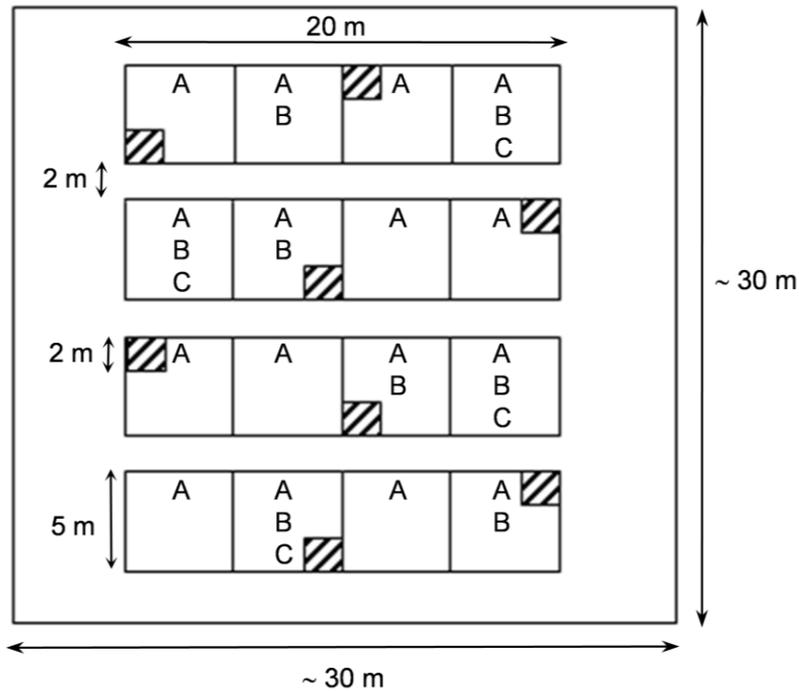


Figura 2. Esquema del diseño de muestreo usado en las parcelas permanentes para el estudio de la sucesión secundaria del BTC. Los datos se obtuvieron en los cuatro transectos de 100 m² subdivididos cada uno en cuatro cuadros de 25 m². Se muestran también los ocho cuadros anidados de 4 m² para el registro de las plantas pequeñas (DAP < 1 cm y ≥ 30 cm de altura). Las letras mayúsculas indican el conjunto de plantas registradas en cada cuadro de 25 m²: A, plantas con DAP ≥ 5 cm; B, plantas con DAP ≥ 2.5 cm pero < 5 cm; C, plantas con DAP ≥ 1 cm pero < 2.5 cm. Modificado de Lebrija-Trejos (2004).

El censo de 2008 se hizo durante la época de lluvias y abarcó un periodo de dos meses (mediados de septiembre a mediados de noviembre). Para todos los individuos con DAP ≥ 1 cm (conjuntos A, B y C) se verificó el nombre de la especie y se midieron la altura, el DAP y dos diámetros perpendiculares de la copa; para los individuos con DAP < 1 cm también se verificó el nombre de la especie y se midieron la altura y el diámetro basal (DB). El DAP y el DB de los individuos marcados en censos previos fueron medidos de nuevo con cinta diamétrica y

vernier, respectivamente, justo sobre la marca de pintura en aerosol. El DAP y el DB de los individuos reclutados en 2008 fueron medidos de la misma forma y en ese momento se marcó con pintura el punto exacto de la medición. En el caso de los individuos policaulescentes (i.e. con numerosos tallos), se midió el DAP de cada tallos que cumpliera con el criterio de tamaño; en esos casos, el diámetro mayor de una planta definió el grupo de tamaño al que pertenecía dicho individuo. Para calcular el área de la copa de cada planta se midieron dos diámetros ortogonales de cobertura por individuo con un flexómetro. La altura de las plantas grandes se midió con un estadal telescópico graduado en centímetros; para plantas de menor tamaño se usó un flexómetro. Durante el censo se registraron los individuos que habían muerto cuyos troncos permanecían todavía en la parcela; en el caso de no encontrar un individuo que había estado presente en el censo anterior se registró la muerte o pérdida de dicho individuo, después de asegurarse de que no se trataba de un error en la ubicación de la planta en el cuadro. Los tallos muertos pertenecientes a individuos vivos no se consideraron para el cálculo del área basal, aunque cumplieran con el criterio de inclusión en el muestreo.

3.3 Análisis de datos

3.3.1 Variables estructurales sintéticas en 2008

Las variables estructurales descritas a nivel del dosel fueron área basal, cobertura total del dosel, densidad de individuos y altura del dosel; esta última se calculó promediando las alturas de ocho individuos por sitio (dos por transecto, siendo cada uno de ellos el más alto en una de las mitades del transecto). Para cada sitio, los cálculos de las otras tres variables se hicieron primero por individuo y luego por categoría de tamaño. Además, éstas se calcularon por unidad de área, lo cual requirió extrapolar los valores totales de cada categoría de tamaño a una superficie de 1 ha, multiplicando por el factor correspondiente (25 para plantas del conjunto A, 50 para las del B y 100 para las del C).

El área basal por individuo se obtuvo calculando el área ocupada por las secciones transversales de cada tallo medido, utilizando la fórmula de un círculo:

$$A = \pi \cdot r^2$$

y posteriormente sumando las áreas de cada tallo para obtener el total por individuo. El área de la copa por individuo se calculó utilizando los diámetros de cobertura medidos (D_1 y D_2) y la fórmula del área de una elipse:

$$A = \pi \cdot (D_1/2 \cdot D_2/2)$$

La densidad se calculó como el número de individuos por unidad de área. Las variables estructurales descritas para el sotobosque (individuos con DAP < 1 cm) de cada sitio fueron área basal y densidad de individuos; éstas se calcularon únicamente para el área de muestreo por sitio (32 m²), con las mismas fórmulas descritas para el dosel.

3.3.2 *Diversidad florística en 2008*

La diversidad de cada sitio, tanto a nivel del dosel como del sotobosque, se describió mediante la riqueza específica, es decir, el número total de especies encontradas en cada parcela (S), la riqueza enrarecida a 100 individuos (S₁₀₀, únicamente para el dosel), el índice de diversidad de Shannon-Wiener con la fórmula:

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

donde S = número total de especies y p_i = proporción de individuos de la iava especie (Magurran, 2004), y el índice de equitatividad de Shannon-Wiener, calculado con la siguiente fórmula:

$$J' = H' / H'_{\text{máx}} \quad \text{donde: } H'_{\text{máx}} = \ln S$$

Todas estas variables se calcularon con el programa EcoSim700 (Gotelli y Entsminger, 2001).

3.3.3 *Síntesis de los cambios quinquenales*

Se describieron las trayectorias de cambio (2003 a 2008) en la comunidad vegetal, de las variables estructurales y de diversidad, tanto del dosel como del sotobosque, de cada acahual y del bosque maduro. Los valores de las variables estructurales y las de diversidad en 2008 correspondientes a las dos parcelas incorporadas a la cronosecuencia en 2005 sólo se incluyeron como referencia.

Para conocer la tasa de cambio quinquenal en cada sitio, tanto a nivel del dosel como del sotobosque, de las variables estructurales y las de diversidad, se calculó el cambio absoluto de la variable, restando el valor de 2003 al registrado en 2008. Este cambio se desglosó en categorías de tamaño para los individuos del dosel, indicando crecimiento (cuando un individuo de categoría C presente en 2003 transitó a categoría B o A para 2008, o era B y transitó a A) o decremento (cuando un individuo pasó a una categoría de menor tamaño).

Además, se calculó la tasa relativa de cambio quinquenal (TRC_q) para cada sitio mediante la siguiente fórmula:

$$TRC_q = [(valor_{2008} - valor_{2003}) / valor_{2003}] * 100$$

Para caracterizar el recambio quinquenal de los individuos de la comunidad vegetal de cada edad sucesional representada en cada acahual, y el del bosque maduro, a nivel del dosel y del sotobosque, se calcularon tres parámetros demográficos usando los datos extrapolados a 1 ha: tasa relativa de mortalidad (M), tasa relativa de reclutamiento (R), y tasa relativa de supervivencia (S), usando las siguientes fórmulas (Sheil, 1995; Sheil *et al.*, 2000; Gomes *et al.*, 2003):

$$M = 1 - [(N_{03} - N_m) / N_{03}]$$

$$R = [(N_{03} - N_r) - 1] / N_{03}$$

$$S = (N_{s08} - N_{03}) / N_{03}$$

donde N_{03} = número de individuos en 2003; N_m = número de individuos muestreados en 2003 que para 2008 estaban muertos; N_r = número de individuos reclutados en el quinquenio; N_{s08} = número de individuos muestreados en 2003 que sobrevivieron hasta 2008. Nótese que el cálculo de la tasa relativa de mortalidad supone que no hay reclutamiento, y que la tasa relativa de reclutamiento supone que no hay mortalidad en el periodo de referencia. Cada una de estas tasas se calculó por separado para los individuos del dosel de cada categoría de tamaño (A, B o C).

La tasa relativa de supervivencia para el dosel se desglosó en tres rubros: (1) el número de individuos que permanecieron en la misma categoría de tamaño a la que pertenecían en 2003 (conjunto correspondiente a la permanencia), (2) el número de individuos que transitaron a una categoría de tamaño menor (decremento), y (3) el número de individuos que pasaron a una categoría de tamaño mayor (crecimiento). La tasa relativa de supervivencia del sotobosque se desglosó en el número de individuos que en 2003 fueron muestreados en el sotobosque y en 2008 se muestrearon en el dosel, es decir, que crecieron hasta alcanzar un $DAP \geq 1$ cm.

Para describir el comportamiento de las tasas relativas de cambio quinquenal de cada parcela a través de la sucesión, éstas se ajustaron a los siguientes cinco modelos propuestos por Anderson (2007):

(1) $Y(t) = Y_0$ (tasa invariable con la edad sucesional)

(2) $Y(t) = Y_0 + mt$ (cambio lineal de la tasa con el tiempo)

(3) $Y(t) = Y_0 + mt^a$ (cambio potencial de la tasa con el tiempo)

(4) $Y(t) = Y_0 + mt^{at}$ (cambio exponencial de la tasa que depende de la magnitud inicial de la misma)

(5) $Y(t) = Y_0 + mte^{at}$ (cambio exponencial de la tasa al que se le añade un componente lineal del tiempo)

En todos los modelos, Y_0 es el valor de la TRCq del acahual más joven, m es la magnitud con la que la TRCq responde al paso del tiempo, y a es la rapidez con la que cambia la TRCq en la sucesión. El ajuste se hizo mediante regresiones no lineales utilizando el programa TableCurve ver. 3 y se usaron las restricciones matemáticas para cada modelo indicadas por Anderson (2007). La edad sucesional asignada a cada TRCq correspondió a la edad de abandono de cada acahual en 2003 y el valor asignado a la parcela de bosque maduro fue de 150 años.

El cambio en la composición de especies del dosel se describió de forma general en términos de la contribución relativa en 2003 y 2008 de las especies pioneras, así como de las especies principales de cada parcela. Para determinar estas últimas, se calcularon los valores de importancia relativa (VIR) de cada especie presente, sumando sus valores relativos de densidad y dominancia (Cottam y Curtis, 1956). Cabe señalar que debido al método de muestreo utilizado, el VIR calculado podría subestimar la importancia relativa de algunas especies. Se eligieron las dos especies con mayor VIR de cada parcela; en caso de que ambas fueran pioneras, se eligió, además, la especie típica de BM con mayor VIR.

3.3.4 Evaluación de las tendencias sucesionales

Para describir las tendencias sucesionales basadas en la cronosecuencia de 2003, Lebrija-Trejos *et al.* (2008) utilizaron cinco modelos no lineales, conocidos como modelos HOF (Fig. 3) porque fueron propuestos por Huisman, Olff y Fresco (1993). Esta parte del análisis se hizo con el fin de determinar si sería posible obtener los mismos modelos de sucesión secundaria pero ahora con los datos de 2008. Para ello, en primer lugar se revisó el ajuste de los datos de las variables estructurales y de diversidad del dosel tomados en 2003 a los modelos HOF con el programa TableCurve 2D ver. 3; se utilizó el método de iteración de Levenberg-Marquardt para minimizar la suma de cuadrados residual. Esta revisión fue necesaria porque se habían hecho correcciones a los datos originales de la cronosecuencia. En este proceso, el límite superior de cada modelo (M) se definió como el valor máximo de la parcela madura ± 1.96 DE, tal y como lo habían hecho Lebrija-Trejos *et al.* (2008). Los parámetros asociados a cada modelo fueron estimados mediante una regresión no lineal, utilizando el procedimiento de mínimos cuadrados como medida de bondad de ajuste y el método de optimización de Nelder-Mead, con el programa R (R Development Core Team, 2010). El modelo seleccionado, según Huisman *et al.* (1993), debe ser el más simple, es decir, el que tenga el menor número de parámetros pero que describa estadísticamente mejor los datos. Para conocer la proporción

de la varianza explicada por cada modelo se obtuvo el coeficiente de correlación R^2 y se utilizó como estadístico de prueba la F de Fisher.

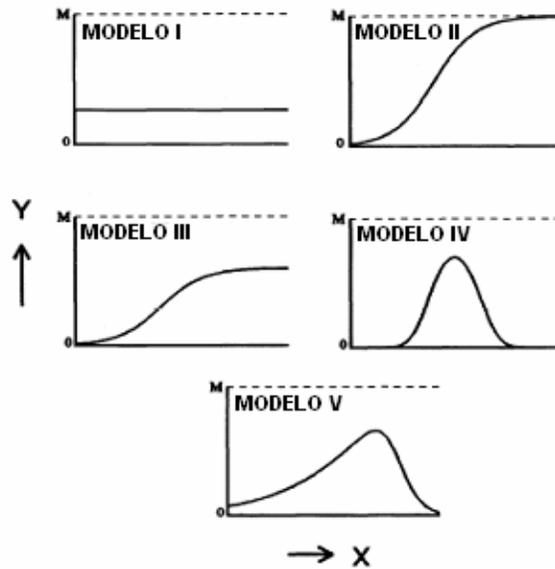


Figura 3. Modelos HOF. El modelo I describe una tendencia no significativa a través del tiempo; el modelo II describe una tendencia que aumenta o decrece donde el máximo alcanza un límite superior; el modelo III es igual al II, excepto porque el máximo no alcanza el límite superior; el modelo IV involucra un incremento y un decremento simétricos; el modelo V es igual al anterior, pero los cambios son asimétricos. Tomado de Huisman *et al.* (1993).

Posteriormente, los datos de 2008 se ajustaron a cada uno de los modelos HOF mediante el mismo procedimiento. El conjunto de datos de 2008 ya no incluía acahuales de cero y de un año de abandono, como en el caso de los datos de 2003; sin embargo, tomando en cuenta que en ese año estos acahuales jóvenes no tenían individuos del dosel, se decidió incluirlos en el ajuste de 2008 como datos iguales a cero. Esta decisión también se basó en observaciones hechas durante mucho tiempo en la región de estudio, que indican que los campos agrícolas recién abandonados nunca presentan ese tipo de individuos arbóreos. Una vez obtenidos los modelos de mejor ajuste de las tendencias sucesionales de 2003 y de 2008, se determinó si los mismos modelos describían las tendencias para cada variable en ambos años.

Durante el transcurso del análisis se hizo evidente que los modelos HOF no describían satisfactoriamente las tendencias sucesionales observadas (ver Capítulo 4, Resultados). Este hallazgo señaló la necesidad de utilizar un mayor número de modelos para incrementar la

probabilidad de que alguno de ellos describiera las tendencias sucesionales observadas. Por ello, se utilizó el siguiente procedimiento. El programa TableCurve 2D ver. 3 incluye numerosos modelos no lineales; los datos de 2003 se ajustaron a éstos utilizando el método de iteración de Levenberg-Marquardt (el valor temporal asignado a la parcela de bosque maduro fue de 150 años). El criterio para elegir el mejor modelo fue que tuviera los valores mayores de F y R^2 , siempre y cuando F y los parámetros del modelo fueran significativos ($P < 0.05$). Además, el modelo elegido debía ser biológicamente realista (*i.e.* con un límite superior definido) y sencillo (*i.e.* con el menor número de parámetros). Una vez seleccionados los modelos que describieran satisfactoriamente las variables de 2003, se procedió a evaluar si éstos cambiaban con el año del censo. Se ajustaron los datos de 2008 a los modelos de 2003 con sus respectivos parámetros. Con base en los nuevos valores de F y de R^2 y mediante la observación directa de los datos del 2008 ajustados al modelo del 2003 fue posible decidir si los modelos habían cambiado con el año del censo. De manera adicional, para describir de mejor manera las tendencias sucesionales basadas en la cronosecuencia de 2008 (*i.e.* independientes de los datos de 2003), se ajustaron estos datos a los modelos no lineales contenidos en el programa TableCurve 2D ver. 3.

Con la finalidad de evaluar si los atributos de la comunidad en conjunto y sus tasas de cambio quinquenal dependían de la edad sucesional y, de ser así, en qué medida lo hacían, se hicieron análisis de ordenación y de regresión no lineal. En primer lugar se usó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con el objeto de reducir las variables estructurales de cada parcela (área basal, cobertura del dosel, altura del dosel y densidad de individuos) a varios ejes y elegir el que explicara la mayor proporción de la variación; este análisis se realizó para el conjunto de variables de los 14 acahuales y del bosque maduro, de cada año por separado (2003 y 2008). Los datos fueron previamente estandarizados, el análisis no fue centrado y se usó la distancia Euclidiana como medida de disimilitud. A continuación, para determinar si la estructura se relacionaba con la edad sucesional se calculó una regresión no lineal con el primer Componente Principal de cada año (2003 y 2008), ajustando los datos (valores propios estructurales –*eigenvalues*– de cada parcela) a los modelos 1 a 5 (*sensu* Anderson, 2007). Este mismo procedimiento (PCA y regresión no lineal) se repitió para las variables de diversidad (riqueza de especies e índices de diversidad y equitatividad de Shannon), para las tasas relativas de cambio quinquenal de las variables estructurales y para las de diversidad. Finalmente, se llevó a cabo un Análisis Factorial Disminuido (AFD) para reducir la composición de todas las especies de las parcelas y sus abundancias a un solo eje (para cada año por

separado); se realizó una regresión no lineal del primer eje obtenido de este análisis sobre la edad sucesional, como se describió previamente. Las ordenaciones ACP y AFD se hicieron con los programas MVSP (Kovach, 2005) y CAP (Henderson y Seaby, 1999), respectivamente, y las regresiones no lineales se evaluaron con el programa Table Curve 2D ver. 3.

CAPÍTULO 4: RESULTADOS

4.1 Descripción de los cambios quinquenales en la estructura del dosel

4.1.1 Área basal

Las trayectorias individuales del área basal mostraron incrementos en todas las edades sucesionales, excepto en dos acahuales (el de 11-16 años y el de 36-41 años; Fig. 4A). En el bosque maduro (BM), donde no se esperaba cambio alguno, el área basal también aumentó. Los cambios absolutos quinquenales fluctuaron, dependiendo de la edad sucesional, entre $-1.9 \text{ m}^2/\text{ha}$ (pérdida en el acahual de 36-41 años) y $5.5 \text{ m}^2/\text{ha}$ (ganancia en el acahual de 5-10 años); en el BM fue de $2.3 \text{ m}^2/\text{ha}$ (Cuadro 2). El aumento del área basal en el BM fue producido principalmente por el crecimiento rápido de los individuos de *Lysiloma divaricatum*, cuyo incremento absoluto total fue de $2 \text{ m}^2/\text{ha}$ de área basal (los autores de las especies se presentan en el Anexo I). La causa principal del decremento absoluto en el acahual de 11-16 años fue un incendio que lo afectó parcialmente, mientras que en el acahual de 36-41 años se encontró que en 2003 ca. 10% de los individuos ($725 \text{ individuos/ha}$) ya estaban en mal estado (a punto de caer, inclinados, seniles, con signos de putrefacción, poco vigorosos, con las raíces fuera del suelo, o con tallos caídos). En 2003 estos individuos representaban 21.6% ($5.5 \text{ m}^2/\text{ha}$) del área basal total y pertenecían a las dos especies pioneras *Mimosa acantholoba* var. *eurycarpa* y *M. tenuiflora*; este porcentaje se redujo cinco años después a únicamente 5.1% del área basal total del acahual. Se esperaba que en acahuales de edades avanzadas el cambio absoluto quinquenal fuera similar al del BM; sin embargo, en dos de los tres acahuales más viejos el cambio absoluto quinquenal fue mayor que el del BM ($3.1 \text{ m}^2/\text{ha}$ en el de 40-45 años y $4.1 \text{ m}^2/\text{ha}$ en el de 30-35 años), mientras que en el acahual de 36-41 años fue negativo ($-2.3 \text{ m}^2/\text{ha}$).

El desglose de la magnitud absoluta de los cambios quinquenales de cada sitio en categorías diamétricas, mostrado en la Figura 4B, reveló que los positivos se debieron al crecimiento de individuos de distintos tamaños en las distintas edades sucesionales, mientras que los negativos (parcelas de 11-16 y 36-41 años) fueron resultado de la pérdida de área basal en todas las categorías de tamaño, principalmente de individuos medianos y grandes. En los acahuales de menos de seis años de edad toda el área basal es aportada por los individuos pequeños y medianos (conjuntos C y B), mientras que en acahuales de mayor edad se

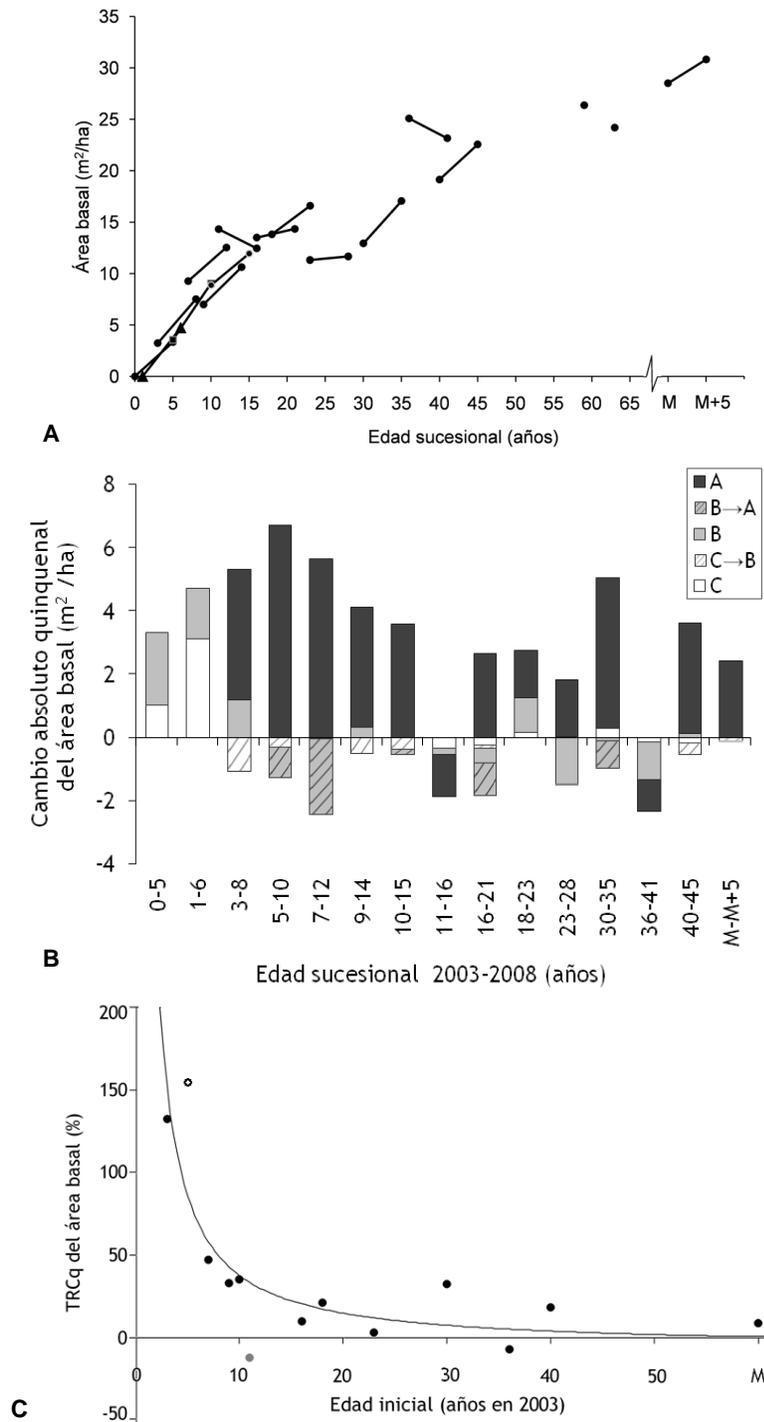


Figura 4. Área basal del dosel. (A) Trayectorias de cambio de 2003 a 2008 de cada acahual y del bosque maduro; los dos puntos alrededor de 60 años representan el área basal en 2008 de las parcelas añadidas en 2005. (B) Cambio absoluto quinquenal desglosado por categorías de tamaño (C: 1 a < 2.5 cm DAP, B: 2.5 a < 5 cm DAP, y A: > 5 cm; B→A y C→B: individuos que cambiaron de categoría, *i.e.*, que crecieron). (C) Tasa relativa de cambio quinquenal, la línea representa el modelo 3, $R^2 = 0.72$, $P < 0.002$; los círculos negros se encuentran a < de 1 DE, el círculo gris se encuentra de 1 a < 2 DE, y el círculo blanco de 2 a < 3 DE, del valor predicho por el modelo.

Cuadro 2. Cambios absolutos quinquenales de los atributos de la vegetación del dosel. Las cifras representan la diferencia del valor calculado en 2008 menos el valor registrado en 2003 para cada variable.

Edad inicial (años)	Área basal (m ² /ha)	Cobertura (m ² /ha)	Densidad (ind./ha)	Altura promedio (m)	Riqueza	Riqueza (S ₁₀₀)	H' Shannon	J' Shannon
0	3.3	8098.4	2000	2.5	8	8	1.7	0.8
1	4.7	17470.6	5100	2.1	8	7.3	0.8	0.4
3	4.3	6321.5	-125	2.5	3	0	0.7	0.3
5	5.5	9135.6	900	1.9	0	0	1.7	0.8
7	3.3	4800.1	-450	1	1	0.8	0.2	0.1
9	3.6	1143.2	-650	0.1	11	9.5	0.9	0.2
10	3.1	3152.9	-450	1.6	4	4	0.5	0.1
11	-1.9	-9926.4	-2925	-0.9	-7	-1.3	0.1	0.1
16	0.8	-6707.2	-2950	-0.1	1	2.2	0.2	0.1
18	2.8	4240.4	600	-0.2	13	11.2	0.9	0.1
23	0.4	-7101.8	-425	-0.2	7	7.1	1.1	0.3
30	4.1	1950.8	175	0.2	8	5.8	0.6	0.1
36	-2.3	-9469.7	-900	-0.4	3	3.1	0.2	0
40	3.1	-1148.5	-1225	0.4	0	0.6	0.1	0
BM	2.3	-1401.4	-1000	0	0	1.4	0.1	0

comenzaron a reclutar individuos grandes (conjunto A), los que a partir de entonces hicieron una contribución considerable al incremento del área basal. En relación con las pérdidas de área basal (Fig. 4B), en todos los acahuales, excepto los dos mencionados arriba, la fracción del cambio negativo de esta variable se concentró en individuos medianos debido a su tránsito hacia la categoría de tamaño mayor; es decir, dejaron de contribuir al área basal de la categoría a la que pertenecían en 2003 y comenzaron a hacerlo en la categoría a la que estaban incorporados en 2008. Solamente en dos acahuales (16-21 y 23-28 años) se registraron pérdidas por la muerte de individuos medianos, pero éstas no fueron suficientemente grandes como para resultar en un cambio absoluto quinquenal negativo, porque fueron compensadas por el crecimiento de individuos grandes.

Las tasas relativas de cambio quinquenal del área basal en los acahuales y el BM se ajustaron al patrón esperado (Fig. 4C), ya que en dos de los acahuales más jóvenes (3-8 y 5-10 años) esta tasa fue positiva y alta (de hecho, la más alta entre las variables estructurales, pues en tan sólo cinco años en cada acahual el área basal aumentó más de 100% respecto al valor inicial), mientras que en el resto las tasas decrecieron exponencialmente y se estabilizaron a partir de siete años de abandono en una tasa relativa quinquenal positiva, lenta y constante. Como se esperaba, el BM presentó una de las menores tasas relativas de cambio quinquenal (0.8 m^2 de área basal por cada m^2 registrado en 2003).

4.1.2 Cobertura

En el caso de la cobertura, las trayectorias individuales de cambio quinquenal mostraron incrementos en la mayoría de los acahuales, aunque en cinco de ellos y en el BM esta variable disminuyó (Fig. 5A). Los cambios absolutos quinquenales fluctuaron entre $-9926.4 \text{ m}^2/\text{ha}$ (11-16 años) y $17470.6 \text{ m}^2/\text{ha}$ (1-6 años), mientras que en el BM fue de $-1401.4 \text{ m}^2/\text{ha}$ (Cuadro 2). De nuevo, al desglosar la magnitud absoluta de los cambios quinquenales en categorías diamétricas (Fig. 5B), se hizo evidente que los cambios positivos se debieron principalmente al crecimiento de los individuos pequeños y medianos en los dos acahuales más jóvenes, mientras que en los demás acahuales se debieron al crecimiento de los individuos grandes. A diferencia del área basal, sin embargo, los individuos medianos y pequeños contribuyeron a este incremento quinquenal en la cobertura. Curiosamente, en el acahual de 18-23 años prácticamente sólo aumentó la cobertura de los individuos medianos, a la vez que disminuyó la de los individuos grandes. En general, conforme aumentó la edad sucesional, el cambio absoluto quinquenal tendió a ser menos acentuado; en los sitios donde fue negativo, se debió

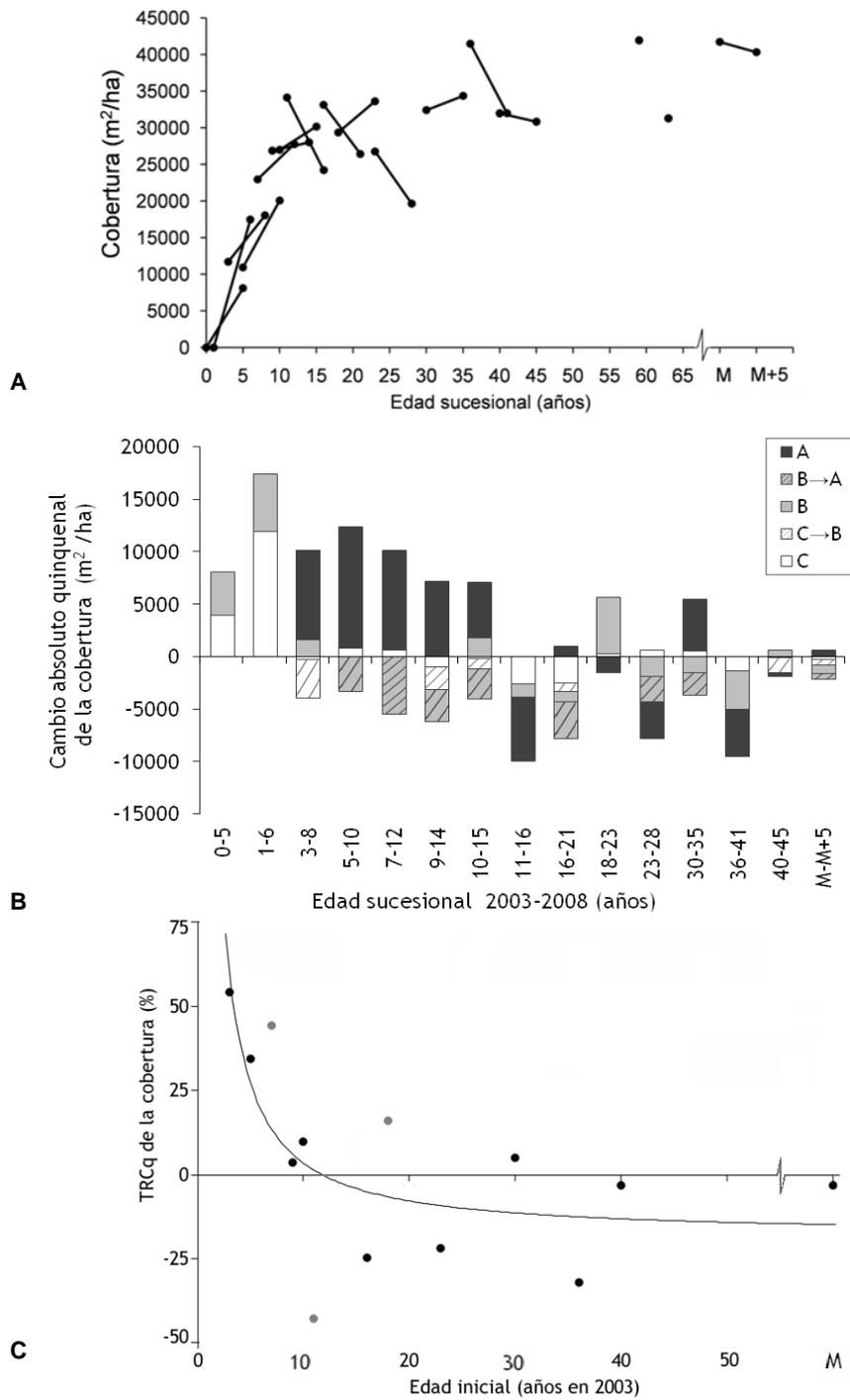


Figura 5. Cobertura del dosel. (A) Trayectorias de cambio quinquenal de 2003 a 2008 de cada acahual y del bosque maduro. (B) Cambio absoluto quinquenal desglosado por categorías de tamaño (C: 1 cm a < 2.5 cm DAP, B: 2.5 cm a < 5 cm DAP y A: > 5 cm; C→B y B→A: individuos que cambiaron de categoría). (C) Tasa relativa de cambio quinquenal, la línea representa el modelo 3, $R^2 = 0.52$, $P < 0.05$; los círculos grises se encuentran de 2 DE a < de 3 DE de los valores predichos por el modelo.

a las pérdidas de cobertura de individuos de todos los tamaños, las cuales superaron al ligero aumento de la cobertura de individuos medianos y grandes. En los acahuales con cambio absoluto positivo, la pérdida de cobertura de individuos pequeños y medianos se debió a que éstos transitaron a categorías de tamaño más grande.

Las tasas relativas de cambio quinquenal de la cobertura de cada acahual y del BM (Fig. 5C) mostraron el patrón esperado: en tres de los acahuales más jóvenes (3-8, 5-10 y 7-12 años), las tasas fueron rápidas y positivas, provocando aumentos de la cobertura de más de 44% respecto a los valores registrados en 2003. A partir de 9 años de edad, las tasas relativas de cambio quinquenal (TRCq) de la cobertura oscilaron entre una constante y pérdidas de hasta 43.2% de la cobertura inicial en acahuales con 11 años de edad o más. Como se esperaba, las TRCq en el acahual más viejo y en el BM fueron similares (-3.5 m²/ha y -3.4 m²/ha, respectivamente).

4.1.3 *Altura*

Las trayectorias de cambio en esta variable reflejaron incrementos importantes en los acahuales de 0 a 15 años, pero en acahuales de mayor edad la altura aumentó muy poco o inclusive disminuyó; en el BM permaneció prácticamente constante (Fig. 6A). El intervalo de valores de los cambios absolutos quinquenales de la altura de cada sitio fue de -0.9 m (11-16 años) a 2.5 m (0-5 y 3-8 años), y tuvo un valor de -0.04 m en el BM (Cuadro 2). Los incrementos absolutos en altura durante los cinco años fueron mayores en los cuatro acahuales más jóvenes (1.9 m a 2.5 m; Fig. 6B).

Al igual que en los casos de las variables estructurales anteriores, la altura también presentó el patrón esperado respecto a las tasas relativas de cambio quinquenal (Fig. 6C). En dos de los acahuales más jóvenes (3-8 y 5-10 años) la altura aumentó más de 50% respecto al valor inicial, mientras que en la mayoría de los acahuales restantes osciló alrededor de una tasa negativa o muy baja. Como se esperaba, el BM presentó la menor tasa de cambio (-0.6 m en cinco años).

4.1.4 *Densidad de individuos*

A diferencia de las otras variables estructurales, no se observó un patrón tan claro en las trayectorias de cambio de la densidad: el número de individuos disminuyó en 10 acahuales de muy distintas edades sucesionales y en el BM, mientras que en los otros cinco acahuales la densidad aumentó (Fig. 7A). El cambio absoluto quinquenal quedó incluido en el intervalo de

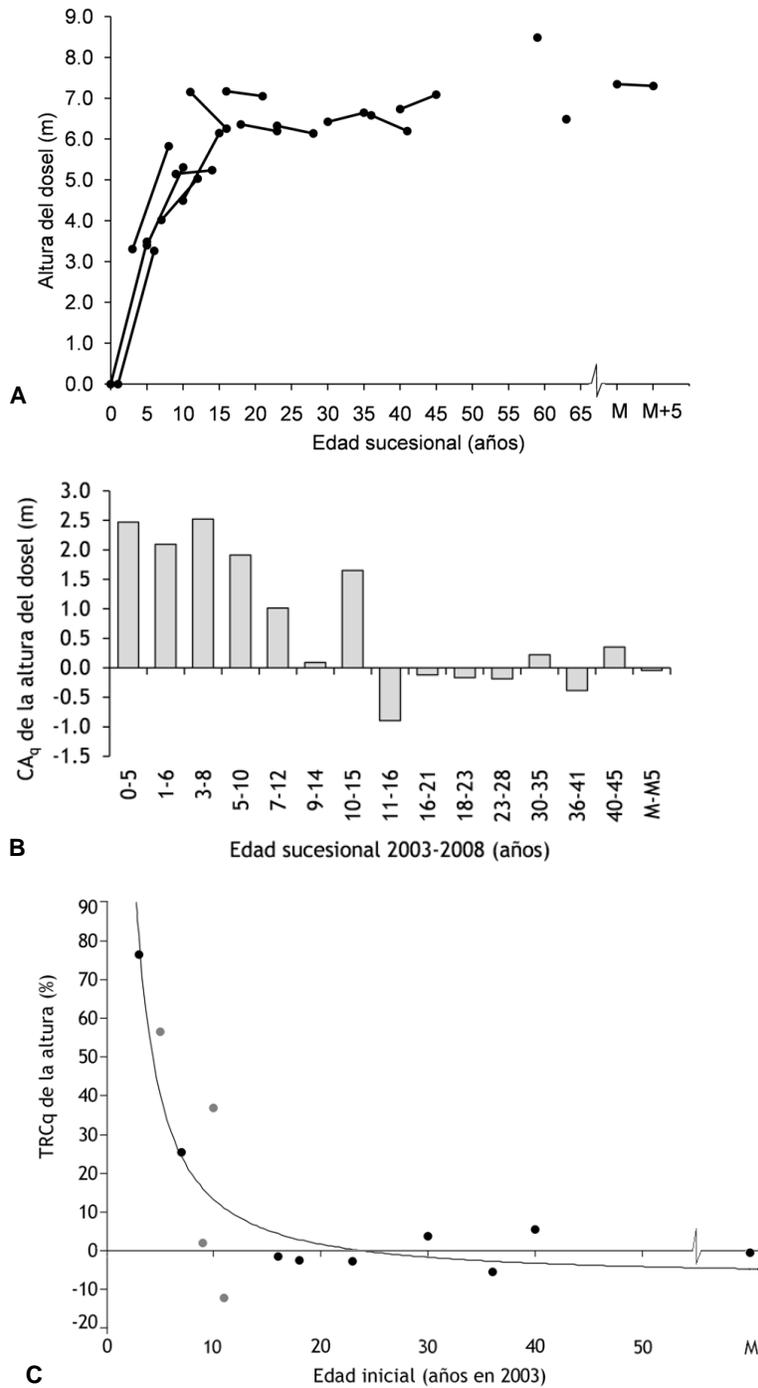


Figura 6. (A) Trayectorias de cambio quinquenal de la altura del dosel de 2003 a 2008 para cada sitio. (B) Cambio absoluto quinquenal de la altura del dosel. (C) Tasa relativa de cambio quinquenal de la altura, la línea representa el modelo 3, $R^2 = 0.79$, $P < 0.001$; los puntos grises se encuentran de 2 DE a < 3 DE del valor predicho por el modelo.

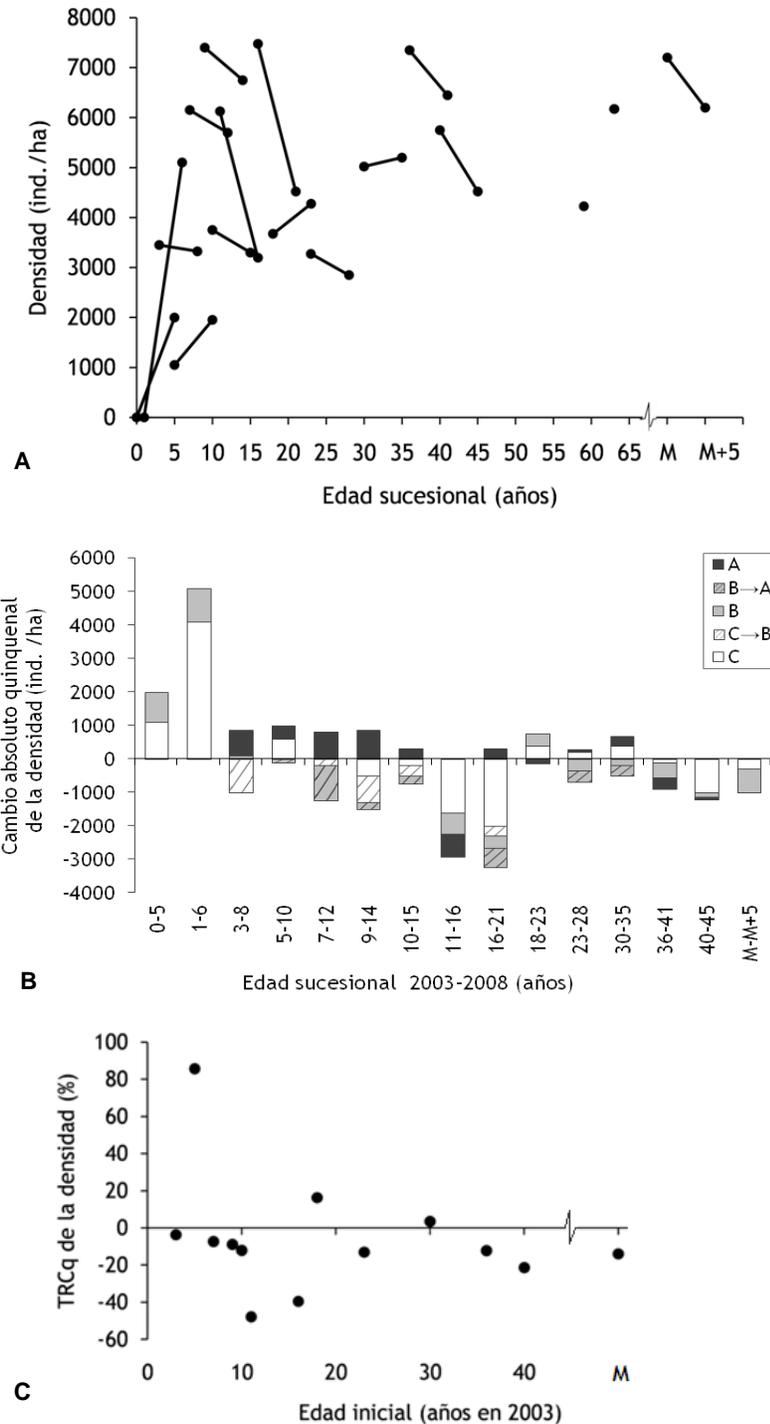


Figura 7. Densidad de individuos del dosel. (A) Trayectorias de cambio quinquenal (2003 a 2008) de cada acahual y del bosque maduro. (B) Cambio absoluto quinquenal desglosado por categorías de tamaño (C: 1 cm a < 2.5 cm DAP, B: 2.5 cm a < 5 cm DAP y A: > 5 cm; C→B y B→C: individuos que cambiaron de categoría). (C) Tasa relativa de cambio quinquenal, no hubo ningún ajuste significativo a los modelos 2 a 5 ($P > 0.45$) por lo que corresponde al modelo 1 (tasa constante).

2950 individuos/ha (16-21 años) a 5100 individuos/ha (1-5 años), con un valor intermedio en el BM de -1000 individuos/ha (Cuadro 2). En los dos acahuales más jóvenes (0-5 y 1-6 años) se registró el mayor incremento absoluto de individuos (2000 y 5100 individuos/ha, respectivamente). Al desglosar el cambio absoluto quinquenal por categorías diamétricas se observó que, al igual que el área basal y la cobertura, la densidad de individuos pequeños y grandes aumentó en los dos acahuales más jóvenes (Fig. 7B). En los demás acahuales, principalmente los individuos grandes ($DAP \geq 5$ cm) incrementaron su densidad moderadamente, y éstos estuvieron seguidos de los pequeños en algunos acahuales (5-10, 18-23, 23-28 y 30-35 años). Sin embargo, en la mayoría de los sitios el cambio absoluto fue negativo debido a la pérdida de individuos pequeños y, en menor grado, de individuos medianos, con excepción del acahual que se quemó y del acahual donde murieron muchos individuos de especies pioneras, ya que en ambos sitios la densidad de los individuos grandes disminuyó considerablemente. El cambio absoluto negativo de los dos acahuales más viejos fue causado por pérdidas de individuos de todas las categorías de tamaño, al igual que en el BM, donde no hubo cambios en la densidad de los individuos grandes pero sí hubo pérdida de individuos pequeños y medianos.

Las tasas relativas de cambio de la densidad no presentaron un ajuste significativo respecto a la edad sucesional, es decir, fueron relativamente constantes durante la sucesión (Fig. 7C), manteniéndose un equilibrio entre pérdidas y ganancias de individuos durante el quinquenio analizado (Fig. 7B).

4.2 Descripción de los cambios quinquenales en la estructura del sotobosque

4.2.1 Área basal

En casi todas las edades sucesionales y en el BM se observó un incremento en el área basal del sotobosque. Este incremento fue muy grande en los dos acahuales más jóvenes (0-5 y 1-6 años), pero no sobrepasó los valores de $600 \text{ cm}^2/32 \text{ m}^2$ en ningún acahual, y de $90 \text{ cm}^2/32 \text{ m}^2$ en el BM (Fig. 8A, Anexo III). Sólo en el acahual de 23-28 años decreció el área basal; sin embargo, cabe destacar que su área basal inicial era la más alta de todos los sitios ($402.6 \text{ cm}^2/32 \text{ m}^2$), excluyendo a los dos acahuales más jóvenes, y decreció a un valor similar ($330 \text{ cm}^2/32 \text{ m}^2$) al de los acahuales de edad sucesional similar (Fig. 8A, Anexo III). Las tasas relativas de cambio del área basal mostraron el patrón esperado (Fig. 8B): en los dos acahuales más jóvenes (0-1 y 1-6 años) el área basal aumentó rápidamente (336.9% y 283.1%,

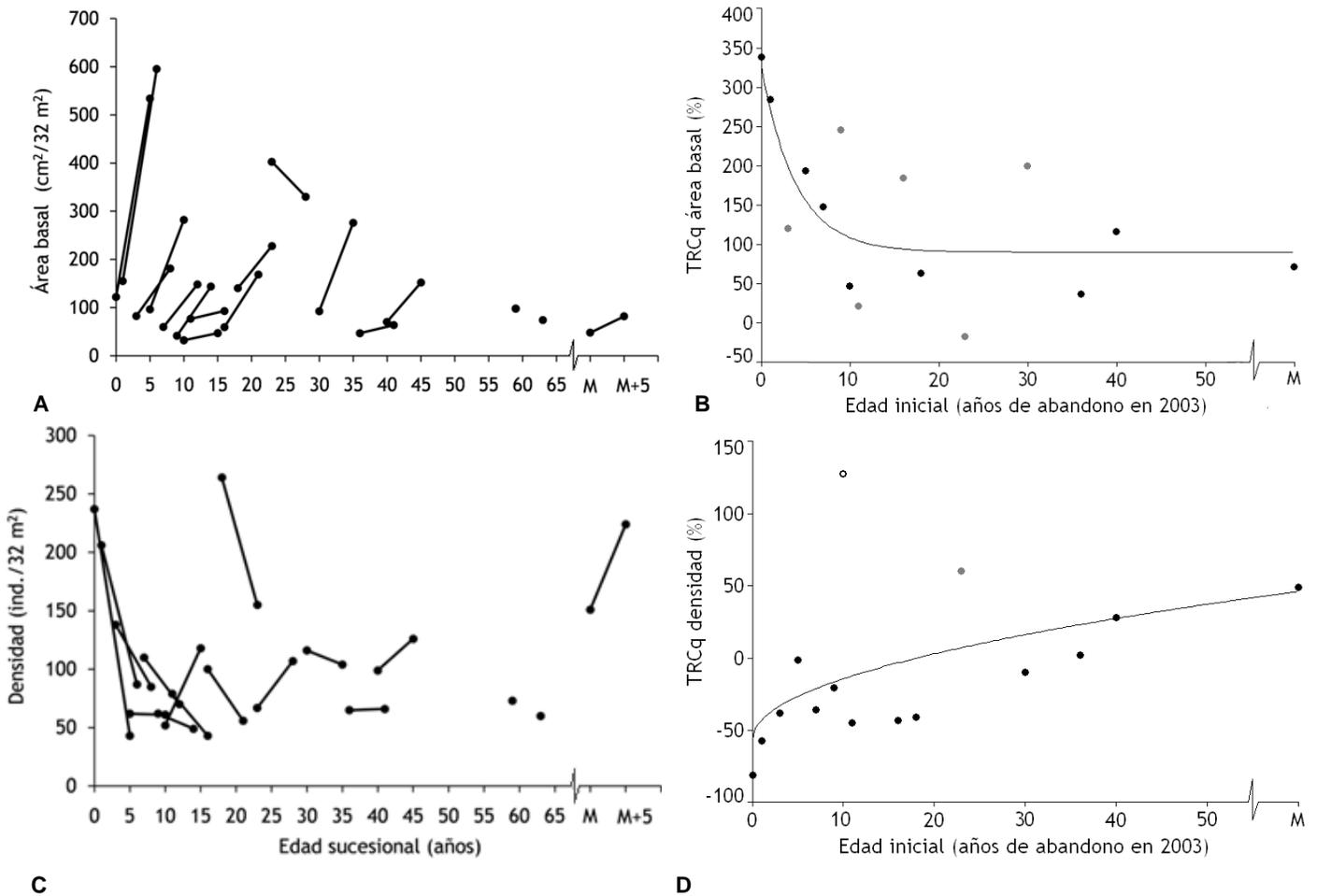


Figura 8. Trayectorias de cambio quinquenal del sotobosque de 2003 a 2008 para cada sitio: (A) área basal y (C) densidad de individuos. Tasas relativas de cambio quinquenal: (B) área basal, la línea representa el ajuste al modelo 3, $R^2 = 0.51$, $P < 0.02$ y (D) densidad de individuos, la línea representa el modelo 4, $R^2 = 0.26$, $P < 0.05$. Los círculos grises se encuentran de 2 DE a < 3 DE y el círculo blanco de 3 DE a < 4 DE del valor predicho por el modelo.

respectivamente, de los valores iniciales) y decreció con la edad sucesional. En la mayoría de los acahuales la tasa relativa fue mayor que 100% del área basal inicial, es decir, al menos se duplicó en el quinquenio.

4.2.1 Densidad de individuos

Se observaron decrementos considerables en la densidad de individuos de la mayoría de los acahuales (intervalo de -194 a 66 individuos/32 m²; Fig. 8C), dependiendo de la edad sucesional (Cuadro 3). De forma interesante, en el BM se presentó el mayor incremento en la densidad de todos los sitios (73 individuos/32 m² en cinco años). Cabe notar que la densidad del sotobosque del BM fue alta en comparación con la de los acahuales, excepto para los acahuales de 0 y 1 año de abandono en 2003, y el acahual de 18- 23 años de edad (Fig. 8C). Las tasas relativas de cambio en la densidad fueron negativas y altas al inicio de la sucesión (Fig. 8D), y aumentaron ligera y muy lentamente conforme avanzó la edad sucesional; en acahuales con edades de entre 0 y 20 años se registraron las mayores disminuciones en la densidad de individuos del sotobosque.

4.3 Descripción de los cambios quinquenales en la diversidad de especies del dosel

4.3.1 Riqueza de especies

En cinco años, la riqueza de especies aumentó en la mayoría de los acahuales (Fig. 9A), de 1 a 13 especies, o permaneció constante, con excepción de la parcela que se quemó (11-16 años), en donde se perdieron siete especies (Cuadro 2); esta variable permaneció constante en el BM. El mayor incremento de especies se presentó en la parcela de 18-23 años. Las tasas relativas de cambio quinquenal de la riqueza de los acahuales no mostraron ningún patrón claro, a diferencia de las tasas correspondientes a la riqueza enrarecida a 100 individuos (Fig. 9B), las cuales fueron constantes en los acahuales jóvenes (3-8 y 5-10 años) e incrementaron rápidamente en acahuales de mayor edad (124% del valor inicial en la parcela de 23-28 años). En los tres acahuales de edad avanzada (30 a 45 años) la tasa disminuyó hasta ser casi constante (2.7% para la de 40-45 años, aunque en el BM fue de 5.3%).

4.3.2 Índice de diversidad de Shannon (H')

En general, el índice de diversidad de Shannon (H') (Fig. 9C) mostró un incremento en los acahuales y el BM; el mayor incremento se registró en los dos acahuales más jóvenes (0-5 y 1-6 años). Nuevamente, esta variable presentó el patrón esperado respecto a las TRCq (Fig. 9D): en el acahual de 3-8 años fue extremadamente rápida (aumentó 277.3% en cinco años) pero en el resto de los acahuales, así como en el BM, oscilaron alrededor de una constante. El acahual más viejo (40-45 años) y el BM presentaron tasas relativas muy similares (3% y 3.7%,

respectivamente).

4.3.3 Índice de equitatividad de Shannon (J')

En relación con el índice de equitatividad de Shannon (J'), las trayectorias de cambio también reflejaron incrementos en todos los acahuales y en el BM (Fig. 9E). Esto significa que hubo una tendencia sucesional a una mayor heterogeneidad de especies; el incremento fue mayor en los acahuales con edades de entre 0 a 5 años en 2003. En los acahuales de edad avanzada, la heterogeneidad composicional llegó a ser similar a la del BM. La equitatividad también presentó el patrón esperado respecto a las tasas relativas de cambio (Fig. 9F); en el acahual de 3-8 años fue extremadamente rápida (aumentó 131.3% en cinco años), pero en el resto de los acahuales —y en el BM— oscilaron alrededor de una constante. Nuevamente, el acahual más viejo (40-45 años) y el BM presentaron tasas relativas muy similares (3% y 3.7%, respectivamente).

Cuadro 3. Cambios absolutos quinquenales de los atributos de la vegetación del sotobosque. (Diferencias del valor calculado en 2008 menos el registrado en 2003 para cada variable).

Edad sucesional inicial	Área basal (cm ² /32 m ²)	Densidad (ind./32 m ²)	Riqueza	H' Shannon	J' Shannon
0	411.6	-194	-4	0.99	0.41
1	439.9	-119	-3	-0.04	0.03
3	98.7	-53	0	0.34	0.12
5	185.5	-1	3	0.02	-0.05
7	88.2	-40	-3	-0.01	0.03
9	102.0	-13	4	0.41	0.08
10	14.9	66	4	-0.31	-0.15
11	16.2	-36	-3	0.07	0.06
16	109.1	-44	1	0.19	0.05
18	18.0	-109	1	0.59	0.15
23	-72.5	40	5	0.02	-0.04
30	183.5	-12	2	0.03	-0.01
36	16.8	1	2	0.09	0.01
40	81.3	27	1	-0.05	-0.02
BM	33.7	73	-5	0.34	0.15

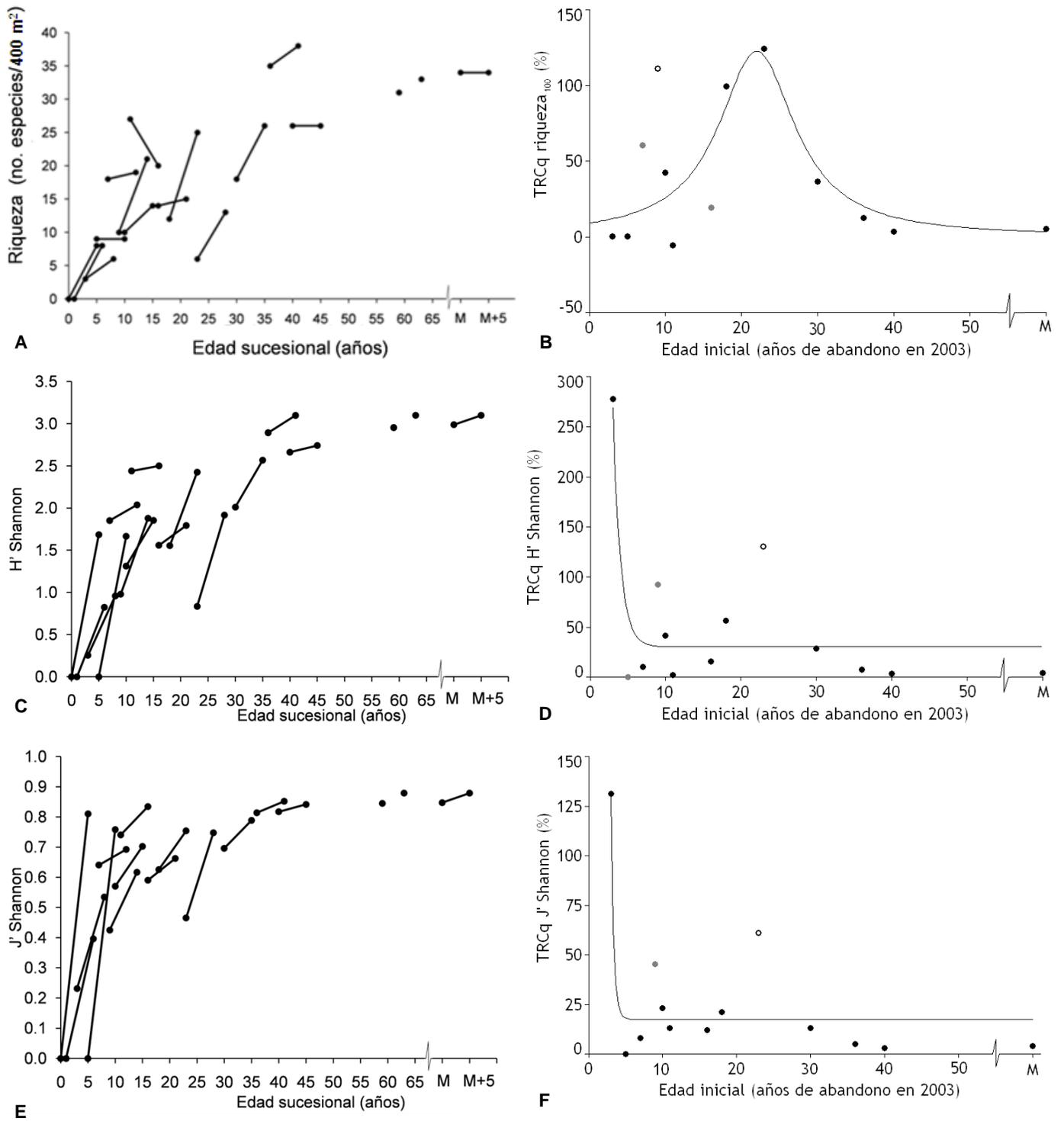


Figura 9. Trayectorias de cambio quinquenal de 2003 a 2008 del dosel de cada sitio; (A) riqueza de especies, (C) índice de diversidad y (E) índice de equitatividad de Shannon. Tasas relativas de cambio quinquenal; las líneas representan el ajuste a un modelo y los círculos grises se encuentran de 2 DE a < 3 DE y los círculos blancos de 3 DE a < 4 DE de los valores predichos por el modelo; (B) riqueza de especies₁₀₀, modelo no lineal, $R^2 = 0.52$, $P < 0.05$; (D) índice de diversidad de Shannon, modelo 4, $R^2 = 0.74$, $P < 0.002$; (F) índice de equitatividad de Shannon, modelo 3, $R^2 = 0.74$, $P < 0.001$.

4.4 Descripción de los cambios quinquenales en la diversidad de especies del sotobosque

4.4.1 Riqueza de especies

La riqueza de especies del sotobosque mostró un patrón bastante diferente del de las variables analizadas anteriormente (Fig. 10A). Aquí, las trayectorias individuales de cambio mostraron decrementos marcados en las edades de 5 a 10 años, de ca. 20 especies/32 m² al inicio de la sucesión a ca. 15 especies/32 m² (Anexo III). Posteriormente la riqueza se incrementó (40 a 45 años), pero volvió a disminuir hacia las etapas avanzadas de la sucesión; de forma inesperada, la parcela de BM también perdió cinco especies en los cinco años de estudio (28 a 23 especies/32 m²). La única excepción a este patrón fue la parcela que tenía inicialmente 18 años, donde la riqueza fue particularmente alta y además aumentó un poco (50 a 51 especies/32 m²). Las tasas relativas de cambio quinquenal (Fig. 10B) presentaron el mismo patrón, siendo negativas en los dos acahuales más jóvenes y positivas en algunos de los acahuales de edades mayores. Este patrón fue en cierta forma semejante al correspondiente a las TRCq para la riqueza del dosel (Fig. 9B), en donde alrededor de 20 años la riqueza comenzó a disminuir, más lentamente en el sotobosque que en el dosel.

4.4.2 Índices de diversidad (H') y de equitatividad (J') de Shannon

Las trayectorias individuales tanto de H' (Fig. 10C) como de J' (Fig. 10E) mostraron una diversidad baja al inicio de la sucesión, con una abundancia homogénea de las pocas especies presentes. No obstante, rápidamente (en los primeros cinco años sucesionales) este patrón se modificó, ya que aumentó la diversidad y la mayoría de las especies alcanzaron abundancias similares. Ambos índices se mantuvieron casi constantes a partir de los 10 años de desarrollo sucesional, con valores similares a los del BM, donde por cierto también se incrementaron la diversidad y la heterogeneidad. Además, ambos índices presentaron el patrón esperado respecto a las tasas relativas de cambio (Figs. 10D y 10F); en el acahual de 0-5 años fue alta y en los demás acahuales estas tasas oscilaron alrededor de una constante. Las tasas de cambio en el BM fueron de 14% para H' y de 21% para J' .

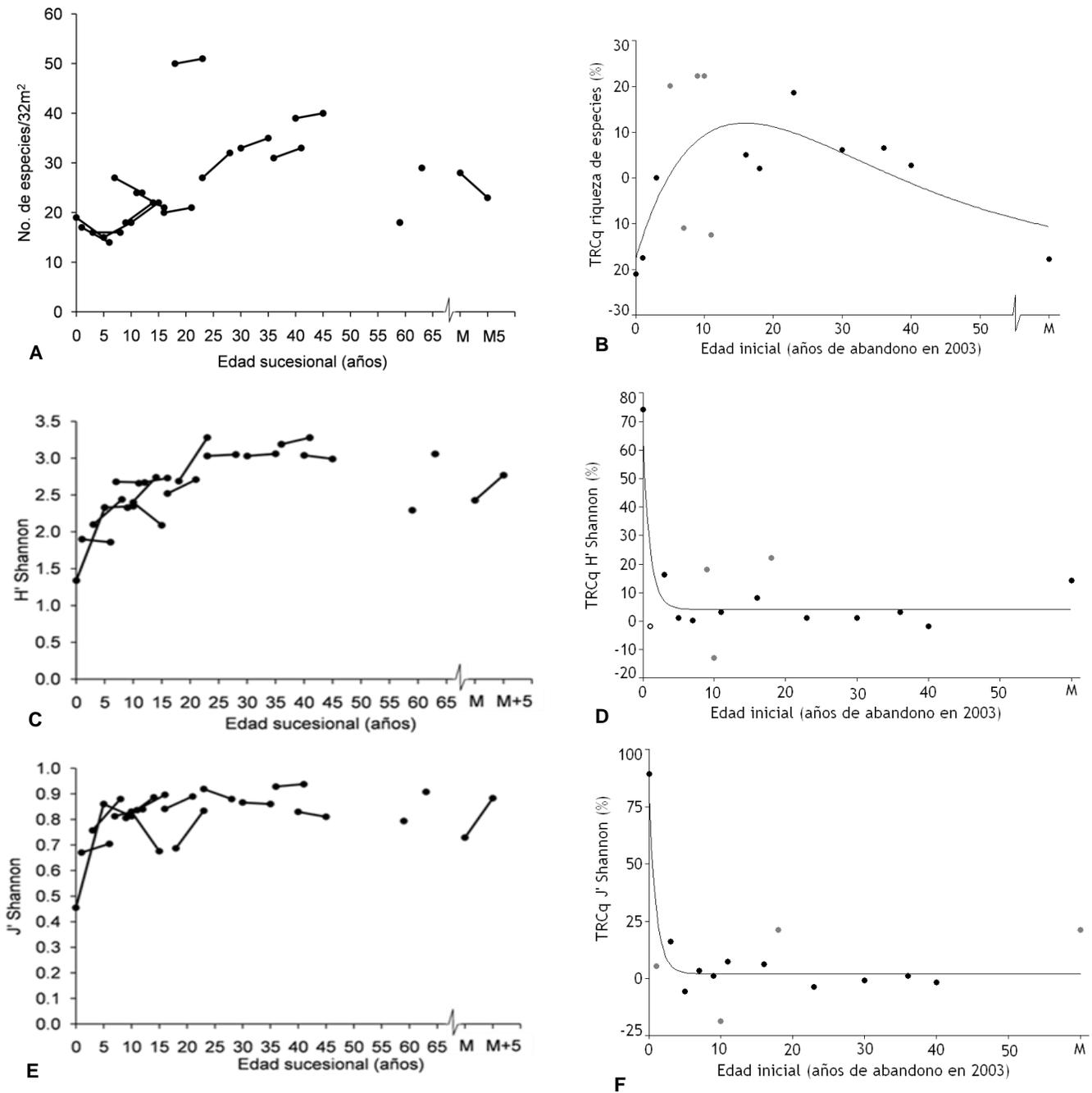


Figura 10. Trayectorias de cambio quinquenal de 2003 a 2008 del sotobosque de cada sitio, (A) riqueza de especies, (C) índice de diversidad de Shannon, (E) índice de equitatividad de Shannon; tasas relativas de cambio quinquenal, las líneas representan el ajuste a un modelo, los círculos grises se encuentran de 2 DE a < 3 DE y los círculos blancos de 3 DE a < 4 DE de los valores predichos por el modelo, (B) riqueza de especies, modelo 5, $R^2 = 0.40$, $P < 0.05$, (D) índice de diversidad de Shannon, modelo 3, $R^2 = 0.65$, $P < 0.001$, (F) índice de equitatividad de Shannon, modelo 3, $R^2 = 0.73$, $P < 0.001$.

4.5. Composición florística del dosel en 2003 y 2008

La Figura 11 muestra el cambio quinquenal del dosel en la importancia relativa de las dos especies pioneras, así como de las principales especies del BM de cada acahual. Respecto a la composición de especies pioneras, el cambio más drástico se presentó en los dos acahuales más jóvenes (0-1 y 1-6 años), ya que *Mimosa tenuiflora* y *M. acantholoba* var. *eurycarpa*, respectivamente, habían alcanzado la dominancia en 2008. Para las cronosecuencias de 2003 y de 2008, la contribución relativa de las dos especies pioneras disminuyó conforme aumentó la edad sucesional, tendencia que también se observó en cada sitio durante el quinquenio.

En todos los sitios –excepto los dos más jóvenes– la importancia relativa de las especies comúnmente presentes en el BTC hizo disminuir la de al menos una de las dos especies pioneras. Este cambio fue más notable en los acahuales de 3-8 y 5-10 años, ya que aunque en 2003 dominaba casi completamente *Mimosa tenuiflora*, cinco años después su dominancia disminuyó principalmente por la presencia de *Lonchocarpus lanceolatus* (3-8 años) e *Indigofera lancifolia* (5-10 años), junto con otras especies, algunas típicas del BM. La disminución en la importancia relativa más sobresaliente de las especies pioneras fue en el acahual de 36-41 años, donde *M. tenuiflora* pasó del noveno lugar en importancia relativa en 2003, al décimo primero en 2008, mientras que *M. acantholoba* var. *eurycarpa* cambió del segundo al cuarto lugar.

A pesar de la dominancia de las especies pioneras durante las etapas tempranas e intermedias de la sucesión secundaria, las especies típicas de BM estuvieron presentes en todos los acahuales (excepto en el de cinco años en 2003); inclusive, en la mayoría de los sitios algunas de ellas destacaron por estar entre las dos especies principales, aunque con menor importancia estructural que las especies pioneras, excepto en tres acahuales de edad avanzada (41, 59 y 63 años de abandono en 2008) y en el BM, sitios donde *M. acantholoba* var. *eurycarpa* y *M. tenuiflora* dejaron de figurar entre las especies dominantes. Sin embargo, en el resto de los sitios, estas especies dominaron junto con *Lonchocarpus lanceolatus* y *Croton pseudoniveus* en etapas iniciales, o junto con *Bursera simaruba* + *B. ovalifolia* y *Leucaena lanceolata* en etapas intermedias, así como *Pachycereus pecten-aboriginum*, *Pilosocereus collinsi* y *Lysiloma divaricatum*, en edades avanzadas.

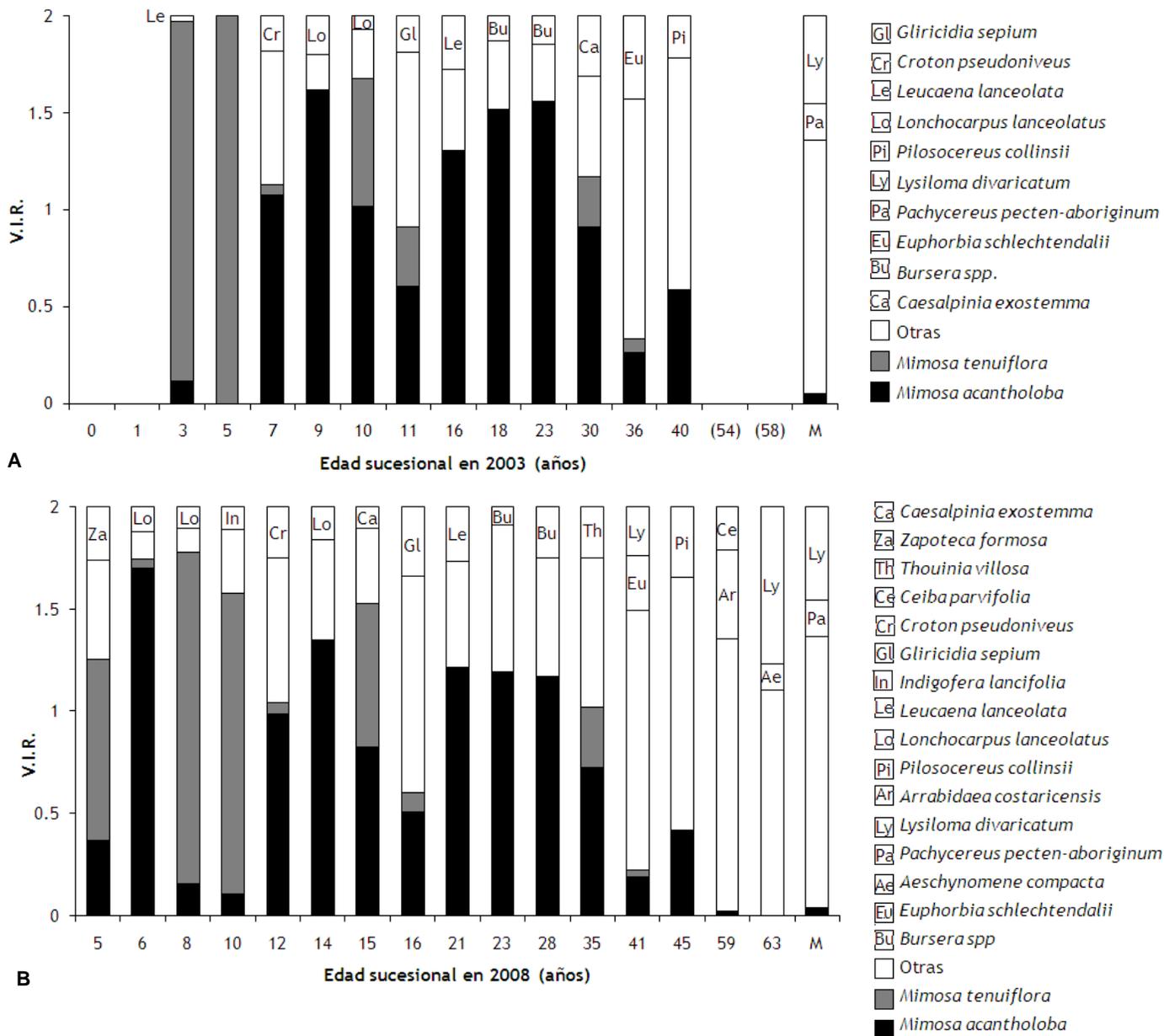


Figura 11. Valores de importancia relativa (V.I.R.) de las principales especies del dosel de cada parcela en 2003 (A) y en 2008 (B). En todos los sitios se muestran los V.I.R. de las especies pioneras, independientemente si éstas fueron o no dominantes, así como los V.I.R. de la principal especie no pionera de cada sitio. *Bursera spp.* = *B. simarouba* + *B. ovalifolia*.

Por otro lado, en cada sitio también se observaron cambios quinquenales en la composición de especies comúnmente presentes en el BTC. Algunas de éstas no solamente cambiaron su contribución relativa, sino que en tan sólo cinco años, en ciertos sitios inclusive fueron capaces de desplazar a la especie de BTC dominante en 2003. Por ejemplo, en el acahual de 3-8 años *Leucaena lanceolata* fue reemplazada en importancia relativa por *Lonchocarpus lanceolatus*, y esta última a su vez fue desplazada por *Thouinia villosa* en el acahual de 10-15 años. En contraste, en el acahual de 36 años *Euphorbia schlechtendalii* dominó en ambos años, a pesar de lo cual para 2008 *Lysiloma divaricatum*, la especie principal en el acahual más viejo y en el BM, llegó a tener la mayor importancia relativa. Curiosamente, las especies dominantes típicas del BTC fueron distintas en sitios de edades sucesionales similares, con algunas excepciones: en etapas sucesionales iniciales los acahuales de 6 y 8 años de edad en 2008 compartieron la dominancia de *Lonchocarpus lanceolatus*; en etapas intermedias dos acahuales (18-23 y 23-28 años de edad) compartieron en ambos años la dominancia de *Bursera simaruba* + *ovalifolia* y, por último, el acahual más viejo en 2008 y el BM compartieron la dominancia de *Lysiloma divaricatum*.

4.6 Procesos demográficos quinquenales del dosel y del sotobosque

Las tasas relativas de supervivencia, mortalidad y reclutamiento para los individuos presentes en el dosel en 2003 fueron constantes durante la sucesión (Figs. 12A, C y E); durante los cinco años analizados, en todos los sitios sobrevivió más de 50% de los individuos (48% a 100%, Anexo IV) y el reclutamiento se mantuvo por debajo de 0.6 ind./ha por cada individuo presente en 2003, con excepción del acahual de 5-10 años (1.31 ind./ha) donde este valor fue mucho mayor. Cabe resaltar que en el BM 31.9% de los individuos presentes en 2003 ya estaban muertos en 2008, aunque de este porcentaje sólo una fracción pequeña (1.4%) estuvo representada por individuos de la especie pionera *M. acantholoba* var. *eurycarpa*.

A pesar de que el análisis reveló una notable constancia en las tasas demográficas, en los acahuales 11-16 y 16-21 años se presentó la menor supervivencia relativa, la mayor mortalidad y el reclutamiento más bajo (Anexo IV; Fig. 12A, C y D). Al categorizar los individuos por diámetros se encontró que en la mayoría de los acahuales la tasa relativa de supervivencia fue mayor en los individuos grandes (conjunto A) que en los medianos (conjunto B) y los pequeños (conjunto C; Fig. 12B). De forma congruente, los individuos pequeños —y en menor medida los medianos— presentaron mayor mortalidad (Fig. 12D). Respecto a la tasa relativa de recluta-

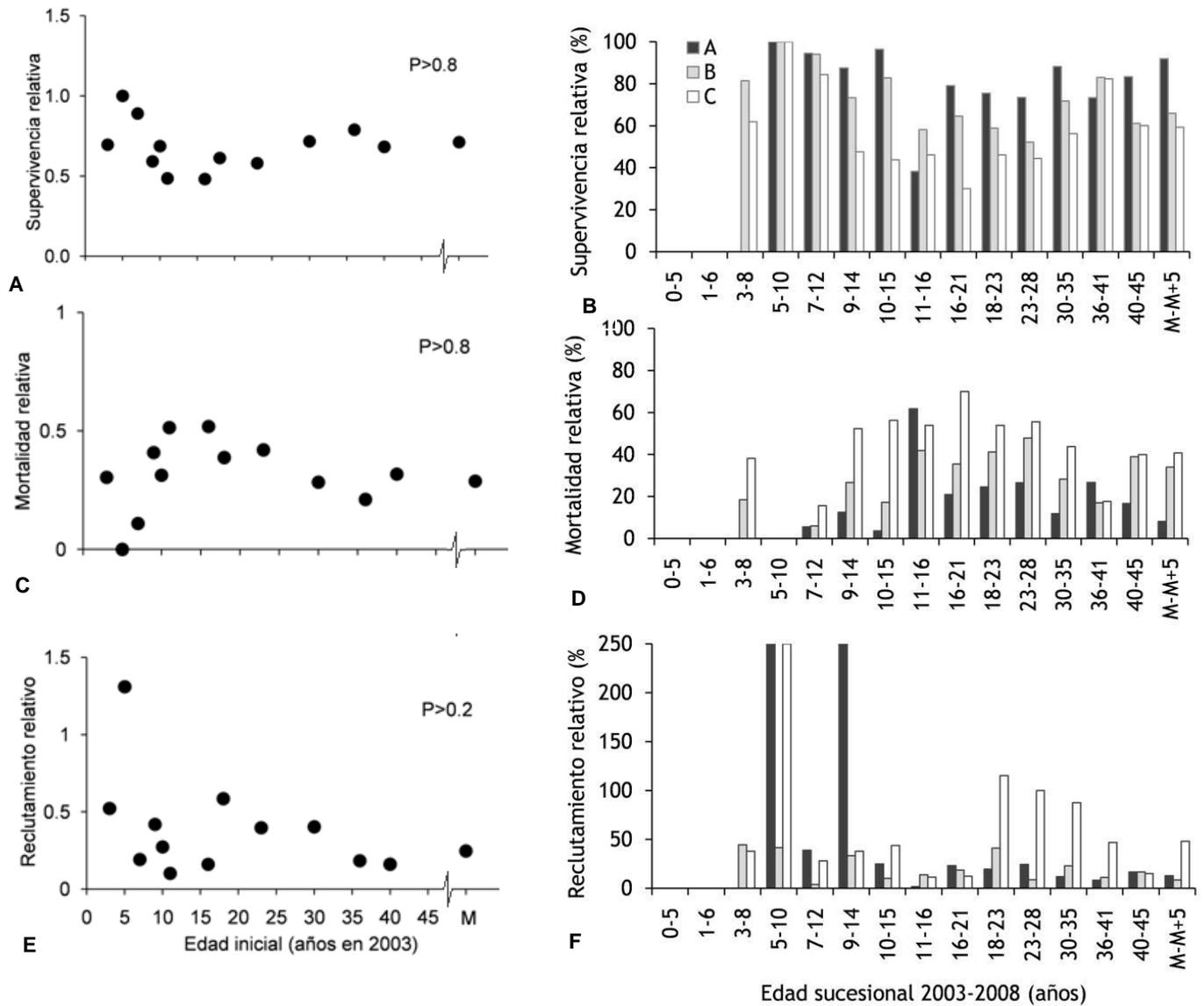


Figura 12. Tasa relativa quinquenal para cada parcela, (A) supervivencia, (C) mortalidad, (E) reclutamiento, desglosada por categoría de DAP, (B) (D) (F). No hubo ningún ajuste significativo a los modelos 2 a 5 ($P > 0.2$) por lo que corresponden al modelo 1 (tasa constante).

miento, se comenzaron a observar individuos grandes a partir de 10 años de abandono (Fig. 12F); asimismo, se observó un reclutamiento diferencial en los acahuales con más de nueve años de edad en 2003, incluyendo al BM, ya que la tasa fue mayor en los individuos pequeños. A pesar de la constancia en las tasas de supervivencia, sus componentes desglosados sí difirieron dependiendo de la edad sucesional, en términos de las proporciones de individuos que retrocedieron, que crecieron o que permanecieron en una cierta categoría de tamaño (Figs. 13A, 14). El porcentaje de individuos que decrecieron fue bajo y relativamente constante a lo largo de la sucesión; en contraste, en los acahuales jóvenes la mayoría de los individuos transitaron a categorías de mayor tamaño, mientras que en los de edades avanzadas (incluyendo el BM) la mayoría de los individuos sobrevivientes permanecieron en la misma categoría. Estas diferencias se ven reflejadas en las tasas relativas de crecimiento (Fig. 13B): al inicio de la sucesión fueron altas, pero decrecieron exponencialmente hasta hacerse constantes en etapas avanzadas, al contrario de las tasa relativas de permanencia (Fig. 13C).

En el sotobosque, las tasas relativas de mortalidad (Fig. 15A) fueron inversamente proporcionales a la edad sucesional, a diferencia de las tasas relativas de supervivencia, las cuales fueron directamente proporcionales (Fig. 15B). El tránsito de individuos del sotobosque al dosel (Fig. 15C) fue constante y se presentó en muy pocos individuos (14 en total); sin embargo, la composición de especies que transitó al dosel cambió, ya que en los primeros diez años de sucesión (acahuales de 0-5 y 5-10 años) lo hicieron especies pioneras y posteriormente la transición la hicieron especies típicas del BTC.

4.7 Evaluación de las tendencias sucesionales

4.7.1 Modelos HOF

Utilizando los modelos HOF propuestos por Huisman *et al.* (1993) para probar las tendencias sucesionales derivadas a partir de los datos de estructura y diversidad de 2003, se encontró que los mismos modelos de 2003 describieron las variables estructurales y de diversidad medidas en 2008, excepto para la densidad y para el índice de equitatividad (Cuadro 4, Anexo VI), cuyos valores de 2008 no se ajustaron significativamente a dichos modelos. De hecho, los valores de densidad de 2003 no se pudieron ajustar significativamente a ningún modelo HOF.

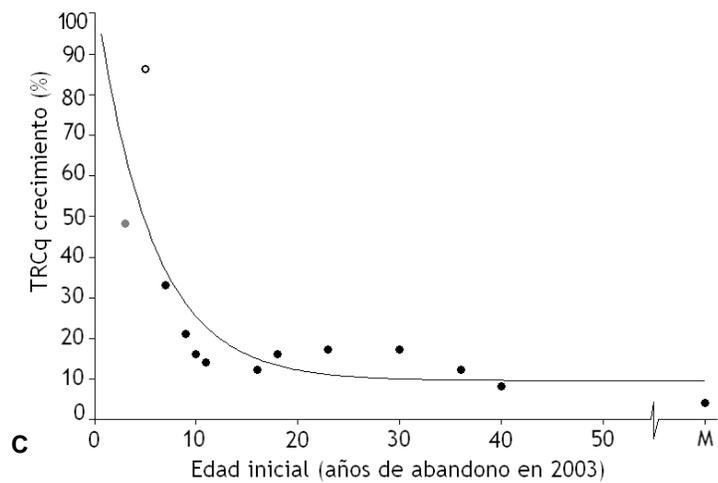
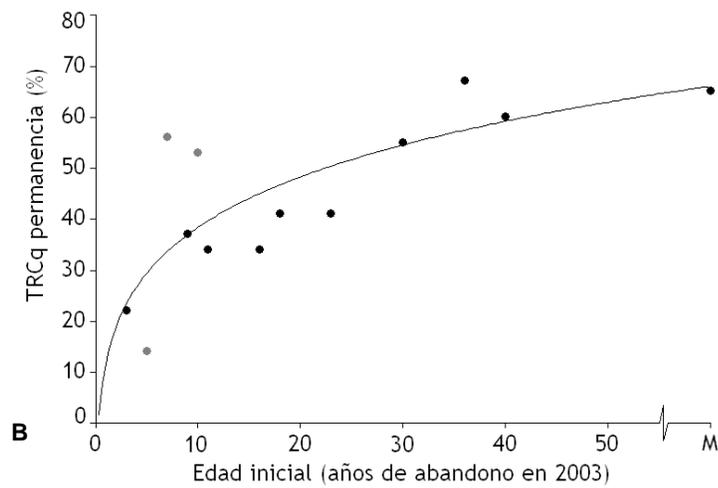
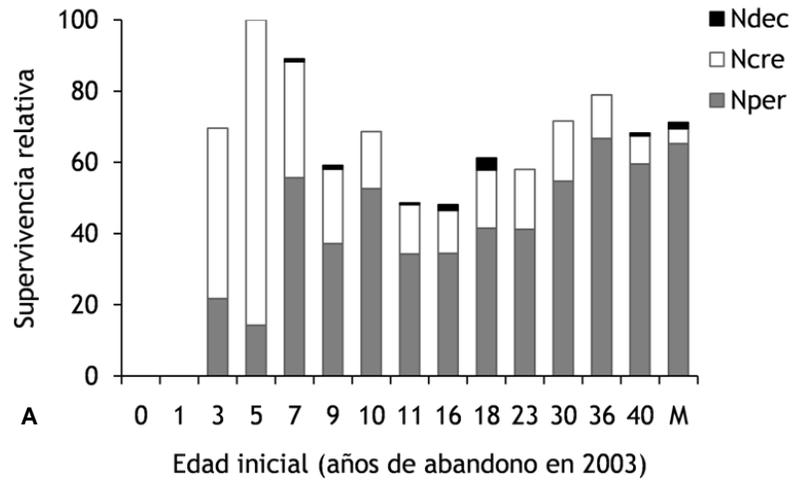


Figura 13. Tasas relativas quinquenales (2003 a 2008) por sitio; (A) supervivencia desglosada en individuos que decrecieron (Ndec), crecieron (Ncre) o permanecieron (Nper) en una categoría de tamaño de DAP, (B) permanencia en una categoría de DAP (el ajuste corresponde al modelo 3, $R^2 = 0.59$, $P < 0.02$), y (C) crecimiento (el ajuste corresponde al modelo 4, $R^2 = 0.64$, $P < 0.007$).

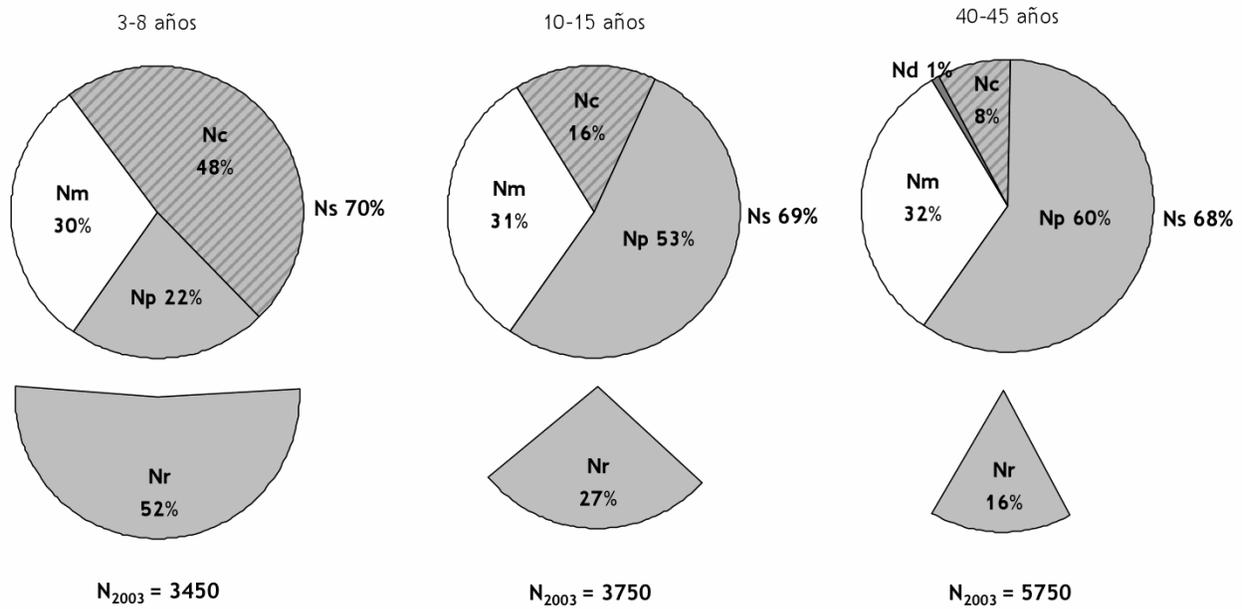


Figura 14. Patrones demográficos en un quinquenio, ejemplificados en tres acahuales de distintas edades: joven (3-8 años), intermedia (10-15 años) y avanzada (40-45 años). Los círculos en la parte superior ilustran el destino proporcional en 2008 de las plantas registradas originalmente en 2003 e incluye dos posibilidades: N_s = porcentaje de individuos ya establecidos en 2003 que sobrevivieron hasta 2008 (área sombreada) y N_m = porcentaje de individuos presentes en 2003 que no sobrevivieron hasta 2008 (área en blanco). A su vez, N_s fue desglosado en N_c=porcentaje de individuos ya establecidos en 2003 que pasaron a una categoría mayor de DAP, N_p= porcentaje de individuos ya establecidos en 2003 que permanecieron en la misma categoría de DAP, y N_d= porcentaje de individuos ya establecidos en 2003 que pasaron a una categoría menor de DAP. Los fragmentos de círculo en la parte baja representan el reclutamiento que tuvo lugar en el quinquenio, expresado como porcentaje de la población inicial (N₂₀₀₃).

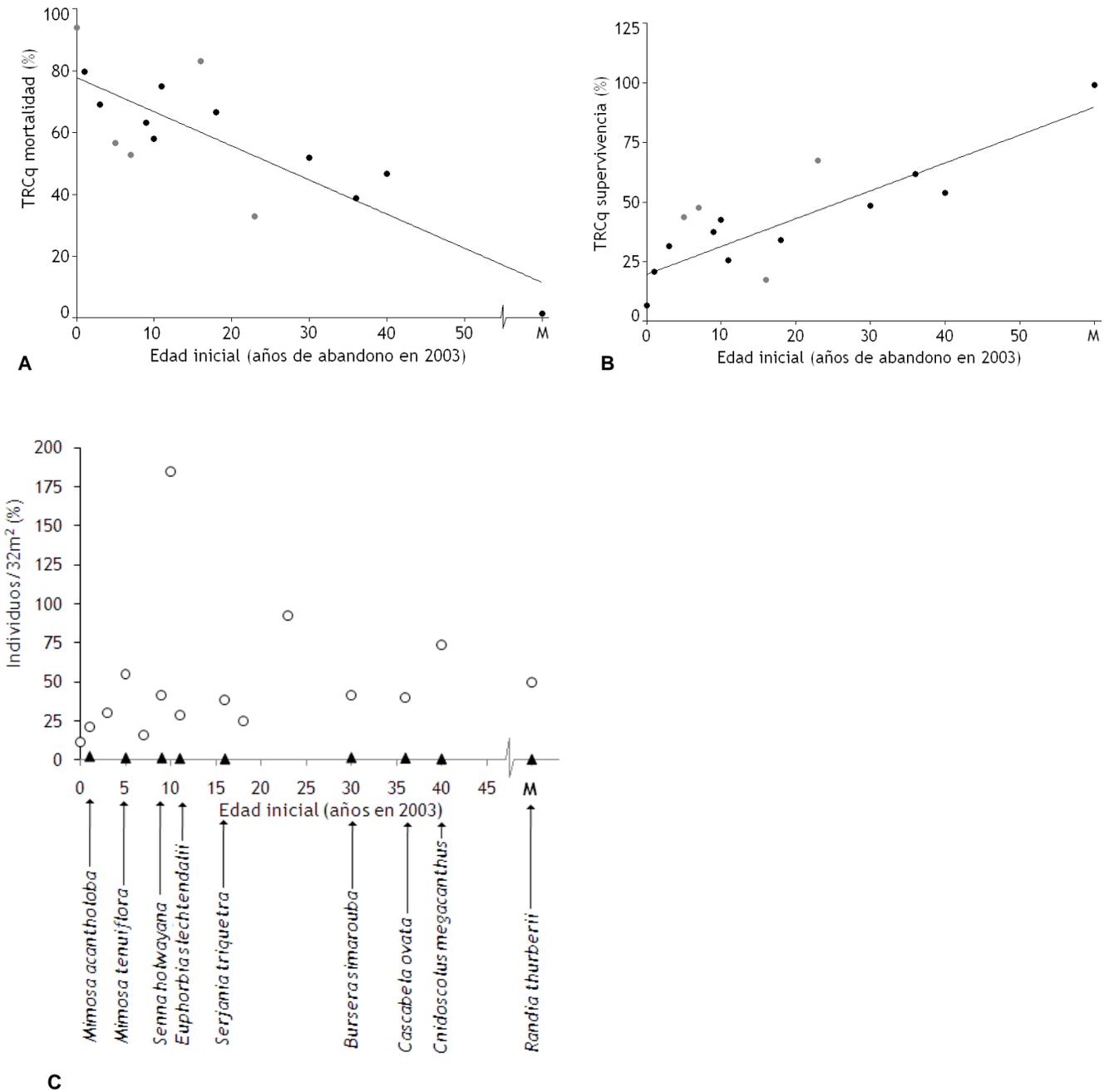


Figura 15. Tasas relativas quinquenales de cambio de cada acahual y del bosque maduro, (A) tasa de mortalidad, el ajuste corresponde al modelo 2, $R^2 = 0.68$, $P < 0.001$, (B) tasa de supervivencia (el ajuste corresponde al ajuste del modelo 2, $R^2 = 0.68$, $P < 0.001$), y (C) reclutamiento (círculos blancos) y cambio de categoría de sotobosque a dosel (triángulos); se indica el nombre de las especies que transitaron en el periodo de cinco años. No hubo ajuste significativo por lo que ambas tasas son constantes ($P > 0.45$).

4.7.2 Modelos no lineales

Usando los modelos no lineales para poner a prueba los modelos sucesionales basados en los datos de estructura y de diversidad de 2003, se encontró que el modelo general de sucesión secundaria (incremento inicial rápido formando una asíntota) fue el mismo en 2003 y en 2008 para casi todas las variables, excepto para la densidad, variable que en ningún año se ajustó a algún modelo que cumpliera con los requisitos especificados en el análisis (Cuadro 5). Los modelos de 2003 para área basal, altura y riqueza de especies predijeron con precisión los datos de 2008 (Figs. 16A, 16C y 16D; Cuadros 5 y 6). Sin embargo, la rapidez con la que los atributos alcanzan el valor máximo (r) y el valor máximo que alcanzan los atributos (m) variaron con el año de censo (2003, Cuadro 5; 2008, Cuadro 6), especialmente en los modelos para la cobertura y los índices de diversidad y de equitatividad de Shannon. El modelo basado en datos de 2003 de la cobertura sobreestimó los valores de 2008 (Fig. 16B), ya que los puntos que representan datos de 2008, a pesar de estar dentro del intervalo de confianza del modelo de 2003, en su mayoría quedaron ubicados debajo de éste, es decir, la tasa de aumento de la cobertura fue más lenta que lo estimado de acuerdo con el modelo original (ver parámetros en los Cuadros 5 y 6), mientras que los modelos basados en datos de 2003 para H' y J' subestimaron los datos de 2008 (Figs. 16E y 16F).

Cuadro 4. Modelos HOF ajustados a los datos del primer (2003) y el quinto (2008) año del censo de la cronosecuencia.

Atributo	Año	Modelo	R ²	F	P
Área basal	2003	II	0.82	57.7	*
	2008	II	0.82	63.1	*
Cobertura	2003	III	0.91	57.8	*
	2008	III	0.88	46.1	*
Altura	2003	III	0.90	51.3	*
	2008	III	0.93	81.1	*
Densidad	2003				ns
	2008				ns
H Shannon	2003	II	0.57	16.1	**
	2008	II	0.67	30.7	*
J Shannon	2003	II	0.58	16.9	*
	2008	II			ns
Riqueza	2003	II	0.45	11.8	**
	2008	II	0.7	33.3	*

* $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, ns, no significativo

Cuadro 5. Modelos no lineales de 2003, contenidos en el programa TableCurve, ajustados a los datos de 2008. Parámetros: m = valor máximo que alcanzan los atributos y r = rapidez con la que el atributo alcanza el límite superior; t = años de abandono; " = mismo modelo o parámetro del 2003.

Variable (y)	Año	Modelo	R ²	F	Parámetros			
					m	P	r	P
Área basal	2003	$y(t)=m \cdot t / (r+t)$	0.89	100.6	33.5	*	26.5	*
	2008	"	0.94	240.8	"	*	"	*
Cobertura	2003	$y(t)=m \cdot t / (r+t)$	0.89	109.2	43103	*	7.1	**
	2008	"	0.77	56.2	"	*	"	**
Altura	2003	$y(t)=m \cdot t / (r+t)$	0.9	118.6	7.9	*	5.0	**
	2008	"	0.9	165.1	"	*	"	*
Densidad	2003					ns		ns
	2008					ns		ns
H Shannon	2003	$y(t)=m \cdot (1-e^{-r \cdot t})$	0.71	32.2	3	*	0.05	***
	2008	"	0.78	63.4	"	*	"	*
J Shannon	2003	$y(t)=m \cdot t / (r+t)$	0.78	46.9	0.93	*	8.8	***
	2008	"	0.64	30.7	"	*	"	***
Riqueza	2003	$y(t)=m \cdot (1-e^{-r \cdot t})$	0.62	21.4	33	*	0.04	***
	2008	"	0.83	86.2	"	*	"	*

* $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.05$, ns, no significativo

Cuadro 6. Modelo no lineal, contenido en el programa TableCurve, ajustado a los datos de 2008; parámetros: m = valor máximo que alcanzan los atributos, r = rapidez con la que el atributo alcanza el límite superior. t = años de abandono.

Variable (Y)	Modelo	R ²	F	P	Parámetros del modelo de 2003			
					m	P	r	P
Área basal	$Y(t) = m \cdot t / (r+t)$	0.96	376.9	*	38.7	*	35.4	*
Cobertura	$Y(t) = m \cdot t / (r+t)$	0.86	110.5	*	41387.9	*	9.9	*
Altura	$Y(t) = m \cdot t / (r+t)$	0.91	175.6	*	7.9	*	5.8	*
Densidad				ns		ns		ns
Shannon H	$Y(t) = m \cdot t / (r+t)$	0.88	135.3	*	3.5	*	11.8	*
Shannon J	$Y(t) = m \cdot t / (r+t)$	0.83	83.3	*	0.9	*	3.5	**
Riqueza	$Y(t) = m \cdot t / (r+t)$	0.80	58.3	*	37.8	*	20.5	***

* $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.02$, ns, no significativo

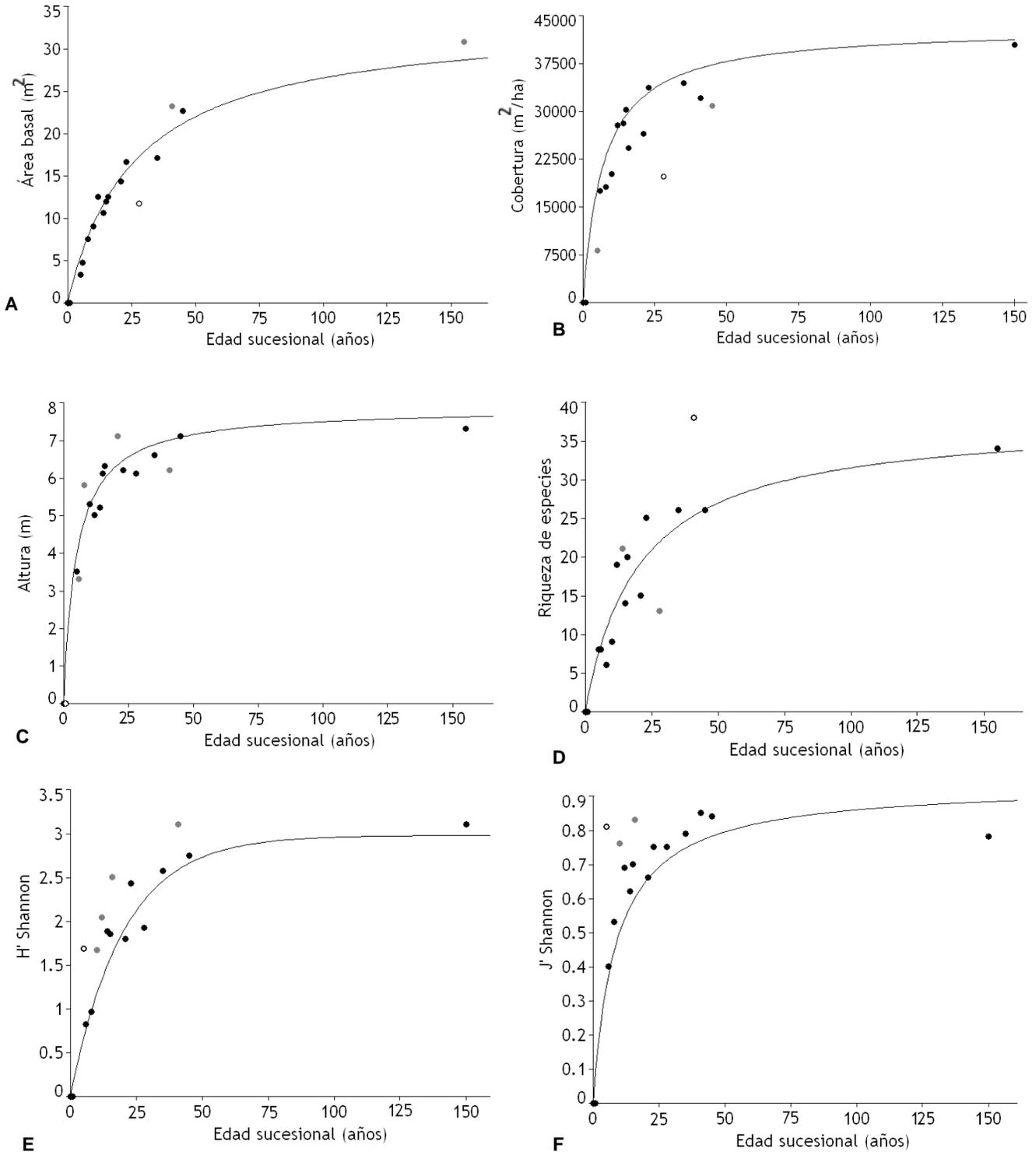


Figura 16. Datos de 2008 (círculos) ajustados a los modelos no lineales (líneas) de 2003. (A) Área basal, (B) cobertura del dosel, (C) altura del dosel, (D) riqueza de especies, (E) índice de diversidad de Shannon y (F) índice de equitatividad de Shannon. Los círculos negros se encuentran a $< 1DE$ del modelo del 2003, los círculos grises de 1 a $< 2 DE$ y los blancos de 2 a $< 3 DE$.

4.7.3 Comparación de los modelos HOF con los modelos no lineales

La comparación de los modelos HOF (Cuadro 4) con los dos modelos no lineales (Cuadro 5) mostró que los modelos HOF pueden no ser la mejor herramienta para describir las tendencias de cambio de los atributos de la vegetación secundaria. Esta afirmación se basa en el hecho de que dichos modelos describen un comportamiento más bien sigmooidal, mientras que los valores iniciales observados reflejan un cambio mucho más rápido de lo que predicen los modelos. Por ejemplo, para el área basal el modelo HOF predice que los acahuales con edades de 0, 1, 5 y 6 años de abandono deberían tener un área basal mucho mayor (Fig. 17A); además, para acahuales más viejos predice una tasa de sucesión más lenta de lo que indican los datos de 2008. En contraste, los dos modelos no lineales describen de forma más precisa el comportamiento de los atributos (Fig. 17B, Cuadro 5); los parámetros asociados a cada función son interpretables biológicamente y éstos son matemáticamente más sencillos que los modelos HOF, al grado de que es posible describir las tendencias de los atributos estructurales y de diversidad en 2008 con una sola función no lineal asintótica (Cuadro 6). La única excepción fue la densidad de individuos.

4.7.4 Análisis de ordenación y de regresión no lineal

Los primeros ejes de las ordenaciones (PCA de los atributos de la vegetación en 2003 y en 2008, y de sus tasas relativas de cambio, y ACD para la composición de especies) explicaron en todos los casos 50% o más de la variación total (Cuadro 7). Por lo tanto, se procedió a calcular la regresión no lineal del primer Componente Principal sobre la edad sucesional, con el fin de evaluar en qué medida la edad determinaba los atributos y sus tasas relativas de cambio, así como la composición de especies.

El análisis de regresión no lineal reveló que las parcelas de edad similar o igual presentaron atributos estructurales similares, independientemente del año de censo. Los datos de 2003 y de 2008 se ajustaron exactamente al mismo tipo de modelo (modelo 4), en el cual la rapidez a la que cambia la estructura de la comunidad depende de su magnitud inicial (Fig. 18). Por su parte, el análisis de regresión no lineal para la diversidad florística indicó que ésta no depende fuertemente de la edad sucesional (Fig. 18B). A pesar de que los datos de ambos años se ajustaron de nuevo al mismo tipo de modelo (modelo 3), éste describe un comportamiento distinto para cada año: en 2008 las tasas de aumento y los valores de estabilización de las variables de diversidad fueron mayores que en 2003.

Asimismo, el análisis de regresión mostró que la edad sucesional explicó significativamente

las tasas relativas de cambio de estructura (Fig. 18C) y de diversidad (Fig. 18D). El modelo de las tasas de cambio de la estructura (modelo 4) indica que éstas fueron constantes a partir del acahual de 18 años de edad en 2003, mientras que el modelo de las de diversidad (modelo 3) indica que lo fueron a partir del acahual que tenía cinco años de edad en el mismo año.

El modelo de regresión de la estructura florística cuantitativa del dosel sobre la edad sucesional dependió del año de censo: para cada año se obtuvo un tipo de modelo diferente (modelo 4 en 2003, modelo $Y(t) = Y_0^{-mt}$ en 2008; Fig. 18E). En contraste, la estructura florística cuantitativa del sotobosque fue similar en ambos años, y en consecuencia el mismo tipo de modelo la describió adecuadamente (modelo 4 en 2003 y en 2008; Fig. 18F).

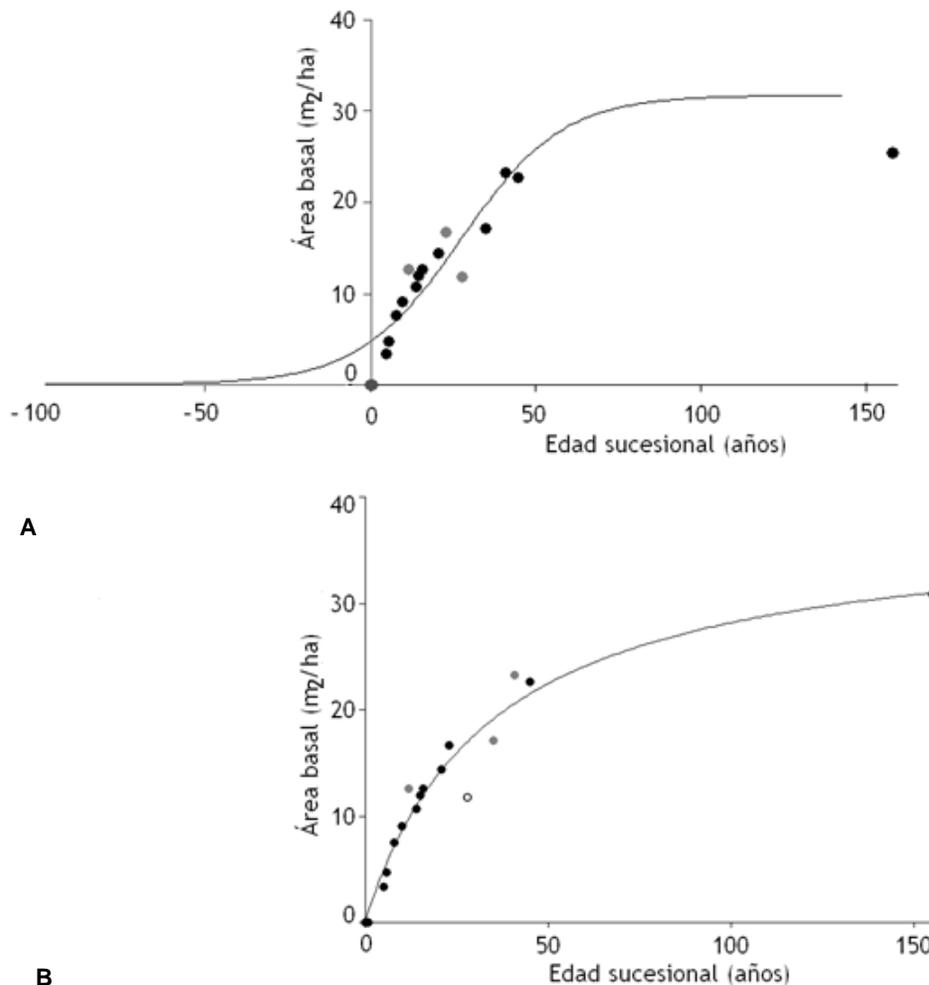


Figura 17. Comparación del ajuste de los datos de 2008 al modelo HOF de 2003 (A) y al modelo no lineal de 2003 contenido en el programa TableCurve (B) utilizando como ejemplo el área basal. La línea representa el modelo de 2003 y los círculos representan los datos de 2008. Los círculos negros se encuentran a < 1 DE, los círculos grises se encuentran de 1 DE a < 2 DE, y el blanco (parcela afectada por el fuego) de 2 a < 3 DE, de los valores predichos por el modelo.

Cuadro 7. Síntesis de los análisis de ordenación y correlación. ACP = Análisis de Componentes Principales; AFD = Análisis Factorial Disminuido.

Análisis de ordenación	Eje 1	Año	Varianza explicada por el eje 1 (%)	Modelo	R ²
ACP	Variables estructurales	2003	97.3	4	0.89
		2008	97.3	4	0.89
ACP	Variables de diversidad	2003	98.1	3	0.80
		2008	97.8	3	0.50
ACP	Tasa relativa quinquenal de estructura	2003-2008	75.9	4	0.66
ACP	Tasa relativa quinquenal de diversidad	2003-2008	91.6	3	0.56
AFD	Composición de especies del dosel	2003	69.0	4	0.73
		2008	61.0	$Y(t)=a^{-bt}$	0.70
AFD	Composición de especies del sotobosque	2003	73.0	4	0.86
		2008	50.0	4	0.70

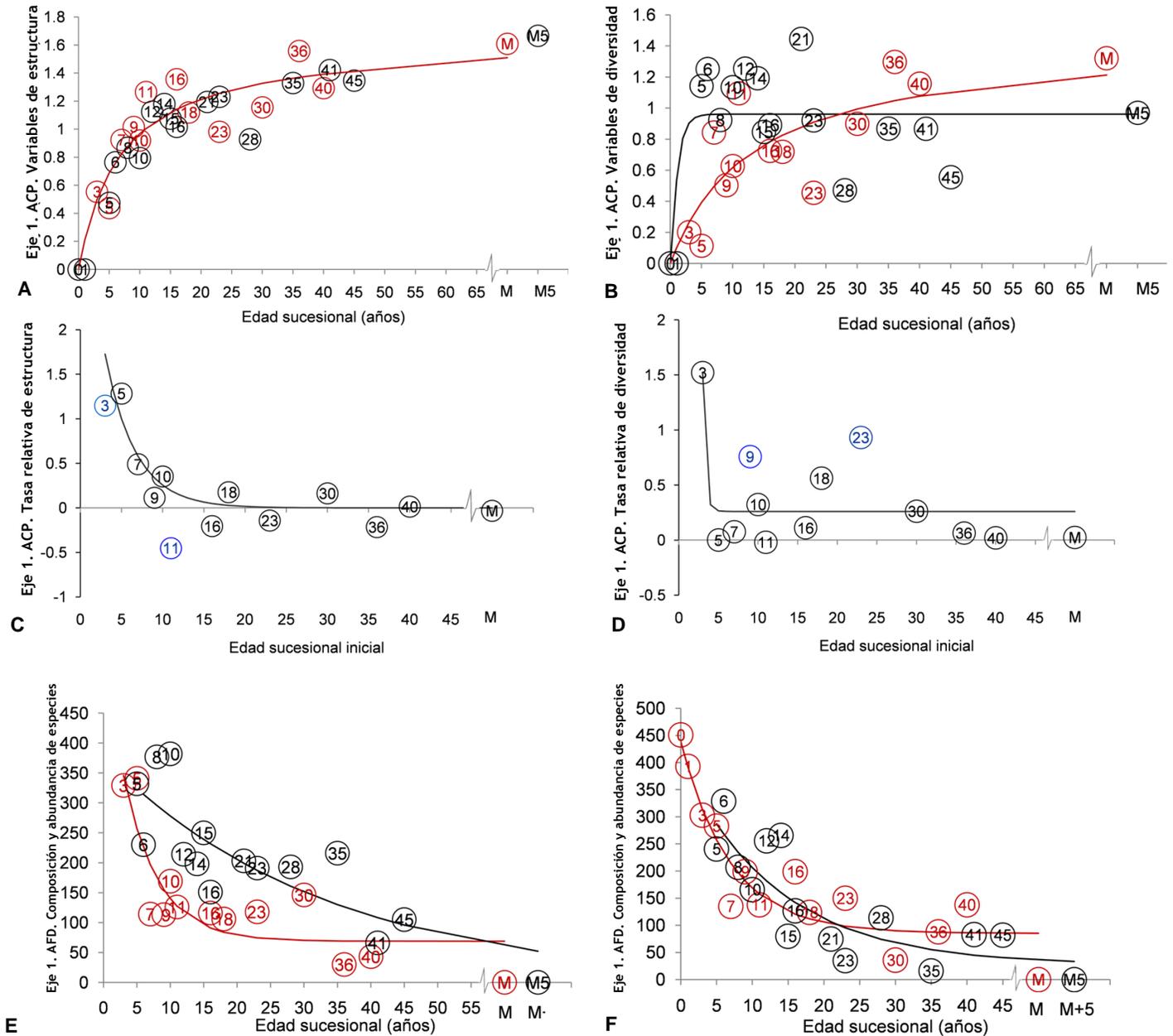


Figura 18. Regresiones de los valores del primer eje de ordenación de los atributos de la vegetación, así como de sus tasas relativas quinquenales de cambio, sobre la edad sucesional. Las líneas y los círculos rojos representan los modelos y los datos de 2003, y las líneas y los círculos negros representan los de 2008. (A) Conjunto de variables estructurales del dosel, (B) conjunto de variables de diversidad del dosel, (C) tasas relativas de cambio quinquenal del conjunto de variables estructurales del dosel, los círculos en negro se encuentran a < 1 DE del modelo y los círculos azules de 1 a < 2 DE; (D) tasas relativas de cambio quinquenal del conjunto de variables de diversidad del dosel, (E) composición y abundancia de especies del dosel y (F) composición y abundancia de especies del sotobosque.

CAPÍTULO 5: DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

5.1 Resolución temporal en el estudio de la sucesión secundaria

El carácter estático de una cronosecuencia permite abarcar intervalos de tiempo sucesional más largos de lo que podría hacerse en un estudio longitudinal, haciendo posible dilucidar tendencias sucesionales que de otra manera sólo serían observables en una escala temporal grande (Franklin, 1988; Pickett, 1989). Por el contrario, los estudios basados en el seguimiento temporal de parcelas permanentes permiten describir en detalle el desarrollo del proceso sucesional, ya que es común que los datos se tomen cada año; a pesar de esta ventaja, los estudios longitudinales enfrentan la dificultad de tener que mantener las parcelas por un tiempo suficientemente largo como para obtener una idea completa del proceso. Esta situación ha motivado el uso combinado de las cronosecuencias con el seguimiento de las parcelas que la conforman a través del tiempo (van Breugel *et al.* 2006; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a, 2010b).

Los resultados de los estudios sucesionales pueden variar con la escala temporal de observación (Facelli y D'Angela, 1990; Kratz *et al.*, 2003). Es decir, una vez que se ha decidido usar parcelas permanentes y monitorearlas a lo largo del tiempo, surge la pregunta de con qué frecuencia deben hacerse las observaciones en dichas parcelas, la cual puede ser anual o a intervalos mayores (dos, cinco o más años). Esta investigación se basa en la premisa de que un estudio con resolución quinquenal (*i.e.* tomando datos a intervalos de cinco años) permite dilucidar las tendencias sucesionales en un bosque tropical caducifolio. En las siguientes secciones se discuten los hallazgos de los cambios quinquenales, usando fundamentalmente como referencia de comparación el estudio realizado en la misma localidad por Lebrija-Trejos y sus colaboradores (2008, 2010a, 2010b), basado en una frecuencia de análisis anual.

5.2 Cambios quinquenales en los atributos de la vegetación secundaria y su relación con la edad sucesional

5.2.1 Estructura de la comunidad

Una de las tendencias sucesionales más claras observadas en este estudio fue el aumento de área basal del dosel de los acahuals. Este incremento se debió principalmente al crecimiento

de los individuos medianos y grandes ($DAP > 2.5$ cm), mientras que los individuos de menor diámetro sólo fueron importantes para el incremento del área basal en sitios sucesionales muy jóvenes. Solamente dos acahuales sufrieron una pérdida de área basal y ésta no siempre estuvo ligada al desarrollo de la sucesión, ya que en un caso se debió a un incendio, aunque en el otro la causa fue una mortalidad sincrónica de especies pioneras. En realidad, el aumento generalizado del área basal en los acahuales no significa que no haya habido pérdidas en esta variable; de hecho, en cuatro sitios con edades iniciales > 16 años las pérdidas fueron notables, pero éstas no tuvieron una repercusión fuerte sobre el valor total, que fue positivo. En estos casos, la pérdida de área basal se concentró en los individuos pequeños y medianos, lo que indica que en un quinquenio es posible detectar procesos de competencia y autoaclareo en etapas sucesionales intermedias y avanzadas; los tallos pequeños, menos capaces de obtener recursos del medio (Peet, 1992), no lograron sobrevivir, mientras que los individuos dominantes que los rodeaban crecían.

Por tratarse de un estudio sobre la sucesión secundaria, se esperaba que la parcela permanente de BM incluida como referencia no mostrara un cambio importante en su área basal. Esto no implica que no debería haber muerte y reclutamiento de individuos en este periodo, sino que estos procesos debían compensarse mutuamente. Por lo tanto, resultó inesperado que en ésta haya aumentado considerablemente el área basal. Si bien una primera explicación podría ser que en realidad este sitio no es BM sino un rodal de vegetación secundaria en una etapa muy avanzada de desarrollo, no hay evidencias de que sea así, pues en Nizanda no se tiene ningún registro del uso agrícola de este sitio. Sin embargo, llama la atención que el valor inicial de área basal ($28.5 \text{ m}^2/\text{ha}$) era algo menor que el área basal promedio registrado para el bosque tropical caducifolio (BTC) en la zona ($31.9 \text{ m}^2/\text{ha}$; Pérez-García y Meave, 2004). Esta diferencia sugiere la posibilidad de que en el sitio haya habido una pérdida de área basal por la caída o extracción de algunos árboles, posibilidad que se apoya por la presencia de algunos tocones. Por lo tanto, pareciera que en la parcela de BM está ocurriendo un proceso de recuperación de este atributo, el cual no es estrictamente de naturaleza sucesional sino de regeneración. Esta posibilidad es congruente con la afirmación de que la interpretación de los cambios del BM puede depender de la escala temporal del análisis (Condit *et al.*, 1992).

Los cambios quinquenales de la cobertura del dosel fueron distintos de los del área basal. En algunos sitios la cobertura aumentó, lo cual se debió principalmente al crecimiento de los individuos más grandes. En otros sitios, por el contrario, esta variable disminuyó (lo cual

también ocurrió en el BM), y esto no parece haberse debido solamente al incendio y a la mortalidad sincrónica de las especies pioneras que se mencionaron antes. Por lo tanto, es probable que la competencia haya influido en la pérdida de cobertura en las etapas sucesionales intermedias y avanzadas. En las fases tempranas de la sucesión la cobertura aumentó hasta que las copas de los árboles se traslaparon, por lo que la cobertura de los individuos pequeños comenzó a disminuir en las etapas intermedias; por el contrario, en etapas sucesionales avanzadas el decremento se debió a la pérdida de individuos medianos y grandes. En general, la disminución de la cobertura en las diferentes etapas podría verse como un reflejo de situaciones en las que se acentuó la competencia por la luz, considerando nuevamente que los individuos de menor tamaño fueron los más vulnerables.

Los resultados de este estudio permiten discernir algunos patrones en el cambio de la densidad del dosel. En primer lugar, el mayor incremento se presentó al inicio de la sucesión, cuando el espacio disponible era abundante. En cuanto este recurso comenzó a ser limitante, la densidad tendió a disminuir durante toda la sucesión, sobre todo entre los individuos más pequeños y vulnerables. La densidad también disminuyó en el BM, pero este decremento no repercutió en el área basal del sitio, ya que la densidad de individuos grandes se mantuvo constante.

Durante el quinquenio de estudio, el crecimiento de los individuos del sotobosque fue independiente de la edad sucesional. Como se esperaba, éste fue mayor en los acahuales jóvenes debido a la presencia de especies pioneras; sin embargo, hubo un límite en el área basal, determinado por el tránsito de los individuos del sotobosque al dosel. Los cambios más drásticos en la estructura del sotobosque se observaron en los acahuales jóvenes, los cuales fueron colonizados rápidamente por numerosos individuos que crecieron y que seguramente comenzaron a competir por espacio y recursos, como se puede deducir de la marcada disminución en su densidad. En contraste, un cambio inesperado fue el gran aumento en la densidad de individuos del sotobosque del BM, el cual no parece estar relacionado con ningún proceso sucesional. No se puede descartar la posibilidad de que el cerco de alambre de púas y la consecuente eliminación de fauna herbívora haya contribuido también a este incremento, pero de ser así, habría que averiguar cuál fauna sería capaz de tener este efecto. Sin embargo, otra interpretación razonable es que este aumento sea resultado de una oscilación climática de mediano o largo plazo que haya generado condiciones favorables para la regeneración durante el periodo de estudio, semejante a fenómenos episódicos de establecimiento de plántulas en regiones áridas de América del Sur en años de El Niño

(Holmgren y Scheffer, 2001).

5.2.2 Diversidad y equitatividad florística de la comunidad

Durante los cinco años de sucesión secundaria que abarcó este estudio, la riqueza de especies aumentó en las etapas iniciales e intermedias hasta que pareció alcanzarse el máximo número de especies presentes en la comunidad, ya que después la riqueza permaneció constante. Estos patrones indican que la riqueza de especies aumenta o se mantiene constante, dependiendo de la etapa sucesional, *i.e.* normalmente no hay pérdidas absolutas de especies. El incendio mencionado antes fue responsable de la disminución de la riqueza en un acahual, en donde se perdieron siete especies, aunque la diversidad de Shannon y la equitatividad no se vieron afectadas. De hecho, estas variables aumentaron en todos los acahuales y, curiosamente, también en el BM, proporcionando evidencia a favor del ciclo climático mencionado en la sección anterior.

El sotobosque tuvo un comportamiento distinto, ya que los individuos de este componente del bosque parecen ser particularmente vulnerables en los acahuales más jóvenes, en los que hubo una pérdida marcada de riqueza en cinco años. Esta variable se recuperó en acahuales de mayor edad, quizá debido al reemplazo de las primeras especies colonizadoras por árboles y arbustos más competitivos.

5.2.3 Composición florística del dosel

Los datos quinquenales confirmaron la dominancia del grupo funcional conformado por las especies pioneras en las etapas sucesionales iniciales e intermedias, a la vez que señalaron la contribución de las especies del grupo funcional típico del BM reportados por Lebrija-Trejos *et al.* (2010b) a la estructura de la vegetación. Sin embargo, los resultados de este estudio también muestran que la composición de especies que conformó dichos grupos funcionales fue muy variable entre sitios. *Mimosa acantholoba* var. *eurycarpa* fue la especie principal en el grupo de las pioneras, pero en algunos sitios sucesionales jóvenes *M. tenuiflora* jugó el mismo papel. La dominancia de especies de *Mimosa* en etapas sucesionales tempranas en sitios de BTC (*sensu* Rzedowski, 1978) parece ser un fenómeno generalizado, como lo indica la dominancia de *M. arenaria* en la región de Chamela (Romero-Duque *et al.*, 2007).

Mientras más diversa sea una comunidad, mayor es la posibilidad de que haya solapamientos grandes en los requerimientos ecológicos de las especies que coexisten; esto hace muy difícil predecir cuáles especies conformarán los grupos funcionales del sistema

(Quesada *et al.*, 2009). El grupo de las especies típicas del BTC que fueron encontradas en los acahuales fue muy diverso y la especie dominante de cada sitio generalmente fue distinta en sitios con edad sucesional similar. Esta situación es congruente con la propuesta de la existencia de subgrupos funcionales dentro de este grupo de especies, caracterizados por rasgos ecofisiológicos y morfológicos que les permiten dominar en las distintas etapas sucesionales (Lebrija-Trejos, 2009; van den Elzen, 2010). La composición de especies de los bosques secundarios es particularmente sensible a numerosos factores azarosos, entre los que destacan la composición del bosque antes del disturbio y las especies de los individuos viables remanentes (como tocones y semillas), así como su capacidad de regeneración (Egler, 1954; Pickett, 1989; Myster y Pickett, 1990; Guariguata y Ostertag, 2002; Lebrija-Trejos, 2004), la fenología y el tipo de dispersión de las especies presentes en la vegetación que rodea el sitio abandonado (Guariguata y Ostertag, 2002), la distancia a la que se encuentra de la fuente de propágulos (Pickett, 1989), las poblaciones de dispersores y las de depredadores (Pickett, 1989; Guariguata y Ostertag, 2002), la disponibilidad de recursos en el suelo y la habilidad de las especies para captarlos (Guariguata y Ostertag, 2002), y la microtopografía o las condiciones ambientales al momento del abandono del sitio (Pickett, 1989; Peet, 1992).

Respecto a la presencia inusual de *M. acantholoba* en el sitio de BM, vale la pena mencionar que los individuos de esta especie estaban creciendo cerca de tocones de árboles muy grandes, aparentemente dejados por una extracción de madera muy antigua. Este hecho sugiere que *M. acantholoba* también es capaz de colonizar claros grandes en el BM.

5.3 Tasas relativas de cambio quinquenal de los atributos de la vegetación y de los procesos demográficos, y su relación con la edad sucesional

En diversos estudios las tasas de cambio en la vegetación han sido obtenidas indirectamente a partir de las tendencias sucesionales sugeridas por las cronosecuencias. Este procedimiento ha llevado a concluir que dichas tasas decrecen con la edad sucesional conforme las especies de crecimiento lento comienzan a predominar y los nutrientes del suelo van quedando capturados en la biomasa acumulada en las plantas (Huston y Smith, 1987; Foster y Tilman, 2000; Guariguata y Ostertag, 2002; Anderson, 2007; van Breugel *et al.*, 2006; Matthews y Endress, 2010). En este estudio se calcularon directamente las tasas relativas de cambio de cada sitio; esto hizo evidente que, al igual que las tasas de cambio inferidas de la cronosecuencia, la mayoría fueron altas en los acahuales jóvenes y bajas o constantes en los de mayor edad.

Además, las tasas de cambio en los sitios más desarrollados fueron similares a la tasa de cambio en el BM.

5.3.1 *Tasas quinquenales de las variables estructurales de la comunidad*

Las tasas relativas de cambio del área basal, la cobertura y la altura del dosel de cada acahual y del BM presentaron claramente el patrón esperado. Por el contrario, no hubo un patrón significativo en las tasas relativas de cambio de la densidad del dosel, aunque fue evidente que la densidad en los acahuales con edades iniciales de 0 y 1 año aumentó rápidamente (no fue posible calcular la tasa relativa de estos acahuales debido a que en el censo inicial ambos carecían de individuos con $DAP \geq 1$ cm). Asimismo, para el sotobosque no se encontró un patrón similar al del dosel, lo que se debe a que en los acahuales más jóvenes inicialmente había un gran número de individuos cuya densidad disminuyó rápidamente, reflejando los procesos de competencia y autoaclareo.

5.3.2 *Tasas quinquenales de las variables de diversidad*

Respecto a la tasa relativa de cambio de la riqueza de especies, en los acahuales jóvenes (5 a 20 años), dominados por especies pioneras de vida corta, la acumulación de especies fue rápida, en coincidencia con los modelos conceptuales de Christensen y Peet (1984), Guariguata y Ostertag (2002) y Kalacska *et al.* (2004). Bonet y Pausas (2004) concluyeron que la riqueza máxima total se presenta en las etapas iniciales de la sucesión (*ca.* 20 años de abandono), periodo en el que coexiste el mayor número de formas de vida y de estrategias de dispersión. En coincidencia con esta idea, en los acahuales de ese intervalo de edad estudiados se presentaron las mayores tasas de acumulación.

Respecto a las tasas de cambio en la riqueza del sotobosque, el patrón observado fue similar al del dosel, aunque hubo un pico intermedio menos pronunciado en el sotobosque. Este comportamiento puede deberse a que las especies ya estaban establecidas en el sotobosque, de modo que al crecer sólo cambiaron de categoría, lo que resultó en cambios más rápidos en el dosel, a diferencia del sotobosque, donde la incorporación de nuevas especies depende principalmente de procesos críticos como la colonización y el establecimiento de nuevos individuos. Una diferencia notable entre el dosel y el sotobosque es que en este último sí se registraron algunas tasas de cambio negativas. La pérdida de especies puede deberse a de interacciones competitivas (Christensen y Peet, 1984), las cuales probablemente son más intensas en el sotobosque.

En teoría, el BM debería albergar un número estable de especies, al menos en una escala quinquenal, por lo que se esperaba que su tasa de cambio en la riqueza de especies fuera baja. La riqueza del dosel de este sitio sólo aumentó 10%, si bien fue negativa en el sotobosque, mostrando una congruencia general con la expectativa.

5.3.3 *Tasas demográficas quinquenales*

El cambio en la estructura de una comunidad a través del tiempo se deriva de los cambios en el crecimiento, el reclutamiento y la mortalidad de las especies que la constituyen (van Breugel *et al.*, 2006). Los resultados de este estudio indican que la tasa de crecimiento de los individuos del dosel determina la tasa de cambio en la estructura de la vegetación sucesional. A diferencia de los resultados de Lebrija-Trejos *et al.* (2010a), las tasas quinquenales mostraron que el reclutamiento, la mortalidad y la supervivencia fueron constantes durante la sucesión; éste no fue el caso de la tasa de cambio quinquenal del área basal y de la proporción de individuos que pasaron a una categoría diamétrica superior (crecimiento), los cuales dependieron de la edad sucesional. El crecimiento fue más rápido al inicio de la sucesión, seguramente debido a las historias de vida de las especies dominantes en dichas etapas serales. Es posible encontrar patrones dependientes de la edad sucesional en las tasas de los procesos demográficos si se analizan por separado para cada grupo funcional o por categorías de tamaño de los individuos. En el primer caso, por ejemplo, Lebrija-Trejos *et al.* (2010a) encontraron que los promedios anuales de las tasas de cambio de estas variables desglosados por grupos funcionales no son constantes durante la sucesión. En el segundo caso, en el presente estudio se encontró que los individuos grandes sobrevivieron más que los de menor tamaño, con excepción del acahual quemado y el otro donde hubo mortalidad sincrónica de individuos de especies pioneras, ya que ambos eventos afectaron principalmente a los individuos grandes.

En el sotobosque se observó un panorama distinto, ya que allí los procesos de mortalidad y supervivencia determinaron la estructura de la comunidad. Las tasas de cambio de ambos procesos reflejaron el comportamiento esperado, es decir, una mortalidad baja en etapas avanzadas de la sucesión (y en el bosque maduro), y una mortalidad alta en etapas tempranas, cuando las condiciones ambientales, especialmente las temperaturas altas (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a, enviado), representan filtros fuertes para el establecimiento y la supervivencia de los individuos pequeños del sotobosque, lo que repercute en la capacidad de adquisición y conservación de los recursos (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a).

5.4 Tendencias sucesionales de los atributos de la vegetación secundaria: comparación de dos censos en años diferentes

Lebrija-Trejos *et al.* (2010b) concluyeron que la mayoría de los cambios sucesionales en la comunidad de estudio son predecibles. Por lo tanto, se esperaba que los modelos de las tendencias sucesionales inferidas a partir de la cronosecuencia en 2003 predijeran los atributos de la comunidad vegetal observados en cada parcela de bosque secundario en 2008. Los patrones sucesionales de los atributos estructurales (área basal, cobertura, densidad, altura del dosel) y de riqueza y diversidad obtenidos en 2003 describieron incrementos temporales de distinta rapidez, dependiendo de la edad sucesional del sitio (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008). Los resultados de este estudio confirman que los atributos mantuvieron las mismas tendencias cinco años después, lo que permite concluir que el modelo generado a partir del censo inicial de la cronosecuencia es suficientemente general como para describir la dinámica de la vegetación en la región (y quizá en otras similares). Los atributos comunitarios en conjunto, así como sus respectivas tasas quinquenales de cambio, dependen de la edad sucesional. La estructura y la diversidad de la vegetación secundaria, sus respectivas tasas relativas de cambio quinquenal y la composición de especies del sotobosque, se correlacionaron claramente con la edad sucesional. La mayoría de los modelos predijeron satisfactoriamente los atributos sucesionales, pero algunos tuvieron algunas particularidades que se discuten a continuación.

Se encontró que las variables estructurales en conjunto y sus tasas de cambio dependieron fuertemente de la edad sucesional. No obstante, al analizar la densidad por separado, no se encontró un patrón significativo respecto a la tendencia sucesional ni a la tasa de cambio relativa quinquenal. La densidad es un atributo demográfico diferente de los demás atributos estructurales, y de hecho Chazdon *et al.* (2007) concluyeron que no parece seguir un patrón predecible dependiente de la edad sucesional, lo cual se debe a que está potencialmente influenciada por una variedad de factores que operan en escalas temporales y espaciales distintas, cuyo efecto varía con el tamaño de los individuos. Sin embargo, si esta variable se analiza por grupos funcionales, como lo hicieron Lebrija-Trejos *et al.* (2010b), es posible discernir una tendencia clara: la densidad de las especies pioneras fue alta al inicio de la sucesión y decreció con el tiempo, conforme la densidad de las especies del BM aumentó.

A pesar de que la cobertura del dosel presentó un comportamiento predecible y fundamentalmente asintótico, los modelos obtenidos presentaron los valores de ajuste más

bajos entre las variables estructurales y sobrestimaron ligeramente tanto el límite superior como la rapidez con que éste es alcanzado. La competencia por luz provoca oscilaciones a corto plazo en esta variable (al analizar los cambios en la cobertura por categorías de tamaño, se observó que la cobertura de los individuos aumentó, y cuando se sobrelaparon las copas de los árboles, éstos perdieron cobertura, dejando espacios abiertos que posteriormente fueron ocupados, y así sucesivamente). Cabe la posibilidad de que a una escala temporal superiora cinco años no sea posible apreciar estas fluctuaciones en esta variable, y de esta forma su tendencia sucesional sería más predecible.

Los modelos relacionados con la diversidad presentaron el patrón asintótico esperado. Sin embargo, tanto las tendencias sucesionales de 2003, particularmente las de los índices de diversidad y equitatividad de Shannon, así como el modelo de los atributos de diversidad en conjunto, tendieron a subestimar los valores registrados en 2008.

Por último, la composición de especies del dosel y su abundancia no dependieron fuertemente de la edad sucesional, a diferencia del sotobosque, donde se mantuvieron sin cambios drásticos cinco años después. El análisis utilizado no permitió discernir si el resultado obtenido para el dosel se debió a que la tasa de recambio de especies fue muy alta o si la abundancia de especies cambió notablemente en cinco años. Contrario a los resultados descritos, Peña-Claros (2003) concluyó que la tasa de cambio en la composición de especies del dosel de un bosque tropical sub-perennifolio es más lenta que la del sotobosque debido a la presencia de especies pioneras de rápido crecimiento que suprimen a las demás especies; asimismo, esta conclusión coincide con Peet (1992), quien afirmó que la composición de especies es más predecible en ambientes donde la competencia es más intensa. A partir de estas consideraciones, cabe la posibilidad de que en los estadios sucesionales del sotobosque del BTC las especies pioneras supriman efectivamente el recambio de especies, mientras que en el dosel no suceda así. Alternativamente, es posible que en el dosel la composición de especies en 2003 haya sido similar a la de 2008, pero que la abundancia de cada una de estas especies haya cambiado drásticamente.

5.5 Herramientas para estudiar la sucesión secundaria: comparación de los modelos HOF con modelos no lineales

Los resultados de este estudio sugieren que los modelos HOF no son la mejor herramienta para estudiar la sucesión secundaria, ya que éstos describieron las tendencias sucesionales con

menor detalle y precisión que los dos modelos no lineales utilizados como alternativa. Con base en los modelos HOF se concluyó que la mayoría de los modelos de los atributos de la vegetación generados a partir de la cronosecuencia no cambiaron con el año de censo, a excepción del índice de equitatividad de Shannon y la densidad. En detalle, esta conclusión derivada del uso de los modelos HOF significa que el año en que se obtuvieron los datos no implicó un sesgo experimental (*i.e.* la tendencia de aumento de los atributos de la vegetación hasta llegar a un límite superior no cambió). Sin embargo, no fue posible conocer la tendencia sucesional de la densidad de individuos debido a que esta variable no presentó el comportamiento descrito por alguno de los cinco modelos HOF, ni tampoco fue posible conocer la tendencia sucesional de la equitatividad en la composición de especies de 2008, cuyo modelo cambió dependiendo del año de censo. Por el contrario, al ajustar los datos de 2003 a un conjunto de modelos no lineales con ciertas restricciones, además de concluir nuevamente que la mayoría de los modelos de los atributos de la vegetación de 2008 no cambiaron con el año de censo, se observó que el modelo de sucesión secundaria es fundamentalmente asintótico, con la misma excepción de la densidad. Además, los dos modelos alternativos permitieron analizar con mayor detalle las tendencias de diversidad y de equitatividad, mostrando que los valores de 2008 fueron subestimados por los modelos de 2003, debido a que la rapidez con la que aumentaron hacia 2008 fue mayor.

Es importante determinar la rapidez con la que se recuperan los atributos del bosque secundario durante la sucesión para diversos propósitos (Álvarez-Yépez *et al.*, 2008). Los modelos asintóticos utilizados en este estudio son herramientas que proporcionan información detallada al respecto. Por ejemplo, al describir la riqueza de especies en 2008 con un modelo alternativo se encontró que, a diferencia de lo que sucede en acahuales derivados de bosque tropical perennifolio (Ewel, 1980; Finegan, 1996), la riqueza de los acahuales derivados del BTC no se recupera tan rápidamente, confirmando los resultados obtenidos a partir del análisis estático de 2003 (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008).

5.5.1 *El patrón asintótico de la sucesión secundaria y sus variaciones*

Únicamente dos modelos describieron los atributos de la vegetación secundaria y del BM en los dos años distintos del censo de la cronosecuencia, y ambos describieron una tendencia asintótica respecto al tiempo de abandono para cualquier atributo estructural o florístico de la vegetación secundaria. Las variaciones en la rapidez con que se alcanza el límite superior, así como en el límite superior mismo, dependen de la variable en cuestión: si es una variable

estructural (excepto la densidad) o si es la riqueza de especies, las variaciones serán mínimas debido a que estas variables dependen fundamentalmente de la edad sucesional, y en consecuencia son predecibles. Por lo tanto, el año en que fue censada la cronosecuencia es irrelevante, es decir, no repercute en las tendencias inferidas. Sin embargo, si se trata de los índices de diversidad y de equitatividad de Shannon, se debe tomar en cuenta que la rapidez con la que alcanzan el límite superior varía dependiendo del año de censo.

5.6 La edad sucesional como factor determinante de los atributos de la vegetación secundaria

Los cambios en las condiciones ambientales a través del tiempo, algunas generadas por la misma vegetación, dirigen la dinámica sucesional de forma predecible (Peet, 1992; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a), sobreponiéndose a la heterogeneidad de cada sitio y a la variabilidad ambiental interanual. La edad de abandono es una variable substituta para el conjunto de condiciones e interacciones que han determinado el comportamiento de la comunidad vegetal en el pasado (Pickett, 1989); por lo tanto, a cada edad sucesional le corresponde una estructura, una diversidad florística y una cierta tasa sucesional determinadas. Este estudio apoya el determinismo de la dinámica sucesional a la vez que reconoce que existe una divergencia en la composición y la abundancia de las especies (Peet, 1992; Hobbs *et al.*, 2007), es decir, estas variables no son predecibles en el dosel de los acahuals derivados del BTC. Cada sitio sucesional representa una pequeña muestra del total del ensamble de especies que muy probablemente está influenciada por procesos estocásticos (Purata, 1986). A pesar de esto, el hecho de que tanto las tendencias sucesionales –en especial las estructurales– así como las tasas de cambio obtenidas no dependan de las especies particulares presentes, permite hacer generalizaciones y comparaciones con otros sitios (Peet, 1992).

5.6.1 Implicaciones metodológicas

Si fuera necesario cambiar la frecuencia del censo de la cronosecuencia de anual a quinquenal, se deben hacer las siguientes consideraciones basadas en la edad de la vegetación sucesional, el atributo sucesional en cuestión y su tasa de cambio. En primer lugar, la realización quinquenal de los censos puede ocultar cambios en los acahuals más jóvenes, pero prácticamente no deja de revelar ningún aspecto acerca de los sitios más maduros,

debido a que la tasa de cambio de estos últimos es baja. Sin embargo, la sucesión secundaria, al ser un proceso complejo, requiere de análisis particulares que dependen de las variables de medición, ya que cada una se comporta de forma distinta. El uso de diferentes frecuencias de análisis (resolución temporal del estudio) se puede justificar cuando se desea estudiar atributos con tasas de cambio lentas como la composición de especies del sotobosque, o también para atributos que fluctúan como la cobertura del dosel, así como para otras variables estructurales predecibles como el área basal y la altura del dosel. Por el contrario, variables como la densidad, la composición de especies del dosel y los índices de diversidad y de equitatividad de Shannon son menos predecibles, lo que dificulta su estudio mediante censos quinquenales. De todas maneras, se puede concluir en general que la frecuencia quinquenal del censo ha mostrado una gran coincidencia con la mayoría de los resultados obtenidos a partir de la elaboración de censos anuales (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008, 2010b).

5.7 Perspectivas

Este estudio aporta nuevas estrategias de análisis de la vegetación secundaria derivada de los bosques tropicales caducifolios y proporciona nuevas herramientas para la descripción, el análisis y la predicción de la sucesión secundaria, tanto en la zona de estudio como en otras de características similares, particularmente los modelos no lineales asintóticos alternativos a los modelos HOF.

La sucesión secundaria es un proceso a largo plazo que rebasa el tiempo que generalmente se asigna a un proyecto de investigación e incluso, en muchos casos, la vida de una persona. En este estudio se dio seguimiento a una cronosecuencia para analizar los cambios ocurridos en el primer quinquenio de la vegetación en distintas etapas de desarrollo sucesional. En la escala temporal a la que ocurre un fenómeno de sucesión secundaria, es claro que éste no fue un estudio a largo plazo (más de diez años), aunque el hecho de contar con parcelas permanentes abre la posibilidad de dar seguimiento a la sucesión durante algunos años más.

LITERATURA CITADA

- Álvarez, R.L. 1994. Geografía General del Estado de Oaxaca. Carteles Editores, Oaxaca.
- Álvarez-Yépez, J.C., Martínez-Yrizar, A., Búrquez, A. y Lindquist, C. 2008. Variation in vegetation structure and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical dry forests in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management*, 256:355-366.
- Anderson, K.J. 2007. Temporal patterns in rates of community change during succession. *American Naturalist*, 169:780-793.
- Anónimo. 1981. Atlas Nacional del Medio Físico. Secretaría de Programación y Presupuesto, México, D.F.
- Bakker, J.P., Olff, H.J., Willems, J.H. y Zobel, M. 1996. Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science*, 7:147-156.
- Berkowitz, A.R., Kolasa, J., Peters, R.H. y Pickett, S.T.A. 1988. How far in space and time can the results from a single long-term study be extrapolated? *En: Likens, G.E. (ed.). Long-Term Studies in Ecology: Approaches and Alternatives*. Pp. 192-198, Springer-Verlag, Nueva York.
- Bonet, A. y Pausas, J.G. 2004. Species richness and cover along a 60-year chronosequence in old-fields of southeastern Spain. *Plant Ecology*, 174:257-270.
- Brienen, R.J.W., Lebrija-Trejos, E., van Breugel, M., Pérez-García, E.A., Bongers, F., Meave, J.A. y Martínez-Ramos, M. 2009. The potential of tree rings for the study of forest succession in southern Mexico. *Biotropica*, 41:186-195.
- Brown, S. y Lugo, A.E. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology*, 6:1-32.
- Challenger, A. y J. Soberón. 2008. Los ecosistemas terrestres. *En: Capital Natural de México, Vol. I: Conocimiento Actual de la Biodiversidad*. Pp. 87-108, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Chazdon, R.L., Letcher, S.G., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F. y Finegan, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 362:273-289.
- Christensen, N.L. y Peet, R.K. 1984. Convergence during secondary forest succession. *Journal of Ecology*, 72:25-36.
- Condit, R., Hubbell, S.P. y Foster, R.B. 1992. Short-term dynamics of a neotropical forest. *BioScience*, 42:822-828.

- Connell, J.H. y Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, 111:1119-1144.
- Cortés-González, J.J. 2007. Variabilidad intracultural y pérdida del conocimiento sobre el entorno natural en una comunidad zapoteca del sur de México (Nizanda, Oaxaca). Tesis de Maestría, Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Cottam, G. y Curtis, J.T. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology*, 37:451-460.
- Cramer, V.A., Hobbs, R.J. y Standish, R.J. 2008. What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends in Ecology and Evolution*, 23:104-112.
- DeWalt, S.J., Maliakal, S.K. y Denslow, J.S. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management*, 182:139-151.
- Durán, E., Balvanera, D., Lott, E., Segura, G., Pérez-Jiménez, A., Islas, A. y Franco, M. 2002. Estructura, composición y dinámica de la vegetación. *En*: Noguera, F.A., Vega, J.H., García, A.N. y Quesada, M. (eds.). *Historia Natural de Chamela*. Pp. 443-472, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Egler, F.E. 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio*, 4:412-417.
- Escamilla-Zerón, J.G. En prep. Dinámica de la selva tropical estacionalmente seca de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. Tesis de Maestría, Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Ewel, J. 1980. Tropical succession: manifold routes to maturity. *Biotropica*, 12:2-7.
- Facelli, J.M. y D'Angela, E. 1990. Directionality, convergence, and rate of change during early succession in the Inland Pampa, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 1:255-260.
- Fearnside, P.M. y Guimaraes, W.M. 1996. Carbon uptake by secondary forests in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 80:35-46.
- Feldpausch, T.R., Prates-Clark, C.d.C., Fernandes, E.C. y Riha, S.J. 2007. Secondary forest growth deviation from chronosequence predictions in central Amazonia. *Global Change Biology*, 13:967-979.
- Fernandes, D.N. y Sanford, R.L. 1995. Effects of recent land-use practices on soil nutrients and succession under tropical wet forest in Costa Rica. *Conservation Biology*, 9:915-

922.

- Finegan, B. 1996. Pattern and process in Neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution*, 11:119-124.
- Foster, B.L. y Tilman, D. 2000. Dynamic and static views of succession: testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology*, 146:1-10.
- Franklin, J.F. 1988. Importance and justification of long-term studies in ecology. *En: Likens G.E. (ed.). Long-Term Studies in Ecology: Approaches and Alternatives*. Pp. 3-19, Springer-Verlag, Nueva York.
- Gallardo-Cruz, J.A., Pérez-García, E.A. y Meave, J.A. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda, (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 76:19-35.
- Gallardo-Cruz, J.A., Pérez-García, E.A. y Meave, J.A. 2009. β -Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology*, 24:473-482.
- Gallardo-Cruz, J.A., Meave, J.A., Pérez-García, E.A. y Hernández-Stefanoni J.L. 2010. Spatial structure of plant communities in a complex tropical landscape: implications for β -diversity. *Community Ecology*, 11:202-210.
- García, E. 1988. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Edición de la autora, México D.F.
- Gleason, H. A. 1927. Further views on the succession-concept. *Ecology*, 8:299-326.
- Gomes, E.P.C., Mantovani, W. y Kageyama, P.Y. 2003. Mortality and recruitment of trees in a secondary montane rain forest in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 63:47-60.
- Gotelli, N.J. y Entsminger, G.L. 2001. *EcoSim: Null Models Software for Ecology*, ver. 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear.
<http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>
- Guadarrama-Chávez, M.P. 2008. Diversidad y funcionalidad de los hongos micorrizógenos arbusculares en comunidades secundarias de selva baja caducifolia. Tesis de Doctorado. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Guariguata, M.R. y Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148:185-206.

- Guariguata, M.R. y Ostertag, R. 2002. Sucesión secundaria. *En*: Guariguata M.R. y Kattan G.H. (eds.). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Pp. 591-623, Libro Universitario Regional, Cartago, Costa Rica.
- Hartshorn, G.S. 1980. Neotropical Forest Dynamics. *Biotropica*, 12:23-30.
- Henderson, A. y Seaby, M.H. 1999. Community Analysis Package, ver. 1.2. Pisces Conservation Ltd, R.U.
- Heredia-Morales, A.C. 2009. Diversidad de la avifauna en un gradiente sucesional de la selva baja caducifolia de Nizanda, Oaxaca. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Hobbs, R.J., Jentsch, A. y Temperton, V.M. 2007. Restoration as a process of assembly and succession mediated by disturbance. *En*: Walker L.R. y Walker J. (eds.). *Linking Restoration and Ecological Succession*. Pp. 150-167, Springer, Nueva York.
- Holmgren, M. y Scheffer, M. 2001. El Niño as a window of opportunity for the restoration of degraded arid ecosystems. *Ecosystems*, 4:151-159.
- Huisman, J., Olff, H. y Fresco, L.F.M. 1993. A hierarchical set of models for species response analysis. *Journal of Vegetation Science*, 4:37-46.
- Huston, M. y Smith, T. 1987. Plant succession: life history and competition. *American Naturalist*, 130:168-198.
- ITTO (International Tropical Timber Organization). 2002. Guidelines for the restoration, management and rehabilitation of degraded and secondary tropical forests, ITTO Policy Development Series no. 13. Yokohama.
- Johnson, E.A. y Miyanishi, K. 2007. Disturbance and succession. *En*: Johnson E.A. y Miyanishi K. (eds.) *Plant Disturbance Ecology. The Process and the Response*. Pp. 1-14, Elsevier/ Applied Science, Amsterdam.
- Kalacska, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Calvo-Alvarado, J.C., Quesada, M., Rivarda, B. y Janzen, D.H. 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 200:227-247.
- Kennard, D.K. 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, 18:53-66.
- Kovach, W.L. 2005. MVSP: A MultiVariate Statistical Package for Windows, ver. 3.1. Kovach Computing Services, Pentraeth, Gales, R.U.

- Kratz, T.K., Deegan, L.A., Harmon, M.E. y Lauenroth, W.K. 2003. Ecological variability in space and time: insights gained from the US LTER Program. *BioScience*, 53:57-67.
- Lebrija-Trejos, E. 2004. Secondary succession in a tropical dry forest of southern Mexico. Tesis de Maestría, Wageningen University, Wageningen, Países Bajos.
- Lebrija-Trejos, E. 2009. Tropical dry forest recovery: processes and causes of change. Tesis de Doctorado, Wageningen University, Wageningen, Países Bajos.
- Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez-García, E.A. y Meave, J.A. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*, 40:422-431.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Bongers, F. y Poorter, L. 2010a. Functional traits and environmental filtering drive community assembly species-rich tropical system. *Ecology*, 91:386-398.
- Lebrija-Trejos, E., Meave, J.A., Poorter, L. Pérez-García, E.A. y Bongers, F. 2010b. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12:267-275.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Poorter, L. y Bongers F. En revisión. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*.
- Luken, J.O. 1990. Directing ecological succession. Chapman and Hall, Londres.
- Magurran, A.E. 2004. Measuring Biological Diversity. Blackwell Science, Oxford.
- Maass, J.M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. *En: Bullock, S.H., Mooney, H.A. y Medina, E. (eds.) Seasonally Dry Tropical Forests*. Pp. 399-422, Cambridge University Press, Cambridge.
- Matthews, J.W. y Endress, A.G. 2010. Rate of succession in restored wetlands and the role of site context. *Applied Vegetation Science*, 13:346-355.
- Mena-Gallardo, A. 2009. Variación del banco de semillas a lo largo de la sucesión secundaria de un bosque tropical caducifolio del sur de México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Michalet, R., Brooker, R.W., Cavieres, L.A., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Pugnaire, F.I., Valiente-Banuet, A. y Callaway, R.M. 2006. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters*, 9:767-773.

- Miranda, F. y Hernández-X., E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28:29-179.
- Mooney, H.A., Bullock, S.H. y Medina, E. 1995. Introduction. *En: Bullock, S.H., Mooney, H.A. y Medina, E. (eds.). Seasonally Dry Tropical Forests*. Pp. 1-8, Cambridge University Press, Cambridge.
- Murphy, P.G. y Lugo, A.E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17:67-88.
- Murphy, P.G. y Lugo, A.E. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. *En: Bullock, S.H., Mooney, H.A. y Medina, E. (eds.). Seasonally Dry Tropical Forests*. Pp. 9-33, Cambridge University Press.
- Myster, R.W. y Pickett, S.T.A. 1990. Initial conditions, history and successional pathways in ten contrasting old fields. *American Midland Naturalist*, 124:231-238.
- Peet, R.K. 1992. Community structure and ecosystem function. *En: Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K. y Veblen, T.T. (eds.) Plant Succession. Theory and prediction*. Pp. 103-151, Chapman and Hall, Londres.
- Peña-Claros, M. 2003. Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica*, 35:450-461.
- Pérez-García, E.A. y Meave, J.A. 2004. Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region in southern México. *Plant Ecology*, 175:147-163.
- Pérez-García, E.A., Meave, J.A. y Gallardo, C. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana*, 56:19-88
- Pérez-García, E.A., Meave, J.A. y Salas, S. 2010a. Nizanda, Oaxaca. *En: Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury, J. y Dirzo, R. (eds.). Diversidad, Amenazas y Áreas Prioritarias para la Conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*. Pp. 538-542, Fondo de Cultura Económica y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Villaseñor, J.L., Gallardo-Cruz, J.A. y Lebrija-Trejos, E. 2010b. Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, México. *Folia Geobotanica*, 45:143-161.
- Pérez-García, E. A. y Romero-Romero, M.A. 2006. Plan de manejo de las áreas de protección ejidal en Mena-Nizanda, Asunción Ixtaltepec, Oaxaca. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (documento inédito). México, D.F.

- Pérez-Gutiérrez, R., Solari, L.A., Gómez-Tuena, A. y Valencia, V.A. 2009. El terreno cuicateco: ¿cuenca oceánica con influencia de subducción del Cretácico Superior en el sur de México? Nuevos datos estructurales, geoquímicos y geocronológicos. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26:222-242.
- Pickett, S.T.A. 1976. Succession: an evolutionary interpretation. *American Naturalist*, 110:107-119.
- Pickett, S.T.A. 1989. Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. *En: Likens G.E. (ed.). Long-Term Studies in Ecology*. Pp. 110-135, Springer-Verlag, Nueva York.
- Purata, S.E. 1986. Floristic and structural changes during old-field succession in the Mexican tropics in relation to site history and species availability. *Journal of Tropical Ecology*, 2:257-276.
- Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Alvarez-Añorve, M.Y., Stoner, K.E., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espírito-Santo, M.M., Fagundes, M., Fernandes, G.W., Gamon, J.A., Lopezaraiza-Mikel, M., Lawrence, D., Morellato, L.P.C., Powers, J.S., Neves, F.d.S., Rosas-Guerrero, V., Sayago, R. y Sanchez-Montoya, G. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, 258:1014-1024.
- R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing, versión 2.11.0. R Foundation for Statistical Computing, Viena, Austria.
<http://www.R-project.org>.
- Romero-Duque, L.P., Jaramillo, V.J. y Pérez-Jiménez, A. 2007. Structure and diversity of secondary tropical dry forests in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest Ecology and Management*, 253:38-47.
- Ruiz, J., Fandiño, M.C. y Chazdon, R.L. 2005. Vegetation structure, composition, and species richness across a 56-year chronosequence of dry tropical forest on Providencia Island, Colombia. *Biotropica*, 37:520-530.
- Rykiel, E.J. 1985. Towards a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology*, 10:361-365.
- Rzedowski, J. 1978, *Vegetación de México*. Limusa, México, D.F.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., Quesada, M., Rodríguez, J.P., Nassar, J.M., Stoner, K.E., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E.L., Calvo-Alvarado, J.C., Kalacska, M., Fajardo, L., Gamon, J.A. y Cuevas-Reyes, P. 2005. Research priorities for neotropical dry forests. *Biotropica*,

- 37:477-485.
- Sheil, D. 1995. A critique of permanent plot methods and analysis with examples from Budongo Forest, Uganda. *Forest Ecology and Management*, 77:11-34.
- Sheil, D., Jennings, S. y Savill, P. 2000. Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, a Ugandan rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 18:765-800.
- Shugart, H.H. 2003. Secondary succession. *En: Encyclopedia of Life Sciences*, John Wiley & Sons. Published online. doi: 10.1038/npg.els.0003182.
- Silver, W.L., Ostertag, R. y Lugo, A.E. 2000. The potential for carbon sequestration through reforestation of abandoned tropical agricultural and pasture lands. *Restoration Ecology*, 8:394-407.
- TableCurve 2D Software. 1994. Ver. 3. Jandel Scientific Software SPSS Science. Chicago.
- Trejo, I. y Dirzo, R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94:133-142.
- Stoner, K.E. y Sanchez-Azofeifa, G.A. 2009. Ecology and regeneration of tropical dry forests in the Americas: implications for management. *Forest Ecology and Management*, 258:903-906.
- van Breugel, M., Martínez-Ramos, M. y Bongers, F. 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 22:663-674.
- van den Elzen, E. 2010. Functional ecology of dry secondary succession. Tesis de Maestría, Wageningen University, Wageningen, Países Bajos.
- Walker, L.R., Wardle, D.A., Bardgett, R.D. y Clarkson, B.D. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology*, 98:725-736.

ANEXO I. Lista de especies presentes en los sitios permanentes de vegetación secundaria en Nizanda, Oaxaca, México, que fueron mencionadas en el texto.

Familia	Especie
Apocynaceae	<i>Cascabela ovata</i> (Cav.) Lippold
Bignoniaceae	<i>Arrabidaea</i> aff. <i>pubescens</i> (L.) A.H.Gentry
Bombacaceae	<i>Ceiba parvifolia</i> Rose
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.
Burseraceae	<i>Bursera ovalifolia</i> (Schltdl.) Engl.
Cactaceae	<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> (Engelm. ex S.Watson) Britton et Rose
Cactaceae	<i>Pilosocereus collinsii</i> (Britton et Rose) Byles et G.D.Rowley
Caesalpiniaceae	<i>Caesalpinia exostemma</i> DC.
Caesalpiniaceae	<i>Senna holwayana</i> (Rose) H.S.Irwin et Barneby
Euphorbiaceae	<i>Cnidoscolus megacanthus</i> Breckon
Euphorbiaceae	<i>Croton pseudoniveus</i> Lundell
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.
Fabaceae	<i>Aeschynomene compacta</i> Rose
Fabaceae	<i>Indigofera lancifolia</i> Rydb.
Fabaceae	<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth ex Walp.
Fabaceae	<i>Lonchocarpus lanceolatus</i> Benth.
Mimosaceae	<i>Leucaena lanceolata</i> S.Watson
Mimosaceae	<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F.Macbr.
Mimosaceae	<i>Mimosa acantholoba</i> (Humb. et Bonpl. ex Willd.) Poir. var. <i>eurycarpa</i> (B.L.Rob.) Barneby
Mimosaceae	<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir.
Mimosaceae	<i>Zapoteca formosa</i> (Kunth) H.M.Hern. subsp. <i>rosei</i> (Wiggins) H.M.Hern.
Rubiaceae	<i>Randia thurberi</i> S.Watson
Sapindaceae	<i>Thouinia villosa</i> DC.
Sapindaceae	<i>Serjania triquetra</i> Radlk.

ANEXO II. Variables estructurales y de diversidad del dosel en sitios de vegetación secundaria, en 2003 y 2008.

Edad de abandono		Área basal (m ² /ha)		Cobertura (m ² /ha)		Densidad (ind./ha)		Altura del dosel (m)		Riqueza de especies		H' Shannon		J' Shannon	
2003	2008	2003	2008	2003	2008	2003	2008	2003	2008	2003	2008	2003	2008	2003	2008
0	5	0.0	3.3	0.0	8098.4	0	2000	1.0	3.5	0	8	0.00	1.68	0.00	0.81
1	6	0.0	4.7	0.0	17470.6	0	5100	1.2	3.3	0	8	0.00	0.82	0.00	0.40
3	8	3.2	7.5	11716.4	18037.8	3450	3325	3.3	5.8	3	6	0.25	0.96	0.23	0.53
5	10	3.6	9.0	10945.2	20080.8	1050	1950	3.4	5.3	9	9	0.00	1.67	0.00	0.76
7	12	9.3	12.5	22964.0	27764.0	6150	5700	4.0	5.0	18	19	1.85	2.04	0.64	0.69
9	14	7.0	10.6	26870.2	28013.3	7400	6750	5.1	5.2	10	21	0.98	1.88	0.43	0.62
10	15	8.9	11.9	27006.6	30159.4	3750	3300	4.5	6.1	10	14	1.31	1.85	0.57	0.70
11	16	14.3	12.5	34138.9	24212.4	6125	3200	7.2	6.3	27	20	2.44	2.50	0.74	0.83
16	21	13.5	14.3	33130.7	26423.5	7475	4525	7.2	7.1	14	15	1.56	1.79	0.59	0.66
18	23	13.8	16.6	29376.9	33617.3	3675	4275	6.4	6.2	12	25	1.55	2.43	0.63	0.75
23	28	11.3	11.7	26765.8	19664.0	3275	2850	6.3	6.1	6	13	0.83	1.92	0.47	0.75
30	35	12.9	17.1	32406.5	34357.3	5025	5200	6.4	6.6	18	26	2.01	2.57	0.70	0.79
36	41	25.5	23.2	41469.7	32000.0	7350	6450	6.6	6.2	35	38	2.89	3.10	0.81	0.85
40	45	19.5	22.6	31980.8	30832.3	5750	4525	6.7	7.1	26	26	2.66	2.74	0.82	0.84
(54)	59		26.4		31290.0		6175		6.5		31		2.7		0.78
(58)	63		24.2		41946.3		4225		8.5		33		3.0		0.84
BM	BM	28.5	30.8	41728.1	40326.7	7200	6200	7.3	7.3	34	34	2.99	3.10	0.85	0.88

ANEXO III. Variables estructurales y de diversidad del sotobosque en sitios de vegetación secundaria, en 2003 y 2008. ND = dato no disponible porque la parcela no había sido establecida en ese año.

Edad de abandono (años)		Área basal (cm ² /400m ²)		Densidad (ind./400m ²)		Riqueza de especies		H' Shannon		J' Shannon	
2003	2008	2003	2008	2003	2008	2003	2008	2003	2008	2003	2008
0	5	122.2	533.7	237	43	19	15	1.34	2.33	0.46	0.86
1	6	155.4	595.3	206	87	17	14	1.9	1.86	0.67	0.70
3	8	82.5	181.2	138	85	16	16	2.1	2.44	0.76	0.88
5	10	96.4	281.9	62	61	15	18	2.33	2.35	0.86	0.81
7	12	59.9	148.0	110	70	27	24	2.68	2.67	0.81	0.84
9	14	41.7	143.8	62	49	18	22	2.33	2.74	0.81	0.89
10	15	32.2	47.1	52	118	18	22	2.4	2.09	0.83	0.68
11	16	76.8	93.1	79	43	24	21	2.66	2.73	0.84	0.90
16	21	59.4	168.5	100	56	20	21	2.52	2.71	0.84	0.89
18	23	140.6	227.8	264	155	50	51	2.69	3.28	0.69	0.83
23	28	402.6	330.1	67	107	27	32	3.03	3.05	0.92	0.88
30	35	92.4	275.9	116	104	33	35	3.03	3.06	0.87	0.86
36	41	47.0	63.8	65	66	31	33	3.19	3.28	0.93	0.94
40	45	70.6	151.9	99	126	39	40	3.04	2.99	0.83	0.81
BM	BM	48.1	81.8	151	224	28	23	2.43	2.77	0.73	0.88
(54)	59	ND	97.9	ND	73	ND	18	ND	2.29	ND	0.79
(58)	63	ND	74.2	ND	60	ND	29	ND	3.06	ND	0.91

08 **ANEXO IV.** Tasas relativas de los procesos demográficos del dosel y del sotobosque en sitios de vegetación secundaria, calculadas para el periodo quinquenal 2003-2008.

Edad de abandono		Supervivencia		Mortalidad		Reclutamiento		Crecimiento	Decremento	Permanencia
2003	2008	Sotobosque	Dosel	Sotobosque	Dosel	Sotobosque	Dosel	Dosel	Dosel	Dosel
0	5	6.3		93.7		11.8				
1	6	20.4		79.6		21.8				
3	8	31.2	0.70	68.8	0.30	30.4	0.52	0.48	0.00	0.22
5	10	43.5	1.00	56.5	0.00	54.8	1.31	0.86	0.00	0.14
7	12	47.3	0.89	52.7	0.11	16.4	0.19	0.33	0.01	0.56
9	14	37.1	0.59	62.9	0.41	41.9	0.42	0.21	0.01	0.37
10	15	42.3	0.69	57.7	0.31	184.6	0.27	0.16	0.00	0.53
11	16	25.3	0.49	74.7	0.51	29.1	0.10	0.14	0.00	0.34
16	21	17.0	0.48	83.0	0.52	39.0	0.16	0.12	0.02	0.34
18	23	33.7	0.61	66.3	0.39	25.0	0.59	0.16	0.03	0.41
23	28	67.2	0.58	32.8	0.42	92.5	0.40	0.17	0.00	0.41
30	35	48.3	0.72	51.7	0.28	41.4	0.40	0.17	0.00	0.55
36	41	61.5	0.79	38.5	0.21	40.0	0.18	0.12	0.00	0.67
40	45	53.5	0.68	46.5	0.32	73.7	0.16	0.08	0.01	0.60
BM	BM	98.7	0.71	1.3	0.29	49.7	0.25	0.04	0.02	0.65

ANEXO V. Tasas absolutas de cambio quinquenal de los procesos demográficos del dosel y del sotobosque de 2003 a 2008

Edad de abandono		Supervivencia		Mortalidad		Reclutamiento		Cambio a dosel
2003	2008	Sotobosque	Dosel	Sotobosque	Dosel	Sotobosque	Dosel	Sotobosque
0	5	15	-	222	-	28	2000	0
1	6	42	-	164	-	45	5100	5
3	8	43	2400	95	1050	42	1800	0
5	10	27	1050	35	0	34	1375	1
7	12	52	5475	58	675	18	1175	0
9	14	23	4375	39	3025	26	3100	1
10	15	22	2575	30	1175	96	1025	0
11	16	20	2975	59	3150	23	625	1
16	21	17	3600	83	3875	39	1200	1
18	23	89	2250	175	1425	66	2150	0
23	28	45	1900	22	1375	62	1300	0
30	35	56	3600	60	1425	48	2025	2
36	41	40	5800	25	1550	26	1350	1
40	45	53	3925	46	1825	73	925	1
BM	BM	149	5125	2	2075	75	1775	1

ANEXO VI. Modelos HOF a los cuales se ajustaron los datos de 2003 y de 2008.

	Atributos de diversidad						Atributos estructurales							
	Riqueza		H' Shannon		J' Shannon		Altura		Densidad		Área basal		Cobertura	
	2003	2008	2003	2008	2003	2008	2003	2008	2003	2008	2003	2008	2003	2008
Modelo	2	2	2	2	2		3	3			2	2	3	3
R²	0.45	0.70	0.57	0.67	0.58		0.90	0.93			0.82	0.82	0.91	0.88
R² ajust.	0.40	0.66	0.50	0.64	0.50		0.87	0.91			0.79	0.79	0.89	0.85
EE	7.7	5.8	0.7	0.5	0.2		0.8	0.7			3.7	3.1	4122.1	4174.9
Fstat	11.77	33.28	16.14	30.69	16.85		51.32	81.14			57.71	63.08	57.78	46.07
P	**	*	**	*	**	ns	*	*	ns	ns	*	*	*	*
N	16		16		16		16		16		16		16	
Parámetro														
a	1.7209	1.7209	1.6537	1.2211	1.2469		2.0902	3.0293			1.7891	1.8896	2.8557	2.7903
P	**	*	**	**	***	ns	**	***	ns	ns	*	*	**	***
Parámetro														
b	0.0695	0.0695	0.0711	0.0676	0.0849		0.3950	0.5834			0.0659	0.0566	0.5049	0.4207
P	**	*	**	*	***	ns	**	**	ns	ns	*	*	**	***
Parámetro														
c							1.1011	0.8691						
P							*	*						
Límite superior														
(M)	40.8		3.6		1.0		8.8		8640		31.6		50073.7	

*P < 0.001 , **P < 0.01, ***P < 0.001, ns, no significativo.