



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DEL BOSQUE MESÓFILO
DE MONTAÑA EN PROCESO DE REGENERACIÓN EN
TLANCHINOL, HIDALGO, MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

BIÓLOGO

PRESENTA:

ANDRÉS GONZÁLEZ MURILLO

DIRECTORA DE TESIS

DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA

2012





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

HOJA DE DATOS DEL JURADO

<p>1.- Datos del Alumno Apellido paterno Apellido materno Nombre(s) Teléfono Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Carrera Número de cuenta</p>	<p>1.- Datos del Alumno González Murillo Andrés 21603830 Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Biología 405011492</p>
<p>2.- Datos del Tutor Grado Apellido paterno Apellido materno Nombre(s)</p>	<p>2.- Datos del Tutor Dra. Luna Vega Mercedes Isolda</p>
<p>3.- Datos del sinodal 1 Grado Apellido paterno Apellido materno Nombre(s)</p>	<p>3.- Datos del sinodal 1 Dr. Meave del Castillo Jorge Arturo</p>
<p>4.- Datos del sinodal 2 Grado Apellido paterno Apellido materno Nombre(s)</p>	<p>4.- Datos del sinodal 2 Dra. Castillo Argüero Silvia</p>
<p>5.- Datos del sinodal 3 Grado Apellido paterno Apellido materno Nombre(s)</p>	<p>5.- Datos del sinodal 3 M. en C. Alcántara Ayala Othón</p>
<p>6.- Datos del sinodal 4 Grado Apellido paterno Apellido materno Nombre(s)</p>	<p>6.- Datos del sinodal 4 Dr. Benavides Meza Héctor Mario</p>
<p>7.- Datos del Trabajo escrito Título Subtítulo Número de páginas Año</p>	<p>7.- Datos del Trabajo escrito Estructura y composición del bosque mesófilo de montaña en proceso de regeneración en Tlanchinol, Hidalgo, México 105 pp. 2012</p>

“The more closely vegetational dynamics are observed, the less clear-cut becomes the distinction between climax and successional communities. Vegetation does not really consist of climaxes and successions leading towards them. In a long-range perspective, the vegetation of the Earth’s surface is in incessant flux; what we observe in the field are not simply successions and climaxes, but only different kinds and degrees of vegetational stability and instability, different kinds and rates of population change.”

R. H. Whittaker (1972, p. 347)

DEDICATORIA

Quiero dedicar esta tesis a mi mamá, la persona más importante en mi vida;
sin su esfuerzo, sin su valentía y sin su apoyo no sería nadie.

A mis hermanos, Mariana, Omar y Esteban que amo y que me ayudan
a mejorar cada día.

A mi familia, porque siempre está ahí apoyando mis ideas, sin
importar lo arriesgado o lo extraño que parezcan

A mi papá, que me ha enseñado mucho de lo
que soy hoy.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente la oportunidad de haber estudiado en la mejor institución de México, la Universidad Nacional Autónoma de México y en la H. H. Facultad de Ciencias, el lugar donde he pasado los mejores momentos de mi vida.

Esta tesis pudo llegar a término gracias al financiamiento de DGAPA-PAPIIT para el proyecto “*Biogeografía de comunidades templadas mexicanas: composición, filogenética, neoendemismos y paleoendemismos*” con clave IN209108, y al apoyo, enseñanzas y paciencia de la Dra. Isolda Luna, que me abrió las puertas de su laboratorio.

Reconozco y aprecio enormemente la importancia de los comentarios de mis sinodales: Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, M. en C. Othón Alcántara Ayala, Dra. Silvia Castillo Argüero y Dr. Héctor Mario Benavides Meza, que enriquecieron este trabajo y más que eso, me permitieron vislumbrar el espectáculo que la naturaleza ofrece a quien está interesado en conocerla a profundidad.

Quiero expresar mi admiración y respeto a las personas que considero mis maestros en la vida: Leticia y Rosa Murillo, Sergio Zamudio, Othón Alcántara, y Fernando Renoult. En especial a Othón quien fue mi guía desde el principio hasta el final de este proyecto y que además se ha convertido en un amigo.

Esta tesis no es producto del esfuerzo de una sola persona, por lo tanto agradezco la ayuda que me brindaron las personas del municipio de Tlanchinol, especialmente a Juan Reyes y a los propietarios de los predios. También a mis amigos, porque cada gota de sudor derramada en campo no fue en balde, Paulina Heredia Guzmán, Gloria Sárraga, Julio César Ramírez, Gerardo Pantoja, Joaquín, Anita, Carolina Fuentes, Erica Hagman, Miguel y Carlos.

De igual manera a quiero expresar mi cariño a mis amigos y compañeros de aventuras, Oscar Sánchez, Paulina Heredia, Ángel Franco, Laura Ortega, Gloria Sárraga, Diana Castañeda, Alfredo Rodríguez, Fernando Contreras, Adriana Uscanga, Alan Velázquez y Alan Salgado. A mis amigos de “De Camaco’s” Celia Sanginés, Héctor Olguín, Laura Nolasco, y Erick García. Y cómo olvidar a mis amigos del UNIVERSUM, Idalia Rojas, Sandra Velásquez, Miguel Segura y Maribel Salamanca. Gracias porque al final de cuentas yo soy la suma de ustedes.

CONTENIDO

DEDICATORIA	VI
AGRADECIMIENTOS	VII
CONTENIDO	VIII
RESUMEN	XIII
I. INTRODUCCIÓN	1
I. 1. REGENERACIÓN NATURAL DE LOS BOSQUES.....	2
I. 2. REGENERACIÓN DE LOS BOSQUES MESÓFILOS.....	5
<i>I. 2. 1. Características generales.....</i>	<i>5</i>
<i>I. 2. 2. Factores limitantes en pastizales abandonados.....</i>	<i>6</i>
I. 3. MÉTODOS PARA LA EVALUACIÓN DE LA REGENERACIÓN.....	8
I. 5. OBJETIVOS	10
II. ÁREA DE ESTUDIO	11
II. 1. CLIMA	13
II. 1. TOPOGRAFÍA E HIDROLOGÍA	14
III. MATERIALES Y MÉTODOS	16
III.1. TRABAJO EN CAMPO	16
<i>III. 1. 1. Selección y ubicación de las parcelas de muestreo.....</i>	<i>16</i>
<i>III. 1. 2. Método de muestreo de la vegetación.....</i>	<i>17</i>
<i>III. 1. 3. Procesamiento del material biológico.....</i>	<i>19</i>
III. 2. ANÁLISIS DE DATOS	19
<i>III. 2. 1. Análisis de la composición y riqueza florística.....</i>	<i>19</i>
<i>III. 2. 2. Análisis cuantitativo de la estructura</i>	<i>21</i>
<i>III. 2. 3. Altura y diámetro a la altura del pecho.....</i>	<i>24</i>
<i>III. 2. 4. Similitud florística de los muestreos</i>	<i>24</i>
IV. RESULTADOS	25

IV. 1. RIQUEZA Y COMPOSICIÓN FLORÍSTICA	25
IV. 1. 1. <i>Riqueza</i>	25
IV. 1. 2. <i>Composición florística</i>	31
IV. 2. SIMILITUD FLORÍSTICA	33
IV. 2. ESTRUCTURA CUANTITATIVA	35
IV. 2. 1. <i>Estrato bajo</i>	35
IV. 2. 2. <i>Estrato medio</i>	37
IV. 2. 3. <i>Estrato alto</i>	40
V. DISCUSIÓN.....	48
V. 1. SIMILITUD FLORÍSTICA	49
V. 2. COMPORTAMIENTO DE LA COMPOSICIÓN, RIQUEZA Y DIVERSIDAD DURANTE LA CRONOSECUENCIA	50
V. 2. 1. <i>Composición florística general</i>	50
V. 2. 2. <i>Composición florística por edad de abandono</i>	51
V. 2. 3. <i>Riqueza</i>	55
V. 3. SOBRE LA ESTRUCTURA Y FISONOMÍA	58
V. 3. 1. <i>Área basal</i>	59
V. 3. 2. <i>Densidad</i>	65
VI. CONCLUSIONES	68
VII. LITERATURA CITADA	70
APÉNDICE I. LISTADO FLORÍSTICO DE LAS ESPECIES PRESENTES EN TODOS LOS ESTRATOS DE UNA CRONOSECUENCIA EN TLANCHINOL, HIDALGO.....	86

LISTADO DE FIGURAS

Figura 1. Diagrama ombrotérmico de Tlanchinol, Hgo.	13
Figura 2. Zona de estudio.Tlanchinol, Hidalgo.	12
Figura 3. Geología del área de estudio.	15
Figura 4. Número de especies por grupo taxonómico.	25
Figura 5. Número de especies desglosadas por forma de crecimiento	26
Figura 6. Riqueza de especies por edad de abandono:	28
Figura 7. Comportamiento de la diversidad.....	29
Figura 8. Riqueza observada de especies por forma de crecimiento expresada en porcentaje, en una cronosecuencia sucesional en Tlanchinol, Hidalgo.	30
Figura 9. Número de especies por familia y sitio de muestreo. Las familias están ordenadas de abajo hacia arriba en los principales grupos de plantas: licofitas, helechos, gimnospermas, monocotiledóneas y dicotiledóneas..	32
Figura 10. Dendrograma de similitud por UPGMA utilizando el índice de Sørensen, para cuatro acahuales y un sitio de bosque maduro en una cronosecuencia del municipio de Tlanchinol, Hidalgo.	33
Figura 11. Comportamiento del estrato bajo en una cronosecuencia en Tlanchinol, Hidalgo..	36
Figura 12. Comportamiento de las variables estructurales del estrato medio (DAP < 5cm)	38

Figura 13. Valor de importancia relativo de las especies presentes en el estrato arbustivo de las diferentes edades de abandono de una cronosecuencia de Tlanchinol, Hidalgo.	39
Figura 14. Comportamiento de las variables estructurales del estrato alto (DAP \geq 5 cm), en sitios con diferente edad de abandono en Tlanchinol, Hidalgo.....	41
Figura 15. Distribución de frecuencia de los individuos según el diámetro a la altura del pecho para árboles con DAP \geq 5 cm ubicados en cuatro parcelas de bosque en proceso de regeneración en Tlanchinol, Hidalgo.	43
Figura 16. Distribución de las especies por categoría de altura para árboles con DAP \geq 5 cm en cuatro parcelas de bosque en proceso de regeneración en Tlanchinol, Hidalgo.	45
Figura 17. Valor de importancia relativo de las especies presentes en el estrato arbóreo, en las diferentes edades de abandono de una cronosecuencia de Tlanchinol, Hidalgo.	47
Figura 18. Comparación de formas de crecimiento para plantas con DAP \geq 2.5 cm. a) Presente trabajo. b) Letcher y Chazdon (2009)	57
Figura 19. Comparación del área del estrato medio y alto en Tlanchinol, Hidalgo.....	61

LISTADO DE CUADROS

Cuadro 1. Registros de temperatura y precipitación media mensual de la estación meteorológica de Tlanchinol.....	11
Cuadro 2. Caracterización física de los sitios de muestreo para una cronosecuencia en Tlanchinol, Hidalgo.	18
Cuadro 3. Valores de riqueza y diversidad en una cronosecuencia sucesional en Tlanchinol, Hidalgo.	27
Cuadro 4. Valores estructurales del estrato bajo en una cronosecuencia en Tlanchiol, Hidalgo.	35
Cuadro 5. Resumen de los valores estructurales del estrato arbustivo (DAP < 5 cm) en Tlanchinol, Hidalgo.	37
Cuadro 6. Resumen de los valores estructurales del estrato alto (DAP ≥ 5 cm) en Tlanchinol, Hidalgo.	40
Cuadro 7. Síntesis de los principales indicadores estructurales y de riqueza para bosques templados y tropicales húmedos de México y del Neotrópico.	62

RESUMEN

El bosque mesófilo de montaña (BMM) está entre los tipos de vegetación más diversos y con mayor riesgo de desaparición en México. Hidalgo es el tercer estado de la República con mayor cobertura de BMM; sin embargo su supervivencia está amenazada por el cambio de uso de suelo con fines agropecuarios. El desarrollo de estas actividades en áreas no aptas para ello, aunado a diversos motivos económicos o sociales, provocan que muchas parcelas sean abandonadas, propiciando la regeneración del bosque y el restablecimiento de los servicios ecosistémicos que provee. Estos hechos dan la oportunidad de estudiar los mecanismos y patrones que ocurren en la regeneración, siendo de vital importancia el análisis de atributos básicos de la vegetación a lo largo de la sucesión, tal como la composición y la estructura florística.

Se estudió una cronosecuencia para describir el cambio en la estructura y composición de los estratos bajo, medio y alto en potreros abandonados en Tlanchinol, Hidalgo. Para ello se seleccionaron sitios con 1, 5, 15 y 30 años de abandono, en los que se establecieron cuatro parcelas circulares con un radio de 10 m; como referencia se muestrearon cuatro parcelas de vegetación primaria. Por cada individuo, se registraron la especie, el área basal, la altura, la cobertura y el diámetro a la altura del pecho.

Se registraron un total de 137 especies, 62 familias y 102 géneros. Las familias mejor representadas fueron Asteraceae (10 especies), Poaceae (9), Fabaceae y Rubiaceae (7 c/u). Se encontró que al realizar el análisis de riqueza con todas las formas de crecimiento, ésta se recuperó inmediatamente después del abandono; cuando se analizaron sólo a las especies arbóreas la riqueza se recuperó aproximadamente después de 30 años. La mayor diversidad de especies se encontró en los bosques con 30 años de abandono. A pesar de que la composición florística de los bosques secundarios

aparentemente converge hacia la vegetación primaria, en el periodo sucesional que se estudió se mantuvo muy distinta de la del bosque maduro.

El área basal, la densidad y la altura para árboles (DAP \geq 5 cm) del bosque secundario fueron similares a los valores del bosque maduro después de aproximadamente 30 años de abandono. Asimismo, fue posible identificar que las cuatro fases de la regeneración propuestas por Peet (1992) se presentan tanto en el estrato arbustivo como en el arbóreo, cada una manifestándose en distintos momentos durante la cronosecuencia.

Liquidambar styraciflua fue la especie pionera de vida larga más importante estructuralmente a lo largo de la cronosecuencia; ésta formó macizos casi monoespecíficos en etapas tempranas de la sucesión y fue remplazada gradualmente por especies propias del bosque maduro como *Quercus sartorii* y *Vaccinium leucanthum*. En los bosques maduros *Quercus sartorii* y *Eugenia xalapensis* tuvieron la mayor importancia estructural. Las características de *L. styraciflua* permiten proponerlo como una especie propicia para acciones de reforestación, ya que promueve una rápida recuperación de los valores estructurales. No obstante, puede ser una especie que haga más lenta la recuperación de la composición florística en las etapas tempranas de la regeneración.

Los bosques secundarios son puntos importantes para la conservación, debido a que permiten el desarrollo de una alta densidad de especies que poseen distintas historias de vida, entre ellas especies representantes de los bosques primarios.

I. INTRODUCCIÓN

Por su distribución fragmentada (Challenger, 1998; Luna-Vega *et al.*, 1999; Villaseñor, 2010) y una fuerte presión de cambio de uso del suelo (Williams-Linera *et al.*, 2002), el bosque mesófilo de montaña (en lo sucesivo BMM; Miranda y Sharp, 1950) se encuentra en grave riesgo de desaparición (Williams-Linera, 1994; Luna-Vega *et al.*, 2006b). Este tipo de vegetación también conocido como bosque tropical nublado de montaña, (*Tropical Montane Cloud Forest*; Hamilton *et al.*, 1995) alberga entre 12% y 17% de la riqueza total de plantas vasculares del país (ca. 3,000 a 5,000 especies; Luna-Vega y Magallón, 2010; Villaseñor, 2010), está formado una mezcla compuesta por plantas de afinidad florística Neotropical y Neártica (Rzedowski, 1996). Se desarrolla entre los 1,000 y 2,500 m s.n.m. en lugares con incidencia constante de viento húmedo que mantiene a la vegetación cubierta por nubes la mayor parte del año.

En México como en los trópicos del mundo, los principales motivos de la destrucción de la cubierta vegetal, son provocados por el incremento en la demanda de zonas para la producción de ganado, agricultura y urbanización. (Ojima *et al.*, 1994). Dentro de estas actividades, la ganadería promueve mayoritariamente los cambios de uso de suelo, propiciando, entre otros efectos, que la biodiversidad, la estabilidad del suelo y su fertilidad disminuyan drásticamente (Myers, 1981; Ojima *et al.*, 1994; Hernández-Vargas *et al.*, 2000; Gómez-Mendoza *et al.*, 2006). En las zonas montanas de México donde se desarrolla el BMM, la ganadería se ve impulsada por la presencia continua de lluvias que mantiene los pastizales en crecimiento a lo largo del año. Para el 2002 en Xalapa, Veracruz (Williams-Linera *et al.*, 2002) los pastizales y zonas urbanas ocupaban 37 y 17% de la zona de estudio, la vegetación secundaria y bosques perturbados tenían 34%, mientras que los bosques primarios representaron sólo 10% del área. En estos casos la vegetación secundaria y los bosques alterados se han convertido en la cobertura forestal más importante.

A pesar de la tendencia anterior, en México la ganadería ha presentado una disminución en cuanto a su producción desde 1991 (INEGI, 2012), propiciando que, ya sea por factores económicos o sociales algunos potreros sean abandonados (Hernández-Vargas *et al.*, 2000; Muñoz-Castro, 2008). Lo que permite que la vegetación de los alrededores vuelva a establecerse y comience la regeneración de las comunidades (Guariguata y Ostertag, 2001).

Hidalgo al ser el tercer estado con mayor cobertura de bosques mesófilos de montaña del país, tiene una gran relevancia como punto de conservación de un gran número de especies características de este tipo de vegetación (Rzedowski, 1996; Alcántara-Ayala *et al.*, 2002; Luna-Vega 2006a). Asimismo, este estado presenta fuertes presiones de cambio de uso del suelo, principalmente a causa de la ganadería, que también afectan a Tlanchinol, uno de los municipios donde el BMM es importante (INEGI, 2005). En el presente estudio se analiza las características florísticas y estructurales de la vegetación que se desarrolla en lugares usados previamente para la ganadería.

I. 1. Regeneración natural de los bosques

La regeneración de la vegetación es una característica de los ecosistemas terrestres, que se da en mayor o menor medida después de un disturbio natural o antropogénico (Glenn-Lewin *et al.*, 1992; Guariguata y Ostertag, 2001; Johnson y Miyanishi, 2007). Es el resultado de interacciones ecológicas complejas que logran paulatinamente la recuperación parcial o total de las propiedades florísticas, estructurales y funcionales del sistema, mediante cambios sucesivos en el establecimiento de las poblaciones y comunidades que habitan la zona. Este proceso se conoce también como sucesión secundaria (Pickett, 1976). El grado de recuperación que tendrá la zona a la cual se le ha removido la vegetación depende en gran medida del tipo de disturbio y de las características que éste presente, como el tamaño, la intensidad, la duración y la frecuencia (Purata, 1986; Glenn-Lewin *et al.*, 1992; Johnson y Miyanishi, 2007).

Desde que el término sucesión secundaria se acuñó, han existido una gran cantidad de teorías que intentan describir los procesos que tienen lugar durante la regeneración del bosque. De manera general, cuando en una región la regeneración de distintos parches siempre conduce hacia el mismo tipo de vegetación con las mismas etapas intermedias, entonces la sucesión responde a procesos deterministas. Es decir, la regeneración es predecible y consta de una serie de pasos ordenados (estadios serales) en los que diferentes comunidades vegetales cambian, desde plantas pioneras hasta una comunidad autoperpetuable con la mayor estabilidad posible (clímax; (Clements, 1936). Si por el contrario, cada vez que se produce un disturbio en la vegetación se establece un clímax diferente, el sistema se rige bajo mecanismos estocásticos. Cuando el caos rige la regeneración de una zona la teoría que describe el cambio se denomina policlímax; y ocurre de dos maneras diferentes: 1) si en una zona el clímax no varía pero los estadios serales son diferentes o, 2) si se tienen dos o pocos tipos de vegetación diferentes en el clímax (Christensen y Peet, 1984; Decocq, 2006).

La sucesión secundaria será determinista o estocástica dependiendo de la presencia de propágulos de las especies colonizadoras y primarias, la cercanía de las fuentes de diásporas, los dispersores, los depredadores, las relaciones interespecíficas (competencia, facilitación, tolerancia), las estrategias evolutivas de cada especie, la intensidad y el uso de la tierra durante el disturbio y factores estocásticos (Purata, 1986; Glenn-Lewin *et al.*, 1992; Holl, 1998; Wenny, 2001; Hooper *et al.*, 2004; Benjamin *et al.*, 2005; Benitez-Malvido, 2006; Hooper, 2008; Muñoz-Castro, 2008). Por ejemplo, si hay un manchón de bosque original en las cercanías de la región afectada, es muy probable que la sucesión tienda a comportarse de manera determinista (Decocq, 2006).

Los patrones que se observan en la mayor parte de los bosques tropicales de América (bosques neotropicales), pueden dividirse en cuatro fases, dependiendo principalmente en las estrategias evolutivas de cada especie (Finegan, 1996). La primera fase ocurre cuando los disturbios cesan o se abandona un sitio y éste es colonizado por una cubierta densa de hierbas,

arbustos y enredaderas. La segunda fase comienza cuando se establecen especies arbóreas pioneras de vida corta y desarrollan un dosel denso en menos de tres años, inhibiendo el desarrollo de las especies de la primera fase. Después de 10 a 30 años de su establecimiento, las especies de la segunda fase mueren, siendo remplazadas por especies arbóreas pioneras de vida larga. En el transcurso de estas tres fases, se lleva a cabo el establecimiento continuo de especies tolerantes a la sombra características de la vegetación primaria, que con el tiempo irán remplazando a las especies pioneras, para conformar un tipo de vegetación similar al bosque primario.

Conforme la sucesión secundaria avanza, las características estructurales, florísticas, fisonómicas, de diversidad y funcionales de los lugares recién abandonados se modifican a distinto ritmo. Unas de las características que se recuperan más rápido son la riqueza y la diversidad, las cuales pueden ser similares a la vegetación primaria tan rápido como a los 3 años o tardarse hasta 80 (Van Breugel *et al.*, 2006; Letcher y Chazdon, 2009). Sin embargo, otras características como la biomasa y la composición florística pueden tardar incluso 150 años en ser similares, ya que normalmente las pioneras leñosas tienden a tener menor densidad de madera, mientras que las plantas de vegetación primaria tienen tasas de crecimiento bajas y mecanismos de dispersión a corta distancia (Aide *et al.*, 1996; Finegan, 1996; Guariguata *et al.*, 1997; Challenger, 1998; Guariguata y Ostertag, 2001; Benjamin *et al.*, 2005). El periodo en el cual se lleva a cabo el proceso depende del tipo de vegetación preexistente (bosque tropical perennifolio, bosque tropical caducifolio, matorral xerófilo, etc.), de las condiciones ecológicas actuales, el tipo del uso de suelo anterior al abandono del predio (agricultura, ganadería, o mixto; Purata, 1986), del tiempo de utilización con estos fines y de la intensidad de la explotación (Grau *et al.*, 1997; Hernández-Vargas *et al.*, 2000; Foster *et al.*, 2002; Chinea y Hemler, 2003; Myster, 2004).

I. 2. Regeneración de los bosques mesófilos

I. 2. 1. Características generales

En los BMM de México se han desarrollado una serie de estudios sucesionales donde se abordan principalmente los cambios en la composición florística (Breceda-Solís y Reyes-Gallardo, 1990; Ramírez-Marcial *et al.* 1998; Romero-Romero *et al.*, 2000; González-Espinosa *et al.*, 2006; Sánchez-Velásquez *et al.*, 2008), la estructura y composición (González-Espinosa *et al.*, 1991; Saldaña-Acosta y Jardel, 1991; Arriaga, 2000; Hernández-Vargas *et al.*, 2000; Blanco-Macías, 2001; Muñiz-Castro, 2008; Pérez-Farrera *et al.*, 2011) y los cambios que ocurren en el suelo (Bautista-Cruz *et al.*, 2003). En comparación con los bosques tropicales perennifolios (BTP), el conocimiento de los mecanismos y patrones que rigen la sucesión secundaria en estos ambientes todavía es poco y necesita ser profundizado, especialmente en zonas que han sido utilizadas con fines pecuarios. En otras partes de América, principalmente en Centroamérica los trabajos en tipos de vegetación similares a los BMM, son más abundantes y permiten hacer comparaciones de tipo ecológico.

Mucho del conocimiento de la regeneración de los BMM está basado en estudios derivados de la dinámica de claros o de campos usados previamente para la agricultura. Por ejemplo en Tamaulipas al noreste del país (Arriaga, 2000), se vio que después de la caída de los árboles se producían claros de diferentes tamaños y que a su vez los mecanismos de regeneración también fueron diferentes. En claros pequeños (<500 m²), las plantas que se desarrollaron fueron principalmente individuos arbóreos y arbustivos que estaban suprimidos antes de la creación del claro (*Acer*, *Carya*, *Fagus*, *Quercus*); por otro lado, cuando los claros fueron mayores, la regeneración estuvo dominada por géneros demandantes de luz como *Heliocarpus* o *Liquidambar*. En la misma zona Breceda-Solís y Reyes-Gallardo (1990), encontraron que en campos de agricultura creados con método de roza-tumba-quema, después de 12 años se alcanzaba un alto grado de convergencia florística con los bosques maduros, producto de la gran cantidad de propágulos vegetativos dejados entre las rocas como tocones de

Liquidambar styraciflua, *Clethra pringlei* y *Eugenia capuli*), raíces y bulbos. En el occidente del país Saldaña-Acosta y Jardel (1991) las especies más importantes al comienzo de la sucesión fueron los pinos y bajo sus copas se desarrollaron las especies características de los BMM.

Según estos estudios los BMM pueden recuperar su estructura entre 20 y 80 años después del abandono (Denslow y Guzmán, 2000; Muñiz-Castro, 2008; Pérez-Farrera *et al.*, 2011). La forma de crecimiento que se recupera primero son los arbustos y trepadoras que entre cinco y ocho años alcanzan su máximo (Muñiz-Castro, 2008). En cuanto a la riqueza, los patrones son diferentes dependiendo de la región, pudiéndose encontrar que ésta aumenta con el tiempo hasta alcanzar los valores máximos en la vegetación madura (Muñiz-Castro, 2008), que la máxima riqueza y diversidad se encuentre en las etapas de edad media de 30-35 años (Pérez-Farrera *et al.*, 2011), o que no presente un patrón claro (Romero-Romero *et al.*, 2000).

I. 2. 2. Factores limitantes en pastizales abandonados.

En América, la recuperación de la composición florística primaria en pastizales abandonados es considerablemente más lenta que la estructura, debido a que el principal factor limitante es la falta de fuentes que provean propágulos que recolonizen la zona como los bulbos, los tocones y el banco de semillas, recursos que son más frecuentes en campos agrícolas abandonados (Breceda-Solís y Reyes-Gallardo, 1990); por tanto la lluvia de semillas se convierte en el medio más importante y efectivo de recolonización (Zimmerman *et al.*, 2000). Pocas especies son capaces de dispersarse fuera del borde del bosque, limitándose a un pequeño subgrupo de especies principalmente anemócoras, o zoócoras. En Barranquitas, Puerto Rico (Cubiña y Aide, 2001), se realizó un estudio de dispersión de semillas donde sólo 3 especies fueron encontradas a más de 4 m del borde del bosque, dos de las cuales fueron anemócoras. Una de las principales diferencias del BMM con los bosques tropicales húmedos de montaña (BTHM) del resto de América,

radica en que posee una composición florística mixta (Neotropical y Neártica), lo que se traduce en diferentes tipos de estrategias tanto reproductivas como de dispersión; es así, que en los BTHM la mayor parte de las especies son dispersadas por animales, mientras que en los BMM los árboles del dosel de la vegetación primaria son de afinidad neártica y tienen un síndrome de dispersión anemócoro (*Clethra*, *Liquidambar*, *Ulmus*) o barócoro (*Quercus*). Para probar esto (Muñiz-Castro *et al.*, 2006) realizaron un estudio a diferentes distancias del borde del bosque maduro en Veracruz, y demostraron que a mayor distancia las especies anemócoras tienden a establecerse más rápido que las especies con síndromes barócoros-synzoócoros.

Otros factores limitantes en los pastizales recién abandonados que afectan la recolonización de plantas pueden dividirse en factores históricos, factores abióticos y factores biológicos. Los primeros están relacionados con el tiempo de uso del predio previo al abandono y la intensidad de su uso (Purata, 1986). Los factores abióticos incluyen altos niveles de compactación del suelo por el ganado, de radiación lumínica, de déficit de presión de vapor, de oscilación térmica y de incidencia de los vientos; por otra parte se registran niveles bajos de humedad relativa, de agua interceptada y de nutrientes del suelo (Holl, 1999; Herrerías-Diego y Benítez-Malvido, 2005). Los factores biológicos que caracterizan las primeras etapas de la sucesión son la intensa competencia con pastos exóticos (Holl *et al.*, 2000; Ortega-Pieck *et al.*, 2011), la fuerte depredación de las semillas y de las plántulas (Myser, 2003; López-Barrera y Manson, 2006), y la escasa presencia de hongos micorrizógenos y de dispersores que pueden estar presentes sólo en etapas sucesionales intermedias (Kappelle *et al.*, 1996; Holl, 1998; Aide *et al.*, 2000; del Castillo y Pérez-Ríos, 2008).

Algo que ha sido poco estudiado y parece ser importante en las tasas de recuperación de los bosques es la topografía, ya que las pendientes abruptas son dominantes en los lugares donde se desarrollan los BMM. Esta característica, influye directamente en la distancia de dispersión de las plantas, especialmente aquellas con síndromes de dispersión barócoros, pues en sitios en regeneración

que estén debajo del bosque maduro se esperaría que la velocidad de colonización fuera menor, mientras que si el parche en regeneración se encuentra por encima de cualquier bosque maduro, la velocidad en la que las especies características de los bosques maduros regresan debería ser mayor. Uno de los pocos estudios donde se menciona este efecto es el de Kappelle *et al.* (1995), realizado en Costa Rica, donde atribuye que la composición de los bosques de *Quercus* fue recuperada rápidamente por este fenómeno.

I. 3. Métodos para la evaluación de la regeneración

Para conocer los patrones que la dinámica sucesional tiene, ha sido estudiada utilizando dos herramientas diferentes: la cronosecuencia (enfoque estático) y los puntos de muestreo a largo plazo (enfoque dinámico). La cronosecuencia explica la dinámica vegetal recreando los cambios de la comunidades (estructura, composición, fisonomía, etc.) durante la sucesión secundaria a partir de la selección de diversas localidades con características geográficas, biológicas y ambientales muy similares, sujetas a disturbios naturales o antropogénicos, que fueron abandonadas en diferentes momentos (Pickett, 1989; Foster y Tilman, 2000; Muñiz-Castro, 2008); de esta manera asume que la variación temporal y espacial son equivalentes y por lo tanto intercambiables (*space-for-time substitution*).

En el enfoque dinámico, los patrones y las tendencias sucesionales se estiman a partir de la instalación de parcelas de muestreo permanente, las cuales son monitoreadas periódicamente, dando seguimiento de las variables de respuesta (altura, área basal, cobertura, densidad, entre otras) a través del tiempo. Así se conocen cambios en el reclutamiento de plántulas, las tasas de crecimiento, de recambio de especies, etc. Esta técnica requiere lapsos de tiempo considerables para obtener resultados, los cuales normalmente no exceden 15-20 años de seguimiento (Pickett, 1989).

El método de la cronosecuencia ha sido criticado por el gran número de supuestos que requiere. Para evaluar la efectividad de esta técnica se han realizado diversos estudios que dan seguimiento a parcelas abandonadas (Foster y Tilman, 2000; Feldpausch *et al.*, 2007; Johnson y Miyanishi, 2007; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010), resaltando que si bien el método subestima o sobreestima ciertos aspectos de la sucesión, en otros predice los cambios con precisión. Esta técnica no requiere de grandes periodos de tiempo para evaluar las tendencias principales de la dinámica vegetal, y a su vez sirve como una aproximación primordial a la dinámica de una comunidad de la cual se desconocen sus características principales. Aunado a esto, actualmente no existe otra alternativa a corto plazo que ofrezca explicación a los cambios que ocurren durante la sucesión.

I. 5. Objetivos

Objetivo General

Describir a través de una cronosecuencia sucesional los patrones de estructura y composición florística que sigue la vegetación del BMM después del abandono de potreros.

Objetivos particulares

- Describir los cambios en la estructura y composición de especies del estrato bajo, medio y alto.
- Describir los cambios en la distribución diamétrica y de alturas del sotobosque y el dosel en función de la edad de abandono, así como su relación con otras variables cuantitativas.
- Analizar los cambios de los valores de importancia relativa de las especies a lo largo de la cronosecuencia.
- Identificar las especies con mayor potencial para ser utilizadas en la restauración activa en el área de estudio.

II. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se localiza en el municipio de Tlanchinol, que se encuentra ubicado en el norte del estado de Hidalgo, en la región conocida como Huasteca Hidalguense. El municipio de Tlanchinol tiene una extensión territorial de 39,256.6 ha. La población total para el 2011 estuvo compuesta por 35,947 habitantes, distribuidos en 160 localidades, de las cuales las más importantes son Tlanchinol (cabecera municipal), Santa María Tepetzintla, Tenango, Huitepec, Hueyapa y San José (Luna-Vega *et al.*, 1994; INEGI, 1996, 2008; CONAPO, 2009). La cabecera municipal se ubica a 150 km desde la ciudad de Pachuca, llegando por la carretera federal 105, Pachuca-Tampico. Las coordenadas extremas del área donde se realizó el estudio son 21°02'17"- 20°59'14" latitud norte y 98°37'25"- 98°40'38" longitud oeste (Figura 1).

La mayor parte de la población se dedica al sector primario (73%), siendo la ganadería la principal actividad económica, seguida por la agricultura de temporal (INEGI, 2005). En el periodo comprendido entre 1999 y 2004, el área dedicada a la ganadería se incrementó de 16,400 ha a 17,000 ha; mientras que la agricultura para el mismo periodo disminuyó de 13,124 a 12,154 ha. Existen reportes que indican que a partir de 1980 se intensificó la emigración de la población, lo que trajo como consecuencia el abandono de algunas tierras productivas (Abrego-Vite, 2007).

Cuadro 1. Registros de temperatura y precipitación media mensual de la estación meteorológica de Tlanchinol (SMN, 2010).

Mes	Temperatura (°C)	Precipitación (mm)
Enero	13.6	56.6
Febrero	14.7	59.7
Marzo	17.0	47.7
Abril	18.9	66.4
Mayo	20.2	99.3
Junio	20.0	323.2

Mes	Temperatura (°C)	Precipitación (mm)
Julio	19.1	321.1
Agosto	19.3	271.0
Septiembre	18.4	387.1
Octubre	17.3	272.9
Noviembre	15.7	101.1
Diciembre	14.2	70.1

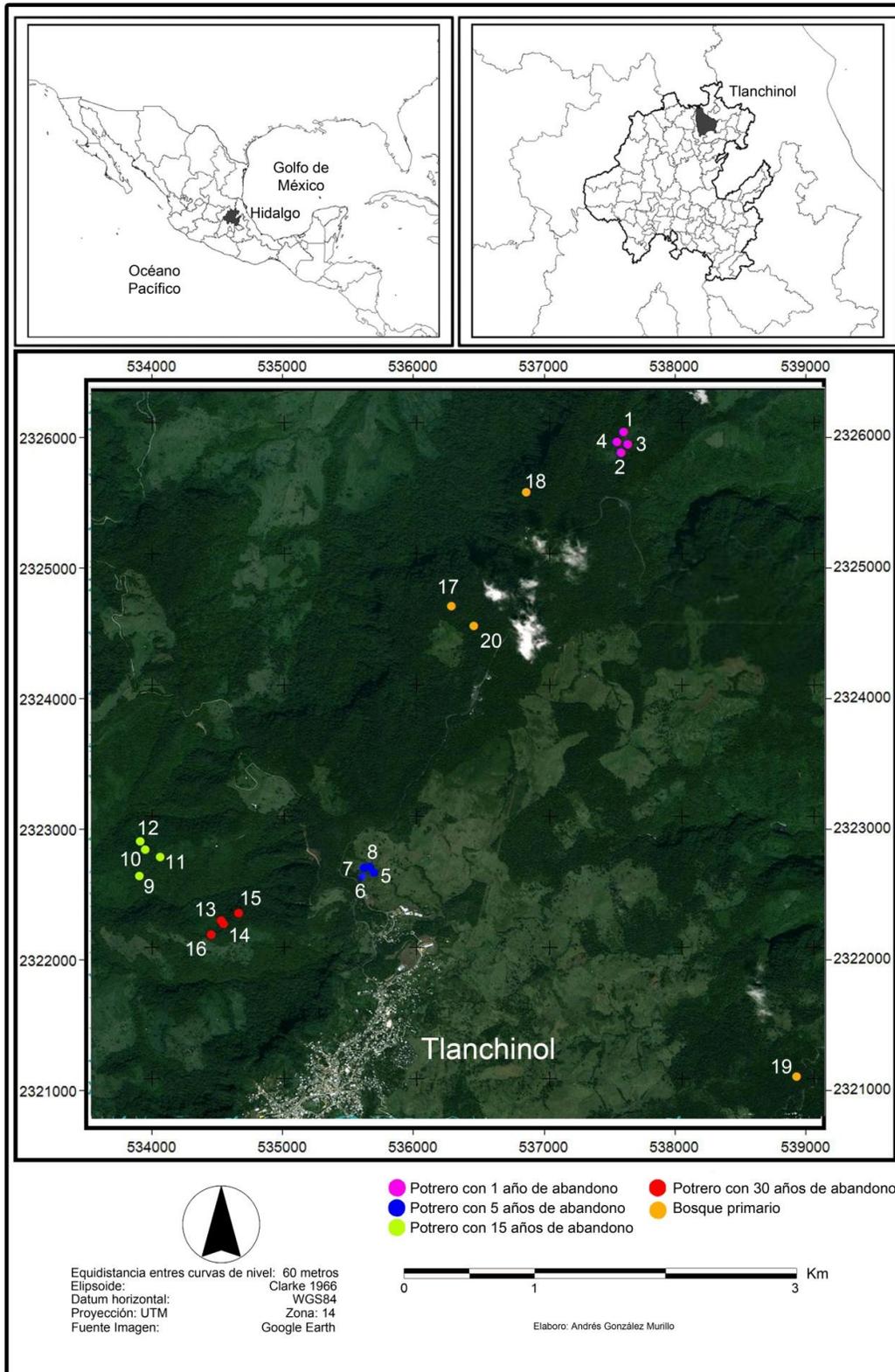


Figura 1. Zona de estudio. Tlanchinol, Hidalgo.

II. 1. Clima

Según García (2004), el clima registrado por la estación meteorológica ubicada en el municipio de Tlanchinol (20°59'25" N-098°39'25" W) es templado con lluvias en verano, verano fresco y largo, poca oscilación térmica y marcha de temperatura tipo ganges (A)Cb(fm)(i')gw (CONABIO–Estadigrafía, 1997; Ponce-Vargas et al., 2006). La temperatura media anual es de 17.4°C (

Cuadro 1). Tlanchinol registra la mayor precipitación en el estado de Hidalgo, promediando 2,076.2 mm al año (

Cuadro 1). El 75.87% de la lluvia (1,575.3 mm) se presenta durante los meses de junio a octubre (SMN, 2010). La gráfica ombrotérmica de la localidad fue tomada de Luna-Vega *et al.* (1994) y fue elaborada con la fórmula climática $P = 2T + 14$ (Figura 2).

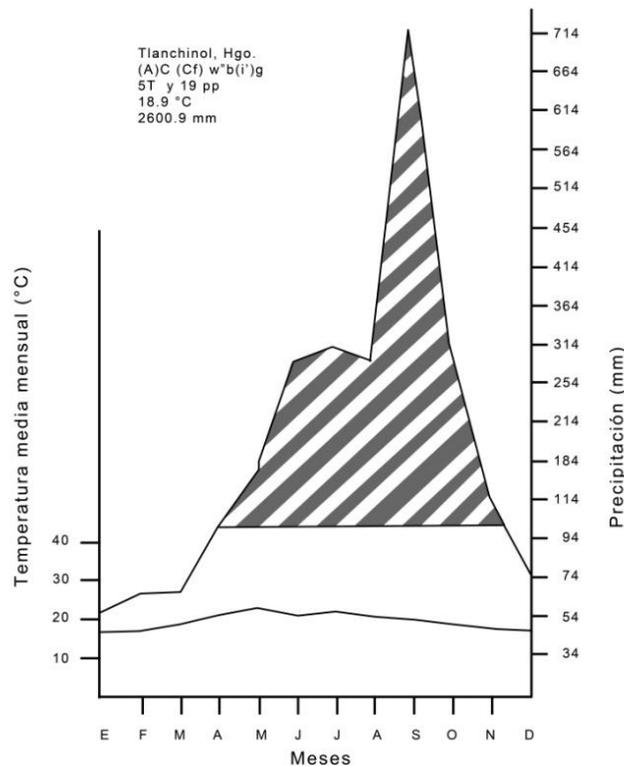


Figura 2. Diagrama ombrotérmico de Tlanchinol, Hgo. Tomado de Luna-Vega et al. (1994).

II. 1. Topografía e hidrología

El municipio de Tlanchinol pertenece a la parte más meridional de la provincia de la Sierra Madre Oriental (Ferrusquía-Villafranca, 1998), que alberga las rocas más antiguas de México; no obstante, dentro del municipio existen rocas del Jurásico, Cretácico y Terciario (Figura 3).. En la mayor parte del área de estudio se encuentran basaltos andesíticos originados en el Neógeno (Cárdenas-Vargas, 1992; SGM, 2002; 2004; 2005a; 2005b)

La topografía está dominada por formaciones montañosas, propias de la Sierra Madre Oriental. Las partes más elevadas se encuentran en el sur del municipio, teniendo como las elevaciones más importantes a los cerros Ajaguatla, (1,800 m s.n.m.), Chichimiltépetl y Tequisco (1,620 m s.n.m.) y Nanguantla (1,560 m s.n.m.). En la cabecera municipal, se encuentra una meseta con altitud promedio de 1,500 m s.n.m.

Las abundantes corrientes acuícolas permanentes e intermitentes que se forman debido al escurrimiento de aguas, desembocan en alguna de las tres subcuencas que forman parte a su vez en la cuenca del Río Moctezuma.

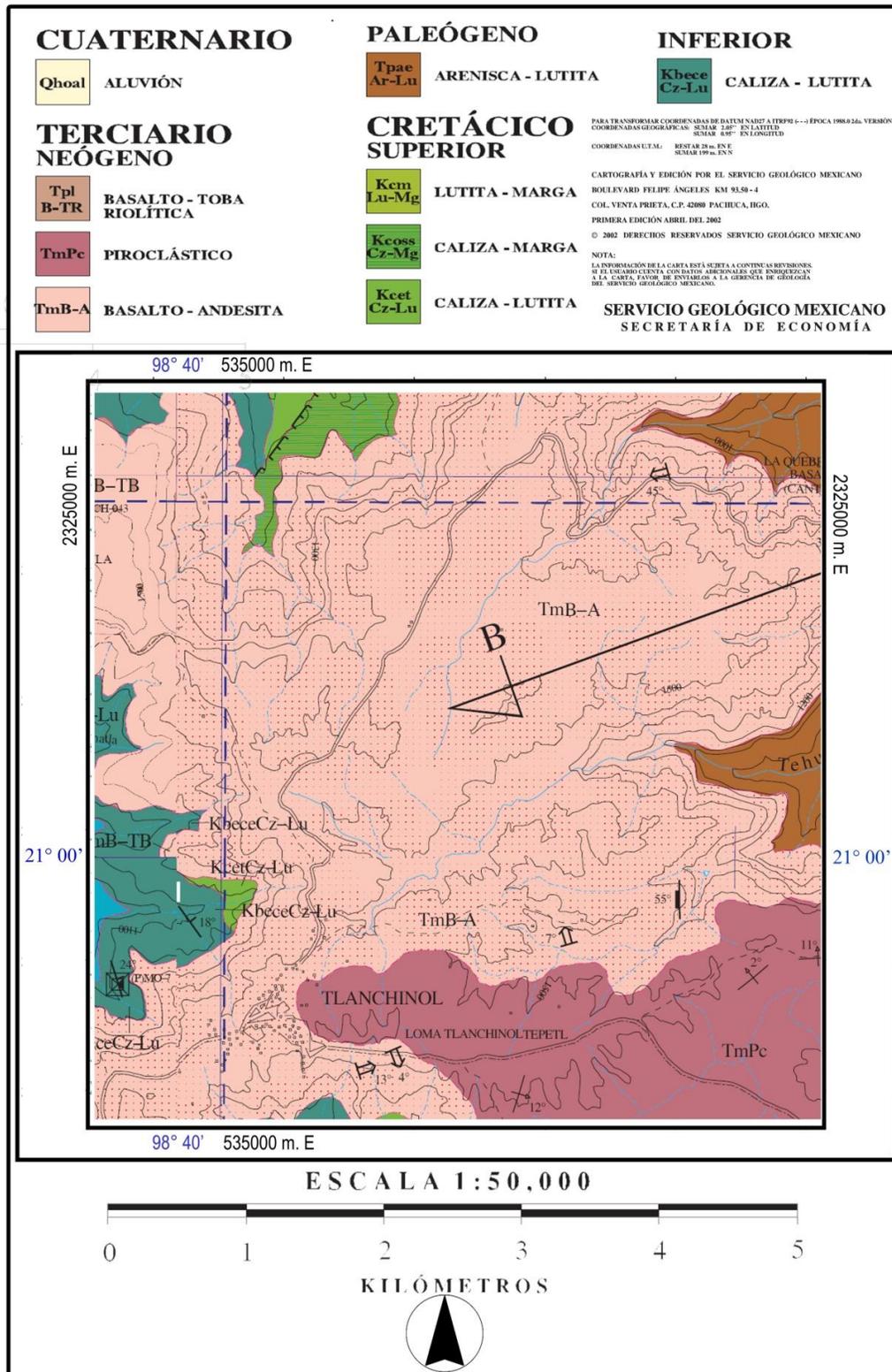


Figura 3. Geología del área de estudio. Modificado de SGM (2002, 2004, 2005a y 2005b).

III. MATERIALES Y MÉTODOS

III.1. Trabajo en campo

III. 1. 1. Selección y ubicación de las parcelas de muestreo

Por medio de la utilización de los Sistemas de Información Geográfica (SIG) ArcView 3.2 (ESRI, 1998) e ILWIS 4.4 (52North, 2005) y de la fotointerpretación de imágenes aéreas de 1976 y de 1995, se elaboraron mapas de vegetación actuales e históricos, en los cuales se distinguieron los principales usos de suelo en los alrededores del poblado de Tlanchinol, con especial énfasis en las localidades que presentan bosque mesófilo de montaña primario y zonas con vegetación secundaria. A partir de la información obtenida se buscaron zonas que cumplieran los siguientes requisitos para formar parte de una cronosecuencia: que las parcelas se hubieran derivado de potreros de ganadería extensiva, que colindaran en al menos uno de los lados con un manchón de bosque maduro, que tuvieran un área mínima de una hectárea, que no distaran más de 5 km una de otra, que tuvieran una pendiente entre 10° y 45° y que estuvieran ubicadas dentro del intervalo altitudinal de 1150-1550 m s.n.m. Estos criterios se establecieron conforme a lo propuesto por Muñiz-Castro (2008). Se identificaron cuatro potreros abandonados con edades de 1, 5, 15 y 30 años que cumplieron con los requisitos. Una vez ubicados, se realizaron 6 salidas de campo durante el 2009 para corroborar el estado de cada uno y se entrevistaron a los dueños y vecinos para averiguar el tiempo y la intensidad de utilización previos, el motivo de su abandono y la edad de abandono.

Para comparar el grado de recuperación de la composición florística y la estructura de la vegetación en las áreas abandonadas, se hicieron cuatro muestras en zonas consideradas como BMM primario, seleccionando áreas donde el nivel de perturbación fuera mínimo. Se consideró para los análisis que la edad del bosque maduro fue de 100 años. Debido al reciente incremento de la

deforestación que ha afectado a las zonas con bosques secundarios, no se encontraron áreas con más de 30 años de abandono

III. 1. 2. Método de muestreo de la vegetación

En cada potrero abandonado se hicieron cuatro muestras. Para hacer aleatorio el muestreo, se elaboraron mapas digitales de los parches en regeneración con el programa Arcview (ESRI, 1998) y en cada uno se trazó una retícula de 20 × 20 m, de la cual se escogieron cuatro cuadros aleatoriamente. El trabajo de campo consistió en un total de 20 parcelas, 16 en potreros abandonados y cuatro en el bosque maduro (Figura 1). De cada parcela se incluyó información ambiental general, que consistió en la obtención de las coordenadas del centro de cada parcela, tomadas en unidades Universal Transversal de Mercator (UTM) región 14, Datum WGS84 y la altitud (m s.n.m.); asimismo se incluyeron las características generales del suelo, la topografía, nivel de perturbación y actividades humanas (Cuadro 2).

Para el muestreo de los bosques se utilizaron parcelas circulares con el formato P utilizado por el International Forestry Resources Institution (IFRI, 2007), aplicándose las modificaciones propuestas por Escutia-Sánchez (2004) para describir la estructura del BMM de Monte Grande, Lolotla, Hidalgo. Este método consiste en la elaboración tres círculos concéntricos donde se miden los diferentes estratos de la comunidad, diferenciándolos según el diámetro a la altura del pecho (DAP) en estrato bajo, medio y alto. En total se analizaron 6,911.41 m², de los cuales 62.83 m² fueron para el estrato bajo, 565.40 m² para el estrato medio y 6,283.18 m² para el estrato alto.

El estrato alto fue estimado en un círculo de 314.16 m² (r= 10 m), donde se midieron los individuos leñosos con DAP ≥ 5 cm. Los datos que se obtuvieron fueron la altura total, el DAP, la cobertura del dosel y la forma de crecimiento.

El estrato medio fue analizado en un círculo intermedio con radio de 3 m y un área de 28.27 m². En él se incluyeron todas las plantas con DAP < 5 cm. Los

datos obtenidos fueron el DAP, la altura total, la cobertura y la forma de crecimiento.

Cuadro 2. Caracterización física de los sitios de muestreo para una cronosecuencia en Tlanchinol, Hidalgo. LB, ladera baja; LM, ladera media.

Parcela	Coordenadas UTM (m)		Altitud (m s.n.m.)	Orientación	Unidad topográfica	Pendiente (°)	
	Rodal Núm.	X					Y
1 año de abandono	1	537591	2326043	1350	N	LB	15
	2	537576	2325885	1371	N	LB	10
	3	537625	2325950	1360	NW	LB	45
	4	537541	2325963	1359	N	LB	30
5 años de abandono	5	535692	2322663	1522	N	LB	30
	6	535624	2322653	1540	N	LB	35
	7	535618	2322700	1546	N	LB	25
	8	535661	2322707	1523	N	LB	25
15 años de abandono	9	533906	2322638	1150	N	LB	35
	10	533954	2322839	1192	N	LM	40
	11	534067	2322782	1165	N	LM	45
	12	533915	2322902	1149	N	LM	30
30 años de abandono	13	534529	2322295	1232	N	LM	35
	14	534546	2322267	1229	N	LM	35
	15	534663	2322348	1285	NW	LM	25
	16	534454	2322188	1172	NW	LM	35
Bosque maduro	17	536281	2324707	1536	N	LM	15
	18	536851	2325577	1452	NW	LM	25
	19	538908	2321096	1481	N	LB	20
	20	536452	2324556	1469	NW	LB	10

Finalmente las plantas que se desarrollaban en el estrato bajo fueron analizadas en un círculo de un metro de radio y un área de 3.1416 m². Se incluyeron las hierbas y plántulas de arbustos, árboles y lianas con altura menor a 1.3 m. Las medidas obtenidas fueron altura promedio por especie, el porcentaje de cobertura y el número de individuos que se encontraban dentro del círculo.

Se midieron todas las plantas enraizadas dentro de los límites de la parcela, sin incluir a los individuos muertos. Para el caso de individuos policaulescentes, se tomó en cuenta el mayor de los tallos para ser utilizado en los análisis. La altura de los arbustos y árboles fue obtenida con un flexómetro; cuando no se pudo obtener de esta manera, la altura fue calculada por trigonometría utilizando la pendiente y utilizando un clinómetro Suunto (usado siempre por la misma persona). La cobertura de la copa de los árboles fue estimada mediante la medición de los diámetros perpendiculares de la copa.

III. 1. 3. Procesamiento del material biológico

De cada individuo se tomaron ejemplares que de preferencia contaran con estructuras reproductivas, a los cuales se les asignó una morfoespecie con base en sus características morfológicas. En caso de encontrar fuera de las parcelas ejemplares con órganos reproductivos de la misma morfoespecie, se tomaron muestras botánicas para facilitar la identificación. Los ejemplares fueron herborizados y preservados para su posterior identificación taxonómica.

III. 2. Análisis de datos

III. 2. 1. Análisis de la composición y riqueza florística

Los ejemplares recolectados fueron identificados en medida de lo posible a nivel de especie con la ayuda de expertos; sin embargo, en algunos casos debido a la ausencia de flores o frutos, sólo se determinaron a nivel de género o familia. En ejemplares con poca información para su identificación se mantuvo la morfoespecie como unidad equivalente a especie. Para corroborar la veracidad de las identidades taxonómicas, se cotejaron los ejemplares en los herbarios de la Facultad de Ciencias de la UNAM (FCME) y en el Herbario del Centro Regional del Bajío del Instituto de Ecología (IEB). La clasificación de las especies de

angiospermas se realizó conforme a Stevens (2001 en proceso); para helechos y licofitas se utilizó la clasificación propuesta por Smith (2006). Los ejemplares herborizados e identificados fueron depositados en el Herbario de la Facultad de Ciencias de la UNAM (FCME) y algunos duplicados fueron distribuidos en el Herbario Nacional (MEXU) y en el Herbario del Centro Regional del Bajío (IEB). A partir de la identificación de los especímenes recolectados, se creó un listado florístico (Apéndice 1), en el que se distinguen las formas de crecimiento de cada especie y la edad de abandono de la parcela en que fue encontrada.

Se elaboraron histogramas con la frecuencia de especies por división botánica, estrato, forma de crecimiento, familia y especie por familia. La composición de los sitios de muestreo se contrastó mediante un cuadro comparativo de presencia/ausencia (Apéndice 1).

Para comparar la riqueza de especies entre las diferentes localidades de abandono, se elaboraron curvas de acumulación de riqueza enrarecida con base en las muestras y sus intervalos de confianza al 95% con el programa EstimateS (sample-based rarefaction curves; Gotelli y Colwell, 2001) con el procedimiento analítico de Mau Tau (Colwell, 2005). Dado que la densidad de individuos varió ampliamente y que este hecho altera las comparaciones de riqueza, se calculó el número de especies esperadas por el método de enrarecimiento de Sanders modificado por Hurlbert (1971) con el número de individuos muestreados en el sitio con menor abundancia, que es:

$$E(S) = \sum_{i=1}^s \left[1 - \frac{\left[\frac{N-N_i}{n} \right]}{\left[\frac{N}{n} \right]} \right]$$

En la cual las expresiones en el interior de los corchetes equivalen a las siguientes fórmulas:

$$\left[\frac{N - N_i}{n} \right] = \frac{(N - N_i)!}{(n!)(N - N_i - n)!}$$

$$\left[\begin{matrix} N \\ n \end{matrix} \right] = \frac{N!}{n!(N-n)!}$$

Donde $E(S)$ es el número esperado de especies; n , abundancia total de la muestra con menor número de individuos; N , abundancia del muestreo a enrarecer y N_i , número de individuos de la i_{ava} especie.

III. 2. 2. Análisis cuantitativo de la estructura

El análisis estructural de las diferentes áreas de muestreo fue dividido en tres grupos. Estos son: el estrato bajo, medio y alto. A continuación se presentan las variables que fueron utilizadas para analizar los estratos, con sus respectivas fórmulas.

Densidad (D) es el número de individuos que se encuentran en un área determinada y se obtiene a partir de la fórmula:

$$D = \frac{N}{A}$$

donde D = densidad, N = número de individuos, A = el área evaluada.

Densidad relativa (D_R):

$$D_R = \left(\frac{D_s}{D_t} \right) 100$$

donde D_R = densidad relativa, D_s = densidad absoluta de una especie, D_t = densidad total de todas las especies.

Frecuencia absoluta (F_s) de una especie es la probabilidad de encontrar una especie en un área determinada, expresada en porcentaje. Esta frecuencia se calculó para cada uno de los sitios y para cada potrero abandonado, siguiendo la fórmula:

$$F_s = n_s/N_t$$

donde F_s = frecuencia absoluta, n_s = número de muestras donde la especie está presente, N_t = número total de muestras.

Frecuencia relativa (F_R) indica cuál es la relación que existe entre una especie y el resto de las especies que se distribuyen en todas las muestras.

$$F_R = \left(\frac{F_s}{F_t} \right) 100$$

donde F_r = frecuencia relativa, F_s = frecuencia absoluta de la especie a, F_t = frecuencia acumulada de todas las especies presentes en la muestra.

Área basal (AB) es la superficie que ocupa el tronco del individuo, se obtiene a partir del diámetro a la altura del pecho (DAP) a una altura de 1.30 m, y se calculó para cada uno de los tallos de un individuo.

$$AB = \pi \left(\frac{DAP}{2} \right)^2$$

donde AB = área basal. El área basal en individuos policaulescentes se sumó para obtener el área basal total por individuo.

Área basal por hectárea (AB_{Ha}) es la superficie total que ocupan los individuos de una misma especie en una hectárea, la fórmula es:

$$AB_{Ha} = \frac{AB_s(ha)}{A}$$

donde AB_{Ha} = área basal por hectárea, AB_s = área basal de la especie por sitio, ha = 10,000 m² y A = superficie de la muestra donde se reportó la especie

Área basal relativa (ABR) es la relación que guarda el área basal de una especie con respecto al área basal de todas las especies y se calculó con la siguiente fórmula:

$$AB_R = \left(\frac{AB_{sp}}{AB_t} \right) 100$$

AB_R = área basal relativa, AB_{sp} = área basal total de la especie y AB_t = área basal de todas las especies.

Cobertura (C) es el área que ocupa la proyección sobre una superficie plana del dosel de un individuo. Se calcula como con la fórmula de una elipse por medio de la medición de la longitud de dos ejes transversales.

$$C = \left[\left(\frac{D_m}{2} \right) \left(\frac{d_m}{2} \right) \right] \pi$$

donde C= cobertura, D_m = diámetro mayor, d_m = diámetro menor

Cobertura por hectárea (C_{Ha}) es la superficie total que ocupan las copas de los individuos de una misma especie en una hectárea, la fórmula es:

$$C_{Ha} = \frac{C_s(ha)}{A}$$

donde C_{Ha} = cobertura por hectárea, C_s = cobertura de la especie en el sitio de muestreo y A = superficie del muestreo donde se reportó la especie.

Altura (a), distancia perpendicular al suelo, tomada desde la base de la planta hasta la parte más elevada. Para los árboles que no pudieron ser medidos con un flexómetro se utilizó la fórmula trigonométrica:

$$a = p(d) + o$$

donde a= altura, p = pendiente en porcentaje, d=distancia del observador al árbol y o= altura a los ojos del observador (1.6 m).

Valor de Importancia Relativa (VIR) es una medida sintética que representa la contribución de una especie a la estructura de la vegetación por sitio y estrato (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). La fórmula empleada es:

$$VIR = AB_R + F_R + D_R$$

donde VIR= valor de importancia relativa, AB_R = área basal relativa, F_R = frecuencia relativa, D_R = densidad relativa.

III. 2. 3. Altura y diámetro a la altura del pecho

Se elaboraron histogramas con la distribución de frecuencias para el diámetro a la altura del pecho de los individuos presentes en el estrato alto. Para esto, se analizaron las distribuciones con tamaño de clase de 5 cm. En caso de los individuos policaulescentes se consideró el tallo con el mayor DAP. Asimismo se definió el número de especies que se presentaron en cada una de las categorías.

III. 2. 4. Similitud florística de los muestreos

La similitud de la composición florística entre los sitios de abandono se estimó con el índice de similitud de Sørensen debido al énfasis que hace en las especies compartidas entre dos sitios (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

$$IS_S = \frac{C}{0.5(A + B)} * 100$$

donde C= número de especies comunes al sitio A y B; A= número de especies en el sitio A y; B= número de especies en el sitio B.

Estos valores se obtuvieron con el programa EstimateS versión 8.2 (Colwell, 2005), el cual se usó para comparar las especies con una matriz de incidencia. A partir de los datos resultantes se hizo una clasificación de las muestras mediante el método jerárquico, politético y aglomerativo de Ward ligado mediante UPGMA con el programa NTSYS-pc ver 2.1 (Rohlf, 2000).

IV. RESULTADOS

IV. 1. Riqueza y composición florística

IV. 1. 1. Riqueza

En conjunto las parcelas registraron 164 morfoespecies, de las cuales 137 (83.53%) pudieron ser ubicadas en alguna categoría taxonómica, mientras que las 27 restantes (16.46%) se mantuvieron con el nombre de la morfoespecie por falta de estructuras sexuales que facilitarían su identificación.

Las angiospermas fueron el grupo taxonómico dominante con 146 especies (89.02%), seguido por los helechos con 16 especies (19.75%) y las licofitas y gimnospermas con una especie cada uno (0.61% cada uno). Dentro de las angiospermas se identificaron 124 dicotiledóneas y 22 monocotiledóneas (Figura 4).

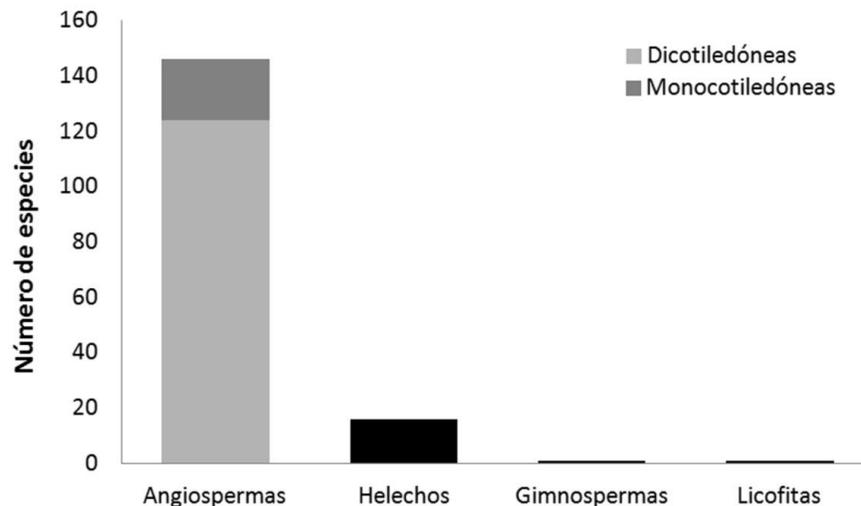


Figura 4. Número de especies por grupo taxonómico.

De las 137 morfoespecies asignadas a alguna de las diferentes categorías taxonómicas, 12 fueron identificadas exclusivamente a nivel de familia, 14 a nivel de género y 111 a nivel de especie. Se registraron 62 familias, 102 géneros y 111

especies. En el estrato bajo se ubicaron 111 especies (62 hierbas, 12 enredaderas, 23 plántulas de arbustos y 14 plántulas de árboles), en el estrato medio 54 especies (7 hierbas, 4 enredaderas, 23 arbustos y 20 árboles), y en el estrato alto 41 especies (9 arbustos y 32 árboles). Por forma de crecimiento se reconocieron 68 especies de hierbas (41%), 41 especies de arbustos (25%), 42 especies de árboles (26%) y 13 especies de enredaderas (8%;Figura 5).

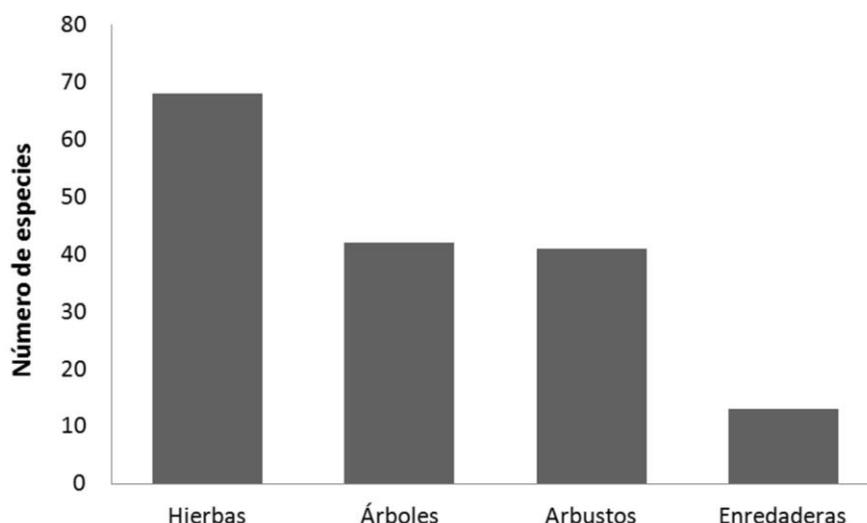


Figura 5. Número de especies desglosadas por forma de crecimiento para una cronosecuencia en Tlanchinol, Hidalgo. Riqueza total, 164 especies.

Más de la mitad (54.7%) de las especies se distribuyeron en 14 familias, de estas, las que contribuyeron con un mayor número de especies fueron Asteraceae (10 especies; 7.3%), Poaceae (9; 6.6%), Fabaceae (7; 5.1%) y Rubiaceae (7; 5.1%). Las familias con mayor número de géneros fueron Rubiaceae (7), Asteraceae y Poaceae (5 cada una), Lauraceae y Fabaceae (4 cada una) y Dryopteridaceae, Polypodiaceae, Rosaceae y Sapindaceae (3 cada una). El resto de las familias tuvieron un género (41 familias) o dos (12 familias). Los géneros más importantes fueron *Piper* (Piperaceae, 5 especies), *Solanum* (Solanaceae) y *Smilax* (Smilacaceae) con cuatro especies cada uno, y *Miconia* (Melastomataceae) y *Polystichum* (Dryopteridaceae) con tres especies cada uno.

IV. 1. 1. 2. Riqueza por estrato

La riqueza observada (S_{Obs}) tuvo una tendencia positiva durante los primeros 30 años (Figura 6a), donde se observó un máximo de especies (59), familias (43) y géneros (54); posteriormente la riqueza de especies disminuyó al mínimo registrado durante la cronosecuencia en el bosque maduro (27). Después de “enrarecer” (Hurlbert, 1971) el número de especies a la densidad mínima registrada (318 individuos a los 30 años de abandono; Figura 6a), fue notable la disminución de la riqueza en los sitios con 1, 5 y 15 años de abandono, que disminuyeron de 42 a 29.3, de 41 a 28.1 y de 51 a 35.5 especies respectivamente. El sitio con el menor número de especies fue el bosque maduro, que permaneció con valores de riqueza similares a los apreciados en la riqueza observada (26.6; Cuadro 3).

Cuadro 3. Valores de riqueza y diversidad en una cronosecuencia sucesional en Tlanchinol, Hidalgo. En negritas los valores más altos. S_{Obs} = Número de especies recolectadas, incluyendo las morfoespecies. S_{Er} = Número de especies enrarecidas a 318 individuos. H' = Índice de Shannon (\log_{10}). J' = Equitabilidad usando Shannon. $1/D$ = Inverso del índice de Simpson.

Edad de abandono (años)	No. de individuos	No. de familias	No. de géneros	S_{Obs}	S_{Er}	H'	J'	$1/D$
1	1323	26	39	42	29.3	0.98	0.60	4.58
5	1217	27	35	41	28.1	1.04	0.64	6.67
15	873	36	45	51	35.5	0.90	0.53	3.18
30	318	43	54	59	59.0	1.53	0.86	23.21
B. Maduro	336	23	24	27	26.6	0.89	0.62	4.72
Todos		62	102	164				

La riqueza de especies por estrato después de ser “enrarecida” mostró tres patrones (Figura 6b). En el estrato bajo, el número de especies inicial fue mayor al observado en los bosque maduros (19.48 especies / 152 individuos), sin embargo descendió hasta los 15 años de abandono (17.2 especies/152 individuos), para después incrementarse a un máximo en los acahuales de 30 años (34

especies/152 individuos). Finalmente en el bosque maduro la riqueza disminuyó a los valores más bajos registrados (12.8 especies /152 individuos).

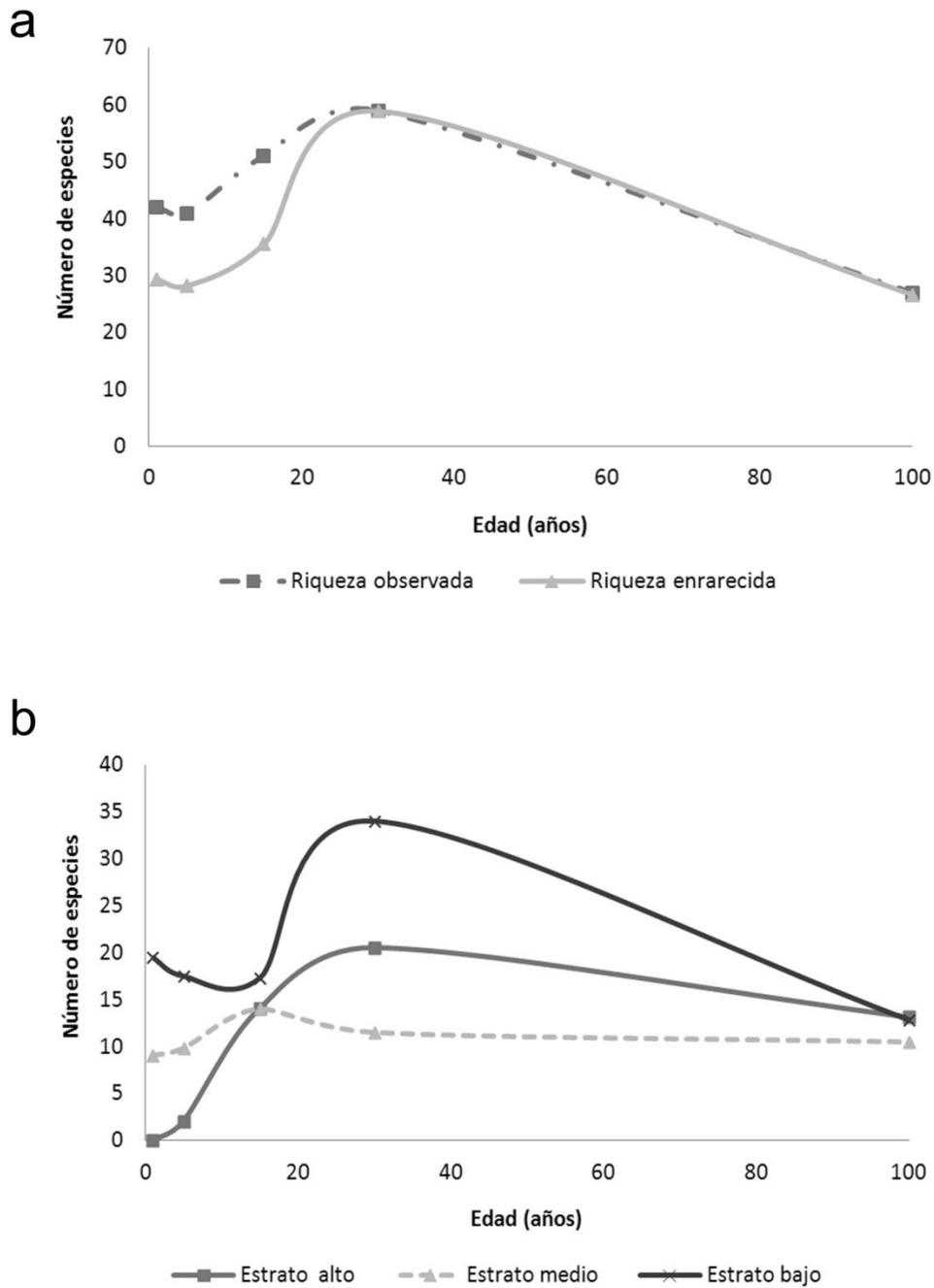


Figura 6. Riqueza de especies por edad de abandono: **a)** riqueza total de especies **b)** riqueza de especies por estrato.

La riqueza del estrato medio mostró una recuperación rápida que a los 5 años de abandono alcanzó niveles similares a los del bosque maduro (9.77 especies / 37 individuos), y continuo incrementándose hasta los 15 años de abandono, donde se registraron 14 especies. Posteriormente, en el acahual de 30 años la riqueza disminuyó a valores similares a los del bosque maduro (11.48 especies / 37 individuos y 10.45 especies / 37 individuos, respectivamente).

En el estrato alto se observó un aumento progresivo de la riqueza, alcanzando valores semejantes a los bosques maduros a los 15 años de abandono (14 especies / 69 individuos). En los acahuales de 30 años la riqueza se incrementó hasta un máximo (20.5 especies / 69 individuos), para después disminuir en los bosques maduros (13 especies / 69 individuos).

La diversidad se recuperó inmediatamente después de iniciar la regeneración. Presentó dos picos, uno menor a los 5 años de abandono y un máximo a los 30 años para finalmente disminuir a valores similares a los de los acahuales jóvenes (Figura 7).

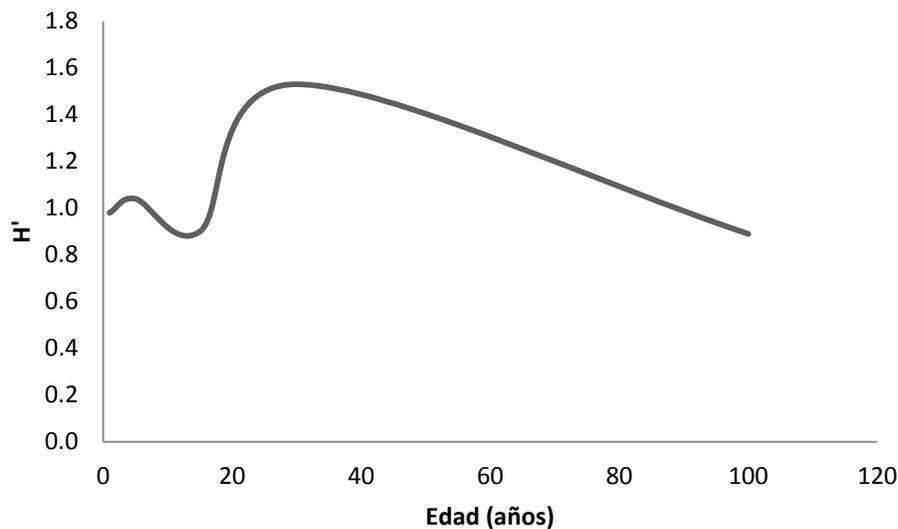


Figura 7. Comportamiento de la diversidad con el índice de Shannon \log_{10} , para una cronosecuencia en Tlanchinol, Hidalgo.

IV. 1. 1. 3. Riqueza por forma de crecimiento

A lo largo de la regeneración del bosque se observó una alternancia en la importancia de la riqueza de plantas según su forma de crecimiento (Figura 8). De manera general fueron apreciables tres patrones: (1) al inicio de la cronosecuencia se observó una dominancia de hierbas (72%, enrarecida a 152 individuos) que disminuyeron progresivamente hasta ser escasas en el bosque maduro (14.8%); (2) las enredaderas y los arbusto tuvieron un aumento paulatino, alcanzando un máximo en edades intermedias a los 15 años de abandono para arbustos (41.1%) y a los 30 años para enredaderas (13.6%), ambas tuvieron una disminución posterior hasta estar poco representadas en el bosque maduro (14.8% y 11.1%, respectivamente); (3) las especies arbóreas registraron un aumento continuo a lo largo de toda la regeneración con respecto al número total de especies, alcanzando la proporción máxima en el bosque maduro (59.3%).

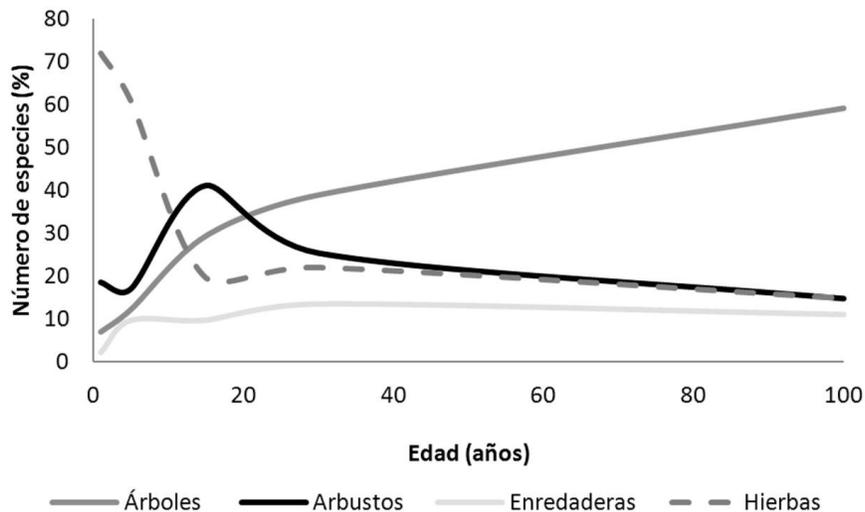


Figura 8. Riqueza observada de especies por forma de crecimiento expresada en porcentaje, en una cronosecuencia sucesional en Tlanchinol, Hidalgo.

IV. 1. 2. Composición florística

En la regeneración del bosque hubieron dos familias presentes en todas las edades de abandono (Altingiaceae y Melastomataceae), siete familias presentes en cuatro sitios (Clethraceae, Dryopteridaceae, Fabaceae, Myrtaceae, Poaceae, Rubiaceae y Smilacaceae), nueve especies en tres sitios (Betulaceae, Commelinaceae, Cyperaceae, Lauraceae, Piperaceae, Polypodiaceae, Rosaceae, Rutaceae y Thymelaeaceae), 20 familias en dos edades de abandono y 24 presentes sólo en una (Figura 9).

En edades próximas al abandono se observaron familias que fueron importantes en cuanto a abundancia y número de especies, y que con el paso del tiempo fueron reemplazadas por otras. En estos acahuales (1 y 5 años de abandono), Asteraceae y Poaceae fueron las familias más importantes por cantidad de especies, encontrándose poco representadas después de los 15 años de abandono o incluso ausentes. Al igual que éstas, otras familias perdieron importancia al aumentar la edad de abandono como Cyperaceae, Plantaginaceae y Solanaceae; así mismo, se encontró la mayor proporción de monocotiledóneas (73%).

Las familias que alcanzaron la máxima riqueza en las etapas intermedias (15 y 30 años de abandono) fueron, Betulaceae, Piperaceae, Lauraceae, Sapindaceae y Smilacaceae. Los helechos fueron un grupo que también incrementó el número de familias que se desarrollaron en estas etapas, encontrándose 7 de las 16 especies registradas en la cronosecuencia (44%). Fue evidente que hubo familias presentes únicamente en uno de los acahuales como, Actinidiaceae, Arecaceae, Lamiaceae, Menispermaceae, Selaginellaceae, Thelypteridaceae y Verbenaceae a los 15 años, y Apiaceae, Begoniaceae, Heliconiaceae, Juglandaceae, Moraceae, Pricamniaceae, Pteridaceae y Ranunculaceae, a los 30 años de abandono.

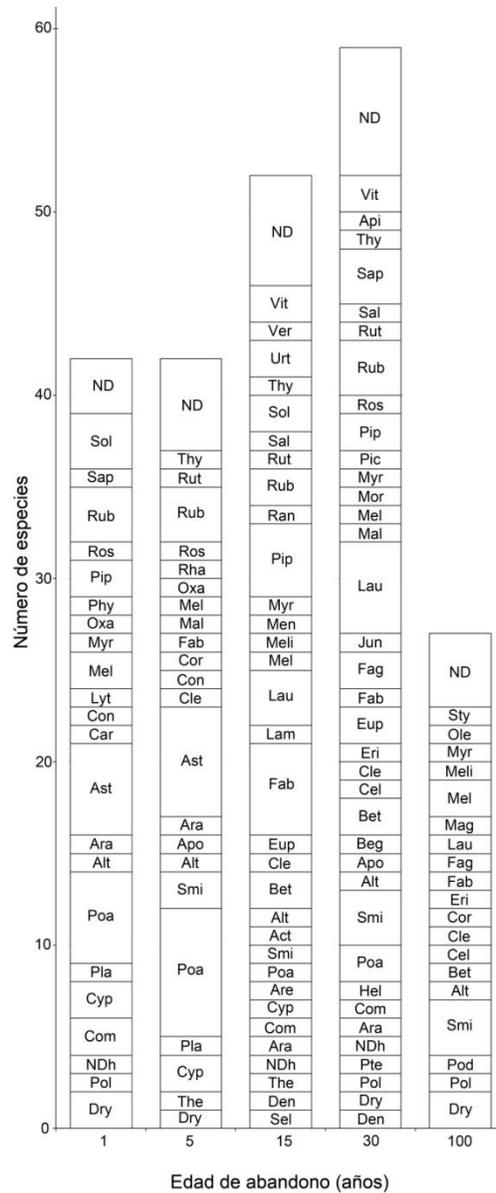


Figura 9. Número de especies por familia y sitio de muestreo. Las familias están ordenadas de abajo hacia arriba en los principales grupos de plantas: licofitas, helechos, gimnospermas, monocotiledóneas y dicotiledóneas. **Abreviaturas:** Act, Actinidiaceae; Ado, Adoxaceae; Alt, Altingiaceae; Api, Apiaceae; Apo, Apocynaceae; Ara, Araceae; Aral, Araliaceae; Are, Arecaceae; Ast, Asteraceae; Beg, Begoniaceae; Bet, Betulaceae; Car, Caryophyllaceae; Cel, Celastraceae; Cle, Clethraceae; Com, Commelinaceae; Con, Convolvulaceae; Cor, Cornaceae; Cyp, Cyperaceae; Den, Dennstaedtiaceae; Dry, Dryopteridaceae; Eri, Ericaceae; Eup, Euphorbiaceae; Fab, Fabaceae; Fag, Fagaceae; Hel, Heliconiaceae; Jug, Juglandaceae; Lam, Lamiaceae; Lau, Lauraceae; Lyt, Lythraceae; Mag, Magnoliaceae; Mal, Malvaceae; Mel, Melastomataceae; Meli, Meliaceae; Men, Menispermaceae; Mor, Moraceae; Myr, Myrtaceae; Ole, Oleaceae; Oxa, Oxalidaceae; Phy, Phyllanthaceae; Pic, Picramniaceae; Pip, Piperaceae; Pla, Plantaginaceae; Poa, Poaceae; Pod, Podocarpaceae; Pol, Polypodiaceae; Pte, Pteridaceae; Ran, Ranunculaceae; Rha, Rhamnaceae; Ros, Rosaceae; Rub, Rubiaceae; Rut, Rutaceae; Sal, Salicaceae; Sap, Sapindaceae; Sel, Selaginellaceae; Smi, Smilacaceae; Sol, Solanaceae; Sty, Styracaceae; The, Thelypteridaceae; Thy, Thymelaeaceae; Urt, Urticaceae; Ver, Verbenaceae; Vit, Vitaceae; ND, Familia no identificada NDh, Familia de helechos no identificada.

Las familias con mayor número de especies en los bosques maduros fueron Dryopteridaceae, Melastomataceae y Similacaceae. Por otro lado, las familias restringidas a esta edad fueron Magnoliaceae, Oleaceae, Podocarpaceae y Styracaceae. De los árboles característicos del dosel en los bosques maduros que también se encontraron en los bosques en proceso de regeneración de 30 años fueron *Quercus sartorii* y *Vaccinium leucanthum*.

IV. 2. Similitud florística

Las relaciones de similitud de la composición florística hechas con el índice de Sørensen basadas en incidencia (Figura 10), mostraron la formación consistente de tres grupos sucesionales (tomando una distancia de corte de 0.25), que fueron agrupados según su edad de abandono.

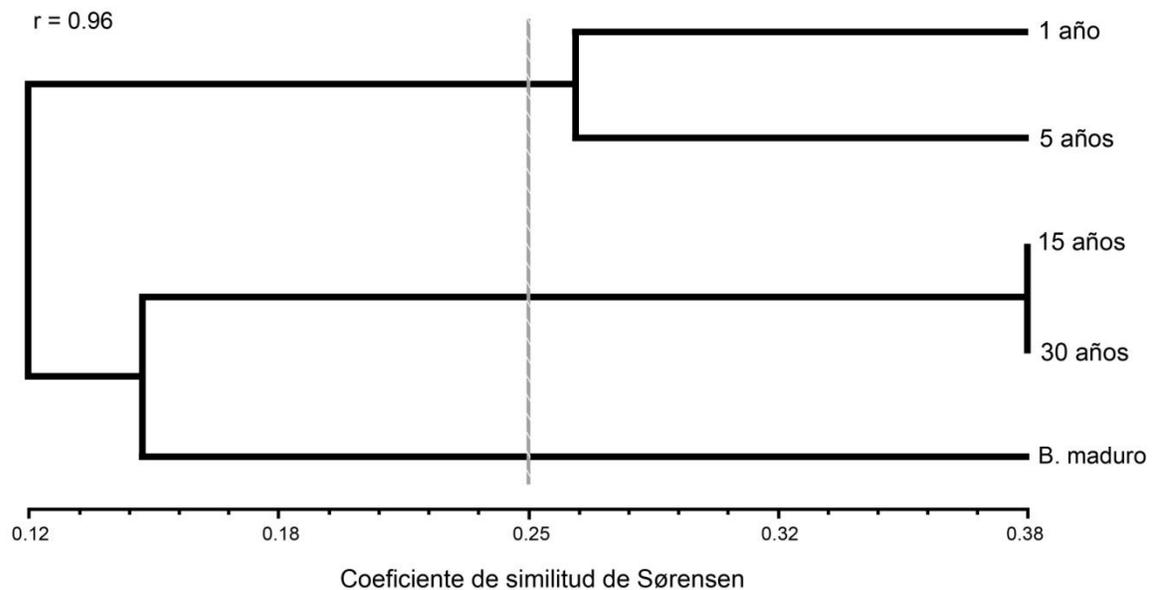


Figura 10. Dendrograma de similitud por UPGMA utilizando el índice de Sørensen, para cuatro acahuales y un sitio de bosque maduro en una cronosecuencia del municipio de Tlanchinol, Hidalgo.

En el primer grupo se encontraron los acahuales de 1 y 5 años de abandono, conformando lo que se denominará los acahuales jóvenes. Tuvieron una baja similitud entre ellos (26.4%). Las especies que confirieron identidad a este grupo fueron, *Coccocypselum cordifolium*, *Cynodon dactylon*, *Hydrocotyle mexicana*, *Oxalis corniculata*, *Plantago australis* var. *australis*, *Poa annua* y *Vernonia deppeana*, todas ellas exclusivas a estas edades de abandono.

En el segundo grupo se encontraron a los acahuales de 15 y 30 años de abandono, conformando el grupo de los bosques de edad intermedia. Fueron el grupo más parecido entre sí, compartiendo el 38% de las especies. Se encontraron 17 especies comunes a los dos sitios, 15 de ellas estuvieron restringidas a él (*Arachnothryx heteranthera*, *Cissus verticillata*, *Citrus limetta*, *Cnidoscolus multilobus*, *Dennstaedtia bipinnata*, *Lonchocarpus* sp., *Nectandra salicifolia*, *Ocotea helicterifolia*, *Ostrya virginiana*, *Parthenocissus quinquefolia*, *Persea americana*, *Piper diandrum*, *Piper hispidum*, *Syngonium neglectum* y *Xylosma flexuosa*), mientras que otras dos se encontraron en otros sitios (*Daphnopsis mollis* y *Gibasis pellucida*).

El bosque maduro formó un grupo aparte y muy diferente a los bosques regenerados, tuvo mayor relación florística con los bosques de edad intermedia, aunque sólo compartieron el 14% de las especies. De las especies que se encontraron en este sitio 16 fueron exclusivas (*Arachniodes denticulata*, *Ctenitis hemsleyana*, *Pecluma dispersa*, *Podocarpus reichei*, *Smilax spinosa*, *Microtropis schiedeana*, *Magnolia schiedeana*, *Miconia chrysoneura*, *Trichilia* sp., *Osmanthus americanus*, *Styrax glabrescens* var. *pilosus*, Especie 21, Especie 22, Especie 23, Especie 24, Fabaceae 3), y dos estuvieron compartidas (*Miconia oligotricha* y *Nyssa sylvatica*).

IV. 2. Estructura cuantitativa

IV. 2. 1. Estrato bajo

Tanto el número de individuos como de especies presentes en el estrato bajo disminuyó al incrementarse el tiempo de abandono de los acahuales (Cuadro 4). Sin embargo, al analizar el comportamiento de la riqueza enrarecida de las especies herbáceas (7 individuos en el bosque maduro), y de las plántulas (7 individuos a los 5 años de abandono), se observó que al disminuir el número de especies herbáceas hacia los 5 años de abandono, el número de plántulas de especies leñosas se incrementó; ocurriendo lo contrario cuando a los 15 años de abandono, donde el número de especies herbáceas se incrementó mientras que las plántulas disminuyeron (Figura 11a).

Cuadro 4. Valores estructurales del estrato bajo en una cronosecuencia en Tlanchiol, Hidalgo. S, número de especies totales; Sh, número de especies herbáceas; Sb, número de plántulas de arbustos, Sa número de plántulas de árboles; IA, intervalo de altura.

Edad de abandono (años)	Riqueza				No. Individuos	No. plántulas	Cobertura (%)	Altura promedio (m)
	S	Sh	Sb	Sa				
1	36	29	6	1	1286	17	113.19	0.26
5	32	28	2	2	1048	7	66.56	0.18
15	32	18	9	5	715	46	75.87	0.3
30	34	20	9	5	152	44	27.75	0.45
B. maduro	14	5	4	5	194	187	38.88	0.37

La cobertura del estrato bajo de manera general disminuyó del 113% en los acahuales recién abandonados, hasta ocupar sólo el 38.8% en los bosques maduros (Cuadro 4). Al desglosar la importancia de las hierbas y las plántulas, se observó que en las etapas tempranas las hierbas, representaron el 100% de la cobertura vegetal, disminuyendo a menos del 1% al aumentar el tiempo de abandono (Figura 11b). Las plántulas aumentaron en importancia continuamente

hasta que fueron dominantes en el bosque maduro, ocupando el 38% de la superficie.

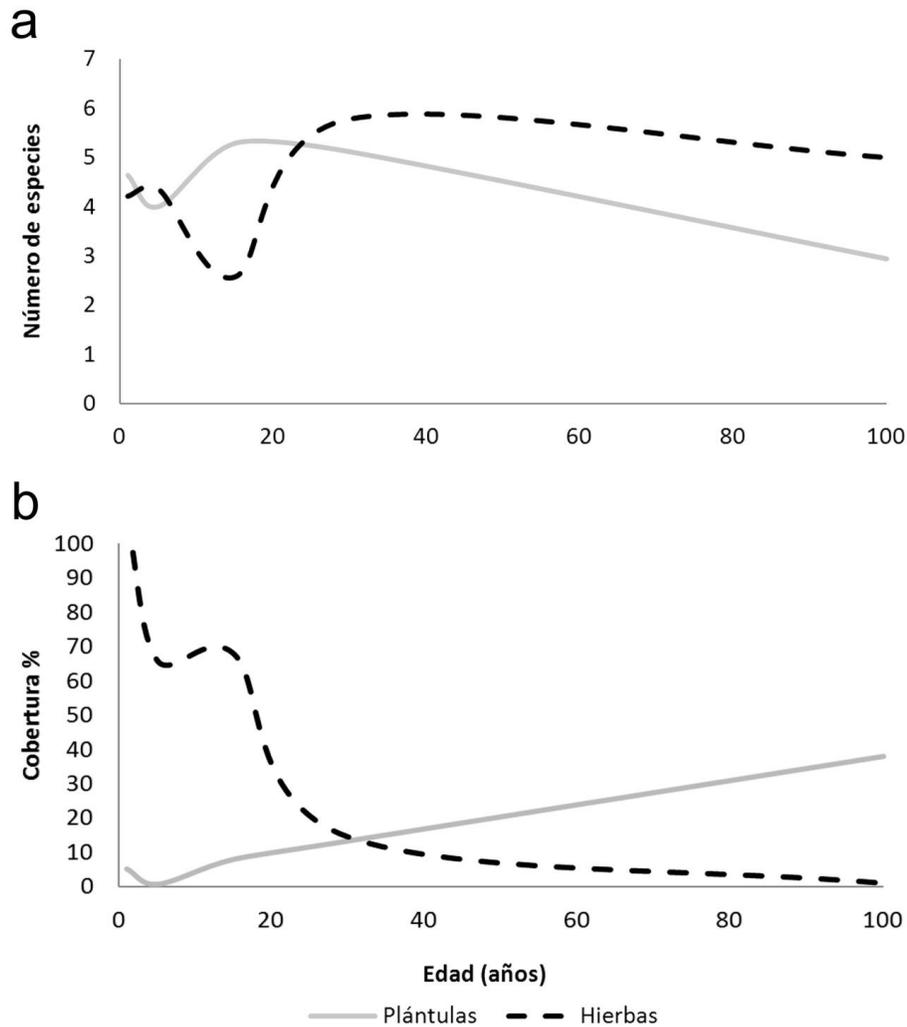


Figura 11. Comportamiento del estrato bajo en una cronosecuencia en Tlanchinol, Hidalgo. **a)** riqueza enrarecida de las hierbas (7 individuos) y plántulas de especies leñosas (7 individuos). **b)** cobertura de las hierbas y plántulas expresada en porcentaje para un área de 12.6 m² por sitio.

La densidad mostró un patrón similar al observado en la Figura 11b, donde la cantidad de individuos de especies herbáceas disminuyó, mientras que las plántulas de especies leñosas se hicieron más abundantes, alcanzando el máximo en los bosques maduros con una densidad de 15 individuos·por m².

IV. 2. 2. Estrato medio

La recuperación estructural del estrato medio a valores similares a los exhibidos por el bosque maduro, fue alcanzada pronto después del abandono de los potreros; no obstante, en las edades intermedias (de los 5 a los 30 años) hubieron marcados cambios. Estos cambios, observados en el área basal, la altura, la densidad y la cobertura, pudieron ser divididos en dos tendencias generales. Por un lado la densidad y la cobertura presentaron dos picos, uno a los cinco años y el otro a los 30 años de abandono (Figura 12a y 16c). Estos picos se debieron principalmente al desarrollo de *Liquidambar styraciflua* a los 5 años de abandono y a *Arachnothryx heteranthera* a los 30 años. Por otro lado, tanto el área basal como la altura, tuvieron un rápido incremento en los primeros años, alcanzando el máximo a los cinco años de abandono; posteriormente estos valores descendieron drásticamente a los 30 años (Figura 12b y 16d). En ambos casos el máximo se debió al desarrollo de individuos jóvenes de *Liquidambar styraciflua*. Los detalles estructurales están representados en el Cuadro 5.

Cuadro 5. Resumen de los valores estructurales del estrato arbustivo (DAP < 5 cm) en Tlanchinol, Hidalgo. S, número de especies; N, número de individuos; Nt, número de total de tallos; Nc, número de individuos monocaulescentes; NPc, Número de individuos policaulescentes; D, densidad de individuos; Ab, área basal; C, cobertura

Edad de abandono (años)	S	N	Nt	Nc	NPc	D (ind.ha ⁻¹)	Ab (m ² .ha ⁻¹)	C (m ² .ha ⁻¹)	Intervalo de altura (m)	Altura promedio (m)
1	9	37	71	21	16	3272	1.71	5642	1.30 - 3.30	1.99
5	15	95	132	69	26	8842	5.40	15670	1.30 - 8.00	3.73
15	16	44	83	28	16	3979	2.22	10800	1.30-12.00	2.75
30	17	92	139	60	32	8135	1.82	16825	1.30 - 6.70	2.19
B. maduro	12	55	81	44	11	5040	1.60	10659	1.36 - 8.30	2.45

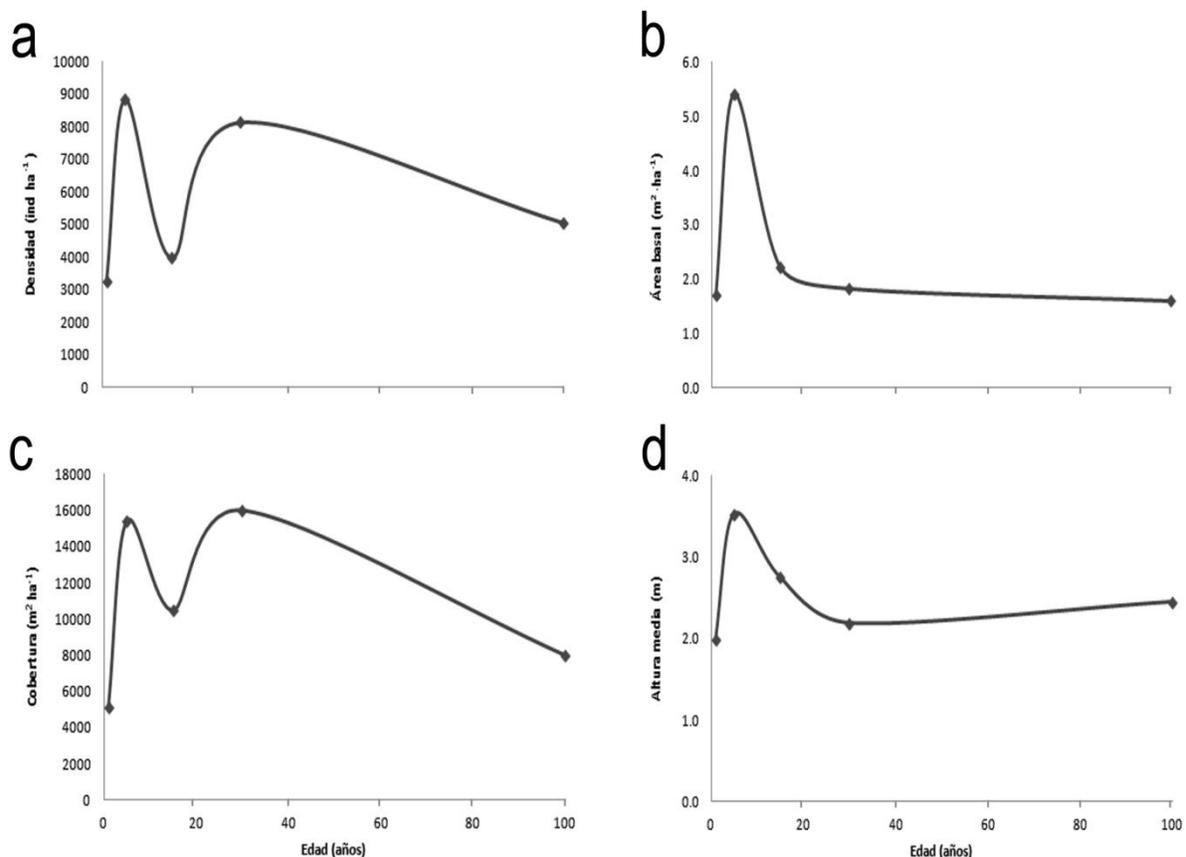


Figura 12. Comportamiento de las variables estructurales del estrato medio (DAP < 5cm) en una cronosecuencia en Tlanchinol, Hidalgo. **a)** área basal (m^2ha^{-1}); **b)** altura media de los individuos por parcela (m); **c)** densidad de individuos por hectárea; **d)** área ocupada por la cobertura del dosel (m^2ha^{-1}).

La importancia estructural de las especies fue diferente en cada edad de abandono, sin embargo, en la mayoría de ellas hubo una especie con marcada dominancia (excepto el acahual con 15 años de abandono). En los acahuales de 5 y 30 años de abandono, poco menos de la mitad de la importancia estructural por sitio fue atribuida a *Liquidambar styraciflua* y a *Arachnothryx heteranthera*, respectivamente (Figura 13b y 17d); mientras que en el acahual con 1 año de abandono y en el bosque maduro, la diferencia de la importancia estuvo menos marcada (Figura 13a y 17 e). En el acahual con 15 años de abandono la distribución de la dominancia estructural fue más homogénea, por lo que *Piper*

hispidum, *Palicourea padifolia* y *Arachnothryx heteranthera* tuvieron valores similares (Figura 13c).

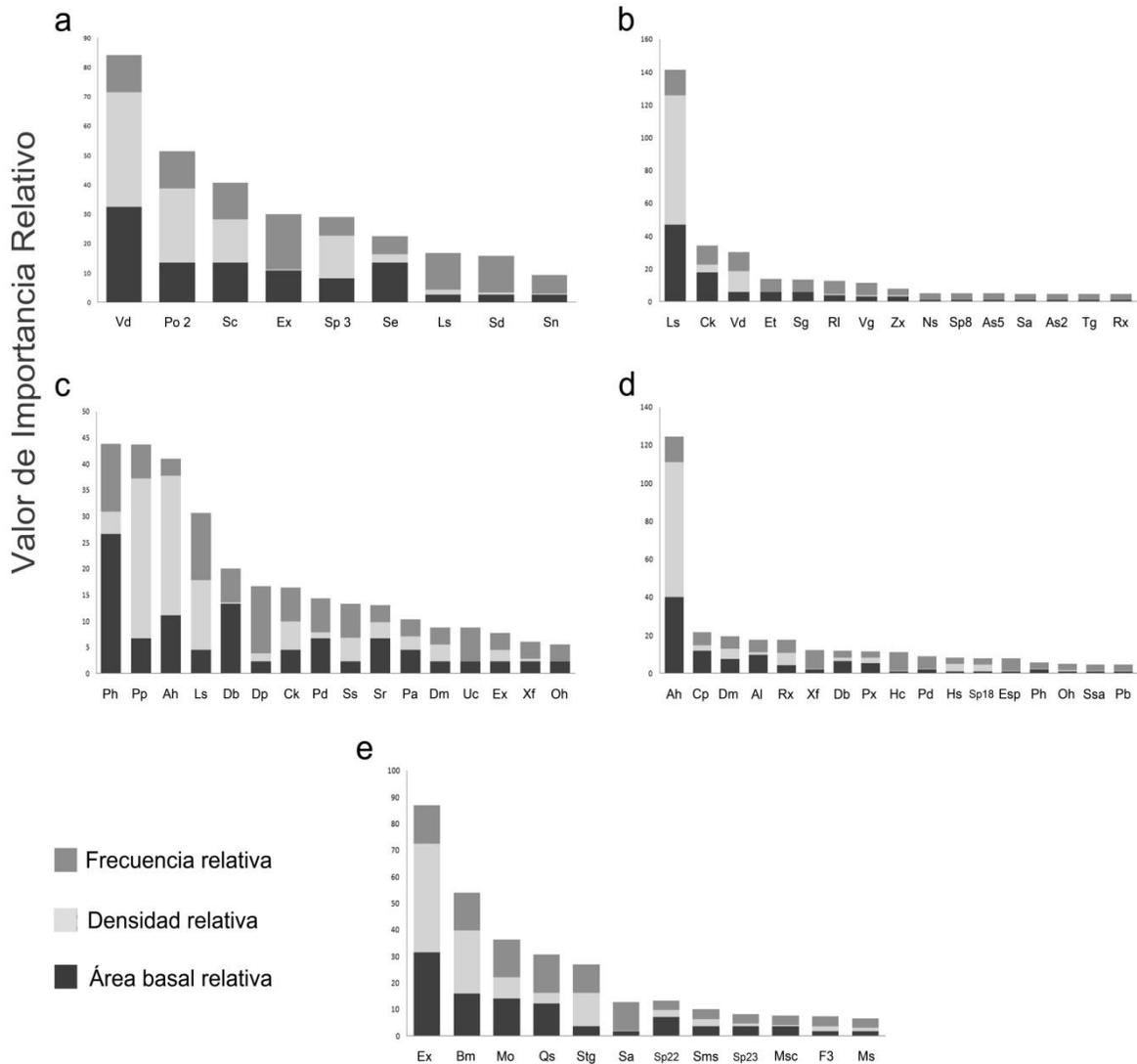


Figura 13. Valor de importancia relativo de las especies presentes en el estrato arbustivo de las diferentes edades de abandono de una cronosecuencia de Tlanchinol, Hidalgo. **a)** un año de abandono, **b)** cinco años de abandono, **c)** 15 años de abandono, **d)** 30 años de abandono y **e)** bosque maduro. **Abreviaturas:** Ah, *Arachnothryx heteranthera*; Al, *Acalypha longipes*; As2, Asteraceae 2; As5, Asteraceae 5; Bm, *Beilschmiedia mexicana*; Ck, *Clethra kenoyeri*; Cp, *Carya palmeri*; Db, *Dennstaedtia bipinnata*; Dm, *Daphnopsis mollis*; Dp, *Dalbergia palo-escrito*; Esp, *Eugenia sp.*; Et, *Echites tuxtliensis*; Ex, *Eugenia xalapensis*; F3, Fabaceae 3; Hc, *Hoffmannia culminicola*; Hs, *Heliconia schiedeana*; Ls, *Liquidambar styraciflua*; Mo, *Miconia oligotricha*; Ms, *Magnolia schiedeana*; Ns, *Nyssa sylvatica*; Oh, *Ocotea helicterifolia*; Pa, *Piper auritum*; Pb, *Prunus brachybotrya*; Pd, *Piper diandrum*; Ph, *Piper hispidum*; Po2, *Polystichum sp.2*; Pp, *Palicourea padifolia*; Px, *Picramnia xalapensis*; Qs, *Quercus sartorii*; Rl, *Rhamnus longistyla*; Rx, *Randia xalapensis*; Sa, *Smilax aristolochiifolia*; Sc, *Solanum chrysotrichum*; Sd, *Solanum diflorum*; Se, *Solanum elaeagnifolium*; Sg, *Smilax glauca*; Sms, *Smilax spinosa*; Sn, *Sambucus nigra*; Sp3, Especie 3; Sp8, Especie 8; Sp18, Especie 18; Sp22, Especie 22; Sp23, Especie 23; Sr, *Solanum rudepannum*; Ss, *Saurauia scabrida*; Ssa, *Sapindus saponaria*; Stg, *Styrax glabrescens*; Tg, *Triumfetta grandiflora*; Uc, *Urera caracasana*; Vd, *Vernonia deppeana*; Vg, *Verbesina greenmanii*; Xf, *Xylosma flexuosa*; Zx, *Zanthoxylum xicense*

IV. 2. 3. Estrato alto

En el acahual con 1 año de abandono sólo se registró un individuo con DAP ≥ 5 cm, que se consideró como remanente de la vegetación madura, por lo que se anuló de los posteriores análisis. El resumen de las características estructurales del estrato alto se encuentra en el Cuadro 6.

Cuadro 6. Resumen de los valores estructurales del estrato alto (DAP ≥ 5 cm) en Tlanchinol, Hidalgo. S, número de especies; N, número de individuos; Nc, número de individuos monocaulescentes; NPc, Número de individuos policaulescentes; t, número total de tallos; D, densidad de individuos; Ab, área basal; C, cobertura.

Edad de abandono (años)	S	N	Nc	NPc	t	D (ind.ha ⁻¹)	Ab (m ² .ha ⁻¹)	C (m ² .ha ⁻¹)	Altura (m)	
									Intervalo	Promedio
1	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
5	2	69	48	21	104	549	3.27	4766	4.40 - 11.00	7.04
15	17	113	71	42	187	899	22.08	29802	2.70 - 32.80	14.00
30	21	74	85	15	100	589	35.44	27211	3.30 - 42.28	17.68
B. maduro	14	85	82	3	88	676	37.60	25408	3.00 - 42.85	16.65

La recuperación de la cobertura, la densidad, el área basal y la altura del estrato alto tuvo dos patrones generales; en los cuales el tiempo requerido para ser similar al bosque maduro varió entre los 15 y 30 años.

El primer patrón, caracterizado por la cobertura y la densidad tuvo un incremento veloz en los primeros 15 años, donde se observó el máximo. Después, en el acahual con 30 años de abandono ambas variables disminuyeron para mantenerse más o menos estables hasta el bosque maduro (Figura 14a, c). La relación que guardaron la cobertura y la densidad en los acahuales jóvenes estuvo dada por la abundancia de *Liquidambar styraciflua*, sin embargo en etapas posteriores un mayor porcentaje de la cobertura fue aportado por menos individuos de mayor talla. De tal forma, a los cinco años de abandono, *Liquidambar styraciflua* representó más 98% de la cobertura y de la densidad. A los 15 años la misma especie ocupó cerca del 50% de cobertura y densidad, y

muy por debajo de ella se encontraron *Ostrya virginiana* (12.5% y 16.8%), *Dalbergia palo-escrito* (3.8% y 9.7%) y *Carpinus caroliniana* (8.29% y 2.7). A la edad de 30 años, las especies más importantes para la cobertura, no lo fueron para la densidad, pero en ambos casos la distribución fue homogénea, repartiéndose el 94.28% de la cobertura en 12 especies, de las que *O. virginiana* fue la más relevante (15.97%), seguida de *Clethra pringlei* (11.49%) y *Wimmeria concolor* (11.20%); *L. styraciflua* no fue tan relevante ya que tuvo 8.5%. En el bosque maduro *Quercus sartorii* y *Vaccinium leucanthum* representaron el 53.7% y 11.8% de la cobertura, mientras que *L. styraciflua* sólo aportó el 2% de la cobertura del sitio.

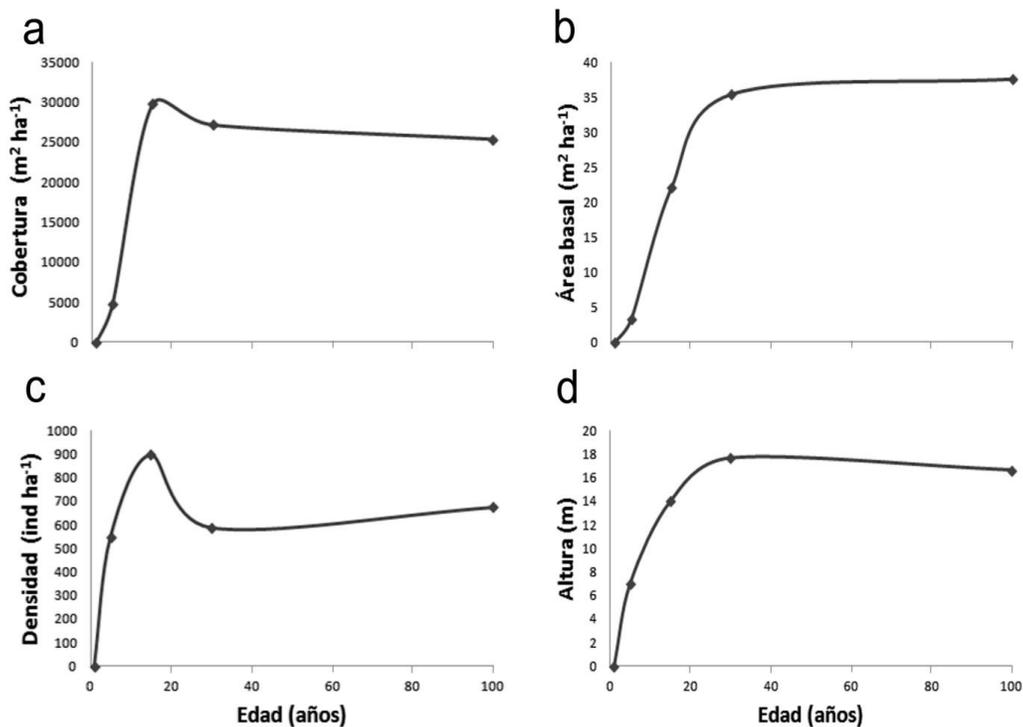


Figura 14. Comportamiento de las variables estructurales del estrato alto (DAP \geq 5 cm), en sitios con diferente edad de abandono en Tlanchinol, Hidalgo. **a)** área basal (m^2h^{-1}); **b)** altura media de los individuos por parcela (m); **c)** densidad de individuos por hectárea; **d)** área ocupada por la cobertura del dosel (m^2h^{-1}).

El segundo patrón estuvo definido por el área basal y la altura. Ambas variables aumentaron continuamente hasta los 30 años de abandono,

manteniéndose más o menos estables hacia el bosque maduro (Figura 14b, d). A pesar de los cambios en la densidad, el área basal continuó incrementándose, lo que refiere que los individuos presentes en los estados serales más avanzados y en el bosque maduro tuvieron mayor envergadura. A continuación se describe el comportamiento de estas variables por categoría.

IV. 2. 3. 1. Comportamiento de la estructura diamétrica por edad de abandono

Se observó una tendencia a incrementar el DAP de los individuos a lo largo de la regeneración del bosque. La forma en que se distribuyeron los individuos según su categoría diamétrica, pasó de tener mayores concentraciones en las categorías pequeñas en los acahuales con 5 y 15 años de abandono, a estar distribuidas más homogéneamente, en el acahual con 30 años y el bosque maduro (Figura 15).

A los 5 años de iniciar la regeneración, la distribución diamétrica estuvo condensada en los intervalos más bajos, donde el 84% tuvo menos de 10 cm de DAP (Figura 15a). En el acahual con 15 años de abandono cerca del 50% de los individuos tuvieron DAP < 10 cm con 12 especies, las más importantes fueron *Liquidambar styraciflua*, *Dalbergia palo-escrito* y *Ostrya virginiana*; el DAP máximo registrado fue de 50.29 cm que correspondió a *Carpinus caroliniana* (Figura 15b). En ambos acahuales la riqueza por categoría se vio reducida al incrementarse el DAP, pasando de dos especies a una y de 12 a cinco, respectivamente.

A los 30 años el intervalo diamétrico se hizo más grande, encontrándose individuos con DAP > 50 cm (2.7%) y llegando incluso a los 78 cm con *O. virginiana*. A diferencia de las dos etapas anteriores la diferencia entre el número de individuos de la categoría más pequeña y el resto de las categorías fue menor, haciéndola la etapa con una distribución más homogénea de la cronosecuencia (Figura 15c). En el bosque maduro el 8.2% de los árboles tuvo DAP > 50 cm, los árboles en estas categorías fueron *Quercus sartorii* y *Vaccinium leucanthum*. El

64% de las especies estuvieron restringidas a las categorías menores a 20 cm de diámetro (Figura 15d).

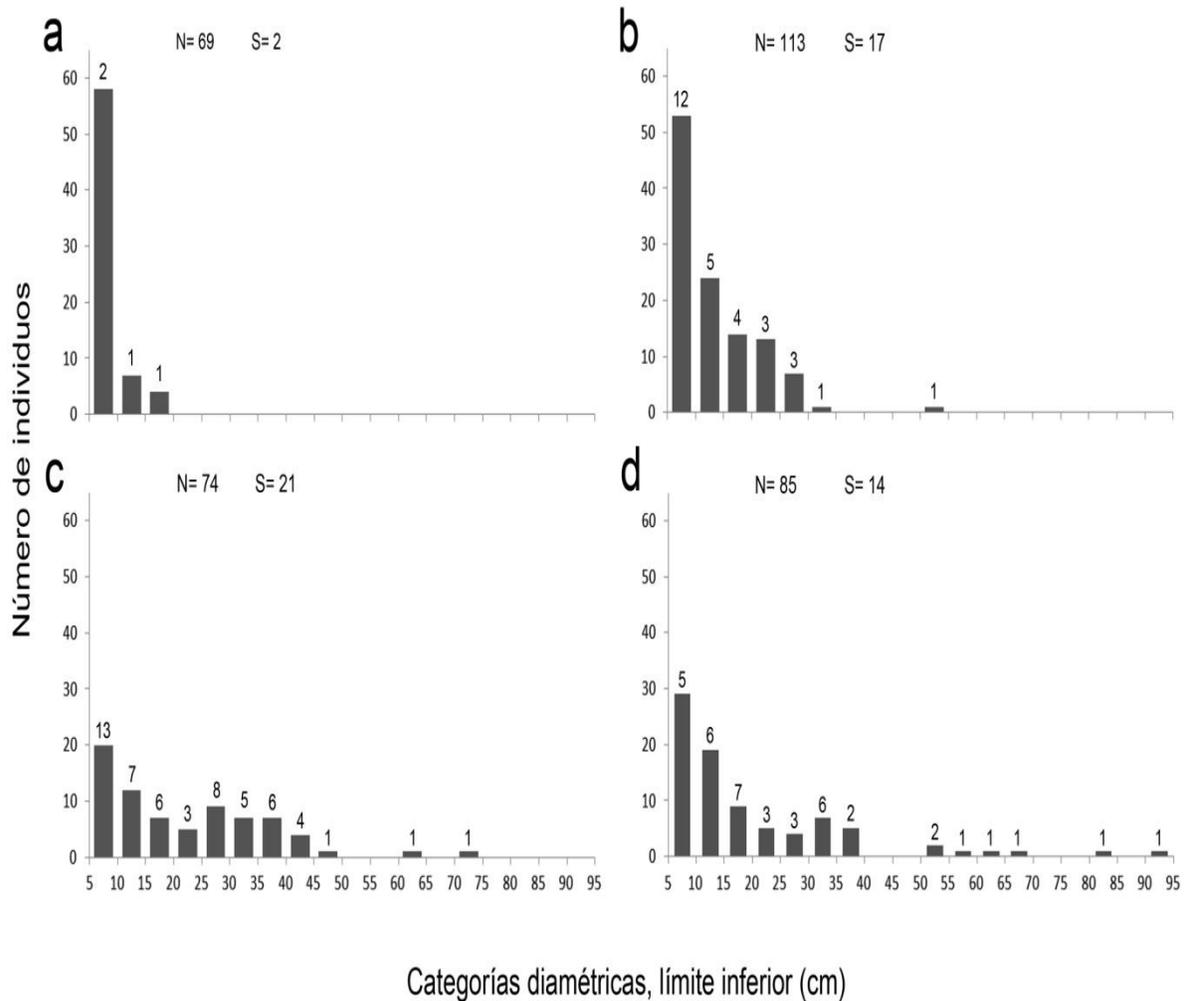


Figura 15. Distribución de frecuencia de los individuos según el diámetro a la altura del pecho para árboles con DAP \geq 5 cm ubicados en cuatro parcelas de bosque en proceso de regeneración en Tlanchinol, Hidalgo. **a)** cinco años de abandono; **b)** 15 años de abandono; **c)** 30 años de abandono; **d)** bosque maduro. N= número de individuos, S = riqueza de la parcela. Se muestra el número de especies por categoría.

IV. 2. 3. 2. Comportamiento de la altura por edad de abandono

La forma en que los individuos se agruparon dependiendo de la altura, mostró grandes cambios en la cronosecuencia. En el acahual con 5 años de abandono prácticamente el 90% de los individuos se encontraron en una sola categoría (Figura 16a).

A los 15 años de abandono se observó que el grueso de los individuos (28%) estuvo en las categorías medias con 15 a 20 m de altura, siguiendo en importancia las categorías menores (Figura 16b). En esta edad se observó que la mayor proporción de especies no se encontró en la categoría de con mayor densidad (7 especies), sino en la de 5 a 10m (8 especies). En todas las categorías la especie más importante fue *Liquidambar styraciflua*.

A los 30 años la distribución cambió a una J invertida, donde fueron más abundantes los individuos en las categorías pequeñas, con el 26% en la categoría de 5 a 10 m. El 66% de los árboles midieron menos de 20 m (Figura 16c). Dentro de cada categoría no se distinguió claramente la dominancia de alguna especie, pues prácticamente cada individuo presente correspondió a una especie distinta.

En el bosque maduro se observó una gráfica con dos colas, donde los individuos de 10 a 15 m y de 20 a 25 m fueron más abundantes con 20 y 19% respectivamente y más ricos en especies (Figura 16d). En la categoría de 10 a 15 m la especie más abundante fue *Eugenia xalapensis*, mientras que en la de 20 a 25 fue *Quercus sartorii*. A pesar de que la altura promedio de los individuos por acahual tuvo una rápida recuperación, alcanzada a los 30 años de abandono, la distribución de los individuos por categoría fue diferente.

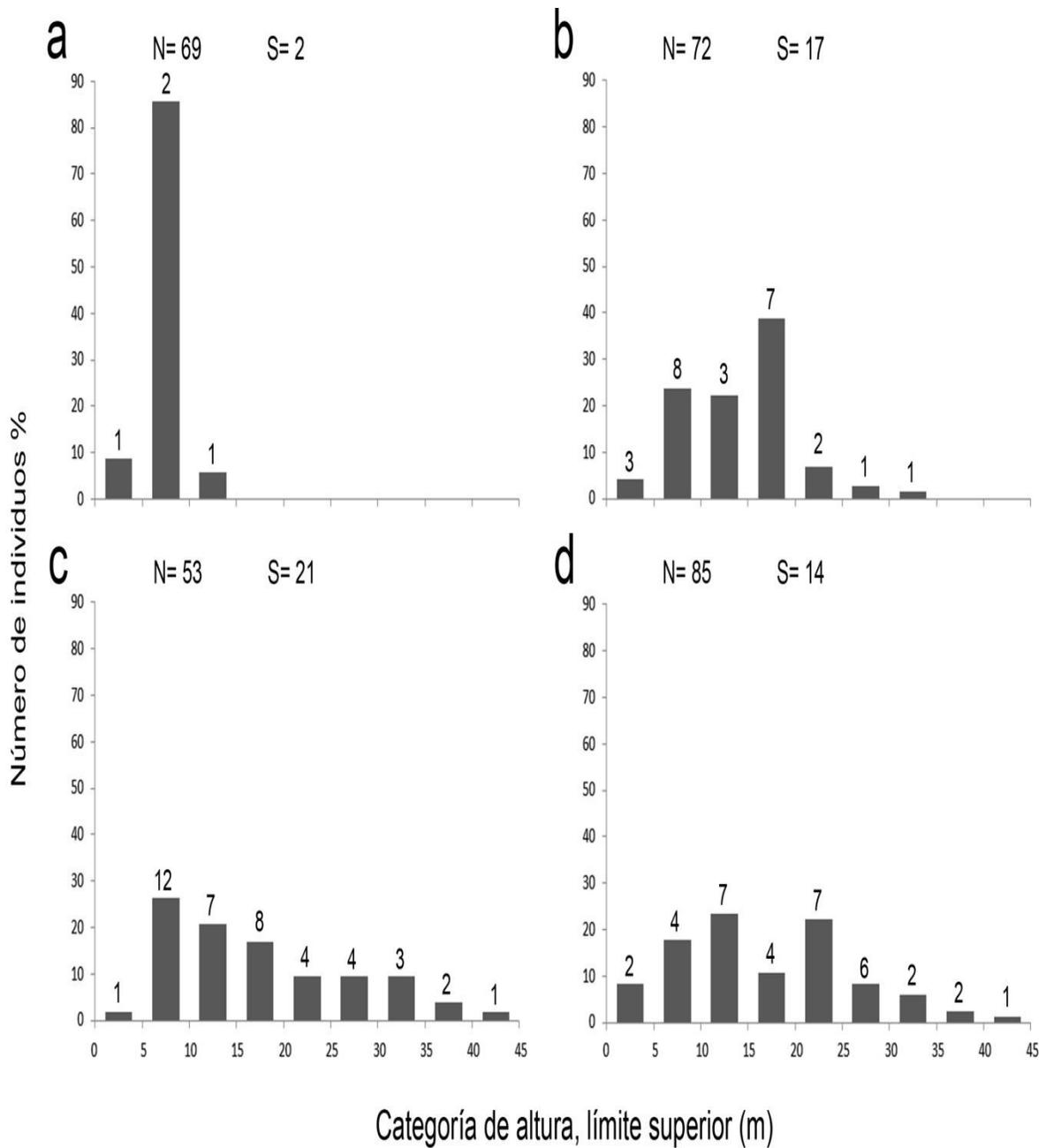


Figura 16. Distribución de las especies por categoría de altura para árboles con DAP \geq 5 cm en cuatro parcelas de bosque en proceso de regeneración en Tlanchinol, Hidalgo. **a)** cinco años de abandono; **b)** 15 años de abandono; **c)** 30 años de abandono; **d)** bosque maduro. N= número de individuos, S= riqueza. El número de

IV. 2. 3. 3. Importancia estructural de las especies del estrato arbóreo

La estructura de la vegetación en la cronosecuencia realizada en Tlanchinol fue muy distinta en cada estadio seral. Se observó que en los primeros años el número de especies que participaron en la estructura del estrato arbóreo fue pequeño; sin embargo, éste se incrementó con la edad de abandono. Por otro lado, no sólo el número de especies aumentó, sino también la proporción en que cada una de ellas estuvo representada en el bosque.

Se observó que en todas las parcelas siempre hubo una especie dominante que representó entre 85% (Figura 17a) y 12% (Figura 17c) de la estructura. En los acahuales regenerados la especie dominante fue *Liquidambar styraciflua*. En estos sitios la diferencia que tuvo *L. styraciflua* con el resto de las especies, fue disminuyendo al incrementarse la edad y la riqueza del estrato, de un 70% a los 5 años de abandono, a un 2% en el bosque de 30 años. En el bosque maduro la especie dominante fue *Quercus sartorii*, que representó el 33% de la estructura (Figura 17d). El área basal fue la variable más importante para definir la importancia, en tanto que la densidad fue relativamente semejante para la mayor parte de las especies.

Con el aumento de la edad de abandono, la importancia estructural de las especies se hizo más homogénea hasta llegar a los 30 años de abandono, en este sitio 50% de la estructura fue proporcionada por 6 especies (Figura 17c); asimismo se encontraron plantas que en el bosque maduro fueron importantes como *Quercus sartorii* y *Vaccinium leucanthum*, que pasaron del 2% al 33% y del 1.5% al 13% de importancia estructural, respectivamente. A los 30 años, se incrementó la importancia de especies como *Ostrya virginiana* y *Ocotea helicterifolia*, mientras que *Carpinus caroliniana* se mantuvo estable.

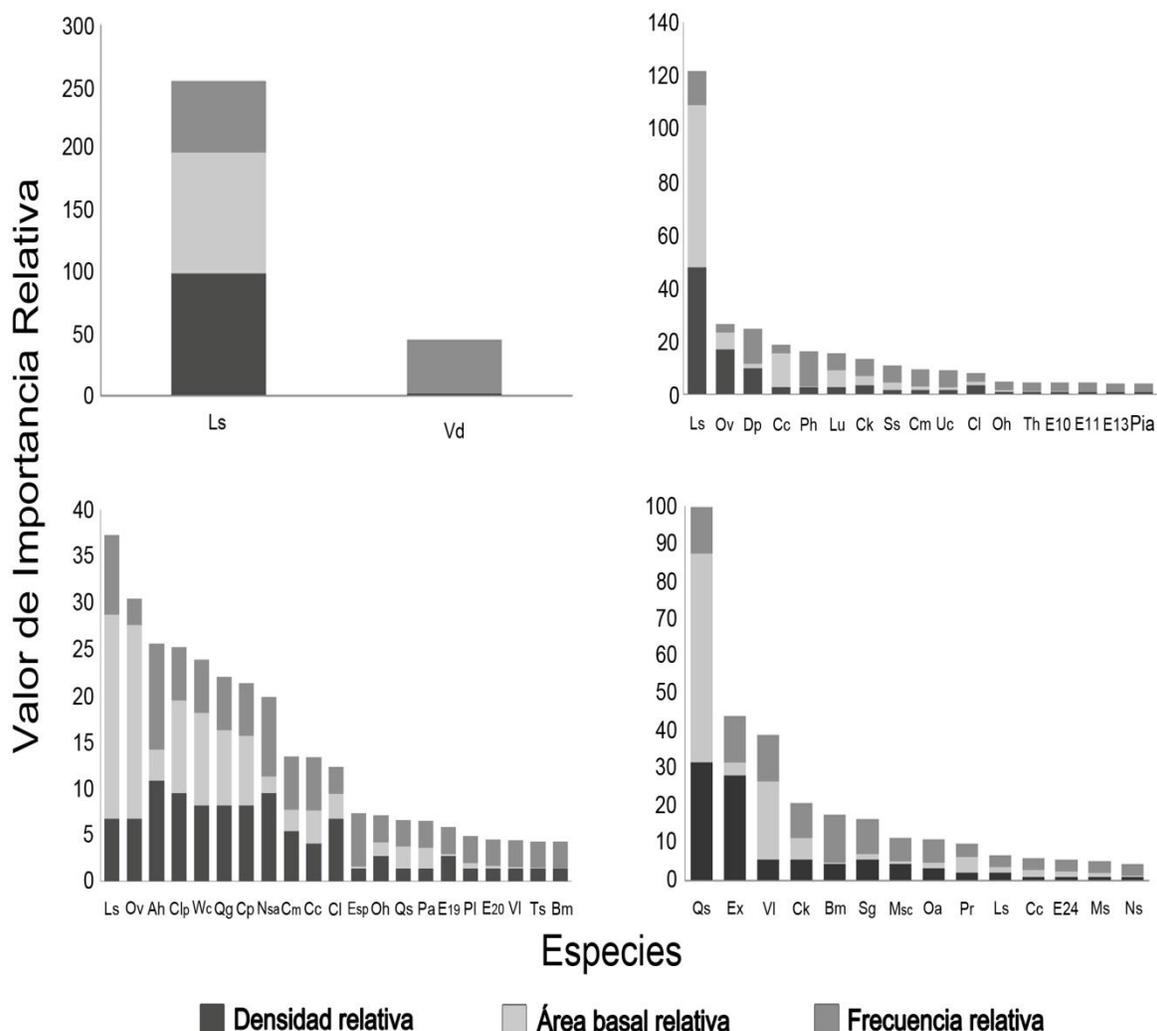


Figura 17. Valor de importancia relativo de las especies presentes en el estrato arbóreo, en las diferentes edades de abandono de una cronosecuencia de Tlanchinol, Hidalgo. **a)** cinco años de abandono, **b)** 15 años de abandono, **c)** 30 años de abandono y **d)** bosque maduro. **Abreviaturas:** Ah, *Arachnothryx heteranthera*; Bm, *Beilschmiedia mexicana*; Cc, *Carpinus caroliniana*; Ck, *Clethra kenoyeri*; Cl, *Citrus limetta*; Clp, *Clethra pringlei*; Cm, *Cnidocolus multilobus*; Cp, *Carya palmeri*; Dp, *Dalbergia palo-escrito*; E10, Especie 10; E11, Especie 11; E13, Especie 13; E19, Especie 19; E20, Especie 20; E24, Especie 24; Esp, *Eugenia sp.*; Ex, *Eugenia xalapensis*; Ls, *Liquidambar styraciflua*; Lu, *Lippia umbellata*; Ms, *Magnolia schiedeana*; Msc, *Microtropis schiedeana*; Ns, *Nyssa sylvatica*; Nsa, *Nectandra salicifolia*; Oa, *Osmanthus americanus*; Oh, *Ocotea helicterifolia*; Ov, *Ostrya virginiana*; Pa, *Persea americana*; Ph, *Piper hispidum*; Pia, *Piper amalago*; Pi, *Persea liebmannii*; Pr, *Podocarpus reichei*; Qg, *Quercus germana*; Qs, *Quercus sartorii*; Sg, *Styrax glabrescens* var. *pilosus*; Ss, *Saurauia scabrada*; Th, *Trichilia havanensis*; Ts, *Trophis sp.*; Uc, *Urera caracasana*; Vd, *Vernonia deppeana*; VI, *Vaccinium leucanthum* y Wc, *Wimmeria concolor*.

V. DISCUSIÓN

A través de diversos estudios se ha demostrado que la regeneración natural en bosques templados y tropicales se ve fuertemente afectada por diversos factores. Gran parte de la dinámica que la regeneración de la vegetación tendrá a lo largo del proceso es definida por el uso de suelo que cada predio tuvo antes de ser abandonado (Purata, 1986; Aide *et al.*, 1995; Guariguata y Ostertag, 2001; Chazdon *et al.*, 2007; Hooper, 2008). Es por esto que la selección de las parcelas utilizadas en este trabajo se basó en la homogenización de las causas más frecuentes que alteran la dinámica vegetal de la sucesión, para que de esta manera, fueran evaluados principalmente los efectos del tiempo en la estructura y la composición de los bosques.

La intención primaria del presente estudio fue encontrar el mayor número de áreas abandonadas con la mayor variación posible en el tiempo de abandono; sin embargo, las altas tasas de deforestación y aprovechamiento agroforestal que caracterizan actualmente el paisaje en el municipio de Tlanchinol, aunado a los criterios seguidos en el protocolo, la falta de información fotográfico-histórica de la región y la imposibilidad de encontrar personas que recordaran el uso previo de los predios, limitó el intervalo de edades disponibles a un máximo de 30 años de abandono. Si se desea dar continuidad a este proyecto es necesaria la inclusión de un mayor número de sitios que abarquen un periodo mayor de la recuperación de los bosques, que permitan conocer las variantes de los patrones aquí presentados.

De especial importancia fue la utilización de herramientas informáticas como los sistemas de información geográfica (SIG), ArcView (ESRI, 1998) y Google Earth, ya que facilitaron la interpretación y la obtención de información reciente para elaborar los mapas de vegetación pertinentes que permitieron la prospección de los sitios de muestreo, la homogenización de los criterios de inclusión de los predios, y finalmente su localización y caracterización.

V. 1. Similitud florística

Al observar los resultados del análisis de similitud (Índice de Sørensen), reveló la existencia de tres grupos, en los cuales se reconocen a los bosques tempranos, los bosques intermedios y los bosques maduros; estos últimos se asociaron a pesar de no formar parte de una misma zona. Esta clasificación se asemeja a lo que se observó en los Altos de Chiapas, donde se identificaron tres etapas sucesionales que pueden ser equivalentes a estos tres grupos (Ramírez-Marcial *et al.*, 1998): los zacatonales y matorrales, bosque incipiente y bosque sucesional intermedio, y bosque de encino y bosque de neblina. Para Veracruz, Muñiz-Castro (2008) también propone tres estados sucesionales no discretos, el primero constituido por especies pioneras de corta vida como *Heliocarpus donnell-smithii* y *Cnidoscolus multilobus*; el segundo representante de la sucesión intermedia se caracterizó por especies como *Hedyosmum mexicanum* y *Rhamnus capraefolia*, así como las especies intolerantes a sombra *Myrsine coriacea* y *Liquidambar styraciflua*, y finalmente el tercer estado agrupa especies del dosel y del sotobosque tolerantes a la sombra como *Quercus leiophylla*, *Magnolia schiedeana*, *Ocotea psycotrioides* y *Ternstroemia sylvatica*. En Costa Rica Kappelle *et al.* (1995) también reconocieron tres grandes grupos en la regeneración de los bosques de *Quercus*: los bosques secundarios tempranos (de 8 a 20 años de abandono), bosque secundario tardío (con edades de 25 a 32 años) y los bosques maduros (con más de 150 años); lo cual concuerda con la clasificación de los bosques de Tlanchinol. Para los bosques que describen Kappelle *et al.*, (1995) se ha planteado que el tiempo necesario para que la composición florística se asemeje a la vegetación primaria puede ser de 65 años.

Al interior de los grupos reconocidos, la riqueza de especies es similar, aunque las especies que comparten no. Este patrón es común en la regeneración de los bosques neotropicales y permite dar apoyo a la hipótesis de que la riqueza y la composición florística varían de manera independiente, evidenciando los largos periodos que son necesarios para que la composición del bosque

regenerado sea similar a la vegetación primaria (Finegan, 1996; Aide *et al.*, 2000; Muñiz-Castro, 2008).

V. 2. Comportamiento de la composición, riqueza y diversidad durante la cronosecuencia

V. 2. 1. Composición florística general

La composición florística en las parcelas que forman la cronosecuencia de este estudio consistió de 111 especies, de las cuales el 53% fueron citadas en un inventario florístico previo (Luna-Vega *et al.*, 1994), donde se identificaron 336 especies. Esta proporción es mayor a la que registró en los bosques secundarios de El cielo, en Tamaulipas, donde el 32% de las especies fueron compartidas. Estos datos permiten observar que al menos la mitad de las especies presentes en los acahuales son propias de la vegetación primaria, además que otras especies de este estudio fueron localizadas en el sitio después de la publicación de dicho artículo (O. Alcántara-Ayala, comunicación personal) o son registros nuevos para la localidad.

Probablemente debido a que la superficie muestreada por edad de abandono fue relativamente pequeña, algunas especies características del bosque primario que se mencionan en el trabajo de Luna-Vega *et al.* (1994) no se registraron en el presente estudio, tal es el caso de *Alnus acuminata*, *Cornus disciflora*, *Gymnanthes longipes*, *Quercus eugenifolia*, *Quercus sapotifolia* y las especies del género *Pinus*. Por otra parte, en las edades intermedias de la cronosecuencia algunas especies importantes por tener altos valores de VIR no fueron registradas por Luna-Vega *et al.* (1994), como *Arachnothryx heteranthera*, *Carya palmeri*, *Clethra pringlei* y *Wimmeria concolor*. Lo anterior habla de una alta heterogeneidad en la distribución de las especies (Williams-Linera *et al.*, 1996; Ruiz-Jiménez *et al.*, 1999; Escutia-Sánchez 2004; Luna-Vega *et al.*, 2006a, Muñiz-Castro 2008), tanto en el bosque primario como en el bosque secundario, y de la

necesidad de incrementar el área muestreada por edad de abandono para distinguir estos patrones. Algunas de estas especies se observaron en los alrededores de los muestreos, lo que apoya esta posibilidad.

V. 2. 2. Composición florística por edad de abandono

La composición florística del BMM de Tlanchinol a lo largo de la cronosecuencia permaneció muy diferente a aquella del bosque primario, lo que concuerda con lo reportado para la mayoría de los bosques tropicales (Finegan, 1996; Grau *et al.*, 1997; Guariguata y Ostertag, 2001; Chazdon *et al.*, 2007; Hooper, 2008) y bosques nublados (Breceda-Solís y Reyes-Gallardo, 1990; Saldaña-Acosta y Jardel, 1991; Muñiz-Castro, 2008).

Asteraceae fue la familia con mayor número de especies, todas presentes en las etapas más tempranas de la sucesión, siendo *Vernonia deppeana* la especie que más contribuyó a la estructura. Este patrón se ha reportado también para la sucesiones de El Cielo, Tamaulipas (Breceda-Solis y Reyes-Gallardo, 1990), El Rincón, Oaxaca (Blanco-Macías, 2001) y en Santa Cruz Tepetotutla (Romero-Romero *et al.*, 2000) y puede deberse principalmente al carácter anemócoro de las semillas de esta familia de plantas.

Liquidambar styraciflua, la especie más importante estructuralmente, formó una cobertura densa desde los cinco años de abandono, y según lo descrito por Finegan (1996) corresponde con una especie pionera de vida larga, que se encuentra normalmente en la tercera etapa de la sucesión en el Neotrópico y que forma cohortes poblacionales entre 10 y 30 años de abandono. En la cronosecuencia de Tlanchinol, la formación de cohortes no puede ser asegurada, pero el crecimiento de una cobertura uniforme se observó en un periodo relativamente corto (5 años), lo que sugiere que la segunda etapa podría estar ausente (*sensu* Finegan, 1996) y que dentro del intervalo altitudinal de los 1,100 a los 1,500 m s.n.m. la capacidad de colonización de *L. styraciflua* podría ser

favorecida por la gran cantidad de semillas anemócoras que produce, la afinidad por lugares con alta radiación lumínica y las rápidas tasas de crecimiento de hasta 0.9 m por año (Johnson, 1985; Kormanik, 1990). Así mismo, el rápido establecimiento de *L. styraciflua* puede deberse a la gran capacidad para rebrotar desde los meristemas radicales. Se ha observado en varias localidades de Estados Unidos, ejemplos de bosques puros de esta especie, donde se había pensado en un principio que la regeneración se había debido a la lluvia de semillas y que después de algunos estudios se determinó que los rebrotes a partir de las raíces habían sido el principal agente causante (Kormanik, 1990). Esta idea debe ser confirmada en Tlanchinol, porque aunque gran parte de las plántulas de *L. styraciflua* hayan podido generarse de esta manera, no fue posible determinar la extensión del sistema radicular de los individuos maduros presentes en la cercanía de las parcelas. Este comportamiento también fue observado por Muñiz-Castro (2008) en los bosques del centro de Veracruz. La pertenencia de esta especie a la tercera etapa de la sucesión se ve reforzada por estar presente en los bosques maduros como un elemento poco frecuente y por el efecto acelerador de la regeneración, que coincide con lo descrito por el modelo de tolerancia propuesto por Connell y Slatyer (1977). Otras especies pioneras de larga vida fueron *Carpinus caroliniana*, *Lippia umbellata* y *Ostrya virginiana* que fueron registradas posteriormente, en los bosques intermedios (15 y 30 años), a diferencia de *L. styraciflua*. Muñiz-Castro (2008) reportó que estas especies también estuvieron presentes desde los primeros años de abandono, hasta presentarse de forma esporádica en los bosques maduros.

Previamente al abandono, las parcelas de Tlanchinol fueron utilizadas para la ganadería, constituyendo un factor importante en la dirección que tomará la sucesión secundaria (Purata, 1986; Aide *et al.*, 1996; Pascarella *et al.*, 2000; Guariguata y Ostertag, 2001). Este uso de suelo disminuye la capacidad de recuperar rápidamente la composición florística anterior, debido a la eliminación casi total del banco de semillas, fomentando el desarrollo de especies provenientes de la lluvia de semillas. Según este escenario, la composición que la sucesión secundaria tomará dependerá de la probabilidad de que una semilla

germine o no. En Tlanchinol, el modelo de relevo de Clements explica en mayor medida la dinámica de la composición de especies en la sucesión, por ejemplo aquellas que aparecieron en los estadios intermedios como *Ostrya virginiana*, ganaron importancia estructural a los 30 años para desaparecer en el bosque maduro; o como *Quercus sartorii* y *Vaccinium leucanthum*, que aparecen en los estadios intermedios y se hacen dominantes en el bosque maduro. Así, el comportamiento de la composición florística sugiere que al aumentar el tiempo de abandono, el bosque tenderá a adquirir un mayor número de especies asociadas a la vegetación primaria. Para conocer el tiempo aproximado en el que la vegetación secundaria convergerá o no con los bosques primarios, es necesario hacer evaluaciones adicionales en bosques con mayor tiempo de abandono, ya que aunque a los 30 años (edad máxima estudiada) se pueden identificar algunos taxones presentes en la vegetación primaria, Hooper (2008) menciona que al ser la lluvia de semillas la principal fuente de propágulos la recuperación de la composición florística puede ser muy lenta. Habrá una mayor convergencia en los sitios sujetos a regeneración mientras estén más cercanos a los bosques primarios (Kupfer *et al.* 2004; Decocq, 2006; Muñiz-Castro *et al.*, 2006). En las etapas medias la presencia de individuos de *Beilschmiedia mexicana*, *Carpinus caroliniana* y *Vaccinium leucanthum* ofrecen evidencia de la convergencia.

Durante las etapas tempranas (uno y cinco años de abandono) la mayor parte de la composición florística fue dada por las hierbas. A pesar de esto, son pocos los estudios que han analizado la composición de esta forma de crecimiento a lo largo de la regeneración. Los únicos trabajos que abordan este tema son los de Breceda-Solís y Reyes-Gallardo (1990) en El Cielo, Tamaulipas, González-Espinosa *et al.* (1991) y Ramírez-Marcial (1998) para los Altos de Chiapas, Romero-Romero *et al.* (2000) para Tepetotutla, Oaxaca, y el de Blanco-Macías (2001) en El Rincón, Oaxaca; de los cuales sólo los de los Altos de Chiapas y Tepetotutla describen someramente las especies presentes en cada etapa. Algunas de las especies del estrato herbáceo de Tlanchinol que coinciden con las encontradas por Ramírez-Marcial *et al.* (1998) son: *Alchemilla pectinata*, *Borreria remota* (*B. laevis*), *Dichondra sericea*, *Hydrocotyle mexicana*, *Oxalis corniculata*,

Plantago australis ssp. *hirtella* y *Poa annua*, así como los géneros *Carex*, *Chusquea*, *Commelina*, *Cuphea* y *Cyperus*. En las etapas serles equivalentes del trabajo de González-Espinosa *et al.* (1991) realizado en los Altos de Chiapas, se reconocieron algunas similitudes florísticas en el estrato herbáceo, donde las especies más importantes fueron *Dichondra sericea*, *Hydrocotyle umbellata*, *Oxalis corniculata*, *Plantago australis* subsp. *hirtella* y *Poa annua*, todas ellas pequeñas plantas de rápido crecimiento que se establecieron en los lugares inmediatamente después del abandono. En cuanto al dosel, la composición florística es simple y está dominada por *Liquidambar styraciflua*. Las pocas especies arbóreas establecidas fueron las que son capaces de dispersarse a través de distancias largas fuera de los bordes de la vegetación adyacente y normalmente poseen síndromes de dispersión anemócoros y endozoócoros (Muñiz-Castro, 2008). En Tlanchinol las especies con estos síndromes son *Clethra kenoyeri*, *Nyssa sylvatica*, *Randia xalapensis*, *Rhamnus longistyla* y todas las especies del género *Solanum*.

Los bosques intermedios con 15 y 30 años tuvieron el mayor número de especies (89 especies, 54.26% del total). En estos bosques fue posible reconocer una mezcla de especies que están presentes tanto en las etapas tempranas como en el bosque maduro, así como especies restringidas a estas edades intermedias (70); algunos de estos taxones pueden ser pequeños conjuntos relacionados con la vegetación primaria y estar favorecidas por el disturbio como el género *Piper* (Finegan, 1996). La riqueza de estos sitios puede ser explicada por estar en laderas con pendientes pronunciadas donde las especies pueden migrar desde partes más altas, como lo sugieren Kappelle *et al.* (1995). Así se podría explicar la presencia de *Beilschmiedia mexicana* y *Persea americana* en la parcela con 30 años de abandono por los bosques primarios ubicados pendiente arriba. De las especies restringidas destacan en orden de importancia: *Ostrya virginiana*, *Clethra pringlei*, *Wimmeria concolor* y *Arachnothryx heteranthera*. En El Cielo, Breceda-Solis y Reyes-Gallardo (1990) encontraron que en bosques secundarios era frecuente la presencia de *Clethra pringlei*, *Eugenia capuli*, *Liquidambar styraciflua*, *Quercus germana* y *Q. sartorii*. En el Triunfo, Chiapas (Pérez-Farrera *et al.*, 2011),

se observó que en edades similares a las de este estudio también se compartieron gran número de taxones (especies, géneros y familias).

V. 2. 3. Riqueza

En Tlanchinol la riqueza de árboles (DAP \geq 5cm) tuvo una recuperación rápida. A los cinco años de abandono contó con tres especies y alcanzó el máximo a los 30 años con 23 especies que posteriormente disminuyeron en el bosque maduro (16 especies). De esta manera el bosque de Tlanchinol concuerda de manera general con la mayor parte de los bosques del tropicales de América, donde se ha observado un aumento progresivo de la riqueza de plantas leñosas que alcanza un máximo en el bosque maduro (Purata, 1986; Aide *et al.*, 1995, 1996; Finegan, 1996; Grau *et al.*, 1997; Guariguata *et al.*, 1997; Aide *et al.*, 2000; Muñiz-Castro, 2008; Carilla y Grau, 2011). A diferencia de la cronosecuencia estudiada por Muñiz-Castro (2008), donde el máximo se desarrolló a los 5.5 años, en Tlanchinol el número máximo de especies se presentó hasta los 30 años de abandono con 23 especies (vs. 12), aunque en el bosque maduro la riqueza fue similar.

Por otra parte, la riqueza total (hierbas, arbustos, árboles y enredaderas) presentó un patrón diferente del de los árboles, ya que desde el primer año fue superior a la del bosque maduro, teniendo un máximo en los bosques intermedios (30 años, 59 especies). Esta recuperación inmediata se debe principalmente a la inclusión del estrato herbáceo al muestreo, ya que más de 60% de las especies encontradas en las parcelas con uno y cinco años de abandono corresponden a esta forma de crecimiento. Este fenómeno tiene sentido al considerar que el número de especies está ligado positivamente a la densidad de individuos, siendo especialmente notable cuando se comparan diferentes secciones de la comunidad vegetal como plantas de pequeño tamaño o hierbas (Denslow, 1995; Guariguata *et al.* 1997; Denslow y Guzmán, 2000; Guariguata y Ostertag, 2001). Para evitar el efecto provocado por la mayor densidad de especies por unidad de área, Hurlbert (1971) propuso que al igualar o enrarecer el número de individuos colectados se

podrían identificar con mayor precisión las diferencias de riqueza en comunidades diferentes. Después del enrarecimiento, el número de especies en las etapas tempranas se modificó a 29.3 especies /318 individuos, no obstante, esta cifra continúa siendo mayor a la riqueza observada en el bosque maduro (26.6 especies /318 individuos). Giraldo-Cañas (1995) añade que las etapas sucesionales avanzadas no son necesariamente más diversas que los sitios jóvenes, como confirma Romero-Romero *et al.* (2000) para un bosque de Oaxaca. Por otro lado, en Costa Rica, Kappelle *et al.* (1995) vieron que las etapas sucesionales jóvenes del bosque montano son más diversas (diversidad α) que en el bosque maduro, lo que explicó como resultado de la facilidad con la que se dispersan colina abajo las semillas de algunas especies alpinas, o como Guariguata y Ostertag (2001) sugieren, estas especies tempranas son al parecer diseminadas constantemente desde grandes fuentes de propágulos.

Finalmente Peet y Christensen (1988) proponen que la riqueza florística puede ser alta en la fase de establecimiento (1 y 5 años), decae en la fase de competencia (15 años de abandono) y aumenta en la fase de transición (30 años de abandono) para disminuir finalmente en los bosques maduros. Estos valores de riqueza y complejidad pueden deberse a la coexistencia de especies competitivas y oportunistas (Connell, 1978) En el estudio de Tlanchinol, el comportamiento de la diversidad florística concuerda con el patrón sugerido por estos autores y a lo descrito en El Triunfo (Pérez-Farrera *et al.*, 2011), para acahuals con edades de 12 y 35 años de abandono.

En conjunto, estas evidencias permiten plantear las siguientes conclusiones (1), que un gran número de especies puede estar presente en los potreros recién abandonados a pesar de que estuvieron dominados por el pasto exótico *Cynodon dactylon* y (2) las edades intermedias, con la mayor riqueza y diversidad de especies, evidencian la existencia de una dinámica compleja donde las plantas podrían responder principalmente a relaciones interespecíficas y a los cambios en las condiciones microambientales dominantes, que en conjunto propician una

heterogeneidad ambiental y por ende otorgan una mayor capacidad para albergar más especies.

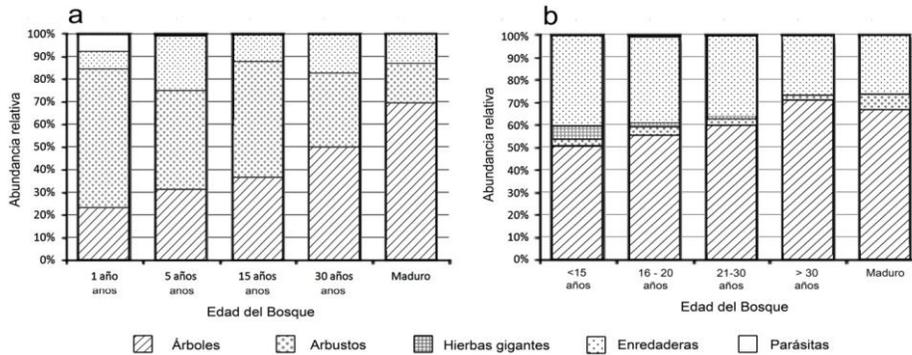


Figura 18. Comparación de formas de crecimiento para plantas con DAP \geq 2.5 cm. a) Presente trabajo. b) Letcher y Chazdon (2009) modificado: se incluyeron a los árboles pequeños y palmas del dosel dentro de los árboles, y las palmas del sotobosque dentro de los arbustos.

Otro factor que describió bien los cambios en la comunidad vegetal fue la riqueza dependiendo de la forma de crecimiento. Al principio del proceso de sucesión, se esperaba que el número de especies herbáceas fuera superior y que éstas fueran disminuyendo con el transcurso del tiempo, mientras que las especies arbustivas y arbóreas incrementarían su número, lo cual tiene sentido al considerar que cada una de las formas de crecimiento representa estrategias adaptativas particulares. En el presente estudio este patrón fue observado de manera muy clara, habiéndose presentado picos marcados en la riqueza por cada forma de crecimiento, las hierbas al principio de la cronosecuencia, los arbustos a los 15 años de abandono, enredaderas a los 30 años y los árboles en el bosque maduro. Sin embargo, hay diferencias marcadas comparando los patrones representados en el bosque de Santa Cruz Tepetotutla (Romero-Romero *et al.*, 2000) donde sólo se presentó una tendencia decreciente en la forma de crecimiento herbácea mientras que las demás formas de crecimiento permanecieron sin modificaciones importantes. Letcher y Chazdon (2009) en Sarapiquí, Costa Rica, registraron una alta proporción de árboles desde los 15

años de abandono que aumentaron hasta un máximo a los 30 años (Figura 18); la abundancia de enredaderas a lo largo del proceso contrasta con el presente trabajo y ocupan el segundo lugar en riqueza después de los árboles, siendo que en Tlanchinol las enredaderas contribuyen con uno número de especies. Muñiz-Castro (2008) observó patrones similares en la vegetación incipiente en Veracruz. En este estudio se identificó a la proporción de las formas de crecimiento como informativo en la descripción de la sucesión, en el cual los bosques maduros tienen un mayor porcentaje de especies arbóreas. Finalmente, estos resultados sugieren que para la sucesión secundaria en Tlanchinol, la forma de crecimiento es un buen estimador del grado de recuperación del bosque.

V. 3. Sobre la estructura y fisonomía

El ritmo de recuperación de los valores estructurales en los BMM de Tlanchinol fue rápido. Alrededor de los 30 años de abandono el área basal y la cobertura alcanzaron valores similares a los del bosque maduro, mientras que la densidad y la altura promedio superaron los valores del bosque primario a los pocos años de abandono, para disminuir posteriormente. Este intervalo de tiempo es similar a lo reportado para otros bosques húmedos de montaña y de tierras bajas en el continente americano; por ejemplo, en Costa Rica el bosque recuperó las características estructurales a los 30 años (Letcher y Chazdon 2009), mientras que en Puerto Rico Aide *et al.* (2000) observaron que el tiempo de recuperación fue de 40 años. Otros estudios mostraron que el tiempo de recuperación fue mayor a lo encontrado en Tlanchinol, por ejemplo, en Veracruz (Muñiz-Castro, 2008) y Tucumán, Argentina (Grau *et al.* 1997) los bosques se recuperaron después de 50 años, en Panamá, Denslow y Guzmán (2000) reportaron que son necesarios 70 años para restaurar la estructura; mientras que en Costa Rica, Kappelle *et al.* (1996) reportaron que el periodo fue de 84 años para un bosque en el límite altitudinal de la vegetación (ca. 3,000 m s.n.m.). El comportamiento general de las variables estructurales y florísticas concordaron con el modelo de las cuatro fases de la sucesión propuestas por Peet (1992).

Geográfica y biológicamente, el estudio más relacionado con Tlanchinol es el de Muñiz-Castro (2008), llevado a cabo en Xalapa, Veracruz. Haciendo una comparación con éste, la sucesión en Tlanchinol presenta diferencias en cuanto a estructura, la edad general para la recuperación de los valores estructurales fue estimada en 50 años, lo cual fue atribuido a que el ritmo de recuperación sigue un gradiente que está correlacionado negativamente con la altitud; sin embargo a pesar de estar ubicados en una cota altitudinal similar, los bosques de Tlanchinol tienen tasas de recuperación más veloces. La causa de este fenómeno puede estar ligada a la diferencia en la precipitación anual, ocurriendo algo similar al comportamiento de la riqueza de especies (Gentry, 1988) y al área basal (Williams-Linera *et al.*, 1996) que aumentan al incrementar la cantidad de lluvia. En Tlanchinol la precipitación anual es de 2,240 mm, mientras que en Xalapa es de 1,500 a 1,650 mm. Otra diferencia observada fue la ausencia de la dominancia de arbustos en las etapas jóvenes de Tlanchinol (segunda fase de la regeneración según Finegan, 1996), la cual también podría ser explicada por la precipitación, al promover el crecimiento de *Liquidambar styraciflua*. En cuanto a la altura, *L. styraciflua* al formar cohortes con densidades altas, responde aumentando su tasa de crecimiento vertical más que en su tasa de aumento diamétrico (Johnson, 1985; Holbrook y Putz, 1989), contribuyendo a la recuperación de la altura del dosel.

V. 3. 1. Área basal

La dinámica del área basal a lo largo del tiempo siguió dos patrones diferentes dependiendo del estrato analizado. Es así que por un lado el estrato medio, representado por los individuos con $DAP < 5$ cm, logró una recuperación prácticamente inmediata comparada con el bosque maduro pero con un pico a los cinco años de abandono, después de los 15 años el área basal se mantuvo más o menos constante. Por otro lado, el estrato alto ($DAP \geq 5$ cm) exhibió una acumulación de área basal ligada positivamente con el tiempo de abandono, con incrementos mayores entre 15 y 30 años después del abandono (Figura 19).

El máximo en el área basal de los arbustos, localizado aproximadamente cinco años después del abandono, también ha sido reportado para los bosques de Xalapa por Muñiz-Castro (2008). Analizando a detalle este patrón se observó que el pico presente en el estrato medio fue provocado por la gran cantidad de plantas de *Liquidambar styraciflua* que pueden representar individuos reprimidos o que han tendido a desarrollarse preferentemente en altura y no en diámetro, fenómeno comúnmente reportado para macizos de *L. styraciflua* durante los primeros años de establecimiento (Holbrook y Putz, 1989; Kormanik, 1990). Esta idea encuentra sustento en el registro de individuos de *L. styraciflua* con hasta 8 m de altura y DAP de 4.4 cm o individuos con la altura cercana al promedio del estrato alto (4.70 m) con DAP de 2.0 cm. Para conocer el área basal de las plantas del sotobosque se puede eliminar el aporte de los individuos de *L. styraciflua*, entonces el área basal de las especies que pertenecen al sotobosque es de $1.14 \text{ m}^2\text{ha}^{-1}$, una cifra aproximada al área basal de todas las demás etapas serales. Por lo tanto, el área basal de del estrato medio se recuperaría casi de manera instantánea después del abandono de los predios para mantenerse en valores estables a lo largo de toda la cronosecuencia.

El comportamiento del área basal de los árboles (DAP ≥ 5 cm) tendió a una asíntota en medida que la edad de abandono aumentó, lo que está dentro de las tendencias normales reportadas para los bosques neotropicales (Guariguata y Ostertag, 2001). El rápido incremento del área basal fue provocado por las rápidas tasas de crecimiento de *Liquidambar styraciflua* y la alta densidad de individuos que exhibió esta especie durante las primeras etapas. Con el paso del tiempo el área basal continuó incrementándose a pesar que la densidad de los árboles disminuyó. Alrededor de los 30 años de abandono el área basal del bosque se asemejó al bosque maduro; sin embargo, se observaron algunos árboles como *Ostrya virginiana* con valores altos de DAP que pueden representar remanentes de la vegetación primaria.

Este periodo es similar al que necesitan los bosques de Sarapiquí, Costa Rica (Letcher y Chazdon, 2009) y menor a lo que se reporta para Puerto Rico.

(Aide *et al.*, 1996) y en Panamá (Denslow y Guzmán, 2000). Aunque el área basal de los bosques de 30 años se aproximó a la de los bosques maduros, la biomasa acumulada puede resultar menor (Muñiz-Casto, 2008), debido a que la densidad de la madera en las especies secundarias (*vr. Liquidambar styraciflua* 0.46 pa/vv= peso anhidro/volumen en verde) suele ser más baja que la de especies primarias (*vr. Quercus sartorii* 0.53 pa/vv; Tamarit-Urias, 1996).

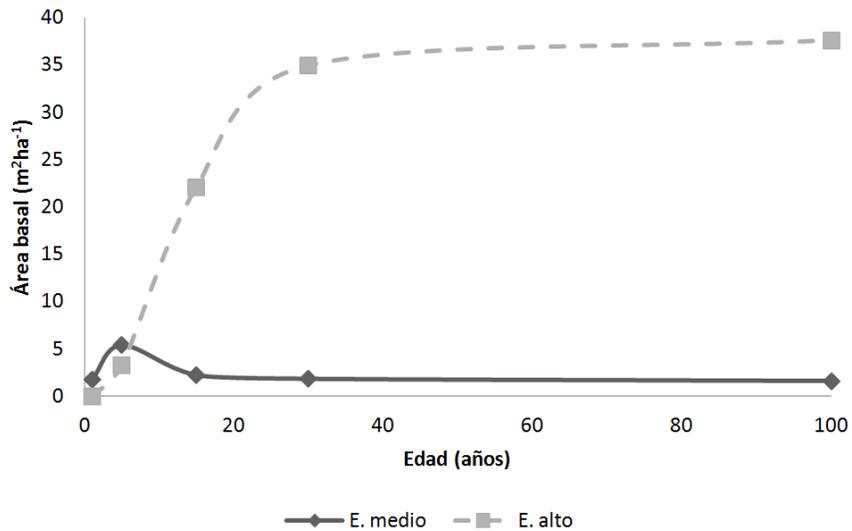


Figura 19. Comparación del área del estrato medio y alto en Tlanchinol, Hidalgo.

Entre los bosques primarios, la información contenida en este trabajo conforma el primer reporte de valores estructurales en el municipio de Tlanchinol. El área basal de estos bosques alcanza los 37.6 m²ha⁻¹ y posee valores aproximados a otros bosques húmedos de montaña (Puig *et al.*, 1983; Williams-Linera *et al.*, 1996; Grau *et al.*, 1997; Williams-Linera, 2002; Luna-Vega *et al.*, 2006a; Carilla y Grau, 2011) y con otros bosques tropicales (Aide *et al.*, 1996; Arturi *et al.*, 1998; Denslow, 2000). Los bosques de Tlanchinol superan los valores reportados de área basal de Lolotla, Hidalgo (Escutia-Sánchez, 2004) con un área basal de 23.48 m²ha⁻¹ (Cuadro 7). Esta amplia diferencia puede confirmar la hipótesis de Escutia-Sánchez (2004), quien sugiere que la vegetación de este municipio es producto de la regeneración.

Cuadro 7. Síntesis de los principales indicadores estructurales y de riqueza para bosques templados y tropicales húmedos de México y del Neotrópico. T, tipo del estudio: E, estructural; S, sucesión. Coor, coordenadas. Alt, altitud. PP, precipitación anual. Tem, temperatura promedio. At, área total muestreada; s/a, método sin área definida. Nm, número de muestreos. Am, área de cada muestreo. DAP min, diámetro mínimo a la altura de pecho. D, densidad. AB, área basal. S, número de especies.

Referencia	Localidad	Entidad	T	Coor	Alt (m)	PP (mm)	Tem (C°)	At (ha)	Nm	Am (m2)	DAP (cm)	min	Edad	D (ind.ha-1)	AB (m2ha-1)	S								
Presente trabajo	Tlanchinol	Hgo. (Mex)	S	21° 00' N 98° 38' W	1,150 1,546	-	2,240	17.3	0.69	20	346		Gral			164								
																	0.06	20	28	≥ 0.3 < 5.0	Gral	5,659	2.55	47
																	0.63	20	314	≥ 5.0	Gral	676	23.92	41
																	0.63	20	314	≥ 10.0	Gral	386	23.37	31
																	0.13	4	314	≥ 5.0	1	0	0.00	0
																	0.13	4	314	≥ 5.0	5	549	1.05	2
																	0.13	4	314	≥ 5.0	15	899	13.45	17
																	0.13	4	314	≥ 5.0	30	581	34.94	21
Escutia-Sánchez (2004)	Lolotla	Hgo. (Mex)	E	20°51' N 98°41' W	1,110 1,560	-	1,420	18	0.11	38	28	≥ 2.5 < 10	Mad	3,379	4.55	40								
																	1.20	38	314	≥ 3.18	Mad	1,364	23.48	78
Williams-Linera et al. (1996)	Rancho Guadalupe	Ver. (Mex)	E	19° 32' N 90° 80' W	1,250 1,400	1,514			0.17	17	100	≥ 5.0	Mad	873	34.80	15								
Puig et al. (1983)	Gómez Farías	Ver. (Mex)	E	19° 35' N 96° 75' W	1,400 1,470	1,451			0.20	20	100	≥ 5.0	Mad	730	30.00	12								
Sánchez-Rodríguez et al. (2003)	Manantlán	Jal. (Mex)	E	23° 16' N 99° 15' W	1,850 2,150	-	2,500	13	2.25	9	2500	≥ 4.8	Mad	1,169	31.55									
Catalán-Heverástico et al. (2003)	Carrizal de Bravo	Gro. (Mex)	E	19° 37' N 104°15' W	1,000 1,500	-	1,800		2.00	8	2500	≥ 3.0	Mad											
Catalán-Heverástico et al. (2003)	Carrizal de Bravo	Gro. (Mex)	E	17° 36' N 99° 50' W	2,500 2,800	-	1,300	17/ 21	4.25	17	2500	≥ 1.0	Mad	5,519	54.72	90								

Referencia	Localidad	Entidad	T	Coor	Alt (m)	PP (mm)	Tem (C°)	At (ha)	Nm	Am (m2)	DAP (cm)	min Edad	D (ind.ha-1)	AB (m2ha-1)	S
Mejía-Domínguez <i>et al.</i> (2004)	San Tomás Teipan	Oax. (Mex)	E	16° 15' N 96° 00' W	2,200 - 2,500	1,400	12.3	1.00	1	10000	≥ 2.5	Mad	1,035	46.41	39
Ruiz-Jiménez <i>et al.</i> (1999)	Puerto Soledad	Oax (Mex)	E	18° 09' N 96° 58' W	2,225 - 2,600	1,491	16.0	s/a	6		≥ 3.18	Mad			
												Lad E	1,778	96.07	
												Lad N	1,102	87.84	
												Lad W	2,039	73.79	
												Lad S	2,730	41.80	
												Cima Cañada	505	172.04	
												a	2,717	97.88	
Williams-Linera <i>et al.</i> (1991)	El Triunfo	Chis. (Mex)	E	15° 43' N 99° 42' W	1,850 - 2,150	4,000	16.0	0.10	10	100	≥ 5.0	Mad	960	54.50	18
Letcher y Chazdon (2009)	Sarapiquí	Costa Rica	S	10° 26' N 83° 59' W	40-200	3,900	26.5	3.00	15 0	200	≥ 2.5	Mad	8,898	23.51	477
											≥ 2.5	<15	308	13.50	62
											≥ 2.5	16-20	321	17.97	68
											≥ 2.5	21-30	287	26.05	75
											≥ 2.5	>30	321	35.94	107
											≥ 2.5	Mad	257	26.10	101
Kappelle <i>et al.</i> (1996)	Cordillera de Talamanca	Costa Rica	S	9° 35' N 83° 44' W	2,900 - 3,000	2,650	10.9	1.20	12	1000	≥ 3.0				42
								0.50	5	1000	≥ 3.0	8 a20	2,434	9.77	21
								0.40	4	1000	≥ 3.0	25 -32	2,685	17.42	20
								0.30	3	1000	≥ 3.0	Mad	1,877	60.69	18
Pascarella <i>et al.</i> (2000)	Montañas Carey	Puerto Rico	S	18° 03' N 66° 05' W	1520 - 100 - 700	2540		3.36	28	1200	≥ 1.0				130
										1200	≥ 1.0	4	6,018	6.55	10
										1200	≥ 1.0	13	6,265	23.25	18
										1200	≥ 1.0	25	8,591	30.50	24
										1200	≥ 1.0	37	9,448	28.75	29
										1200	≥ 1.0	52	6,585	35.00	27

Referencia	Localidad	Entidad	T	Coor	Alt (m)	PP (mm)	Tem (C°)	At (ha)	Nm	Am (m2)	DAP (cm)	min Edad	D (ind.ha-1)	AB (m2ha-1)	S
										1200	≥ 1.0	77	5,355	37.00	26
										1200	≥ 1.0	Mad	4,030	39.75	27
Denslow (2000)	Barro Colorado	Panamá	S	9° 9' N 79° 51' W	100	2,500		1.40	14	3200	≥ 5.0	20	640	22.50	-
									32	3200	≥ 5.0	40	490	22.50	-
									32	3200	≥ 5.0	70	475	37.90	-
									32	3200	≥ 5.0	100	510	33.00	-
									32	3200	≥ 5.0	Mad	458	27.40	-
Howorth y Pendry (2006)	Piedra Cachimbo	Venezuela	S	10° 26' N 67° 18' W	1,800 - 1,930	1,200	16.0	0.32	8	400	≥ 5.0				
									1	400	≥ 5.0	10	1,561	12.10	9
									2	400	≥ 5.0	20	1,546	30.15	12
									2	400	≥ 5.0	35	2,002	48.27	18
									3	400	≥ 5.0	Mad	2,542	56.76	26
Saldarriaga et al. (1988)	Rio Negro	Colombia	S	1° 56' N 67° 03' W	119	3,500		0.69	23	300					
									4	300	≥ 1.0	9 a 14	509	12.78	46
									4	300	≥ 1.0	20 -23	640	16.93	64
									4	300	≥ 1.0	30 - 40	489	18.59	73
									3	300	≥ 1.0	55 - 60	258	24.49	66
									4	300	≥ 1.0	75 - 85	359	23.97	71
									4	300	≥ 1.0	Mad	352	34.81	75
Grau et al. (1997)	Tucumán	Argentina	S	26° 43' S 65° 22' W	700 - 900	1,400	18.0	6.00	15	400					37
											≥ 3.0	11	600	12.50	9
											≥ 3.0	25	420	16.50	20
											≥ 3.0	45	353	13.70	21
											≥ 3.0	Mad	303	32.60	21

V. 3. 2. Densidad

Las densidades de árboles ($DAP \geq 5$ cm) y arbustos ($DAP < 5$ cm) para todas las edades de abandono fueron menores que las reportadas para un gran número de publicaciones en BMM de México y del Neotrópico (Cuadro 7). Haciendo la comparación del comportamiento de este atributo para los árboles ($DAP \geq 5$ cm), es posible observar que los bosques de Tlanchinol siguen un patrón similar al de los análisis desarrollados por Muñiz-Castro (2008) en Veracruz, Aide *et al.* (1995) y Pascarella *et al.* (2000) en Puerto Rico, Denslow (2000) en Panamá y Grau *et al.* (1997) en Argentina, donde el número de individuos aumenta velozmente hasta alcanzar un máximo entre los cuatro y los 37 años posteriores al abandono de los predios. Después de este pico, el número de individuos desciende a los valores característicos del bosque primario. Para el presente estudio el patrón de la densidad también tuvo un incremento rápido hasta los primeros 15 años y un descenso posterior en el estadio de 30 años, sin embargo en el bosque maduro la densidad incrementó ligeramente. Dicho aumento fue provocado principalmente por la contribución de individuos pequeños de *Eugenia xalapensis* y *Quercus sartorii*. Aumentos similares en la densidad de los bosques maduros han sido reportados para Puerto Rico por Aide *et al.* (1996, 2000).

El comportamiento de la densidad en el estrato arbustivo fue similar a lo que se observó en el trabajo de Letcher y Chazdon (2009). En ambos trabajos se observaron dos ciclos de aumento con posterior decremento en la abundancia de individuos (Cuadro 7). Los valores para este estrato fueron superiores que en Carrizal de Bravo, Guerrero (Catalán-Heverástico *et al.*, 2003), Río Negro, Colombia (Saldarriaga *et al.*, 1988) y Tucumán, Argentina (Grau *et al.*, 1997). Por otra parte, fueron similares a los bosques de las Montañas Carey en Puerto Rico (Pascarella *et al.*, 2000).

Al comparar las densidades de árboles y arbustos en Tlanchinol se puede distinguir lo que Peet (1992) describió como las cuatro etapas de la sucesión secundaria: la etapa de establecimiento, aclareo, transición y la etapa “estable”. En todos los casos, la densidad de individuos arbustivos fue superior a los valores

exhibidos por los árboles con $DAP \geq 5$ cm. Es posible sugerir que en los bosques de Tlanchinol las cuatro etapas de la sucesión suceden en tiempos distintos dependiendo del estrato observado. Es así que el estrato arbustivo presenta la fase de establecimiento entre el primer y el quinto año después del abandono, la fase de aclareo entre 5 y 15 años, la fase de transición entre 15 y 30 años y finalmente la fase estable se podría observar subsiguientemente hacia el bosque maduro. Se requiere analizar parcelas con mayor tiempo de abandono para confirmar esta idea.

En el estrato arbóreo fue posible observar sólo las tres primeras fases, resaltando que el tiempo de establecimiento es mayor al del estrato arbustivo. La primer etapa se presenta entre el primer año y 15 años de abandono; más tarde comienza la fase de aclaramiento, provocada por la competencia fuerte inducida por grandes densidades de árboles a los 15 años de abandono y resultando en la muerte de una buena parte de los individuos de especies pioneras de vida larga (en este caso *Liquidambar styraciflua*). Esta disminución fue observada también en los bosques de Puerto Rico por Marcano-Vega *et al.* (2002) de los 30 a 35 años posteriores al abandono de los potreros. Entre la edad de 30 años y el bosque maduro acontece la transición, lugar que concuerda con tener la máxima riqueza observada en la cronosecuencia, evidenciando los cambios tanto en la estructura como en la composición florística.

Para los BMM primarios, es posible hacer comparaciones con otros trabajos (Cuadro 7). El bosque de Tlanchinol posee uno de los valores más bajos de densidad para árboles con $DAP \geq 5$ cm ($676 \text{ ind}\cdot\text{ha}^{-1}$) para México, sólo aproximado por los bosques que se desarrollan en La Mesa y San Antonio en Veracruz (Williams-Linera *et al.*, 1996) y las cimas de Puerto Soledad, Oaxaca (Ruiz-Jiménez *et al.* 1999), donde se observaron $581 \text{ ind}\cdot\text{ha}^{-1}$. Los bosques del Barro Colorado, Panamá (Denslow, 2000), Río Negro, Colombia (Saldarriaga *et al.*, 1988) y Tucumán, Argentina (Grau *et al.*, 1997) tuvieron valores mucho menores que los de Tlanchinol.

De manera alterna a lo que proponen Breceda-Solis y Reyes-Gallardo (1990), quienes mencionan que los bosques en proceso de regeneración poseen bajo número de individuos y especies en el estrato arbustivo, la cronosecuencia de Tlanchinol, específicamente en el estadio de 30 años, presentó una riqueza y densidad más altas que el bosque maduro. Tal abundancia puede estar relacionada con la estratificación de la altura y con que los bosques están ubicados en lugares con pendientes de ca. 35°, lo que permite una mayor incidencia de radiación lumínica, factor que limita en mayor medida el desarrollo de las plantas del sotobosque (Meave *et al.*, 1992; Ruiz-Jiménez *et al.*, 1999).

Desprendido de los análisis anteriores, es posible proponer como una especie para reforestación para los bosques de Tlanchinol a *Liquidambar styraciflua* por sus rápidas tasas de crecimiento, aunque es necesario evaluar su papel como agente acelerador de la regeneración o supresor. Lo anterior con base en que un mayor número de especies fueron registradas en una zona de bosques secundarios en El Triunfo, Chiapas (Pérez-Farrera *et al.*, 2011), donde *L. styraciflua* tuvo menor relevancia.

VI. CONCLUSIONES

La situación actual de los bosques mesófilos de montaña en México ha llegado a un punto crítico, en el cual se deben tomar acciones y decisiones que promuevan no sólo la conservación de los pocos espacios donde es posible encontrar aún este tipo de vegetación, sino también llevar a cabo una investigación sistemática que pretenda conocer los mecanismos por los cuales el bosque se recupera después de ser objeto de diversos tipos de disturbios, entre ellos los provocados por la ganadería extensiva, con miras a implementar protocolos que incentiven el aumento de las áreas forestales. Parte de esta búsqueda condujo a estudiar la dinámica vegetal de los bosques de Tlanchinol, Hidalgo, donde fue posible apreciar que el proceso de regeneración natural permite establecer bosques similares en estructura a la vegetación primaria en poco más de 30 años. El presente estudio representa uno de los primeros análisis que se llevan a cabo en este tipo de vegetación en esta entidad federativa.

En los bosques de Tlanchinol la riqueza de especies se recuperó prácticamente después de ser abandonados los potreros. Esta recuperación inmediata fue provocada por la inclusión de las hierbas al muestreo. Al considerar sólo especies arbóreas la riqueza aumentó con el tiempo de 0 a 27 especies en el bosque de 30 años de abandono.

La recuperación de la estructura fue rápida, a los 30 años la densidad, cobertura, altura y área basal fueron muy parecidas a los bosques maduros,

El análisis de clasificación, agrupó los diferentes sitios de muestreo conforme a su edad de abandono y los separó en tres grupos principales, los bosques tempranos, los bosques intermedios y los bosques maduros. Los muestreos realizados en bosques maduros fueron los más parecidos entre sí. Aunque la composición florística tendió a parecerse a la del bosque maduro permaneció muy diferente de los bosques en proceso de regeneración. Es

necesario incluir un mayor número de acahuales para tener mayor claridad de las relaciones florísticas de los bosques regenerados.

Se observó un patrón claro en el que las diferentes formas de crecimiento se sucedieron una a otra a lo largo de la regeneración, desde las etapas dominadas por las hierbas hasta los bosques maduros, donde se encontraron árboles de más de 40 m de alto. Evidenciando la importancia del relevo de especies en estos bosques. Contrario a la mayor parte de los bosques tropicales, la diversidad y riqueza fueron mayores en las etapas intermedias, debido a la diversificación microclimática bajo el dosel.

La especie con mayor influencia en la regeneración de los bosques de Tlanchinol es *Liquidambar styraciflua*, que se encontró en todas las edades de abandono definiendo gran parte de su estructura. Es necesario estudiar su papel como acelerador o supresor de la sucesión.

Los bosques secundarios son puntos importantes para la conservación, debido a que permiten el desarrollo de una alta densidad de especies que poseen distintas historias de vida y entre ellas algunas especies representantes de los bosques primarios. Esta idea es compatible con la utilización de estos bosques como corredores biológicos y reservorios de especies capaces de promover la recuperación de zonas aledañas. Por lo que se deberían considerar como sitios clave en proyectos de conservación, al proporcionar los mecanismos ecológicos que aseguren la perpetuidad de los bosques mesófilos de montaña mexicanos.

VII. LITERATURA CITADA

- 52North. **2005**. *ILWIS 3.8 (Integrated land and water information system)*. International Institute for Geo-information Science and Earth Observation. Münster, Alemania.
- Abrego-Vite, F. 2007. Proceso de emigración en el municipio de Tlanchinol, estado de Hidalgo (1999-2006). Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Aragón. Nezahualcóyotl, Estado de México, México.
- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, L. Herrera, M. Rosario y M. Serrano. **1995**. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 77 (1-3): 77-86.
- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, M. Rosario y H. Maracano. **1996**. Forest recovery of abandoned cattle pastures along an elevational gradient in northeastern Puerto Rico. *Biotropica* 28(4a): 537-548.
- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, J. B. Pascarella, L. Rivera y H. Maracano-Vega. **2000**. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology* 8(4): 328-338.
- Alcántara, O., I. Luna y A. Velázquez. **2002**. Altitudinal distribution patterns of Mexican cloud forest based upon preferential characteristic genera. *Plant Ecology* 161(2): 17-174.
- Arriaga, L. **2000**. Gap-building-phase regeneration in a tropical montane cloud forest of north-eastern Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 16(4): 535-562.
- Arturi, M. F., H. R. Grau, P. G. Aceñolaza y A. D. Brown. **1998**. Estructura y sucesión en bosques montanos del noroeste de Argentina. *Revista de Biología Tropical* 46(3): 525-532.

- Bautista-Cruz, A., R. F. del Castillo y C. Gutiérrez. **2003**. Patrones de desarrollo del suelo asociados con sucesión secundaria en un área originalmente ocupada por bosque mesófilo de montaña. *Ecosistemas* 12(3): 110-117.
- Benítez-Malvido, J. **2006**. Effect of low vegetation on recruitment of plants in successional habitat types. *Biotropica* 38(2): 171-182.
- Benjamin, K., G. Domon y A. Bouchard. **2005**. Vegetation composition and succession of abandoned farmland: effects of ecological, historical and spatial factors. *Landscape Ecology* 20(6): 627-647.
- Blanco-Macías, A. M. **2001**. Análisis sucesional del bosque mesófilo de montaña en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Los Reyes Iztacala, Edo. de México, México.
- Breceda-Solís, A. y G. Reyes-Gallardo. **1990**. Composición florística de la vegetación secundaria inducida por actividades agrícolas en el bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biósfera “El Cielo”, Tamaulipas, México. *Biotam* 2: 30-41.
- Cárdenas-Vargas, J. 1992. Monografía geológico-minera del estado de Hidalgo. Consejo de Recursos minerales. Editora de Publicaciones Técnicas. México, D.F., México.
- Carilla, J. y R. Grau. **2011**. Tendencias sucesionales de los bosques montanos subtropicales del noroeste argentino. *Bosques* 32(2): 97-111.
- Catalán-Heverástico, C., L. López-Mata y T. Terrazas. **2003**. Estructura, composición florística y diversidad de especies leñosas de un bosque mesófilo de montaña de Guerrero, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 74(2): 209-230.

- Challenger, A. **1998**. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México.
- Chazdon, R. L., S. G. Letcher, M. van Breugel, M. Martínez-Ramos, F. Bongers y B. Finegan. **2007**. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Biological Sciences* 362(1478): 273-289.
- Chinaea, J. D. y E. H. Helmer. **2003**. Diversity and composition of tropical secondary forests recovering from large-scale clearing: results from the 1990 inventory in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 180(1-3): 227-240.
- Christensen N. L., y R. K. Peet. **1984**. Convergence during secondary forest succession. *Journal of Ecology* 72(1): 25-36.
- Clements, F. E. **1936**. Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology* 24(1): 252-284.
- Colwell, R. **2009**. *EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 8.2. <<http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>>
- CONABIO-Estadigrafía. **1997**. *Mapas de climas F047*, Escala 1:1 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F., México.
- CONAPO (Consejo Nacional de Población). **2009**. *Proyección de la población de los municipios a final de año, 2006-2030*. URL:http://www.conagua.gob.mx/CONAGUA07/Noticias/TM_PROY_POB_X_MUN_FINAL_AÑO_2006-2030.zip. Consultada para el año 2011.
- Connell, J. H. **1978**. Diversity in tropical rain forest and coral reefs: high diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science* 199(24): 1302-1310.

- Connell, J. H. y R. O. Slatyer. **1977**. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111 (982): 1119-1144.
- Cubiña, A. y T. M. Aide. **2001**. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* 33(2): 260-267.
- Decocq, G. **2006**. Determinism, chaos and stochasticity in plant community successions: consequences for phytosociology and conservation ecology. *In: Gafta, D. y J. Akeroyd. (eds.). Nature conservation, concepts and practice.* Springer-Verlag. Berlín. pp. 254-266.
- del Catillo R. F. y A. Blanco-Macías. **2007**. Secondary succession under a slash-and-burn regime in a tropical montane cloud forest: soil and vegetation characteristics. *In: Newton, A. C. (ed.). Biodiversity loss and conservation in fragmented forest landscapes: the forests of montane Mexico and temperate South America.* CAB International. King's Lynn, Reino Unido. pp. 158-180.
- del Castillo, R. F. y M. A. Pérez-Ríos. **2008**. Changes in seed rain during secondary succession in a tropical montane cloud forest region in Oaxaca, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 24:433-444.
- Denslow, J. S. **1995**. Disturbance and diversity in tropical rain forest: the density effect. *Ecological Applications* 5(4): 962-968.
- Denslow, J. S. **2000**. Patterns of structure and diversity across a tropical moist forest chronosequence. *In: IAVS (ed.). Proceedings IAVS Symposium.* Opulus Press Uppsala. Suecia. pp. 237-241.
- Denslow, J. S. y G. S. Guzmán. **2000**. Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *Journal of Vegetation Science* 11(2): 201-212.
- Escutia-Sánchez, J. A. **2004**. Análisis estructural del bosque mesófilo de montaña de Monte Grande de Lolotla, Hidalgo, México. Tesis de licenciatura.

Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. México, D. F., México.

ESRI (Environmental Systems Research Incorporation). **1998**. *ArcView GIS ver. 3.3*. Redlands, California, E.U.A.

Feldpausch, T. R., C. C. Prates-Clark, E. C. M. Fernandes y S. J. Riha. **2007**. Secondary forest growth deviation from chronosequence predictions in central Amazonia. *Global Change Biology* 13(5): 967-979.

Ferrusquía-Villafranca, I. **1998**. Geología de México: una sinopsis. *In*: Ramamoorthy, T. R., R. Bye, A. Lot y J. Fa. (eds.). *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México.

Finegan, B. **1996**. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11(3): 119-123.

Foster, D. R., B. Hall, S. Barry, S. Clayden y T. Parshall. **2002**. Cultural, environmental and historical controls of vegetation patterns and the modern conservation setting on the island of Martha's Vineyard, USA. *Journal of Biogeography* 29(10-11): 1381-1400.

Foster, B. L. y D. Tilman. **2000**. Dynamic and static views of succession: testing the descriptive power of chronosequence approach. *Plant Ecology* 146(1): 1-10.

García, E. **2004**. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México.

Gentry, A. H. **1988**. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75(1): 1-34.

- Giraldo-Cañas, D. **1995**. Estructura y composición de un bosque secundario fragmentado en la Cordillera Central, Colombia. *In*: Churchill, S. P., H. Balslev, E. Forero y J. L. Luteyn (eds.). *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests*. New York Botanical Garden. Nueva York, N.Y., E.U.A. pp. 159-157.
- Glenn-Lewin, D. C., R. K. Peet y T. T. Veblen. **1992**. *Plant succession: theory and prediction*. Chapman & Hall. Cambridge, Reino Unido.
- Gómez-Mendoza, L., E. Vega-Peña, M. I. Ramírez, J. L. Palacio-Prieto y L. Galicia. **2006**. Projecting land-use change processes in the Sierra Norte de Oaxaca, Mexico. *Applied Geography* 26: 276-290.
- González-Espinosa, M., P. F. Quintana-Ascencio, N. Ramírez-Marcial y P. Gaytán-Guzmán. **1991**. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests in the highlands of Chiapas, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2(3): 351-360.
- González-Espinosa, M., N. Ramírez-Marcial y L. Galindo-Jaimes. **2006**. Secondary succession in a montane pine-oak forest of Chiapas, Mexico. *In*: Kappelle, M. (ed.). *Ecology and conservation of Neotropical montane oak forests*. Springer-Verlag. Berlín. pp. 209-221.
- Gotelli, N. J. y K. Colwell. **2001**. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4(4):379-391.
- Grau, H. R., M. F. Arturi, A. D. Brown y P. G. Aceñoloza. **1997**. Floristic and structural patterns along a chronosequence of secondary forest succession in Argentinean subtropical montane forests. *Forest Ecology and Management* 95(2): 161-171.

- Guariguata, M. R., R. L. Chazdon, J. S. Denslow, J. M. Dupuy y L. Anderson. **1997**. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology* 132(1): 107-120.
- Guariguata, M. R. y R. Ostertag. **2001**. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148(1-3): 185-206.
- Hamilton, L., J. Juvik y F. N. Scatena. **1995**. *Tropical montane cloud forest*. Springer-Verlag. Nueva York, N.Y., E.U.A.
- Hernández-Vargas, G., L. Sánchez-Velásquez, T. F. Carmona-Valdovinos, M. R. Pineda-López y R. Cuevas-Guzmán. **2000**. Efecto de la ganadería extensiva sobre la regeneración arbórea de los bosques de la Sierra de Manantlán. *Madera y Bosques* 6(2): 13-28.
- Herrerías-Diego, Y. y J. Benítez-Malvido. **2005**. Consecuencias de la fragmentación de los ecosistemas. In: Sánchez, O., E. Peters, R. Márquez-Huitzil, E. Vega, G. Portales, M. Valdez y D. Azuara (eds.). *Temas sobre restauración ecológica*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, U.S. Fish & Wildlife Service, Unidos para la Conservación A.C. México, D.F., México. pp. 113-126.
- Holbrook, N. M. y F. E. Putz. **1989**. Influence of neighbors on tree form: effects of lateral shade and prevention of sway on the allometry of *Liquidambar styraciflua* (sweet gum). *American Journal of Botany* 76(12): 1740-1749.
- Holl, K. D. **1998**. Do bird perching structures elevate seed rain and seedling establishment in abandoned tropical pasture? *Restoration Ecology* 6(3): 253-261.
- Holl, K. D. **1999**. Factors limiting tropical rain forest regeneration in an abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate and soil. *Biotropica* 31(2): 229-242.

- Holl, K. D., M. E. Loik, E. H. V. Lin e I. A. Samuels. **2000**. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* 8(4): 339-349.
- Hooper, E. **2008**. Factors affecting the species richness and composition of Neotropical secondary succession: a case study of abandoned agricultural land in Panama. In: Myster, R. (ed.). *Post-Agricultural Succession in the Neotropics*. Springer. Nueva York, N.Y., E.U.A. pp. 141-164.
- Hooper, E., P. Legendre y R. Condit. **2004**. Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested, abandoned land in Panama. *Ecology* 85(12): 3313-3326.
- Howorth, R. y C. A. Pendry. **2006**. Post-cultivation secondary succession in a Venezuelan lower montane rain forest. *Biodiversity and Conservation* 15(2): 693-715.
- Hurlbert, S. H. **1971**. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52(4): 577-586.
- IFRI (International Forestry Resources and Institutions). **2007**. *Field manual*. Universidad de Indiana. Bloomington, Indiana, E.U.A.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). **1996**. *Tlanchinol, estado de Hidalgo: cuaderno estadístico municipal*. Edición 1995. Aguascalientes, Aguascalientes, México.
- INEGI. **2005**. *Cuaderno estadístico municipal: Tlanchinol*. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Versión electrónica, consultada en mayo del 2012. <http://www.inegi.org.mx/est/contenidos/espanol/sistemas/cem05/estatal/hgo/index.htm>
- INEGI. **2008**. *Anuario estadístico del estado de Hidalgo*. Aguascalientes, Aguascalientes, México.

- INEGI. **2010**. *Fisiografía de Hidalgo*. Consultado en diciembre del 2010 <<http://mapserver.inegi.org.mx/geografia/espanol/estados/hgo/fisio.cfm?c=444&e=27>>
- INEGI. **2012**. *La ganadería bovina en los Estados Unidos Mexicanos: censo agropecuario 2007*. Instituto Nacional de Estadística y Geografía, Universidad de Guadalajara. Aguascalientes, Aguascalientes, México.
- Johnson, R. L. **1985**. *Sweetgum (Liquidambar styraciflua), an American wood*. Forest Service, United States Department of Agriculture. Washington, D.C., E.U.A.
- Johnson, E. y K. Miyanishi. **2007**. *Plant disturbance ecology*. Elsevier. San Diego, California, E.U.A.
- Kappelle, M., T. Geuze, M. E. Leal y A. M. Cleef. **1996**. Successional age and forest structure in a Costa Rican upper montane *Quercus* forest. *Journal of Tropical Ecology* 12(5): 681-698.
- Kappelle, M., P. A. Kennis y R. A. de Vries. **1995**. Changes in diversity along a successional gradient in a Costa Rican upper montane *Quercus* forest. *Biodiversity and Conservation* 4(1): 10-34.
- Kormanik, P. P. **1990**. *Liquidambar styraciflua* L. Sweetgum. In: Burns, R. M. y B. H. Honkala (eds.). *Silvics of North America, Volume 2, hardwoods*. Forest Service. United States Department of Agriculture. Washington, D.C., E.U.A. pp. 400-405.
- Kupfer, J., A. L. Webbeking y S. B. Franklin. **2004**. Forest fragmentation affects early successional patterns on shifting cultivation fields near Indian Church, Belize. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 103: 509-518.
- Lebrija-Trejos, E., J. A. Meave, L. Poorter, E. A. Pérez-García y F. Bongers. 2010. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during

- tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12(4): 267-275.
- Letcher S. G. y R. Chazdon. **2009**. Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 41(5): 608-617.
- López-Barrera, F. y R. H. Manson. **2006**. Ecology of acorn dispersal by small mammals in montane forest of Chiapas, Mexico. *In: Kappelle, M. (ed.). Ecology and conservation of Neotropical montane oak forests*. Springer-Verlag. Berlín. pp. 165-176.
- Luna-Vega, I., O. Alcántara-Ayala, R. Contreras-Medina y A. Ponce-Vargas. **2006b**. Biogeography, current knowledge and conservation of threatened vascular plants characteristic of Mexican temperate forests. *Biodiversity and Conservation* 15(12): 3773–3799.
- Luna-Vega, I., O. Alcántara-Ayala, D. Espinosa-Organista y J. J. Morrone. **1999**. Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography* 26(6): 1299-1305.
- Luna-Vega, I., O. Alcántara-Ayala, C. Ruiz-Jiménez y R. Contrera-Medina. **2006a**. Composition and structure of humid montane oak forests at different sites in central and eastern Mexico. *In: Kappelle, M. (ed.). Ecology and conservation of Neotropical montane oak forests*. Springer-Verlag. Berlín. pp. 101-112.
- Luna-Vega, I y S. Magallón. **2010**. Phylogenetic composition of angiosperm diversity in the cloud forests of Mexico. *Biotropica* 42(4): 444-454.
- Luna-Vega, I., S. Ocegueda-Cruz y O. Alcántara-Ayala. **1994**. Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 65(1): 31-62.

- Marcano-Vega, H., T. M. Aide y D. Báez. **2002**. Forest regeneration in abandoned coffee plantations and pastures in the Cordillera Central of Puerto Rico. *Plant Ecology* 161(1): 75-87.
- Mejía-Domínguez, N. R., J. A. Meave y C. A. Ruiz-Jiménez. **2004**. Análisis estructural de un bosque mesófilo de montaña en el extremo oriental de la Sierra Madre del Sur (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 74: 13-29.
- Miranda, F. y A. J. Sharp. **1950**. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico. *Ecology* 31(3): 313-333.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. **1974**. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley and Sons. Nueva York, N.Y., E.U.A.
- Muñiz-Castro, M. **2008**. Sucesión secundaria y establecimiento de especies arbóreas nativas para restauración de bosque mesófilo de montaña en potreros abandonados del centro de Veracruz. Tesis de doctorado. Instituto de Ecología. Xalapa, Veracruz, México.
- Muñiz-Castro, M., G. Williams-Linera y J. M. Rey-Benayas. **2006**. Distance effect from cloud forest fragments on plant community structure. *Journal of Tropical Ecology* 22(4): 431–440.
- Myers, N. **1981**. The hamburger connection: how Central America's forests become North America's hamburgers. *Ambio* 18(1): 3-8.
- Myster, R. W. **2003**. Effects of species, density, patch-type, and season on post-dispersal seeds predation in a Puerto Rican pasture. *Biotropica* 35(4): 542-546.
- Myster, R. W. **2004**. Post-agricultural invasion, establishment, and growth of Neotropical trees. *The Botanical Review* 70(4): 381-402.

- Ojima, D. K., K. A. Galvin y B. L. Turner II. **1994**. The global impact of land-use change. *BioScience* 44(5): 300-304.
- Ortega-Pieck, A., F. López-Barrera, N. Ramírez-Marcial y J. G. García-Franco. **2011**. Early seedling establishment of two tropical montane cloud forest tree species: the role of native and exotic grasses. *Forest Ecology Management* 261(7): 1336-1343.
- Pascarella, J. B., T. M. Aide, M. I. Serrano y J. K. Zimmerman. **2000**. Land-use history and forest regeneration in the Cayey Mountains, Puerto Rico. *Ecosystems* 3(3): 217-228.
- Peet, R. K. **1992**. Community structure and ecosystem function. *In*: Glenn-Lewin, D. C., R. K. Peet y T. T. Veblen (eds.). *Plant succession: theory and prediction*. Chapman & Hall. Cambridge, Reino Unido. pp. 103-151.
- Pérez-Farrera, M. A., C. Tejada-Cruz, R. Martínez-Camilo, N. Martínez-Meléndez, S. López, E. Espinosa-Medinilla y T. Rioja-Paradela. **2011**. Structure and floristic composition in a successional gradient in a cloud forest in Chiapas, Southern Mexico. *In*: Grillo, O. y G. Venora (eds.). *The dynamical processes of biodiversity – case studies of evolution and spatial distribution*. InTech. Rijeka, Croacia. pp. 135-146.
- Pickett, S. T. A. **1976**. Succession: an evolutionary interpretation. *The American Naturalist* 110(971): 107-119.
- Pickett, S. T. A. **1989**. Space for time substitution as an alternative to long-term studies. *In*: Likens, G. E. (ed.). *Long-term studies in ecology: approaches and alternatives*. Springer-Verlag. Nueva York, N.Y., E.U.A. pp. 110-135.
- Ponce-Vargas, A., I. Luna-Vega, O. Alcántara-Ayala y C. A. Ruiz-Jiménez. **2006**. Florística del bosque mesófilo de montaña de Monte Grande, Lolotla, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 77(2): 177-190.

- Puig, H., R. Bracho, V. Sosa. **1983**. Composición florística y estructura del bosque mesófilo en Gómez Farías, Tamaulipas, México. *Biotica* 8(4): 339-359.
- Purata, S. **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(3): 257-276.
- Ramírez-Marcial, N., S. Ochoa-Gaona, M. González-Espinoza y P. F. Quintana-Ascencio. **1998**. Análisis florístico y sucesional en la estación biológica Cerro de Huitepec, Chiapas, México. *Acta Botanica Mexicana* 44: 59-85.
- Rohlf, F. J. **2000**. *NTSYS-pc: Numerical taxonomy and multivariate analysis system*. Version 2.1. Exceter Software, Nueva York, N.Y., E.U.A.
- Romero-Romero, M. A., S. Castillo y H. Van der Wal. **2000**. Análisis florístico de la vegetación secundaria derivada de la selva húmeda de montaña de Santa Cruz Tepetotutla (Oaxaca) México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67: 89-106.
- Ruiz-Jiménez, C., J. Meave y J. L. Contreras. **1999**. El bosque mesófilo de la región de Puerto Soledad, Oaxaca, México: análisis estructural. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 65: 23-38.
- Rzedowski, J. **1996**. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botanica Mexicana* 35: 25-44.
- Saldarriaga, J. G., D. C. West, M. L. Tharp y C. Uhl. **1988**. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Río Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology* 76(4): 938-958.
- Saldaña-Acosta, A. y E. J. Jardel. **1991**. Regeneración natural del estrato arbóreo en bosques subtropicales de montaña en la Sierra de Manantlán, México: estudios preliminares. *Biotam* 3(3):36-50.

- Sánchez-Rodríguez, E. V., L. López-Mata, E. García-Moya y R. Cuevas-Guzmán. **2003**. Estructura, composición florística y diversidad de especies leñosas de un bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 73: 17-34.
- Sánchez-Velásquez, L., E. S. Ramírez-Bamonde, A. Andrade-Torres y P. Rodríguez-Torres. **2008**. Ecología, florística y restauración del bosque mesófilo de montaña. *In*: Sánchez-Velásquez, L. R., J. Galindo-González y F. Díaz-Fleischer (eds.). *Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México*. Mundi-Prensa México. México, D. F., México. pp. 9-50.
- SGM (Servicio Geológico Mexicano). **2002**. Carta geológico-minera de Molango F14-D51, escala 1:50000. Pachuca, Hidalgo, México.
- SGM. **2004**. Carta geológico-minera de Chapulhuacán F14-D41, escala 1:50000. Pachuca, Hidalgo, México.
- SGM. **2005a**. Carta geológico-minera de Calnali F14-D52, escala 1:50000. Pachuca, Hidalgo, México.
- SGM. **2005b**. Carta geológico-minera de Huejutla F14-D42, escala 1:50000. Pachuca, Hidalgo, México.
- Smith, A. R., K. M. Pryer, E. Schuettpelz, P. Korall, H. Schneider y P. G. Wolf. **2006**. A classification for extant ferns. *Taxon* 55(3): 705-731.
- SMN (Servicio Meteorológico Nacional). **2010**. *Normales climatológicas por estación: Tlanchinol, estación 13048, registro de 1981–2010*. URL: <http://smn.cna.gob.mx/climatologia/Normales8110/NORMAL13048.TXT>
Consultado en marzo del 2012.
- Stevens, P. F. **2001**. Angiosperm Phylogeny Website. Version 9, June 2008 (y actualizaciones más o menos constantes). Consultado en marzo diciembre del 2010 <<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>>

- Tamarit-Urias, J.C., **1996**. Determinación de los índices de calidad de pulpa para papel de 132 maderas latifoliadas. *Madera y Bosque* 2(2): 29-41.
- Van Breugel, M., M. Martínez-Ramos y F. Bongers. **2006**. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 22(6): 663-674.
- Villaseñor, J. L. **2010**. *El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico-taxonómico*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México.
- Wenny, D. G. **2001**. Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research* 3(1): 51-74.
- Williams-Linera, G. **1991**. Notas sobre la estructura del estrato arbóreo del bosque mesófilo de montaña en los alrededores del campamento "El Triunfo", Chiapas. *Acta Botanica Mexicana* 13: 1-7.
- Williams-Linera, G. **1994**. El bosque mesófilo de montaña: un ecosistema muy frágil. In: Castillo-Campos, G. y T. Mejía-Saulés. (eds.). *Los recursos vegetales. Problemática ambiental en el Estado de Veracruz*. Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz, México. pp. 51-58.
- Williams-Linera, G. **2002**. Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation* 11(10): 1825-1843.
- Williams-Linera, G., R. H. Manson y E. Isunza-Vera. **2002**. La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques* 8(1): 69-85.
- Williams-Linera, G., I. Pérez-García y J. Tolome. **1996**. El bosque mesófilo de montaña y un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México. *La Ciencia y el Hombre* 23: 149-161.

Zimmerman, J. K., J. B. Pascarella y T. M. Aide. **2000**. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Society of Ecological Restoration* 8(4): 350-360.

Apéndice I. Listado florístico de las especies presentes en todos los estratos de una cronosecuencia en Tlanchinol, Hidalgo.

Fc= forma de crecimiento (A, árbol; B, arbusto; H, hierba; E, enredadera; P, parásita)

* = especie presente en la edad de abandono

Familia	Especie	Fc	1A	5A	15A	30A	Mad
Licofitas							
Selaginellaceae	<i>Selaginella stellata</i> Spring	H			*		
Helechos							
Dennstaedtiaceae	<i>Dennstaedtia bipinnata</i> (Cav.) Maxon	H			*	*	
Dryopteridaceae	<i>Arachniodes denticulata</i> (Sw.) Ching	H					*
	<i>Ctenitis hemsleyana</i> (Baker ex Hemsl.) Copel	H					*
	<i>Dryopteridaceae</i> 1	H		*			
	<i>Polystichum</i> sp. 2	H	*				
	<i>Polystichum schizophyllum</i> Lorea-Hern. & A. R. Sm.	H				*	
	<i>Polystichum hartwegii</i> (Klotzsch) Hieron.	H	*				
Polypodiaceae	<i>Campyloneurum tenuipes</i> Maxon	H				*	
	<i>Pecluma dispersa</i> (A. M. Evans) M. G. Price	H					*
	<i>Polypodium guttatum</i> Maxon	H	*				
Pteridaceae	<i>Pteris orizabae</i> M. G. Martens & Galeotti	H				*	
Thelypteridaceae	<i>Thelypteris cheilanthoides</i> (Kunze) Proctor var. <i>cheilanthoides</i>	H			*		
	<i>Thelypteris oligocarpa</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd) Ching	H		*			
ND	Helecho 1	H	*				
	Helecho 2	H			*		
	Helecho 3	H				*	
Gimnospermas							
Podocarpaceae	<i>Podocarpus reichei</i> J. Buchholz & N.E. Gray	A					*

Angiospermas

Monocotiledonéas

Araceae	<i>Syngonium neglectum</i> Schott	H			*	*	
Arecaceae	<i>Chamaedorea tepejilote</i> Liebm. ex Mart.	B			*		
Commelinaceae	<i>Commelina diffusa</i> Burm. F.	H	*				
	<i>Gibasis pellucida</i> (M. Martens & Galeotti) D. R. Hunt.	H	*		*	*	
Cyperaceae	<i>Carex</i> sp. 1	H	*	*	*		
	<i>Carex</i> sp. 2	H		*			
	<i>Cyperus</i> sp.	H	*				
Heliconiaceae	<i>Heliconia schiedeana</i> Klotzsch	H				*	
Poaceae	<i>Chusquea</i> sp.	H		*			
	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	H	*	*			
	<i>Dichantherium viscidellum</i> (Scribn.) Gould	H	*	*	*	*	
	<i>Lasiacis</i> sp.	H				*	
	Poaceae 1	H	*				
	Poaceae 2	H	*				
	Poaceae 3	H		*			
	Poaceae 4	H		*			
	<i>Poa annua</i> L.	H	*	*			
Smilacaceae	<i>Smilax aristolochiifolia</i> Mill.	E		*		*	*
	<i>Smilax glauca</i> Walter	E		*		*	
	<i>Smilax mollis</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	E			*	*	*
	<i>Smilax spinosa</i> Mill.	E					*

Dicotiledóneas

Actinidiaceae	<i>Saurauia scabrada</i> Hemsl.	A			*		
Adoxaceae	<i>Sambucus nigra</i> ssp. <i>canadensis</i> (L.) Bolli	A	*				
Altingiaceae	<i>Liquidambar styraciflua</i> L.	A	*	*	*	*	*
Apiaceae	<i>Sanicula liberta</i> Cham. & Schtdl.	H				*	
Apocynaceae	<i>Echites tuxtliensis</i> Standl.	E		*		*	
Araliaceae	<i>Hydrocotyle mexicana</i> Schtdl. & Cham.	H	*	*			
Asteraceae	<i>Ageratum corymbosum</i> Zuccagni	H		*			

	<i>Heliopsis annua</i> Hemsl.	H	*				
	Asteraceae 1	H	*				
	Asteraceae 2	H		*			
	Asteraceae 3	H	*				
	Asteraceae 4	H	*				
	Asteraceae 5	H		*			
	<i>Senecio</i> sp.	H		*			
	<i>Verbesina greenmanii</i> Urb.	B		*			
	<i>Vernonia deppeana</i> Less.	B	*	*			
Begoniaceae	<i>Begonia incarnata</i> Link & Otto	H				*	
Betulaceae	<i>Carpinus caroliniana</i> Walter	A			*	*	*
	<i>Ostrya virginiana</i> (Mill.) K. Koch	A			*	*	
Caryophyllaceae	<i>Arenaria lanuginosa</i> (Michx.) Rohrb.	H	*				
Celastraceae	<i>Microtropis schiedeana</i> Loes.	A					*
	<i>Wimmeria concolor</i> Schltld. & Cham.	A				*	
Clethraceae	<i>Clethra kenoyeri</i> Lundell	A		*	*		*
	<i>Clethra pringlei</i> S. Watson	A				*	
Convolvulaceae	<i>Cuscuta corymbosa</i> Ruiz & Pav.	P	*				
	<i>Dichondra sericea</i> Sw.	H		*			
Cornaceae	<i>Nyssa sylvatica</i> Marshall	A		*			*
Ericaceae	<i>Vaccinium leucanthum</i> Schltld.	A				*	*
Euphorbiaceae	<i>Acalypha longipes</i> S. Watson	B				*	
	<i>Cnidocolus multilobus</i> (Pax) I.M. Johnst.	B			*	*	
Fabaceae	<i>Dalbergia palo-escrito</i> Rzed. & Guridi-Gómez	A			*		
	<i>Lonchocarpus</i> sp.	A			*	*	
	<i>Mimosa albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	B			*		
	Fabaceae 1	B			*		
	Fabaceae 2	B			*		
	Fabaceae 3	H					*
	<i>Senna pendula</i> var. <i>ovalifolia</i> H.S. Irwin & Barneby	H		*			
Fagaceae	<i>Quercus germana</i> Schltld. & Cham.	A				*	
	<i>Quercus sartorii</i> Liebm.	A				*	*
Juglandaceae	<i>Carya palmeri</i> W.E. Manning	A				*	
Lamiaceae	<i>Ocimum selloi</i> Benth.	H			*		

Lauraceae	<i>Beilschmiedia mexicana</i> (Mez) Kosterm.	A				*	*
	<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees	A			*	*	
	<i>Ocotea helicterifolia</i> (Meisn.) Hemsl.	A			*	*	
	<i>Persea americana</i> Mill.	A			*	*	
	<i>Persea liebmannii</i> Mez	A				*	
Lythraceae	<i>Cuphea racemosa</i> (L. F.) Spreng.	H	*				
Magnoliaceae	<i>Magnolia schiedeana</i> Schltld.	A					*
Malvaceae	<i>Pavonia uniflora</i> (Sessé & Moç.) Fryxell	H				*	
	<i>Triumfetta grandiflora</i> Vahl	B		*			
Melastomataceae	<i>Leandra cornoides</i> (Schltld. & Cham.) Cogn.	B			*		
	<i>Miconia chrysonera</i> Triana	B					*
	<i>Miconia moorei</i> Wurdack	B	*	*		*	
	<i>Miconia oligotricha</i> (DC.) Naudin	B	*				*
Meliaceae	<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.	A			*		
	<i>Trichilia</i> sp.	A					*
Menispermaceae	<i>Cissampelos pareira</i> L.	E			*		
Moraceae	<i>Trophis</i> sp.	A				*	
Myrtaceae	<i>Eugenia xalapensis</i> (Kunth) DC.	A	*		*		*
	<i>Eugenia</i> sp.	A				*	
Oleaceae	<i>Osmanthus americanus</i> (L.) Benth. & Hook. f. ex A. Gray	A					*
Oxalidaceae	<i>Oxalis corniculata</i> L.	H	*	*			
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus niruri</i> L.	H	*				
Picramniaceae	<i>Picramnia xalapensis</i> Planch.	A				*	
Piperaceae	<i>Peperomia quadrifolia</i> (L.) Kunth	H	*				
	<i>Piper amalago</i> L.	B			*		
	<i>Piper auritum</i> Kunth	B			*		
	<i>Piper diandrum</i> C. DC.	B			*	*	
	<i>Piper hispidum</i> Sw.	B			*	*	
	<i>Piper</i> sp.	B	*				
Plantaginaceae	<i>Plantago australis</i> Lam. ssp. <i>hirtella</i> (H.B.K.) Rahn	H	*	*			
Ranunculaceae	<i>Clematis dioica</i> L.	E			*		
Rhamnaceae	<i>Rhamnus longistyla</i> C.B. Wolf	A		*			
Rosaceae	<i>Alchemilla pectinata</i> Kunth	H	*				
	<i>Prunus brachybotrya</i> Zucc.	A				*	

	<i>Rubus eriocarpus</i> Liebm.	E		*			
Rubiaceae	<i>Arachnothryx heteranthera</i> (Brandege) Borhidi	B			*	*	
	<i>Borreria remota</i> (Lam.) Bacigalupo & E.L. Cabral	H	*				
	<i>Coccocypselum cordifolium</i> Nees & Mart.	H	*	*			
	<i>Hoffmannia culminicola</i> Standl. & L.O. Williams	B				*	
	<i>Mitchella repens</i> L.	H		*			
	<i>Palicourea padifolia</i> (Willd. ex Roem. & Schult.) C.M. Taylor & Lorence	B	*		*		
	<i>Randia xalapensis</i> M. Martens & Galeotti	B		*		*	
Rutaceae	<i>Citrus limetta</i> Risso	A			*	*	
	<i>Zanthoxylum xicense</i> Miranda	A		*			
Salicaceae	<i>Xylosma flexuosa</i> (Kunth) Hemsl.	B			*	*	
Sapindaceae	<i>Paullinia</i> sp.	E				*	
	<i>Sapindus saponaria</i> L.	A				*	
	<i>Serjania cardiospermoides</i> var. <i>cardiospermoides</i> Schtdl. & Cham.	E	*				
	<i>Serjania racemosa</i> Schumach.	E				*	
Solanaceae	<i>Solanum chrysotrichum</i> Schtdl.	B	*				
	<i>Solanum diflorum</i> Vell.	B	*		*		
	<i>Solanum elaeagnifolium</i> Cav.	B	*				
	<i>Solanum rudepannum</i> Dunal	B			*		
Styracaceae	<i>Styrax glabrescens</i> var. <i>pilosus</i> Perkins	A					*
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis mollis</i> (Schtdl. & Cham.) Standl.	B		*	*	*	
Urticaceae	<i>Pilea pubescens</i> Liebm.	H			*		
	<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Gaudich. ex Griseb.	B			*		
Verbenaceae	<i>Lippia umbellata</i> Cav.	A			*		
Vitaceae	<i>Cissus verticillata</i> (L.) Nicolson & C.E. Jarvis	E			*	*	
	<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch.	E			*	*	
ND	Especie 1	H	*				
	Especie 2	H	*				
	Especie 3	H	*				
	Especie 4	H		*			
	Especie 5	H		*			
	Especie 6	H		*			

Especie 7	H		*			
Especie 8	B		*			
Especie 9	A			*		
Especie 10	B			*		
Especie 11	B			*		
Especie 12	B			*		
Especie 13	B			*		
Especie 14	B				*	
Especie 15	B				*	
Especie 16	B				*	
Especie 17	B				*	
Especie 18	B				*	
Especie 19	A				*	
Especie 20	A				*	
Especie 21	A					*
Especie 22	B					*
Especie 23	B					*
Especie 24	A					*