



UNIVERSIDAD AUTONOMA CHAPINGO

**DIVISION DE CIENCIAS FORESTALES
Y DEL AMBIENTE**

PROGRAMA DE POSTGRADO

**ANALISIS DE LOS ESTADIOS SUCESIONALES
DE *Acacia cochliacantha* Humb. & Bonpl. ex Willd.
EN EL SUROESTE DE PUEBLA**



DIRECCION ACADEMICA
DEPTO. DE SERVICIOS ESCOLARES
OFICINA DE EXAMENES PROFESIONALES

T E S I S
QUE COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS FORESTALES

PRESENTA:
ENRIQUE GUIZAR NOLAZCO



CHAPINGO, MEXICO

1995

1766

Esta tesis fue realizada bajo la dirección del Comité Asesor abajo mencionado; ha sido revisada y aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS FORESTALES

DIRECTOR:



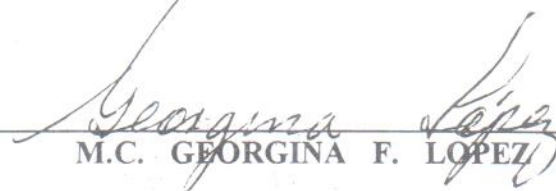
DR. DIODORO GRANADOS SANCHEZ.

ASESOR:



M.C. BALDEMAR ARTEAGA MARTINEZ.

ASESOR:



M.C. GEORGINA F. LOPEZ RIOS.

Chapingo, Méx., Octubre de 1995.

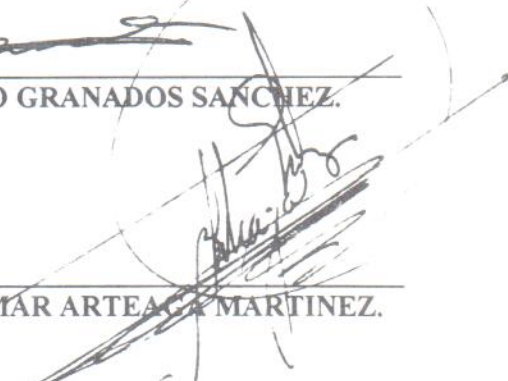
El Jurado del Examen de Grado de Maestría en Ciencias Forestales, estuvo
constituido por:

DIRECTOR:



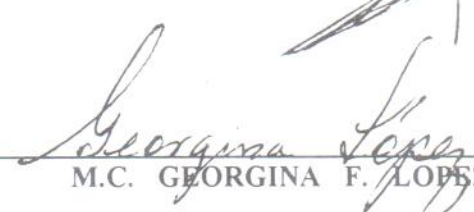
DR. DIODORO GRANADOS SANCHEZ.

ASESOR:



M.C. BALDEMAR ARTEAGA MARTINEZ.

ASESOR:



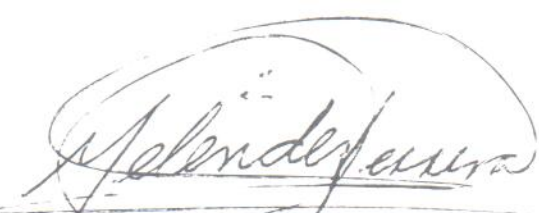
M.C. GEORGINA F. LOPEZ RIOS.

REPRESENTANTE DE LA
COORDINACION DE ESTUDIOS
DE POSTGRADO DE LA DiCiFoAM



ING. JAVIER SANTILLAN PEREZ.

REPRESENTANTE DE LA COOR-
DINACION DE POSTGRADO DE
LA UNIVERSIDAD AUTONOMA
CHAPINGO.



M.C. JORGE MELENDEZ HERRERA.

Chapingo, Méx., Octubre de 1995.

AGRADECIMIENTOS

En la agradable tarea de reconocer la intervención de diferentes personas en un trabajo, el Dr. Diodoro Granados Sánchez merece mi profundo reconocimiento por sus valiosas orientaciones y sugerencias al desarrollo del proyecto de investigación. Su calidad científica, patente a través de sus numerosos trabajos, así como su gran calidad humana particularmente perceptible en los pequeños detalles del trabajo diario, ha imprimido en quienes hemos sido sus alumnos y compañeros de trabajo varias de las mejores características de nuestra formación.

Observaciones valiosas durante el trabajo de campo y la redacción del documento me fueron hechas por el M.C. Baldemar Arteaga Martínez. Aportaciones no menos valiosas recibí de los siguientes profesionales: M.C. Javier Santillán Pérez, M.C. Luis Pimentel Bribiesca, M.C. Georgina F. López Ríos, M.C. Jorge Meléndez Herrera y Dr. Edgardo Hernández Vázquez.

La Dra. Amparo Borja de la Rosa, Coordinadora Divisional del Programa de Postgrado debe ser poseedora de un reconocimiento por su apoyo y entusiasmo para dar el aliento necesario en la culminación de mis estudios de postgrado.

Durante el trabajo de campo recibí un apoyo decidido del Sr. Faustino Silva Soriano, poblador del Rancho El Salado, municipio de Jolalpan, quien con su paciencia y comprensión fue posible obtener la información florística y ecológica. La hospitalidad de la familia Salgado Oliván en la misma población merece mi mayor agradecimiento, particularmente de Concepción y sus padres Cira y Eustolio.

El trabajo realizado por el Sr. Francisco Ramos Marchena en la determinación taxonómica de los ejemplares de herbario, representó un apoyo invaluable. Por su parte la Sra. Margarita Jiménez Elizalde realizó con gran eficiencia y espíritu de colaboración el trabajo de captura e impresión de los originales para la publicación de esta tesis.

Finalmente, debo agradecer a mis Profesores del Programa de Postgrado, quienes con su calidad científica y cualidades humanas han contribuido indirecta, pero a veces más definitivamente, en la formación de un individuo y en la producción de sus obras.

INDICE GENERAL

	Página.
INDICE DE CUADROS	iv
INDICE DE FIGURAS	vi
RESUMEN	ix
SUMMARY	x
1. INTRODUCCION	1
1.1. Objetivos	2
1.2. Hipótesis	2
2. REVISION DE LITERATURA	4
2.1. Clasificación de las seres	6
2.2. Tipos de sucesión	7
2.2.1. Sucesión primaria	8
2.2.2. Sucesión secundaria	9
2.3. El clímax	11
2.3.1. Modelos teóricos para explicar la sucesión	12
2.3.2. Teoría del monoclímax	13
2.3.3. Teoría del policlímax	14
2.3.4. Reconocimiento del clímax	14
2.4. Mecanismos de sucesión en comunidades forestales	15
2.4.1. Patrón espacial de repoblado y colonización	16
2.4.1.1. Estrategias ecológicas para la colonización	16
2.4.1.2. Patrones de reemplazamiento de especies	20
2.5. Tendencia ecológica y evolutiva de la sucesión	22
2.6. Estudios sobre sucesión realizados en México	25

3. MATERIALES Y METODOS	29
3.1. Descripción del área de estudio	29
3.1.1. Localización geográfica	29
3.1.2. Orografía	29
3.1.3. Geología	29
3.1.4. Suelos	32
3.1.5. Clima	33
3.1.6. Hidrología	33
3.1.7. Vegetación	35
3.1.8. Actividades económicas	37
3.1.8.1. Agricultura	37
3.1.8.2. Ganadería	38
3.1.8.3. Aprovechamientos forestales	38
3.1.8.4. Otras actividades	39
3.2. Metodología	39
3.2.1. Selección de sitios de muestreo	39
3.2.2. Composición florística	40
3.2.3. Análisis cuantitativo de la comunidad	41
3.2.4. Estructura de la vegetación	42
3.2.5. Muestreo de suelos	43
3.2.6. Valor socio-cultural de la agricultura migratoria	43
4. RESULTADOS	45
4.1. El proceso de agricultura de temporal	45
4.2. Composición florística	48
4.3. Estructura de la vegetación	54
4.3.1. Densidad y dominancia	54
4.3.2. Estructura vertical	57
4.3.3. Estructura horizontal	58
4.4. Análisis de suelos	66

5. DISCUSION	72
5.1. Sucesión florística	72
5.2. Cambios estructurales en la vegetación	73
5.3. Relación suelo-vegetación	79
5.4. Agricultura migratoria y sus alternativas	81
6. CONCLUSIONES	86
6.1. Generales	86
6.2. Respecto a las hipótesis	87
7. RECOMENDACIONES	88
8. LITERATURA CITADA	89
9. APENDICE	94

INDICE DE CUADROS

Cuadro		Página
1	Bases sugeridas para la evolución de las tres estrategias de las plantas.	17
2	Parcelas observadas en cada uno de los estadios sucesionales.	40
3	Símbolos, dispuestos en seis categorías, para la descripción estructural de la vegetación, propuesta por Pierre Dansereau (1951).	44
4	Indices de similitud de Sørensen para los seis estadios sucesionales de <i>Acacia cochliacantha</i> en el suroeste de Puebla...	53
5	Densidad absoluta observada en los diferentes estadios sucesionales de <i>Acacia cochliacantha</i> en el suroeste de Puebla.	55
6	Dominancia absoluta observada en los diferentes estadios sucesionales de <i>Acacia cochliacantha</i> en el suroeste de Puebla.	56
7	Resultados del análisis físico-químico de suelos, provenientes de terrenos sucesionales de <i>Acacia cochliacantha</i> en el suroeste de Puebla.	67
8	Índice de distribución y dominancia de los acahuals dominados por <i>Lysiloma bahamensis</i> en el Campo Experimental "Eduardo Sangri Serrano" de Escárcega, Camp.....	75

9	Valores de biomasa del estrato herbáceo, referidas a peso fresco y peso seco, muestreadas en cuadros de 1x1 m a diferentes intervalos de edad en las parcelas de sucesión.	77
10	Contenido de materia orgánica en suelos minerales.	80
11	Presencia de macronutrientes en los suelos de 10 asociaciones vegetales del suroeste de Puebla	80

INDICE DE FIGURAS

Figura		Página
1	Sucesión terrestre en las llanuras del Sudeste de Estados Unidos. Los tipos predominantes de vegetales en cada comunidad de la sucesión se ilustran en la parte inferior (Odum, 1972).....	5
2	Modelo que describe los diversos equilibrios entre competencia, restricciones y la alteración en la vegetación, y localización de las estrategias, y localización de las estrategias primarias y secundarias. Ic, importancia relativa de la competencia (----); Is, importancia relativa de las restricciones (- - -); Id, importancia relativa de la alteración (- . . -) (Grime, 1982).....	18
3	Localización de la región suroeste de Puebla.	30
4	Diagrama ombrotérmico de Jolalpan, Puebla (promedio de 15 años).	34
5	Cambio de uso productivo de los terrenos. (a) derribo de los árboles en la vegetación primaria; (b) separación de desperdicios para su quema y selección de leña; (c) siembra del terreno.	47
6	Comportamiento del índice de similitud (%) entre los estadios contiguos dentro del proceso de sucesión vegetal en las cubateras del suroeste de Puebla.	53
7	Densidad absoluta (ind / ha) en los diferentes estadios sucesionales de <i>Acacia cochliacantha</i> en el suroeste de Puebla.	55
8	Area basal media observada en los diferentes estadios sucesionales de <i>Acacia cochliacantha</i> en el suroeste de Puebla....	56
9	Representación del estadio I de las cubateras del suroeste de Puebla: a) distribución espacial horizontal y b) vertical....	60

10	Representación del estadio II de las cubateras del suroeste de Puebla: a) distribución espacial horizontal y b) vertical.....	61
11	Representación del estadio III de las cubateras del suroeste de Puebla: a) distribución espacial horizontal y b) vertical.....	62
12	Representación del estadio IV de las cubateras del suroeste de Puebla: a) distribución espacial horizontal y b) vertical.....	63
13	Representación del estadio V de las cubateras del suroeste de Puebla: a) distribución espacial horizontal y b) vertical.	64
14	Representación del estadio VI de las cubateras del suroeste de Puebla: a) distribución espacial horizontal y b) vertical.....	65
15	Cambios del pH en los suelos de los diferentes estadios sucesionales.	68
16	Conductividad eléctrica en los suelos de diferentes estadios sucesionales.	68
17	Materia orgánica en los suelos de los diferentes estadios sucesionales	69
18	Nitrógeno total en los suelos de los diferentes estadios sucesionales.	69
19	Contenido de fósforo en los suelos de los diferentes estadios sucesionales.	70
20	Contenido de potasio en los suelos de los diferentes estadios sucesionales.	70
21	Contenido de calcio en los suelos de los diferentes estadios sucesionales.	71
22	Contenido de magnesio en los suelos de los diferentes estadios sucesionales.	71
23	Danserograma del estadio sucesional III (11-15 años).	78
24	Danserograma del estadio sucesional VI (> 25 años).	78
25	Paraje La Lobera, terreno con tres años de descanso.	85

Página.

26	Paraje La Lobera, mostrando una cubatera de 13 años. ...	85
27	Paraje La Ciénega, parcela con 27 años de descanso, de- clinación de la cubata y dominancia la <i>Lagascea mollis</i> en el estrato herbáceo.	85
28	Paraje La Ciénega, un individuo de <i>Lysiloma divaricata</i> en reemplazo de la cubata.	85

RESUMEN

El presente estudio se llevó a cabo en el Ejido El Salado, municipio de Jolalpan, que comprende parte de la región suroeste del estado de Puebla. La práctica de la agricultura basada en el sistema de roza-tumba-quema y el fenómeno de migración a las grandes urbes han permitido en la actualidad la existencia de terrenos de cultivo con barbecho largo. Debido a esta circunstancia se seleccionaron parcelas abandonadas correspondientes a estadios sucesionales de los intervalos siguientes: 1-5; 6-10; 11-15; 16-20; 21-25 y > 26 años. En estas parcelas se determinó la composición florística, el índice de similitud de Sorensen, el cálculo de los parámetros de densidad y dominancia; la estructura vertical y horizontal y el análisis físico-químico de los suelos. Los resultados permiten establecer que *Acacia cochliacantha* es una especie oportunista e invasora cuya dominancia se presenta durante un lapso promedio de 20 años, siendo sustituida en forma paulatina por elementos primarios del bosque tropical caducifolio. El más alto valor de densidad se observó en el intervalo 11-15 años con 1925 ind/ha, en tanto que el valor máximo de área basal se registró en el intervalo 16-20 años con 17.87 m²/ha y debido al factor de mortalidad éste disminuyó a 9.90 m²/ha en el intervalo 21-25 años. Los índices de similitud calculados para el estrato herbáceo en los diferentes estadios sucesionales no manifiestan una estrecha afinidad. Dentro del período que comprende el presente estudio, se observó un aumento gradual en el contenido de materia orgánica y macronutrientes del suelo. Finalmente se proponen alternativas que se consideran socialmente aceptables y técnicamente viables.

SUMMARY

Fallow land with a notably long shifting agricultural cycle was selected to represent plots with the following fallow periods: 1-5, 6-10, 11-15, 16-20, 21-25, and longer than 26 years. Results suggested that *Acacia cochliacantha* is both an opportunistic and an invading specie whose dominance occurs in a time span of 20 years. This shrub is subsequently replaced by other species typical of the deciduous tropical forest. Density was highest (1925 counts/ha) for plots with 11-15 years fallow periods whereas basal area was maximum in plots with fallow periods between 21 and 25 years. Understory similarity coefficients did not show any consistency for the array of successional vegetation stages. However, organic matter and macronutrients showed an increasing trend for the plots lying fallow. Community-tuned and technically-based management practices were concomitantly advanced.

1. INTRODUCCION

El bosque tropical caducifolio en México posee una amplia extensión calculada en un 8% del territorio nacional, cuya distribución principal se encuentra representada a lo largo de la vertiente del Pacífico, teniendo una de sus máximas expresiones en la Depresión del Balsas (Rzedowski, 1978).

Dentro del estado de Puebla, un 82.21% de su parte forestal está ocupada por este tipo de bosque, conjuntamente con matorrales xerófilos (I.N.F., 1978). Lo anterior, nos da idea de la cuantía de este recurso en nuestro país y de la necesidad que existe de estudiar sistemáticamente las bases de sustentación de esta formación vegetal para su conservación y racional aprovechamiento.

Sin embargo, el bosque tropical caducifolio no se encuentra ajeno a las prácticas de cambio de uso del suelo y destrucción de los ecosistemas, por lo que cualquiera que sea la causa del disturbio, éste tiende a afectar la estructura y biodiversidad de la comunidad vegetal, motivando por ende el inicio del proceso de reconstrucción que se ha denominado sucesión.

Este fenómeno de sucesión da lugar a bosque de segundo crecimiento, los cuales son de gran importancia, debido a la superficie que actualmente ocupan y que se encuentran en constante aumento, constituyendo así la mayor parte de las comunidades vegetales existentes en las zonas cálido-húmedas de México.

La importancia de las fases sucesionales es muy grande, no sólo por el hecho de recuperar un ecosistema primario, sino porque en ellas se encuentra un gran potencial biológico que puede ser de utilidad para el hombre, como tal es el caso de la existencia de especies de rápido crecimiento que pueden ser susceptibles de aprovechamiento.

La agricultura migratoria definida como un sistema en el que períodos relativamente breves de cultivo son seguidos por períodos relativamente largos de barbecho (Lanly, 1985), constituye una práctica común en la región suroeste de Puebla, presentándose principalmente en la zona montañosa. El abandono de los terrenos de cultivo, tiene como causa principal la pérdida-recuperación de fertilidad en los suelos.

Durante el tiempo de descanso a que se somete la tierra, las especies pioneras establecen su dominancia a lo largo de diferentes estadios sucesionales, destacando dentro de estas especies invasoras *Acacia cochliacantha* Humb. & Bonpl. ex Willd. (Leguminosae, Mimosoideae) conocida localmente con el nombre de "cubata". En el mosaico de la vegetación del suroeste de Puebla sobresalen las cubateras con diferentes tiempos de abandono, cuya función dentro del ecosistema es recuperar la condición original del bosque y proteger al suelo de la erosión.

Farfán (1988) estudió el uso actual y las perspectivas de la cubata, obteniendo entre sus resultados que ésta es una especie de uso múltiple comprobado. Entre los usos de importancia se tiene la leña debido a su alto poder calorífico en comparación con otras especies; asimismo, su utilización como forraje responde a la cantidad de proteína aceptable en hojas y vainas.

De ahí pues, que con base a lo señalado anteriormente, en el presente proyecto de investigación se exponen los resultados sobre el estudio de las fases sucesionales en los terrenos ocupados por *Acacia cochliacantha* en el suroeste de Puebla, lo cual permitirá plantear alternativas en los terrenos sometidos a periodos de barbecho largo.

1.1. Objetivos

- i) Caracterizar los estadios sucesionales de las comunidades de *Acacia cochliacantha* desde el punto de vista fisonómico y estructural, además de evaluar su productividad y composición florística.
- ii) Plantear alternativas para el manejo silvícola de terrenos con vegetación sucesional.

2.2. Hipótesis

- i) Conociendo la composición florística y la estructura de la vegetación en sus diversas etapas sucesionales, será posible explicar la tendencia hacia el clímax.

- ii) Durante el proceso de sucesión existe un umbral (óptimo) de fertilidad, en donde, aunque se aumente el tiempo de descanso, la fertilidad del suelo ya no se incrementa.
- iii) La comprensión del proceso sucesional habrá de constituir una base fundamental para dar un mejor uso a los terrenos dominados por cubateras.

2. REVISION DE LITERATURA

La dinámica de la vegetación es el estudio de los cambios de ésta a través del tiempo. Existen muchos ejemplos en los que tenemos experiencias comunes, tal es el caso de la constante aparición de malezas en prados y jardines o la aparición de matorrales en campos abandonados o praderas. Otros pueden ser menos obvios, tal vez porque los cambios son lentos en relación con las actividades humanas, o porque éstos constituyen tan sólo un reordenamiento del patrón de una porción de vegetación que guarda la misma apariencia general (Miles, 1979).

En condiciones naturales, los ecosistemas se encuentran relacionados a una serie de factores que limitan o promueven su desarrollo, tales como el clima, el suelo, los incendios forestales y las perturbaciones ciclónicas. Sin embargo, algunas comunidades vegetales son aprovechadas por el hombre, trayendo por consecuencia, bajo ciertas circunstancias, la destrucción parcial o total de dichos ecosistemas. Estos factores modifican la secuencia de reemplazo de especies en la comunidad y en la mayoría de los casos se desconocen aún las posibilidades de recuperación, el tiempo requerido para ello o la tendencia que seguirá el desarrollo de la comunidad después de la perturbación.

Tansley (1920) ha definido a la sucesión como "el cambio gradual que ocurre en la vegetación de una determinada área de la superficie terrestre sobre la cual una población sucede a otra". Clements (1916) estableció seis subcomponentes: a) denudación (v. gr. la exposición del nuevo substrato); b) migración (v. gr. el arribo de las diásporas); c) la ecésis, referida a la germinación, establecimiento, crecimiento y reproducción; d) competencia, lo que puede resultar en el reemplazamiento de las especies; e) reacción, lo que implica un cambio en el hábitat a través de las especies; y f) la estabilización final, el clímax.

La sucesión puede ocurrir en lentos estadios integradores, en donde, un sitio ecológico es al principio tan inhóspito que sólo unas cuantas especies pueden sobrevivir en él, o por el contrario, puede ser relativamente corto al tiempo de recuperación. La dinámica de la vegetación puede ser progresiva si la tendencia del cambio de las características del ecosistema es hacia el clímax (fase madura o etapa final) a través de un proceso de autoorganización o maduración gradual o continua (Fig. 1). La sucesión

retrogresiva o regresión es aquella en la que la actividad del hombre o alguna fuerza ajena al ecosistema, ocasiona cambios de estado, generalmente bruscos hacia etapas menos avanzadas o menos maduras de la sucesión.

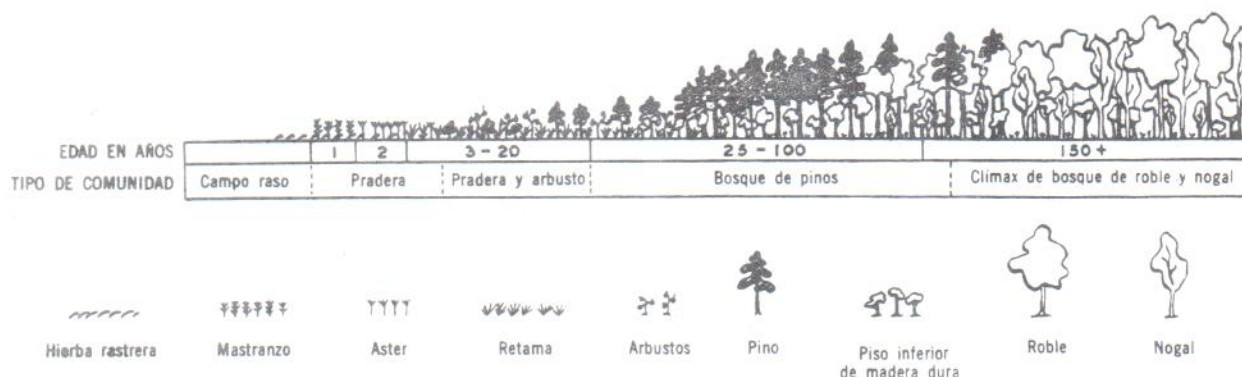


Fig. 1. Sucesión terrestre en las llanuras del Sudeste de Estados Unidos. Los tipos predominantes de vegetales en cada comunidad de la sucesión se ilustran en la parte inferior (Odum, 1972).

Odum (1972), define a la sucesión en términos de los tres principios siguientes:

1. Es un proceso ordenado de desarrollo de la comunidad, que comprende cambios en la estructura de la especie y en los procesos de aquella, con el tiempo; es razonablemente orientado y, por consiguiente, predecible.

2. Resulta de la modificación del medio físico por la comunidad, esto es: la sucesión está controlada por la comunidad, pese a que el medio físico condicione el tipo y la velocidad del cambio y ponga a menudo límites a la posibilidad del desarrollo.

3. Culmina en un ecosistema estabilizado en el que se mantienen, por unidad de corriente de energía disponible, un grado máximo de biomasa (o de alto contenido de información) y de función simbiótica entre organismos.

Así la sucesión, puede ser considerada como un conjunto de comunidades que se substituyen una a otra dentro de un área determinada en el tiempo, y se designa como sere, en tanto que las comunidades relativamente transitorias se designan como etapas serales, etapas de desarrollo o etapas de exploración, y el sistema estabilizado final se designa como clímax.

2.1. Clasificación de las seres

Knapp (1974), señala que los cambios de la vegetación en el curso de las sucesiones puede ser subdividido en etapas. Una "etapa" (o "estado") es distinta de las precedentes o de los posteriores pasos sucesionales de cualquier forma por los atributos de la composición de las especies. Esta diferenciación puede ser sólo una leve diversidad en dominancia o cobertura de ciertas especies, pero puede también tener una gran diferencia cualitativa por la abundante ocurrencia de especies totalmente ausentes en la etapa precedente o posterior.

Una "sere" (o "series") incluye todas las etapas de una sucesión desde el establecimiento inicial o colonización de las plantas sobre áreas desnudas hasta el momento en que se alcanza el equilibrio de la vegetación terminal (etapas terminales, la vegetación clímax con todas sus implicaciones). Una sere puede incluir muchas etapas pertenecientes a varias comunidades vegetales definidas por especies diferenciales y características. Por otro lado, en ciertos casos, las seres pueden ser observadas solamente con etapas débilmente diferenciadas en su composición de especies. Tales seres de corta duración y simples a menudo se presentan en hábitats extremos, v. gr. áreas desérticas, árticas o alpinas.

Varios enfoques existen para la clasificación de las seres. La más conocida es la clasificación que se basa en condiciones ambientales. Knapp (1974) menciona que Cooper (1913) y Clements (1916, 1928) delimitaron "sucesiones hidrarcas" o "hidroseres" iniciando en agua (en áreas salinas "haloseres") y "sucesiones xéricas" o "xeroseres" principiando en substratos secos, sobre rocas desnudas ("litoseres") o arenas móviles ("psamoseres").

Las seres pueden también ser clasificadas por las propiedades de sus etapas terminales (clímax o comunidades permanentes). Este es el principio de la clasificación de Braun - Blanquet (1965):

A. Estadios terminales, con un estrato

- I. Seres planctónicos. Competencia sólo por espacio
- II. Seres constituidas por hongos, algas y bacterias. Competencia principalmente por espacio, luz y nutrientes.

- III. Seres de líquenes. Competencia principalmente por luz y espacio.
- IV. Seres de musgos. Competencia.

B. Estadios terminales con dos o más estratos. Competencia por espacio, luz y nutrientes.

- V. Seres de terófitas (v. gr. sobre sitios especiales en regiones semidesérticas).
- VI. Seres de pastizales (v. gr. sobre etapas y praderas naturales).
- VII Seres de eu-caméfitas
- VIII Seres de arbustos
- IX Seres de bosque

Esta clasificación podría considerarse aceptable en relación con la longitud y diferenciación de las seres. En los primeros grupos (I-V), las seres incluyen unos pocos estadios con estructura similar. Las seres de los últimos grupos (VI-XI) se inician con estadios de estructura sencilla denominados por terófitas o criptógamas. Avanzando a estadios de alta organización y estructura. La diferenciación y número de estadios se incrementa usualmente desde el grupo VI al IX.

2.2. Tipos de sucesión

La sucesión constituye un proceso ordenado del desarrollo de la comunidad en la cual las poblaciones se substituyen unas a otras de un modo predecible. Llegará un momento en que el hábitat habrá cambiado tanto por la acción de las poblaciones pioneras que estas especies ya no pueden automantenerse, debido a que han creado condiciones ambientales favorables para otras especies más exigentes en recursos, menos tolerantes a tensiones ambientales quizás adaptadas a competir entre sí.

De acuerdo con su origen se consideran dos tipos de sucesión. Por una parte se tiene la sucesión secundaria en terrenos alterados en oposición a la sucesión primaria caracterizada por la colonización y sucesión en terrenos vírgenes, lo que demuestra más un proceso probabilístico que determinista.

2.2.1. Sucesión primaria

Mueller-Dombois y Ellenberg (1974), señalan que ésta consiste en el proceso de formación de una comunidad, el cual inicia sobre sustratos que nunca antes han sustentado vegetación alguna. La escala de tiempo en la sucesión primaria puede comprender centurias o en algunos casos miles de años. Esto depende de la condición que el investigador considere como el equilibrio o etapa clímax. En esa amplitud de tiempo, los cambios evolutivos relacionados con la adaptación y la especiación deben ser tomados en consideración.

Los autores antes mencionados, agregan que desde un punto de vista evolutivo la sucesión primaria nunca es cíclica, pero progresa continuamente en el tiempo. No obstante, las iniciaciones de una sucesión primaria pueden ser cíclicas o irregularmente repetidas dentro de una región. Por ejemplo, en una región volcánica los flujos de lava pueden ocurrir repetidamente en un patrón cíclico, o los deslizamientos de tierras pueden presentarse de manera frecuente en una región montañosa. Sin embargo, los cambios fisiográficos sobre el mismo sitio pueden ocurrir indefinidamente. Los sustratos que dan origen a la sucesión primaria pueden emerger de cuerpos de agua por relleno de lagos, por emergencia de sedimentos a lo largo de una corriente, o puede ser resultado de exposiciones geomorfológicas de material rocoso, o bien sólido lecho rocoso, partículas de arena, etc.

Dansereau (1957) reconoce cuatro etapas en la sucesión primaria, las que se describen a continuación:

a) Etapa pionera. Comienza con la colonización de un determinado espacio, caracterizado por tener organismos tolerantes de larga vida, los cuales constituyen una comunidad permanente y más o menos balanceada.

b) Etapa de consolidación. En esta etapa las raíces penetran más profundamente y los elementos aún no aprovechados se entrelazan, los brotes se extienden más cubriendo un mayor espacio que proyecta sombra, reteniendo más humedad.

c) Etapa subclímax. La presencia de los tres principales factores: clima, suelo y vegetación conducen al final de cada etapa seral a un subclímax, o sea, a una comunidad de estructura compleja y de alta capacidad de explotación.

d) Etapa climax. Conocida como la etapa final de la sucesión vegetal, en la cual existe un equilibrio dinámico. La comunidad climax es un tipo de vegetación madura (estable) que prevalece sobre un área en una región determinada.

2.2.2. Sucesión secundaria

Este tipo de sucesión ocurre cuando la vegetación de una zona ha sido eliminada de forma total o parcial, pero conservándose en parte el suelo y un buen número de semillas en éste (banco de semillas). La pérdida del estrato arbóreo en un sitio a consecuencia de enfermedades, vientos huracanados, incendios o tala pueden conducir a una sucesión secundaria.

La sucesión secundaria se origina sólo a partir de un disturbio parcial del ecosistema, en donde el caso más extremo en el grado de perturbación es aquél en donde la sucesión comienza a partir del abandono de los terrenos agrícolas. La sucesión secundaria, a diferencia de la primaria, presenta tasas de desarrollo y recuperación más rápida, debido a las modificaciones hechas por la vegetación previa al disturbio en cuanto al suelo, propágulos y semillas que persisten en el mismo.

Müeller-Dombois y Ellenberg (1974) reconocen tres clases de sucesión secundaria:

a) Sucesión en campos abandonados. El más completo disturbio orientado a las sucesiones secundarias es la conversión del bosque a terrenos de producción agrícola. Este proceso implica la corta de los árboles, dejando los tocones con sistemas radicales bien desarrollados y la subsecuente siembra de varias generaciones de cultivos agrícolas. En este proceso la microflora del suelo y la fauna puede ser alterada de manera considerable. Los suelos pueden ser disminuidos con respecto a su original potencial nutritivo. Esto es característico de la agricultura migratoria practicada todavía en muchos países tropicales. Cuando estos terrenos son abandonados inicia el proceso de sucesión.

b) Sucesión en áreas de extracción e incendios. Las cortas establecen sólo la remoción del estrato arbóreo. Subsecuentes incendios pueden reducir la vegetación del sotobosque a una comunidad reliquia, pero sólo los musgos tolerantes pueden desaparecer completamente. El reconocimiento de los estadios dentro de una sucesión secundaria es de gran importancia en la evaluación de la cubierta vegetal de una región.

c) Sucesión de especies exóticas. Un fenómeno particular de sucesión secundaria se presenta sobre las islas. La vegetación de una isla puede mostrar diferentes comunidades dentro de un mismo tipo de hábitat que no corresponden necesariamente a las diferentes etapas de las sucesiones secundarias. Sobrepuestas, uno podría encontrar nuevos patrones de desarrollo florístico que son causados por las introducciones de nuevas especies por el hombre.

Las investigaciones de sucesión han originado dos hipótesis principales respecto a ella: relevo florístico y composición florística inicial. La primera retoma la teoría clásica de la sucesión (Clements, 1916), en donde las comunidades se sustituyen unas a otras porque en cada etapa se modifica el ambiente, de modo que resulta menos adecuado para éstas y más apropiado para un nuevo grupo de especies.

Por su parte, Egler (1954), hace una distinción importante en cuanto a la sucesión secundaria; centra su atención en aquellas áreas donde la vegetación ha sido manejada por el hombre, principalmente a partir de sus actividades productivas. A este tipo de vegetación o sucesiones secundarias las ha caracterizado como "terrenos abandonados", los cuales en la actualidad ocupan un gran porcentaje de las áreas con vegetación en el mundo, y en donde, la secuencia sucesional muy pocas veces presenta el orden clásico propuesto por Clements.

Egler propone que la tendencia sucesional en terrenos abandonados es función en parte de la composición florística inicial, es decir, de la proporción de especies presentes en el terreno al momento de su abandono, ya sea que éstas hayan persistido al disturbio o arribado al sitio en el período de cultivo. La descripción del proceso la hace de la manera siguiente: "las herbáceas anuales se desarrollan más rápido dentro de la comunidad, posteriormente éstas disminuyen empezando a predominar los pastos perennes junto con las especies arbóreas presentes, pero pequeñas o latentes. Mientras cada grupo sucesional va en decadencia, un nuevo grupo presente desde el inicio en el terreno asume la dominancia. Eventualmente, las especies arbóreas son las que dominan en el terreno".

Las dos hipótesis de la sucesión concuerdan en que muchas de las especies pioneras de una asociación aparecen en primer término porque presentan características de colonización, como el rápido crecimiento, la producción abundante de semillas y la

elevada capacidad de dispersión. Las especies colonizadoras no están bien adaptadas a la supervivencia en los sitios ocupados, en que se vuelven intensas la competencia de raíces y la sombra. Así, en ambos modelos de la sucesión los primeros colonizadores son especies fugitivas que producen un ambiente menos adecuado para ellas mismas.

La distinción principal entre éstas dos hipótesis radica en los mecanismos que determinan el establecimiento subsecuente. Según el modelo clásico, la sustitución de especies está facilitada por las etapas previas, mientras que en el segundo estará inhibida por los residentes actuales, a menos que sufran lesiones o muerte.

2.3. El clímax

Paralelo a la idea de dar una interpretación a los cambios de vegetación surgió la idea de estabilidad vegetacional denominada clímax. Los trabajos de Cowles (1911), enfatizaron la forma en que la sucesión converge hacia la misma comunidad clímax similar en un área dada. En los siguientes puntos puede verse una idea inicial del concepto de clímax:

- a) Una comunidad vegetal madura, estable y autosuficiente.
- b) La comunidad hacia donde las sucesiones vegetales convergen y finalizan.
- c) Es la comunidad vegetal prevaleciente, que caracteriza un área geográfica y expresa el clima de la misma.

Conviene señalar que los tres componente de esta concepción: estabilidad, convergencia y prevalencia regional, no se relacionan, necesariamente uno con otro. Estos elementos se relacionan de diferentes maneras, de acuerdo a las diferentes teorías que se han expuesto sobre el clímax.

El clímax corresponde a una fisonomía que se mantiene constante en términos generales, relacionado con una máxima capacidad de desarrollo de la comunidad, bajo determinadas condiciones climáticas y edáficas. Ciertas propiedades, como la razón entre producción y respiración, la biomasa, la composición y la diversidad de especies se mantienen constantes, pero sólo en el ámbito del ecosistema. Las perturbaciones localizadas (v. gr. la caída de un árbol, un derrumbe o un incendio) provocan cambios en algunas partes del sistema, formando parches en diferentes estados sucesionales.

2.3.1. Modelos teóricos para explicar la sucesión

Algunos modelos tienden a explicar la secuencia de especies inicialmente por los factores ecológicos de hábitat y después por procesos de comunidad que involucran predación y competencia. Otros modelos vinculan los cambios de sucesión de la diversidad de la comunidad en cuanto a biomasa y producción.

Clements (1916), propuso la primera teoría de la sucesión y considera que la secuencia de especies es gobernada por un proceso de reacción, a través del cual el establecimiento de las especies se dará después de la preparación del hábitat, por los primeros colonizadores. Lo cual indica que la colonización sucesiva de plantas se dará por sí mismo, ya que el procedimiento principal es mejorar el lugar, la secuencia finaliza cuando se frenan los procesos de reacción y se viene a establecer un clímax de la comunidad. Así esto se mantiene por sí mismo, este modelo es conocido como facilitación (Connell y Slatyer, 1977), ya que hace énfasis en un sitio de modificación o relevo florístico.

Egler (1954) establece que la sucesión es heterogénea, ya que depende de las especies que colonicen primero un sitio. Su hipótesis conocida como la de composición florística inicial, es una de las bases del concepto de la sucesión como un proceso poblacional. Aquí se establece la idea del policlímax, la cual sustenta que en un área dada pueden existir diferentes comunidades clímax, puesto que el proceso no es unidireccional. Whittaker (1975), propuso una variación, la del patrón clímax según la cual cada especie está adaptada a cierto tipo de condiciones ambientales en el cual es competitivamente superior, de tal modo que distintas especies serán dominantes en diferentes puntos del clímax, a lo largo de un gradiente ambiental.

La distinción fundamental entre las dos teorías básicas del monoclímax y el policlímax radica en los mecanismos que determinan el establecimiento y reemplazo de las especies en el proceso. En el modelo clásico, el reemplazo de las especies es facilitado por los estados breves, mientras que en el segundo modelo, es inhibido por los residentes presentes.

2.3.2. Teoría del monoclímax

Clements (1916, 1928) aceptó una directa y necesaria relación entre los árboles que componen el bosque y la concepción de clímax; asimismo, asumió que toda sucesión de un área converge a una comunidad madura o clímax.

De acuerdo con los planteamientos de este autor, se establece que en un principio el clímax fue el mismo para todos los hábitats dentro de una área climática, se puede decir que hubo en consecuencia una correspondencia directa de comunidades clímax y regiones climáticas. Esta definición de un clímax particular para un área geográfica, ha sido interpretada como teoría del monoclímax.

Las comunidades clímax pueden ser reconocidas en dos niveles: formaciones o biomas definidos por la estructura de la comunidad o fisonomía y características de grandes áreas geográficas y dentro de estas "asociaciones" definidas por la dominancia de las especies o géneros y las características de las áreas pequeñas. Clements, para hacer sus interpretaciones utilizó la analogía de la comunidad con un organismo individual; consideró que la unidad de vegetación, la formación clímax, es un organismo complejo que surge, crece, madura y muere.

La formulación del monoclímax de Clements, ha sido muy criticado por asumir que toda sucesión en un área puede llegar a converger al mismo clímax. También Clements considera a una formación vegetal como un proceso complejo pero definido, el cual es comparable en sus características generales, a la historia de la vida de una planta individual, además supone que el curso normal de la sucesión está relacionado con varios procesos funcionales, tales como nudación, migración, ecésis, competencia, reacción y estabilidad.

Los procesos funcionales son sucesivos e integrativos. Los sucesivos se presentan en los estadios iniciales y los integrativos ocurren de una forma compleja en todos los estadios posteriores. Habrá de señalarse que Clements no tomó en cuenta los procesos histórico-geológicos, ni la concepción de la evolución y genética de las especies, así como su potencialidad demográfica. En resumen, este postulado establece que todas las comunidades vegetales en un área con características climáticas uniformes, tienden a converger en una sola unidad estable de vegetación, determinada por el clima.

2.3.3. Teoría del policlímax

La teoría del monoclímax sirve como punto de partida hacia una nueva concepción denominada teoría del policlímax. al respecto, muchos ecólogos han dado sus puntos de vista; Tansley (1920) consideró a una formación como una agrupación de comunidades sucesionales en torno a una comunidad madura. Sin embargo, varias comunidades clímax o maduras pueden ser determinadas por otros factores diferentes al del clima.

Tuxen y Diemont (1937), Diemont (1938) y Richard (1961); citados por Whittaker (1974), sugirieron el reconocimiento de grupos de clímax en más de una comunidad clímax sobre diferentes materiales parentales en un área definida, por lo que también determinadas por la posición topográfica. Krause (1952); citado por Müeller-Dombois y Ellenberg (1974), desarrolló una interpretación de vegetación clímax a través de mosaicos de hábitats y consideró la manera en la que el complejo de un área geográfica dada va cambiando hacia otro.

Schmithüsen (1950); citado por Whittaker (1974) rechazó definitivamente la teoría del monoclímax, porque según este autor la topografía y las diferencias del material geológico son significativas en el proceso sucesional; varios factores son efectivos en la determinación de las características del clímax en diferentes partes del paisaje. Así el patrón espacial de hábitat corresponde a un patrón de comunidades clímax.

En resumen, la teoría del policlímax establece que en una región determinada se puede incluir a todas las posibles comunidades vegetales, esto es, que para cada región climática pueden existir diversos clímax, determinados por factores en cuyos efectos predomina el del clima. De esta manera, las sucesiones no son completamente convergentes, sino que en un área dada, resultan diferentes comunidades de acuerdo a los diversos hábitats existentes en esa área.

2.3.4. Reconocimiento del clímax

Whittaker (1974), al hacer una revisión sobre el reconocimiento del clímax por los ecólogos, señala que este aspecto podrá resolverse parcialmente si éste se identifica como el automantenimiento y la condición de estabilidad de la comunidad vegetal en relación con un hábitat particular. Por esta razón, sugiere que habrá que plantear dos preguntas en torno a la comunidad:

- a) ¿Está en clímax? es decir, estabilizada con respecto a su ambiente.
- b) Si es así, ¿también representa la más amplia comunidad-tipo estable del paisaje o clímax regional?.

Los diversos criterios que hasta el momento se han expuesto en torno al reconocimiento del clímax se encuentran relacionadas con estas preguntas. A continuación se enlistan los criterios más relevantes:

1. Observación de las comunidades sucesionales y terminales.
2. Estructura poblacional dentro de la comunidad.
3. El máximo de dirección sucesional.
4. Consistencia de hábitats.
5. Convergencia sucesional.
6. Máximo mesofitismo u ocupación de hábitats intermedios.
7. Madurez del suelo.
8. Correspondencia climática.

A manera de conclusión, Whittaker (1974) señala que tal vez no exista una solución completa a los problemas del reconocimiento del clímax. Las dificultades son, sin embargo, más reducidas cuando las complejidades de la vegetación clímax se hacen más explícitas. Siendo entonces posible de distinguir las dos preguntas - de estabilidad o condición firme, en oposición al predominio regional o expresión climática. Tratándose de comunidades con un tipo particular de hábitat, la observación de la estructura de la población y las evidencias de disturbio, combinadas con las tendencias sucesionales y la consistencia de la composición del clímax, permitirá por lo general, aún sin los registros históricos de disturbio, reconocer el clímax de un tipo de hábitat si el tipo de clímax se encuentra todavía presente.

2.4. Mecanismos de sucesión en comunidades forestales

Connell y Slatyer (1977), se refieren a la sucesión como a los cambios observados en una comunidad vegetal después de una perturbación que abre un espacio relativamente grande. La secuencia de especies observadas es consecuencia de algunos mecanismos donde las especies oportunistas con capacidad de dispersión amplia y crecimiento rápido arriban primero y ocupan el espacio vacío. Estas especies no pueden invadir y crecer en presencia de adultos de su especie o de otra especie. Varios mecanismos alternativos

pueden determinar cual especie reemplazará a estos ocupantes tempranos. Se proponen tres modelos sucesionales de acuerdo al comportamiento de las poblaciones:

a) Modelo de facilitación. Sugiere que la entrada y crecimiento de las especies tardías es dependiente de que las especies tempranas "preparen el terreno"; sólo después de esto pueden las especies tardías colonizar. La evidencia que apoya este modelo se aplica principalmente a ciertas sucesiones primarias y heterotróficas.

b) Modelo de tolerancia. Sugiere que una secuencia predecible se produce por la existencia de especies que han desarrollado diferentes estrategias, para explotar los recursos. Las especies tardías serán aquellas capaces de tolerar niveles más bajos de recursos con las tempranas. Así pueden invadir y crecer hasta la madurez en presencia de las que les precedieron. Existe muy poca evidencia que apoye este modelo.

c) Modelo de inhibición. Sugiere que todas las especies resisten invasiones de competidores. Los primeros ocupantes excluyen a los tardíos y continuarán haciéndolo hasta que mueran o sean dañados, liberando de esta manera los recursos. Sólo entonces los colonizadores tardíos alcanzan la madurez. Existe una mayor evidencia que apoya este modelo.

2.4.1. Patrón espacial de repoblado y colonización

Algunos ecosistemas tienen una reserva de organismos colonizadores potenciales que son suprimidos por la comunidad reinante. Sin embargo, las especies colonizadoras de hábitats vacíos tienen que vencer en primer lugar la barrera de la distancia, superando además la impredecibilidad de la localización y la transitoriedad del nicho. Las adaptaciones que se pueden esperar hayan resultado favorecidas por selección natural para superar estos obstáculos serían: producir un gran número de semillas por planta y tener propágulos que puedan diseminar a grandes distancias mediante mecanismos de dispersión poco específicos. En los apartados siguientes se señalan las estrategias y patrones para la colonización en áreas sujetas a intervención por el hombre.

2.4.1.1. Estrategias ecológicas para la colonización

En primer lugar mencionaremos las estrategias C-S-R que definió Grime (1982) con base en los dos factores principales que limitan la biomasa de las plantas: el "stress" y

la perturbación. Con la elaboración de una tabla de contingencia resultan cuatro combinaciones posibles de las que se definen las estrategias básicas (Cuadro 1).

Cuadro 1. Bases sugeridas para la evolución de las tres estrategias de las plantas.

INTENSIDAD LA PERTURBACION	INTENSIDAD DE LAS RESTRICCIONES	
	Baja	Alta
Baja	Competidoras	Tolerantes a las restricciones
Alta	Ruderales	Sin estrategia viable.

Fuente: Grime, 1982.

Las competidoras (c) involucran a una selección de plantas por su alta capacidad competitiva, en base a la característica que maximiza el crecimiento vegetativo en condiciones de relativa poca perturbación. Asimismo, se hace referencia en primer lugar a que la variación en la habilidad competitiva de las plantas está determinada fenotípica y genotípicamente; y segundo, que la habilidad competitiva varía de un sitio a otro, así un genotipo que es fuerte competidor en un sitio, es débil en otro.

Las tolerantes al stress (S) son las que sustituyen a las especies con alta capacidad competitiva. Grime (1988) define el término "stress" como las restricciones externas que limitan la tasa de producción de materia seca de la vegetación en su conjunto o de una parte de ella. Algunas evidencias de las especies sujetas a diferentes tipos de stress, son las siguientes: i) en hábitats ártico-alpinos y en áridos, la producción es baja y el stress está dispuesto por el ambiente; ii) en hábitats sombreados la restricción la imponen las plantas; y iii) en hábitats con deficiencias de nutrientes, el stress es debido a baja fertilidad y/o acumulación de nutrientes minerales en la vegetación. Una característica de las plantas que presentan esta estrategia es su baja palatabilidad, ya que tienen baja tasa de crecimiento y de recuperación a la defoliación.

Las estrategias ruderales (R) son las que presentan un ciclo de vida corto y una capacidad para colonizar hábitats que favorezcan un rápido crecimiento, así como también maximizar la producción de semillas.

Además de los tres extremos de especialización evolutiva, se supuso la existencia de diversas estrategias secundarias que evolucionaron en hábitats con intensidades intermedias de competencia, restricciones y alteración. Este tipo de estrategias se representan en el triángulo de la Fig. 2. A continuación se mencionan los cuatro tipos de estrategias secundarias propuestos:

1. Ruderales competitivos (C-R), adaptadas a circunstancias en las que hay un bajo índice de restricción y la competencia está limitada a una moderada intensidad por la perturbación.
2. Ruderales tolerantes a las restricciones (S-R), adaptadas a hábitats improductivos, ligeramente alterados.
3. Competidoras tolerantes a las restricciones (C-S) adaptadas a condiciones relativamente poco perturbadas y que experimentan intensidades moderadas a las restricciones.
4. Estrategias C-S-R, adaptadas a hábitats en las que el nivel de competencia está restringido por intensidades moderadas en las restricciones y en la alteración.

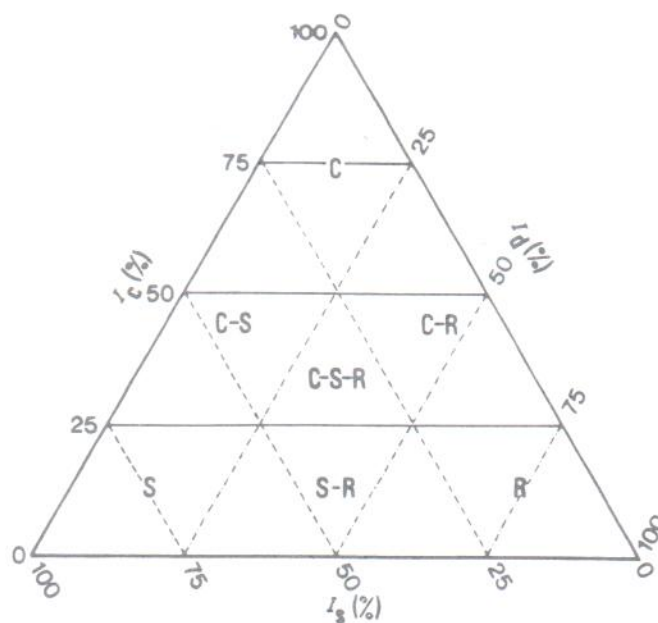


Fig. 2. Modelo que describe los diversos equilibrios entre competencia, restricciones y la alteración en la vegetación, y localización de las estrategias primarias y secundarias. I_c , importancia relativa de la competencia (---); I_s , importancia relativa de las restricciones (- - -); I_d , importancia relativa de la alteración (- . - .) (Grime, 1982).

Otro tipo de estrategias se sustentan en que los fenómenos de la historia vital son adaptativos y pueden reflejarse las presiones selectivas que los individuos de las especies han experimentado. Mac Arthur y Wilson (1967) usaron los términos selección r y selección k, para significar tipos opuestos de presiones selectivas correlacionadas con la densidad o grado de agrupamiento. Se ha encontrado que el grado de incertidumbre ambiental es un factor significativo en la selección de estrategias para la historia vital.

Si se extrapola de selecciones r y k a estrategias r y k, la suposición implícita es que la selección r producirá una combinación específica de rasgos de la historia de vida (una estrategia r), y la selección k una combinación diferente pero similarmente específica de rasgos (una estrategia k). Un esfuerzo reproductivo más común es el rasgo de la historia vital que ha sido usado para determinar la localización de una población en continuo de estrategias r y k, con el propósito de comparar poblaciones que habitan en otros medios.

Se ha sugerido que la sucesión ecológica incluye un cambio de selección r a k, conforme aumenta la edad o madurez de la comunidad. Abrahamson y Gadgil (1973) comprobaron esta idea usando el género *Solidago*, como indicador de especies, encontraron un esfuerzo reproductivo decreciente conforme incrementaba la madurez de la comunidad. Gadgil y Solbrig (1972) también probaron esta idea usando girasoles (*Helianthus*), encontrando también un esfuerzo reproductivo decreciente, con la madurez sucesional de la comunidad. Un cambio en las presiones selectivas durante la sucesión afectaría a todas las plantas de la comunidad y podría reflejarse en sus estrategias reproductivas para todas las poblaciones en comunidades sucesionales.

A continuación, se señalan las características correspondientes a cada una de las plantas con este tipo de estrategias:

1. Las especies r:

- Se presentan en ambientes impredecibles (inestables).
- Se presentan en ambientes con recursos fácilmente obtenidos.
- Se presentan en ambientes donde hay baja competencia interespecífica (v. gr. áreas denudadas o quemadas, ecosistemas alterados o en etapas sucesionales).
- Son poco competidoras.

- Se presentan en ambientes donde la regulación es no dependiente de la densidad.
- Tienen tiempo generacional corto o rápido desarrollo.
- Tienen gran tolerancia fisiológica y adaptabilidad (plasticidad genética).
- Ontogenia rápida y reproducción a temprana edad, en ambientes tropicales comprenden mayormente los árboles con autoincompatibilidad en la fertilización.
- Son frecuentemente oportunistas e invasoras, esto es, buenas colonizadoras.
- Predominan bajo la forma de hierbas.

2. Las especies k:

- Se presentan en ambientes más o menos constantes o predecibles, en donde los recursos están sometidos a fuerte competencia y, por tanto requieren mayor costo de energía para su obtención.
- Son estenotipos y con poca plasticidad baja capacidad de dispersión; compensan el menor número de semillas con mayor tamaño de las mismas o con mayor cuidado de la prole; su curva de supervivencia es del tipo II o I. Tienen una ontogenia larga y se reproducen a edades bastante tardías.
- Predominan en forma de árboles.
- En comunidades climax constituyen buena parte de las especies dominantes; están sujetas a factores de mortalidad dependientes de la densidad; reemplazan o desalojan a las especies r a medida que se estabiliza el ecosistema.

2.4.1.2. Patrones de reemplazamiento de especies

Las especies que ocurren en la comunidad climax, cuando son reemplazadas completa o parcialmente, van a depender en principio de las especies predecesoras, ya que éstas preparan el hábitat para la colonización que sustituye a las especies de la siguiente etapa seral u otras que dependen de su capacidad competidora. A continuación se hace una presentación de los modelos principales con base en la revisión de Horn (1976):

a) La sucesión como un proceso de reemplazo árbol por árbol. Este modelo se basa en hacer un croquis de todos los árboles de una masa forestal y regresar 25 ó 30 años después y observar cuáles han sido reemplazados. Los datos así obtenidos permiten elaborar una tabla de probabilidades de reemplazo, que puede ser utilizado para simular la

sucesión en el bosque bajo una composición inicial dada. En la práctica la estimación de las probabilidades de reemplazo deben ser a menudo indirectas, utilizando el renuevo de varias especies que crecen bajo determinadas especies dominantes, ignorando aquellas para las cuales esto no es predecible en su reemplazo.

b) **Disturbio crónico.** Un disturbio es crónico si su frecuencia es suficiente como para terminar con la vida de la mayoría de los árboles; si el disturbio es asincrónico y en pequeña escala, entonces algunas especies pueden ser rápidamente reemplazadas por otras. Si el disturbio es sincrónico a gran escala, entonces simultáneamente termina con la vida de todos los árboles del rodal. La mayoría de las comunidades forestales están sujetas a disturbios crónicos o sincrónicos a gran escala.

c) **Regeneración.** Donde la regeneración no ocurre, la dinámica del rodal irá tendiendo hacia la senectud, aunado a que la dispersión de las semillas y otros propágulos sea muy local entonces la regeneración inicial puede depender de la proximidad de árboles maduros y la sucesión resultante será determinada por factores históricos naturales.

d) **Jerarquía competitiva.** Constituye una lista de especies en orden de su capacidad competitiva, y en ese orden podrán reemplazar a especies de menor capacidad competitiva; por ejemplo, una especie al invadir un sitio abierto podría dominar a todas las especies excepto aquellas pertenecientes a la lista ubicadas en orden superior. El curso de la sucesión después de un disturbio, depende de la capacidad competitiva de las especies iniciales.

e) **Sucesión directa.** Después de un disturbio cualquiera de cuatro especies hipotéticas puede colonizar y dominar el lugar permanentemente. Este patrón de reestablecimiento inmediato de especies clímax puede ser simplemente una forma de florística inicial en la cual los remanentes (v. gr. semillas o raíces) de especies formalmente presentes en el lugar dominan con el tiempo. En el caso de sucesión primaria o secundaria, tal patrón puede implicar que la competencia biótica sea mucho menos importante que el espacio como un factor limitante para su supervivencia.

f) **Sucesión obligatoria.** Cada especie es reemplazada por otra en una secuencia (v. gr. florística de relevo). Esto puede ocurrir a través de un proceso autogénico; por ejemplo, una planta puede enriquecer el suelo o sombrear el lugar, lo cual puede favorecer la colonización por nuevas especies. La misma secuencia puede también ocurrir si el

hábitat ha sido modificado por procesos alogénicos como los contaminantes o los nutrientes (la superficie del suelo puede ser enriquecida con nutrientes acarreados por el agua o el aire dando lugar a una florística de relevo).

2.5. Tendencia ecológica y evolutiva de la sucesión

Teóricamente, partiendo de cero en la comunidad, esto es, desde un suelo desnudo hasta el estado clímax, se dan una serie de cambios, los cuales pueden ser predecibles y son conocidos como tendencias de la sucesión. Odum (1972) y Whittaker (1975) resumieron el entendimiento de su estructura y función, algunos aspectos se señalan a continuación.

Las causas que dirigen a la sucesión son numerosas e influyen de forma variada sobre los regímenes ecológicos y de las cualidades fisiológicas y evolutivas de las especies, pudiendo producir una sucesión progresiva cuyos efectos pueden enlistarse de la manera siguiente:

1. En el suelo.

- a) Moderación del drenaje (deficiente, excesivo o regular).
- b) Adición de material orgánico.
- c) Redistribución de minerales.
- d) Desarrollo de estructura (afloramiento o cohesión).
- e) Liberación de elementos.

2. En el microclima.

- a) Atenuación de temperaturas extremas.
- b) Reducción de fluctuaciones de temperatura y humedad.
- c) Decremento de radiación y evaporación, al menos al nivel del suelo.
- d) Incremento de sombra.
- e) Amortiguamiento del viento.

3. En la vegetación.

- a) Incremento en cobertura y biomasa.
- b) Cambios en exposición solar, con estratificación.
- c) Mayor uso de estratos aéreos y de suelo.
- d) Cambios en composición y diversidad de especies aprovechables.
- e) Multiplicación del nicho.

Al cambiar el ambiente, las especies tienden a sustituirse, pues su fisiología se adapta a las condiciones anteriores, ocasionando la aparición de otras especies mejor adaptadas. De esta manera, especies que soportan grandes fluctuaciones de temperatura y humedad y bajo contenido de agua y nutrientes en el suelo, no son capaces de competir con especies más especializadas que invaden la zona una vez que las condiciones han mejorado y su existencia es totalmente improbable, cuando otras especies han aumentado su densidad y hacen sombra.

La formación de una comunidad supone varios principios en relación a la transformación que va sufriendo en el proceso sucesional en general, se han aceptado los siguientes principios que rigen las tendencias de una comunidad inmadura a una comunidad madura:

1. Aumento de la biomasa total, principalmente de las partes menos afectivas. El aumento de la biomasa se atribuye a una capitalización de la producción. Por otro lado, su carácter asintótico se explica al estudiar las relaciones entre la producción y la biomasa. También se debe considerar a aquellos organismos que proveen una tasa de renovación muy lenta y un metabolismo muy bajo, aumentan relativamente más, hasta llegar a una tasa metabólica rápida.

2. Tendencia del aumento de producción primaria. Es explicado mediante un sistema dinámico de la eficiencia en el uso y capitalización de los propios ecosistemas. Se ha postulado que una relación entre productividad y respiración (metabolismo de los organismos) genera una explicación para la dinámica y manejo de las comunidades. Así se tiene el planteamiento siguiente:

La relación $P/R > 1$ da origen al desarrollo sucesional

La relación $P/R = 1$ es la estabilidad o clímax de la comunidad

La relación $P/R < 1$ significa degradación de la comunidad

donde:

P, es la productividad de la comunidad

R, la tasa metabólica de la comunidad o respiración

El último planteamiento puede explicarse con el ejemplo de los pastizales, ya que cuando un área de pastoreo se sobrecarga con animales, éstos consumen más de lo que se produce, originando una degradación en el ecosistema.

3. Disminución de la relación producción primaria-biomasa.

4. Reducción del tiempo de permanencia de los elementos biogeoquímicos fuera de los organismos en los estados de maduración del ecosistema. La concentración de elementos biogeoquímicos está sometido a mayores fluctuaciones en los ecosistemas inmaduros o en las primeras etapas de la sucesión, ya que pueden permanecer en el exterior de los organismos, un mayor tiempo con relación a ecosistemas maduros, en los que los elementos se reabsorben rápidamente por los propios organismos y su concentración en el medio se mantiene baja.

5. Tendencia a un aumento de diversidad. Aunque se menciona que el aumento de riqueza de especies durante la sucesión es constante, debe considerarse que en las etapas maduras se tiene una disminución mínima que permite el amortiguamiento de la estabilidad del climax. La diversidad frecuentemente se incrementa a un cierto valor y entonces decrece hacia el estado final de la sucesión.

6. Tendencia del desarrollo de toda clase homeostáticos, conforme se acerca a su etapa climax de desarrollo. Siempre se ha sabido que en la maduración, los ecosistemas son capaces de regular sus mecanismos de control en forma equilibrada.

7. Tendencias hacia el manejo más eficaz de la información. Debe considerarse que una cadena alimenticia más larga y estructuras más complejas, un mayor número de especies y especialización de nichos, requiere una alta eficiencia del manejo de la información (entropía ecológica) del ecosistema.

8. La tendencia de la sucesión como resultado de la sustitución de especies, oportunistas o generalistas (estrategas r) por especies equilibristas o especialistas (estrategas k).

2.6. Estudios sobre sucesión realizados en México

La mayoría son descriptivos como parte menor de estudios etnoecológicos, de ecología humana o dedicados específicamente al estudio de la tecnología tradicional del cultivo de roza-tumba-quema. Algunos han tenido como objetivo principal, caracterizar e integrar los diferentes estadios sucesionales derivados de selvas en alguna región, entre éstos destacan los realizados por Miranda *et al.* (1960) en Oaxaca, y Gómez-Pompa (1964) en Veracruz.

Entre las contribuciones para conocer la sucesión primaria en terrenos afectados por erupciones volcánicas se encuentran los realizados por Eggler (1948, 1959) en las inmediaciones de los volcanes Parícutín y Jorullo del estado de Michoacán. En tanto que Espinosa (1962) estudia la vegetación del declive meridional de la Sierra de Chichinautzin en el estado de Morelos.

Las primeras investigaciones sobre sucesión secundaria se efectuaron en las zonas cálido-húmedas, como parte de los trabajos de la Comisión de Estudios sobre la Ecología de Dioscóreas. Un trabajo interesante fue el desarrollado por Sousa (1964) en Tuxtepec, Oax. donde reconoció varias comunidades secundarias a partir de "especies indicadoras", infiriendo también la naturaleza de la vegetación primaria de la que se originan. Posteriormente se desarrolló el trabajo de investigación que dió una base cuantitativa más firme en espacio y tiempo para el entendimiento de la sucesión secundaria en estas zonas climáticas; en su ejecución Sarukhán (1964) analizó 24 parcelas de 12 m² cada una, simulando el sistema roza-tumba-quema por medio de la tala. Algunas de sus conclusiones fueron las siguientes:

a) Después del establecimiento de las primeras especies, el desarrollo general (fisonómico y florístico) de la asociación, está influenciado por la cantidad de tocones y otros elementos capaces de regeneración que se dejan en el terreno después de haber practicado la roza-tumba-quema.

b) En el periodo abarcado por el estudio (los dos años iniciales del desarrollo) se establecen dos formas biológicas: las especies leñosas y las herbáceas, dentro de las cuales se diferencian los bejucos. También en este periodo se establecen más o menos claramente 3 etapas: una típicamente herbácea hasta los 3 ó 4 meses de edad, una subarborescente hacia los 9 ó 13 meses y una claramente arbustiva cerca de los dos años.

c) Las especies herbáceas presentan un fuerte desarrollo en el primer año, pero luego tienden a desaparecer drásticamente; en contraste, las leñosas tienen un desarrollo inicial menos marcado al principio, pero con una tendencia constante al aumento de cobertura.

d) A medida que se desarrolla la sucesión hay un menor número de individuos, pero éstos están más desarrollados, con mayores probabilidades de resistir condiciones desfavorables.

e) Al término del estudio se encontró que: i) más del 90% de las especies que aparecen a través de todo el desarrollo del área denudada, hasta alcanzar la asociación más estable, en la zona están presentes y ii) un gran porcentaje de las especies dominantes de las asociaciones más estables están presentes.

En la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" de la UNAM, Rico (1972) estudió la sucesión vegetal en un acahual de 4 ó 5 años de edad, utilizando el método de cuadro fijo o permanente con una superficie de 36 m² (6x6) y de esta área un total de 4 m² (2x2) fueron utilizados para el análisis de la dinámica de la vegetación, los restantes 32 m² se usaron para la colecta de especies y suelos. Este trabajo aporta información sobre las especies pioneras en las primeras fases del proceso de sucesión y las especies que permanecen durante el tiempo en que se desarrolló la investigación.

Zambrano (1985) estudió y comparó florísticamente dos áreas contiguas de vegetación secundaria (acahuales) en la zona de Uxpanapa en el sureste de Veracruz. Las dos áreas tenían periodos de 3 y 8 años después de la tala de la selva original, con extensiones de ca. 3.5 y 1.5 hectáreas respectivamente. La flora total comprende 114 especies en 55 familias y 95 géneros, con 78 especies en el acahual de 3 años y 66 en el de 8 años. Las familias más comunes en el acahual de 3 años, son Rubiaceae y Compositae; en el de 8 años, Rubiaceae, Solanaceae y Piperaceae. La dinámica de la regeneración está indicada por diferencias en porcentaje de formas de vida. El acahual de 3 años muestra 54% árboles leñosos y 46% de herbáceas, con 5% comprendiendo árboles grandes en etapas iniciales de desarrollo, mientras que el de 8 años tiene 80% plantas leñosas, 20% herbáceas, con 20% comprendiendo árboles grandes en desarrollo. En un hábitat diferente del estado de Veracruz, González (1982) estudió la recuperación de la vegetación de hondonadas en dunas costeras, a partir de una perturbación experimental.

El estudio de la sucesión vegetal con relación a la producción agrícola fue uno de los objetivos del Programa Dinámica de la Milpa que se desarrolló en Yaxcabá, Yuc. Entre sus trabajos relevantes mencionaremos primeramente el de Illsley y Hernández (1980) quienes analizan la clasificación maya para las comunidades vegetales, el papel que éstas juegan en la definición de las prácticas agrícolas y los cambios de estructura y composición de la vegetación durante el tiempo de abandono de las parcelas. Los autores señalan, que a manera de conclusión se puede decir que las contradicciones fundamentales detectadas en el sistema y en torno a las cuales debe girar la búsqueda de alternativas son: a) el hecho de que el productor tenga que eliminar la vegetación competidora de sus cultivos, junto con la necesidad de asegurar la regeneración del monte, responsable a la vez, de la recuperación de las condiciones del suelo para la producción agrícola, y b) la disminución de los períodos de descanso y la urgencia de mantener y superar los anteriores rendimientos.

Con posterioridad, Mariaca (1988) hizo el análisis estadístico de seis años de cultivo continuo experimental de una milpa bajo roza-tumba-quema. Se concluye entre otros aspectos que abandonar la milpa después de dos años obedece cuando menos a disminución de la fertilidad del suelo por aparente abatimiento de la materia orgánica y por el incremento cuantitativo de las arvenses competidoras del cultivo. El manejo continuo de una milpa por 6 ciclos repercute en una sensible disminución de materia orgánica, fósforo aprovechable, potasio intercambiable, carbonato de calcio (en condiciones de quema), calcio asimilable y en una basificación de los suelos. El manejo de la milpa y la necesidad de invertir energía externa, guarda estrecha relación con la edad del monte previo al cultivo. Finalmente, es de mencionar el trabajo de Levy (1990) en el que después de analizar la información se muestra que es posible caracterizar el gremio de las leñosas en función de su capacidad de crecimiento medio (tipo II) y de rápido crecimiento (tipo III). La dominancia en las fases iniciales de la sucesión se manifiesta en las especies leñosas de bajo crecimiento con altas densidades y de gran propagación vegetativa. Las especies de rápido crecimiento tienden a prosperar desde el inicio de la sucesión. La regeneración de la vegetación nativa presenta un bajo porcentaje de especies predilectas para leña.

En la región de Escárcega, Campeche se estudió la composición y estructura de cuatro acahuals de 5, 12 y 25 años de edad (este último con dos parcelas) dominadas por *Lysiloma bahamensis* que se originaron después de haberse eliminado la vegetación anterior para establecer cultivos agrícolas. Para este propósito, Ruiz (1988) utilizó sitios de muestreo de 50x50 m (2,500 m²) con base en la metodología de sitios permanentes de investigación silvícola (SPIS), al término del estudio concluye que *L. bahamensis* es una especie secundaria que domina y caracteriza la fisonomía de los cuatro acahuals estudiados, pero pierde dominancia a través de la sucesión. Asimismo, la regeneración natural de *L. bahamensis* presenta problemas para establecerse bajo la sombra de su propio dosel o el de otras especies.

Por su parte, Centeno (1989) utilizando la misma metodología y en la misma región, obtuvo información dendrométrica y de regeneración de cuatro áreas con vegetación secundaria de selva mediana subperennifolia, cuya perturbación data de 11, 17, 23 y más de 40 años, respectivamente, y representativas de distintas etapas sucesionales. Los valores de índice de diversidad, clases diamétricas, área basal y cobertura de copa, aumentaron de las etapas sucesionales tempranas a las tardías. La estratificación vertical fue más compleja, en tanto que el número de individuos por especie se mostró de manera asintótica al principio y después disminuyó. La regeneración disminuyó en la segunda etapa, pero después aumentó hasta la etapa avanzada.

En el Centro de Veracruz, Cházaro (1977) realizó un estudio autoecológico de *Acacia pennatula*; presentando datos sobre fenología, ecología, taxonomía, sinecología y usos actuales y potenciales. También se incluyen algunas recomendaciones sobre métodos de manejo en sitios altamente invadidos por esta especie. De acuerdo con sus observaciones, es el ganado, a través del transporte endozóico de las semillas a los sitios cultivados y posteriormente abandonados, el responsable de la formación de huizachares puros, a los que considera como una etapa sucesional hacia la vegetación arbórea de la zona de estudio.

Existen pocos estudios en donde se analizan aspectos funcionales de la sucesión secundaria tales como: tasa de especiación en comunidades secundarias, banco de semillas, ecofisiología de la germinación, etc. (Gómez-Pompa, 1971; Guevara y Gómez-Pompa, 1972 y Vázquez, 1976).

3. MATERIALES Y METODOS

3.1. Descripción del área de estudio

3.1.1. Localización geográfica

La región de estudio la constituye el suroeste del estado de Puebla, el cual se localiza dentro de la provincia de la Sierra Madre del Sur y la subprovincia de los valles guerrerenses; entre las coordenadas $97^{\circ}50'$ y $99^{\circ}5'$ de latitud norte, $17^{\circ}55'$ y $18^{\circ}48'$ de longitud oeste; comprende un área de $3\,032.57\text{ km}^2$, pertenece a los municipios de Jolalpan, Cohetzala, Epatlán, Ahuatlán, Coatzingo, San Martín Totoltepec y Xochitepec; así como porciones de Teotlalco, Huehuetlán El Chico, Chiautla e Izúcar de Matamoros (INEGI, 1987). El lugar de trabajo lo constituyeron los terrenos del Ejido El Salado, que se localizan entre las coordenadas $18^{\circ}19.9'$ de latitud norte y $99^{\circ}00'$ de longitud oeste y a una altitud de 1010 msnm (Fig. 3).

3.1.2. Orografía

El área de estudio se encuentra inmersa dentro de la Cuenca del Balsas, la cual se considera como una depresión tectónica, con depósitos de rocas ígneas en sus bordes norte y sur y erosionada posteriormente, para formar una región extremadamente montañosa (Tamayo, 1982). Destaca el sistema de topoformas de sierra de laderas tendidas, cuya máxima altitud es de 2060 m. También se encuentran los denominados sierra de laderas abruptas, sierras de cumbres tendidas y algunas mesetas, valles y lomeríos (INEGI, 1987).

3.1.3. Geología

La geología del lugar la constituyen en una primera instancia las formaciones sedimentarias de origen marino que forman lomeríos de pendientes más o menos suaves; posteriormente, sobre éstas surgen algunos derrames lávicos que dieron lugar a las pendientes más fuertes y cerros de mayor altitud.

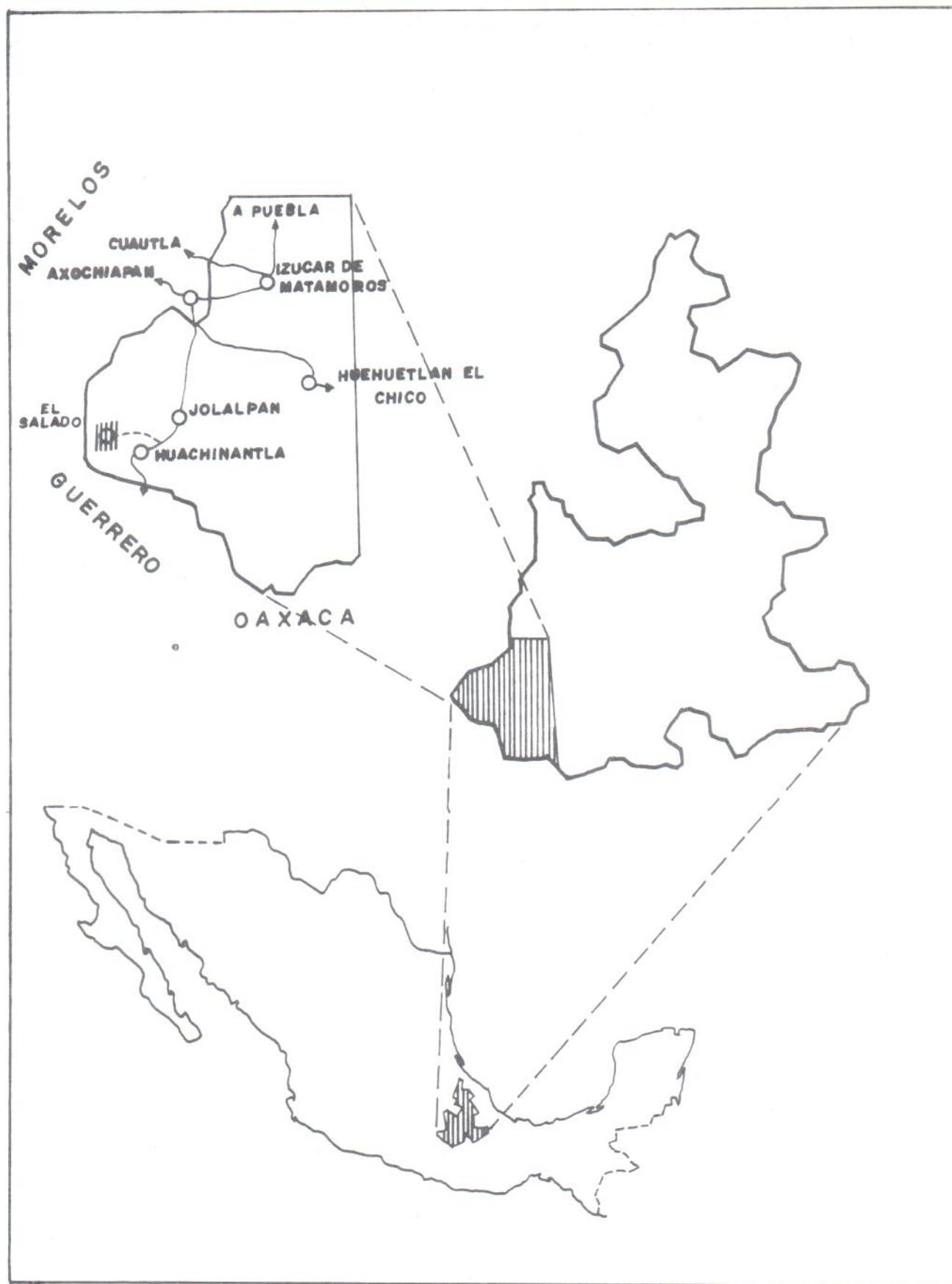


Fig. 3. Localización de la región suroeste de Puebla.

En la región se encuentran los siguientes tipos principales de materiales geológicos:

La unidad T (Igia) la constituyen cuerpos rocosos de granito.

Otra unidad Ti (cg), se encuentra constituida por conglomerados rojos y calcáreos, los cuales, en su mayoría son masivos y bien compactados, compuestos por fragmentos de calizas, y rocas ígneas. Esta unidad contiene intercalaciones de derrames de basaltos y andesitas, pertenece a la formación Balsas y aflora en zonas correspondientes a Jolalpan, Acatlán, Chietla, Cuayuca y Huehuetlán El Chico.

También, tenemos la unidad de rocas ígneas extrusivas intermedias Ts (Igei), que está formada por derrames tipo aa de composición andesítica, con seudoestratificación que se encuentran cubiertas por basaltos y brechas volcánicas básicas. Sus afloramientos se ubican en el oriente de Nicolás Bravo y en territorios de Chiautla, Jolalpan, Teotlalco, Cohuecán, Tepexco, Chila y Ahuatlán.

Por último, la unidad de evaporitas Ts (y), consiste en yesos intercalados con estratos arcillosos horizontales; la cual aflora en las cercanías a Jolalpan y en áreas de Teotlalco (INEGI, 1987).

Los tipos de roca que se encuentran en la región son las siguientes:

Calizas. Son rocas sedimentarias en las cuales la porción carbonosa está compuesta principalmente de calcita. Muchas sustancias, además de los carbonatos, ocurren en las calizas y rocas afines. Estas son fragmentos dendríticos o piroclásticos arrastrados por el agua hasta la cuenca de depositación y mezclados mecánicamente con los carbonatos. Entre ellos se encuentra el cuarzo, los feldespatos (ortoclasa y plagioclasa), los minerales arcillosos y restos orgánicos.

T (Igia). Sedimentos de rocas ígneas intrusivas, ácidas del terciario.

Ti (cg). Sedimentos del cenozoico, terciario, paleoceno, compuesto por conglomerados.

TS (Igei). Sedimentos de roca ígneas extrusivas intermedias del cenozoico pleistoceno terciario.

Las calizas están formadas principalmente por calcita, y el contenido de CaO y CO₂ es muy alto.

Andesitas. Las andesitas son aquellas lavas en las cuales la plagioclasa sódica a subcálcica es el componente principal. Los feldespatos alcalinos pueden presentarse en pequeñas cantidades, y el cuarzo, aunque no siempre es visible, si está presente en la parte vítrea de la pasta. Los minerales ferromagnesianos comunes pueden ser la biotita, hornblenda, la augita o la hiperstena.

Riolitas. La riolita es el equivalente volcánico del granito; ya que tiene los mismos minerales, aunque la extrusión de las lavas riolíticas no está necesariamente relacionada con la intrusión de un cuerpo de granito. Algunos tipos de riolitas contienen fenocristales de ortoclasa sódica, piroxeno sódico y anfíboles sódicos, indicando su carácter alcalino.

Tonalitas. Son rocas volcánicas en las que la plagioclasa está presente en cantidades mucho mayores que la ortoclasa, otro mineral es el cuarzo.

3.1.4. Suelos.

En el suroeste del estado de Puebla los suelos que predominan son:

Haplustol. Son suelos someros, la capa superficial está enriquecida con materia orgánica aportada por la vegetación natural de 15 a 30 cm, los colores de estos suelos son pardo oscuro o gris en la parte superficial, y cambian a pardo amarillento o pardo rojizo a medida que aumenta la profundidad. La textura es media.

Mollisols. Son suelos derivados de rocas calizas, algunas lutitas y aglomerados, por lo cual tienen cantidades altas de carbonato de calcio, que los hace muy ligeramente salinos. Son de textura fina, los colores son gris muy oscuro, negro a pardo grisáceo muy oscuro. Lo anterior les confiere una alta fertilidad natural, pero tienen la restricción de presentar una capa de caliche o lecho rocoso a menos de 20 cm, de profundidad, se encuentran en sierras y lomeríos muy susceptibles a la erosión.

Lithic. Son suelos extremadamente delgados, menores de 10 cm de profundidad; comúnmente se encuentran en pendientes abruptas asociados con otros suelos de mayor profundidad.

Aridisols. Estos suelos tienen altas concentraciones de sales y de sodio, por lo que son extremadamente alcalinos. Para dedicarlos a la producción agrícola es necesario remover las sales por medio del lavado y desalojarlas a través de un sistema de drenaje (INEGI, 1987).

3.1.5. Clima

De acuerdo a la clasificación climática de Köppen modificado por García (1973), a la región de estudio le corresponde un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano y un porcentaje de lluvia invernal menor de 5. La temperatura promedio anual es de 25.6°C. La temporada de lluvias se manifiesta plenamente entre los meses de junio a septiembre, con una precipitación promedio anual de 840.4 mm (Fig. 4).

3.1.6. Hidrología

La región de estudio, en general presenta una red de drenaje dendrítico bien definido, formada por corrientes superficiales temporales, que se ven favorecidas por la topografía del terreno y por las masas compactas de caliche en la roca caliza; por otro lado, el suelo es muy escaso lo que ocasiona que al presentarse la precipitación pluvial, el agua escurra rápidamente por la superficie y se pierda entre las fracturas de la roca y/o baje hacia las cañadas.

Las únicas fuentes de agua en la mayor parte de la región durante la temporada de secas son los depósitos u "ojos de agua" que se alimentan de las corrientes subterráneas, se encuentran principalmente en el fondo de las barrancas donde la vegetación de galería es exuberante (Tamayo, 1982).

Los principales afluentes son los ríos Nexapa, Atoyac y Mixteco (Lamine, 1978).

Jolalpan, Pue.

25.6 ° C

820 m s n m

840.4 mm.

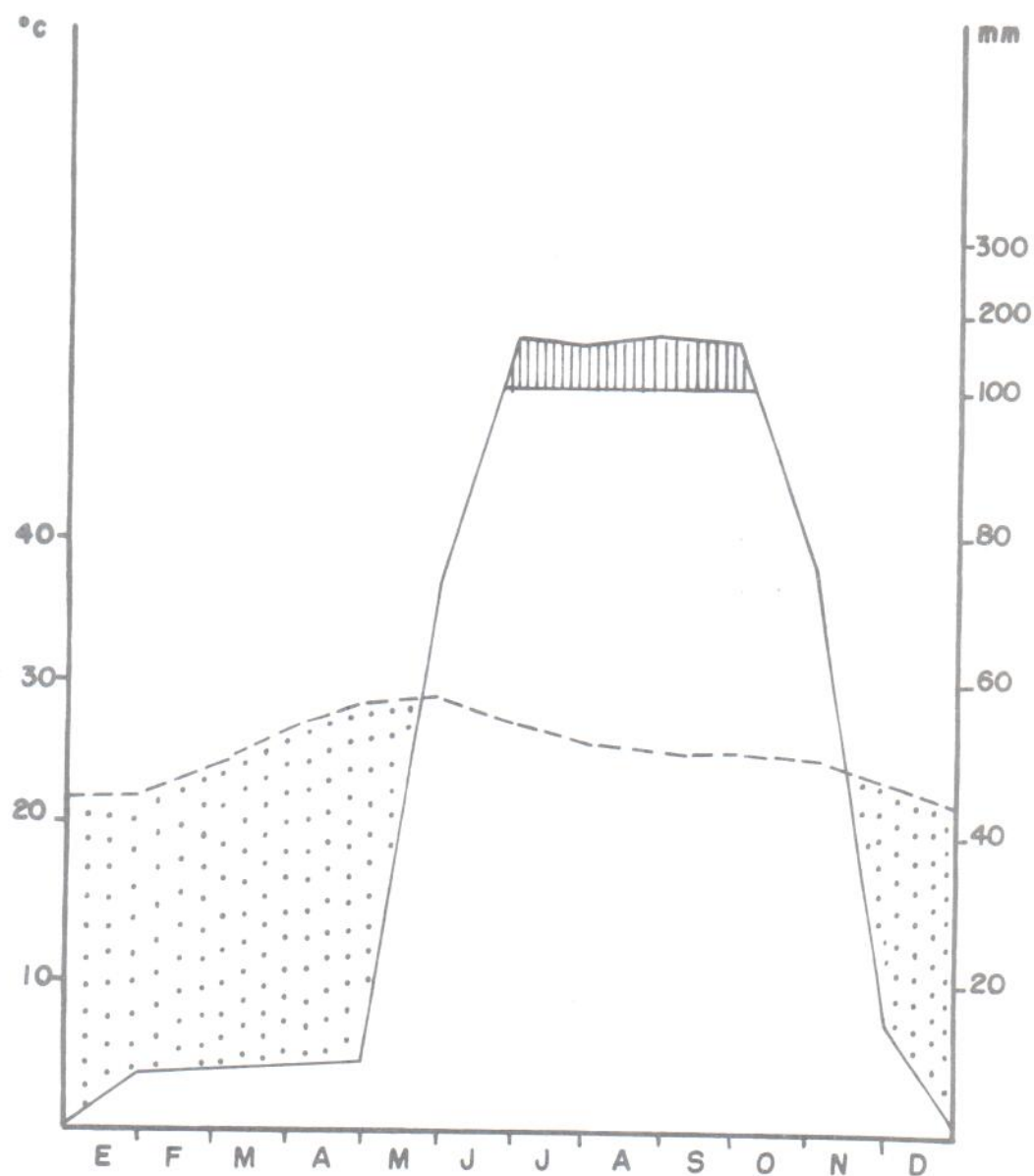


Fig. 4. Diagrama ombrotérmico de Jolalpan, Puebla (promedio de 15 años)

3.1.7. Vegetación

La vegetación del Suroeste de Puebla fue estudiada por Miranda (1941, 1942, 1947); Guízar y Moreno (1985) y García y Razo (1991). En estas contribuciones se reconocieron los tipos de vegetación siguientes: bosque tropical caducifolio, bosque de *Quercus*, palmar y bosque de galería. A continuación se señalan los aspectos más relevantes de estos agrupamientos vegetales:

Bosque tropical caducifolio. Es una comunidad vegetal densa, cuyos árboles oscilan entre 5 y 15 m de altura, formando comúnmente un techo de altura uniforme, presentando en ocasiones algunas eminencias aisladas. El diámetro de los troncos no sobrepasa los 50 cm; éstos con frecuencia son retorcidos y se ramifican a baja altura o en algunas ocasiones casi desde la base, de tal manera que el tronco principal pierde su individualidad muy pronto. Muchas especies tienen cortezas de colores llamativos y superficie brillante, exfoliándose continuamente sus partes externas. pero, sin duda, la característica más sobresaliente de esta formación vegetal lo constituye la pérdida de sus hojas durante un período de 5 a 8 meses.

Dentro de la región, ésta es la formación vegetal más ampliamente distribuida y la que presenta los más altos grados de perturbación, no obstante que su presencia se circunscribe sobre laderas de pendiente suave o pronunciada, con rocas aflorantes de origen ígneo o sedimentario y suelo somero. Por lo anterior, podemos decir que las áreas mejor conservadas se encuentran en barrancas y cañones con pendientes abruptas en las que no es posible dar un cambio al uso de los terrenos.

Algunas asociaciones vegetales posibles de reconocer son las que se indican a continuación:

- Asociación *Hauya elegans*- *Coccoloba acapulcensis*
- Asociación *Conzattia multiflora* - *Bursera submoniliformis*
- Asociación *Bursera spp.* - *Brongniartia argentea*
- Asociación *Haematoxylum brasiletto*
- Asociación *Pseudosmodium perniciosum*
- Asociación *Bursera spp.* - *Cyrtocarpa procera*
- Asociación *Bursera spp.* - *Neobuxbaumia mezcalaensis*

Asociación *Bursera* spp. - *Lemairocereus* sp.

Asociación *Actinocheita filicina*

Bosque de *Quercus*. Esta formación vegetal se encuentra restringida a las partes altas de las montañas, ocupando un rango altitudinal que va desde los 1350 a los 1640 msnm, sobre substratos geológicos de rocas de origen sedimentario e ígneo. El terreno se caracteriza por ser laderas de forma débil y media con pendientes que van de 9 a 45%. Los suelos son esqueléticos o someros, pedregosos y rocosos, siendo sus mayores limitantes la profundidad, pedregosidad y rocosidad, además de las condiciones climáticas.

Fisonómicamente es una comunidad vegetal cuyos elementos que lo componen se encuentran distribuidos de manera irregular y ampliamente espaciados. la altura media del arbolado oscila entre 6 a 8 m, encontrándose algunas excepciones como *Ficus cotinifolia* y *Vitex pyramidata* que alcanzan alturas de 10 a 12 m, las especies dominantes lo constituyen los árboles de encinos, los que destacan por su bajo porte, tronco retorcido, corteza escamosa, oscura y gruesa, hojas de textura coriácea, copa amplia y caducifolios.

En este último aspecto, la comunidad vegetal en cuestión manifiesta durante la época seca un aspecto triste debido a esa falta de follaje en el arbolado, característica que la hace parecer al bosque tropical caducifolio pero que su diferencia principal se encuentra dada en la presencia de algunos elementos florísticos y la amplia distribución espacial. Las asociaciones vegetales que se reconocen dentro de la región son las siguientes:

Asociación *Quercus glaucoides* con *Brongniartia mertonii* y *Brahea dulcis* f. *humilis* sobre rocas sedimentaria

Asociación de *Quercus glaucoides* sobre rocas ígneas

Asociación de *Quercus castanea*

Palmar. La presencia de estas comunidades vegetales se encuentra determinada por el factor edáfico, el suelo es de tipo rendol, muy somero, de color negro, con abundancia de piedras pequeñas y una profundidad de 13 cm; reacciona fuertemente con el HCl, el pH es de 8.2; casi no hay materia orgánica.

Su distribución está muy localizada dentro de la región, se distinguen dos asociaciones:

Asociación de *Brahea dulcis*

Asociación de *Brahea dulcis* f. *humilis*

Esta asociación vegetal es de gran importancia para el campesino de la región porque de ésta se obtiene la palma para construir los techos de su vivienda y para la venta.

Bosque de galería. Este tipo de vegetación es característico de las márgenes de arroyos temporales, así como de corrientes de aguas permanentes como es el caso del río Nexapa. Sus características fisonómicas están dadas por *Astianthus viminalis* (axúchil), cuya presencia nos hace reconocer a gran distancia la proximidad de un cauce de aguas temporales o permanentes. El axúchil es un árbol conspicuamente perennifolio, cuya notabilidad se aprecia sobre todo en la temporada de sequía, pues mientras el bosque tropical caducifolio se muestra triste y desolado, las líneas arboladas de axúchil a lo largo de los lechos hídricos ofrece un toque pintoresco al paisaje con su follaje verde oscuro y sus flores vistosas de un color amarillo en los primeros meses del año. La altura media de los árboles es de 16 m, sobresaliendo algunos árboles que llegan hasta los 20 m de altura.

Vegetación sucesional. Las derivaciones de la vegetación original se deben a diversas perturbaciones como son los cambios de uso del suelo, incendios o bien la extracción intensiva de material dendroenergético. Entre las principales asociaciones secundarias posibles de reconocer en la región se encuentran las siguientes:

Asociación cazahuatera (*Ipomoea* spp.)

Asociación cubata (*Acacia cochliacantha*)

Asociación tehuixtle (*Acacia bilimekii*)

Asociación xoconostle (*Lemairocereus stellatus*)

Asociación acahualera (*Tithonia* - *Encelia*)

3.1.8. Actividades económicas

3.1.8.1. Agricultura

El proceso de producción agrícola en la región se realiza bajo dos situaciones. Una de ellas bajo condiciones favorables de humedad o riego permanente, siendo éste el caso de las comunidades de Huachinantla e Izúcar de Matamoros donde se cultivan hortalizas y algunos cultivos comerciales como ajonjolí, cacahuete, caña de azúcar, entre otros.

La otra situación es bajo condiciones de temporal, la cual se realiza de dos formas; con yunta o utilizando el sistema tradicional de roza-tumba-quema (conocido localmente como tlacolol). Generalmente en lo cultivado con yunta se siembra la asociación de maíz-frijol-calabaza o monocultivos como ajonjolí, jitomate, chile, cacahuete, entre otros. Los cultivos de tlacolol, efectuados en laderas de pendientes abruptas, manifiestan en una sola parcela hasta diez cultivos diferentes, pudiendo ser éstos: maíz, frijol, chile, bule, cempoazúchilt, pápalo, calabaza y sandía (Guízar y Moreno, 1985).

3.1.8.2. Ganadería

La mayoría de los campesinos de estas rancherías poseen ganadería de solar (puercos, chivos, gallinas, guajolotes, etc.), teniendo en promedio dos animales por familia.

Existen en la región ganado bovino criollo (cebú), caprino y el caballar, los cuales se alimentan a base del ramoneo en pastoreo extensivo; durante los meses de diciembre a mayo los animales bajan a los lugares donde se sembró con el objeto de aprovechar los residuos de la cosecha (rastreo), de igual forma se alimentan de los árboles y arbustos que fructifican en estos meses, como el huamúchil y el tepemezquite (Guízar y Moreno, 1987).

3.1.8.3. Aprovechamientos forestales

Dentro de la región de estudio se observan dos tipos de aprovechamientos; los maderables y los no maderables.

Entre los aprovechamientos maderables se incluyen: la leña, varas, horcones y viguetas para construcción de viviendas; postes-para cercas y madera para la fabricación de mangos de herramientas. Entre los productos que se comercializan se pueden señalar varas, leña y otate, entre otros.

Los aprovechamientos no maderables los constituyen la recolección de plantas medicinales y comestibles, resinas (copal), palma, carbón, miel y frutos silvestres. Todos estos productos sirven de apoyo para el sustento económico del campesino de la región (Flores, 1986).

3.1.8.4. Otras actividades

Otra de las actividades que se realizan en algunas de las comunidades de la región son: la explotación de minas a cielo abierto de tierra de arcilla, yeso y caliza; la extracción de aceites de linaloe (*Bursera aloexylon*) y la extracción de sal a partir de agua salada evaporada en estanques construidos ex-profeso (Guízar y Moreno, 1985).

3.2. Metodología

3.2.1. Selección de sitios de muestreo

Tomando como base el estudio de vegetación realizado en el municipio de Jolalpan (Guízar y Moreno, 1985), se consideró a los terrenos del ejido El Salado como los representativos para estudiar la vegetación secundaria producto del abandono de parcelas de cultivos agrícolas de temporal.

Con información proporcionada por los productores agrícolas de la localidad y el respaldo de recorridos de campo, se procedió a seleccionar una parcela abandonada, representativa de cada uno de los intervalos de edad que se señalan a continuación:

(1, 5]	Estadio I
(6, 10]	Estadio II
(11, 15]	Estadio III
(16, 20]	Estadio IV
(21, 25]	Estadio V

Además de localizar una parcela > 26 años, correspondientes al estadio VI. Como resultado de lo anterior en el Cuadro 2 se mencionan las parcelas representativas para cada estadio, así como aquellas que se lograron reconocer, con el propósito de obtener información complementaria de tipo florístico y ecológico.

Cuadro 2. Parcelas observadas en cada uno de los estadios sucesionales.

ESTADIO	EDAD APROXIMADA (AÑOS)	PARAJE	PRODUCTOR
I	4	El Amate Blanco*	Leonardo Sánchez
	4	Tierra Blanca	Honorio Rodríguez
	3	La Lobera	Daniel Olivan (+)
II	8	Malpaso*	Miguel Soriano (+)
III	13	La Lobera*	Daniel Olivan (+)
	14	La Laguna	Gregorio Vergara
	15	Los cuauilotes	Beto Vergara
IV	20	Barranca de Alseseca*	Maximino Rodríguez
	16	Tierra del Zopilote	Agapito Rodríguez
V	24	El Caracol*	Filomeno Nájera
	25	Tierra del Huevo de Oro	Tobias Ruíz (+)
VI	27	La Ciénega*	Víctor Sánchez

* Parcela representativa del estadio sucesional

3.2.2. Composición florística

Una vez seleccionados los sitios de muestreo, se procedió a hacer el levantamiento florístico mediante el método de barrido, tratando de coleccionar la más amplia diversidad posible. Los ejemplares de herbario fueron determinados taxonómicamente en el Herbario CHAP, presentándose listas parciales para cada uno de los estadios sucesionales, además de una lista general que se muestra en el Apéndice. El juego completo de las muestras botánicas que respaldan esta investigación se encuentran depositadas en el Herbario CHAP de la Universidad Autónoma Chapingo; los duplicados restantes se enviaron al Herbario Nacional MEXU del Instituto de Biología de la UNAM y al Herbario ENCB del Instituto Politécnico Nacional.

Para conocer el grado de la similitud florística entre los sitios de las comunidades estudiadas se calculó el índice de similitud de Sørensen (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Franco *et al.*, 1985), que se basa en la presencia de las especies dentro de los sitios.

$$Cs = \frac{2c}{a + b} \times 100 \quad (1)$$

donde:

Cs = índice de similitud (%)

a = número de especies en la comunidad a

b = número de especies en la comunidad b

c = número de especies presentes en ambas comunidades

3.2.3. Análisis cuantitativo de la comunidad

Para obtener información sobre densidad y dominancia del estrato arbóreo, se utilizó dentro de cada parcela el método del cuadrado, para lo cual se delimitaron cuadrados con dimensiones de 10 x 10 m, ubicados al azar y en número de 8. Dentro de cada cuadrado se procedió a inventariar el número de árboles y su diámetro a la base.

La densidad fue referida al número de individuos presentes dentro de una área dada. Obteniéndose el valor de la manera siguiente

$$DA = \frac{\text{Número de individuos}}{\text{Superficie total del sitio en m}^2} \quad (2)$$

Este valor se denominó densidad absoluta (DA) y es el número de individuos por metro cuadrado.

El área basal, como estimador de la biomasa, se define como el área de la sección transversal del tronco de un árbol en pie, tomada al nivel del suelo debido a la forma biológica que manifiesta la especie en estudio. Se estimó de la manera siguiente:

$$AB = 0.7854 (DN)^2 \quad (3)$$

El espaciamiento entre árboles se calculó con base en la técnica de punto cuadrante central (Cottam & Curtis, 1956). Estimándose de la manera siguiente:

$$\text{Distancia media} = \frac{\text{Distancia total}}{\text{Número total de cuadrantes}} \quad (4)$$

3.2.4. Estructura de la vegetación

Kershaw (1973), define la estructura de la vegetación de acuerdo a sus tres componentes: el arreglo vertical, el horizontal y la abundancia de las especies. El primer componente según Mueller - Dumbois & Ellenberg (1974), corresponde a la "estructura de biomasa" y los otros dos a la "estructura florística".

Con el propósito de elaborar los diagramas fisonómicos, se procedió a trazar dentro de cada parcela un rectángulo con dimensiones de 10 m de largo y 5 m de ancho. Con base en estos diagramas se elaboraron dos danserogramas correspondientes a los estadios sucesionales III y VI (Figs. 29 y 30); los símbolos para su interpretación se encuentran en el Cuadro 3 de acuerdo con Dansereau (1951).

La estructura horizontal se hizo con base en la proyección de las copas, calculando de esta forma, la cobertura de copa de cada individuo de la manera siguiente:

$$Cc = \left(\frac{D1 + D2}{4} \right)^2 \pi \quad (5)$$

donde:

Cc = Cobertura de copa en m^2

$D1$ = Diámetro de copa 1 (N-S) en m

$D2$ = Diámetro de copa 2 (E-W) en m

π = 3.1416

3.2.5. Muestreo de suelos

En el centro de cada una de las parcelas se procedió a obtener una muestra de suelo correspondiente a la capa arable (0-20 cm), tomando en cuenta la característica de estos suelos de ser someros. Para el análisis de estas muestras en laboratorio se procedió a obtener información sobre (1) pH, (2) conductividad eléctrica, (3) materia orgánica, (4) nitrógeno total, (5) fósforo, (6) potasio, (7) calcio, (8) Magnesio, (9) sodio y (10) clasificación textural mediante las metodologías siguientes:

- (1) Potenciómetro, relación suelo-agua 1:2
- (2) Puente de conductividad en el extracto de la pasta
- (3) Walkey and Black
- (4) Kjeltec-auto analyzer 1030
- (5) Olsen
- (6) Extraído en acetato de amonio 1.0 N pH 7.0 (relación 1:5) y determinado por espectrofotometría de emisión de flama
- (7) Extraído en acetato de amonio 1.0 N pH 7.0 (relación 1:20) y determinado por espectrofotometría de absorción atómica.
- (8) Extraído en acetato de amonio 1.0 N pH 7.0 (relación 1:20) y determinado por espectrofotometría de absorción atómica
- (9) Extraído en acetato de amonio 1.0 N pH 7.0 (relación 1:20) y determinado por espectrofotometría de emisión de flama
- (10) Hidrómetro de Bouyoucus

3.2.6. Valor socio-cultural de la agricultura migratoria

Con el fin de conocer las prácticas de manejo en el proceso de la agricultura de temporal y las observaciones empíricas de los productores en el uso y abandono de los terrenos, se procedió a realizar entrevistas informales con campesinos preferentemente de edad avanzada y que siguieran realizando las labores del campo. De la información derivada de estas entrevistas y los resultados obtenidos en el muestreo de los diferentes estadios sucesionales, se plantearon las diferentes opciones para el manejo y conservación de estos agroecosistemas.

CUADRO 3. Símbolos, dispuestos en seis categorías, para la descripción estructural de la vegetación, propuesta por Pierre Dansereau (1951).

1. Forma biológica	2. Tamaño	3. Función
T 	t alto (T: mínimo 25 m) (F: 2-8 m) (H: mínimo 2 m)	d  caducifolio
F 	m mediano (T: 10-25 m) (F, H: 0.5-2 m) (M: mínimo 10 cm)	s  semicaducifolio
H 	l bajo (T: 8-10 m) (F, H: 50 cm máximo) (M: 10 cm máximo)	e  perenne
M 		j  perenne suculenta o perenne sin hojas
E 		
L 		
4. Forma y tamaño de la hoja	5. Textura de la hoja	6. Cobertura
n 	f  pecular (delgada)	b  inexistente o muy escasa
g 	z  membranosa	i  discontinua
a 	x  esclerófila	p  en manchones o en grupos
h 	k  suculenta o fungoide	c  continua
v 		
q 		

4. RESULTADOS

4.1. El proceso de agricultura de temporal

En los terrenos Ejido El Salado, se conjugan una serie de factores que permiten observar los procesos de sucesión vegetal, posteriores a la destrucción del bosque tropical caducifolio con el propósito de abrir áreas destinadas a la agricultura de temporal.

Por otra parte, habrá de mencionarse que hace unos 15 a 20 años existía una población mayor a la que actualmente tiene este ejido, lo cual obligaba a tener mayor superficie de terrenos destinados a la agricultura, además de imponer un uso alternado del cultivo, correspondiendo dos años a la parte alta y dos años a la parte baja.

Con la migración de familias a las grandes ciudades en busca de mejores alternativas para encontrar trabajos mejor remunerados y opciones para la formación de sus hijos, se fueron dejando de cultivar muchos terrenos de la parte alta, quedando por lo tanto abandonados a tal grado de dejar en forma paulatina el mosaico de estadios sucesionales que muestran el laboratorio natural en el que se realizó la presente investigación.

Las razones que aún en la actualidad justifican la alternancia en el uso de los terrenos, se refieren a la necesidad de dejar en "descanso" o recuperación de la fertilidad de los suelos, con el propósito de obtener mejores cosechas en terrenos de cultivo que fueron utilizados hace dos o tres años. A esto se agregan las deficiencias en la aplicación de la dosis de fertilización, el uso de variedades criollas* como el cuarenteño (una raza de maíz parecida al tehuacanero), los riesgos de lluvias de temporal, plagas y enfermedades.

* En el ciclo de verano de 1993 no se obtuvo ni la semilla, por lo que en 1994 compraron semilla en Huachinantla de una variedad utilizada en terrenos irrigados.

En el ejido se cultivan maíz, sorgo (exclusivo de productores de ganado), frijol asociado, al igual que calabaza intercalada en el maíz y cacahuete para consumo. En lo que respecta al ganado, debe señalarse que el tipo criollo se alimenta en el bosque o agostadero, a diferencia del "mejorado" el cual prefiere pastos nativos, "cubata", el retoño de "uña de gato", etc. Al término de las cosechas el ganado se manda a consumir el rastrojo de la parte cultivada de ese año.

El proceso que conduce a la apertura de terrenos destinados a la producción agrícola tiene dos modalidades:

A. Partiendo del bosque primario

El primer paso es chaponear con el propósito de eliminar toda la hierba alta y renuevos de algunos árboles como el "matarratón", "tepemezquite", "tecolhuixtle" y "uña de gato". De manera simultánea se van tirando los árboles grandes a medida que se va avanzando en la limpia del terreno. Toda esta actividad se inicia de acuerdo con el calendario agrícola a partir del 20 de septiembre en adelante (Fig. 5).

Una vez cortada la madera de los árboles, se procede a seleccionar los trozos que habrán de servir como material dendroenergético, dado el alto valor que éste alcanza en nuestros días, debiendo señalar que en el pasado todo esto se perdía en el fuego hasta quedar convertido en cenizas. Por ello es que ahora únicamente los residuos se apilan para quemarlos dentro del terreno que será destinado a parcela agrícola. El tiempo oportuno para esta actividad corresponde a los meses de marzo y abril, cuando se tiene el extremo de sequía, preludio de la temporada de lluvias y antes de iniciar las labores de preparación de los suelos y punto de arranque para que el campesino temporalero se ocupe de la producción agrícola.

En junio se espera la llegada de las primeras lluvias con el propósito de efectuar la siembra de la semilla de maíz utilizando el rejón (tipo de barreta con quichalita). Es necesario señalar que no se puede utilizar la yunta, debido a la presencia de los troncos derivados del derribo de los árboles del bosque, punto de partida de este singular proceso de producción agrícola.



Fig. 5. Cambio de uso productivo de los terrenos. (a) derribo de los árboles en la vegetación primaria; (b) separación de desperdicios para su quema y selección de leña; (c) siembra del terreno.

Posterior al transcurso de dos años se aplica la yunta, pues con el rejón se humedece el suelo y se afloja la tierra, además de que con este tiempo los troncos se empiezan a descomponer tendiendo a ser fáciles de desenraizar del suelo de la parcela.

B. Partiendo de la vegetación secundaria

En terrenos con presencia de "cubatera" se procede a partir del 20 de agosto o fines de septiembre a tirar con hacha la "cubata". Se seleccionan los trozos grandes de leña que habrán de ser llevados a su casas, en tanto que las maderas blandas como el "copal", "cuajote", "coco de cerro", "cuauilote", etc. son quemadas en el mismo terreno, al igual que los demás residuos en los meses de marzo y abril del siguiente año.

A partir de junio se siembra utilizando rejón durante dos años para después hacer uso del arado. Donde no quedan troncos gruesos puede meterse yunta desde el principio.

4.2. Composición florística

Las comunidades vegetales del estadio I, se caracterizan por ser abiertas presentando en su estrato arbustivo a las especies: *Acacia cochliacantha*, *A. farnesiana*, *Caesalpinia pulcherrima* y *Gliricidia sepium*; con una altura que oscila entre 2-3 m, diferenciándose el huizache por crecer erecto en relación a la cubata que posee una copa horizontal con las ramas notoriamente extendidas.

El estrato herbáceo se observa durante la época de lluvias, mostrando los elementos florísticos que se señalan a continuación:

<i>Acalypha erubescens</i>	<i>Gomphrena nitida</i>
<i>Amaranthus hybridus</i>	<i>Hyptis suaveolens</i>
<i>Aristida adscensionis</i>	<i>Ipomoea leptotoma</i>
<i>Bidens pilosa</i>	<i>Kallstroemia maxima</i>
<i>Boerhaavia caribaea</i>	<i>Lagascea mollis</i>
<i>Cathestecum</i> cf. <i>stoloniferus</i>	<i>Mentzelia hispida</i>
<i>Cenchrus brownii</i>	<i>Otopappus epalaceus</i>
<i>Chamaecrista nictitans</i>	<i>Pennisetum setosum</i>
<i>Chloris virgata</i>	<i>Sanvitalia procumbens</i>
<i>Crotalaria lupulina</i>	<i>Senna obtusifolia</i>

<i>Desmodium procumbens</i>	<i>Senna uniflora</i>
<i>Elythraria imbricata</i>	<i>Setaria grisebachii</i>
<i>Eragrostis cilianensis</i>	<i>Sida procumbens</i>
<i>Eragrostis mexicana</i>	<i>Tridax coronopifolia</i>
<i>Euphorbia hypericifolia</i>	

En el estadio II se observan individuos de *Acacia cochliacantha* que poseen sus copas amplias y extendidas en dirección horizontal, mostrando un gran desarrollo, motivo por el cual se aprecia la abundancia de madera combustible. El sotobosque se encuentra cubierto de un gran número de hierbas, entre las que se observaron, se señalan las siguientes:

<i>Acalypha erubescens</i>	<i>Herissantia crispa</i>
<i>Bouchea prismatica</i>	<i>Ipomoea leptotoma</i>
var. <i>brevirostra</i>	<i>Lagascea mollis</i>
<i>Cissus sicyoides</i>	<i>Panicum ghiesbreghtii</i>
<i>Crotalaria pumila</i>	<i>Poa annua</i>
<i>Dalea leporina</i>	<i>Portulaca oleracea</i>
<i>Desmodium sp.</i>	<i>Proboscidea fragrans</i>
<i>Eragrostis cilianensis</i>	<i>Sacrostemma pannosum</i>
<i>Eragrostis spectabilis</i>	<i>Sanvitalia procumbens</i>
<i>Euphorbia hirta</i>	<i>Senna uniflora</i>
<i>Gomphrena decumbens</i>	<i>Setaria grisebachii</i>
	<i>Tridax procumbens</i>

Dentro del estadio III, el estrato arbustivo dominado por *Acacia cochliacantha*, observa la incorporación de árboles jóvenes de *Gliricidia sepium*, *Conzattia multiflora* y *Mimosa benthamii*. Por su parte, el estrato herbáceo manifiesta un incremento en sus elementos florísticos como los que se señalan a continuación:

<i>Acalypha erubescens</i>	<i>Melampodium divaricatum</i>
<i>Aristida hintonii</i>	<i>Mentzelia hispida</i>
<i>Ayenia mollis</i>	<i>Mithracarpus villosus</i>
<i>Bidens pilosa</i>	<i>Pachyrhizus erosus</i>
<i>Bouteloua triana</i>	<i>Paspalum plicatum</i>
<i>Chamaecrista absus</i>	<i>Physalis cf. maxima</i>

<i>Chamaecrista nictitans</i>	<i>Porophyllum ruderale</i>
<i>Chloris virgata</i>	<i>Richardsonia scabra</i>
<i>Cenchrus echinatus</i>	<i>Salvia rhyacophila</i>
<i>Dalea leporina</i>	<i>Sanvitalia procumbens</i>
<i>Elvira biflora</i>	<i>Setaria grisebachii</i>
<i>Euphorbia heterophylla</i>	<i>Sida rhombifolia</i>
<i>Gaudichaudia albida</i>	<i>Simsia foetida</i>
<i>Gomphrena decumbens</i>	<i>Spermacoce podocephala</i>
<i>Hyptis suaveolens</i>	<i>Stylosanthes guayanensis</i>
<i>Hyptis subulatum</i>	<i>Tragoceros schiedeanaum</i>
<i>Ipomoea leptotoma</i>	<i>Tridax coronopifolium</i>
<i>Lagascea mollis</i>	<i>Zornia diphylla</i>
<i>Leptorhoeo filiformis</i>	
<i>Marsdenia edulis</i>	
<i>Marsdenia lanata</i>	
<i>Martynia annua</i>	

En el estadio IV se observan cubatas de tallo grueso y la manifiesta incorporación de árboles, correspondientes a las especies *Acacia farnesiana*, *Bursera copallifera*, *Crescentia alata*, *Guazuma ulmifolia*, *Haematoxylum brasiletto*, *Randia echinocarpa* y *Vitex mollis*. El estrato herbáceo mantiene su gran diversidad florística, en el que destacan las especies siguientes:

<i>Acalypha erubescens</i>	<i>Lagascea mollis</i>
<i>Aristida divaricata</i>	<i>Lantana achyranthifolia</i>
<i>Barroetea setosa</i>	<i>Manettia reclinata</i>
<i>Bidens pilosa</i>	<i>Mentzelia hispida</i>
<i>Bouteloua triana</i>	<i>Pectis hankeana</i>
<i>Cenchrus echinatus</i>	<i>Porophyllum ruderale</i>
<i>Chamaecrista nictitans</i>	<i>Salvia rhyacophila</i>
<i>Elythraria squamosa</i>	<i>Sanvitalia procumbens</i>
<i>Euphorbia heterophylla</i>	<i>Senna uniflora</i>
<i>Euphorbia hyssopifolia</i>	<i>Serjania schiedeana</i>
<i>Euphorbia indivisa</i>	<i>Spermacoce podocephala</i>
<i>Gaudichaudia albida</i>	<i>Starchytarpheta velutina</i>
<i>Gomphrena nitida</i>	<i>Tithonia tubaeformis</i>

*Heteropogon contortus**Tridax coronopifolia**Hyptis suaveolens**Ipomoea leptotoma*

Las comunidades vegetales del estadio V tienden a mostrar un mayor espaciamiento por la muerte de una gran cantidad de cubatas y el inicio de la incorporación de nuevos árboles dentro del proceso de sucesión. Las cubatas llegan a alcanzar alturas cercanas a 4 m y un tronco grueso al cumplir su ciclo de vida. Acompañan a *Acacia cochliacantha* las especies *Acacia farnesiana*, *Conzattia multiflora*, *Guazuma ulmifolia* y *Jacaratia mexicana*. En el estrato herbáceo se encuentran las especies siguientes:

*Amaranthus hybridus**Ipomoea nil**Anoda cristata**Lagascea mollis**Aristida hintoni**Marsdenia mexicana**Cenchrus echinatus**Melothria guatemalensis**Crotalaria pumila**Milleria quinqueflora**Cyperus hermaphroditus**Nissolia fruticosa**Desmodium cf. asperum**Oplismenus burmannii**Dicliptera hankeana**Sclerocarpum papposum**Elythraria imbricata**Senna obtusifolia**Euphorbia subreniformis**Senna uniflora**Gomphrena nitida**Serjania schiedeana**Hyptis suaveolens**Setaria macrostachya**Indigofera cuernavacana**Sida acuta**Ipomoea leptotoma*

En el estadio VI se observan cubatas que alcanzan hasta 4 m de altura, manifestándose la mayor parte de ellas dentro del proceso de decaimiento, ocasionando con ello, la disposición del espacio para que se establezcan los árboles del bosque tropical caducifolio, entre los que se encontraron se señalan los siguientes: *Acacia farnesiana*, *Amphipterygium adstringens*, *Bursera aloexylon*, *Ceiba aesculifolia*, *Conzattia multiflora*, *Crescentia alata*, *Eysenhardtia polystachya*, *Guazuma ulmifolia*, *Lysiloma divaricata*, *Mimosa benthamii* y *Ruprechtia fusca*. El estrato herbáceo también muestra una gran diversidad, además de una altura entre 30-50 cm haciendo difícil su travesía en la época de lluvias debido a lo cerrado de la vegetación. Las especies observadas fueron las siguientes:

<i>Acalypha erubescens</i>	<i>Gomphrena decumbens</i>
<i>Amaranthus hybridus</i>	<i>Lagascea mollis</i>
<i>Brachiaria fasciculata</i>	<i>Marsdenia mexicana</i>
<i>Cenchrus echinatus</i>	<i>Mentzelia hispida</i>
<i>Cissus sicyoides</i>	<i>Physalis chenopodifolia</i>
<i>Chamaecrista nictitans</i>	<i>Proboscidea fragrans</i>
<i>Chloris virgata</i>	<i>Sanvitalia procumbens</i>
<i>Commelina erecta</i>	<i>Setaria geniculata</i>
<i>Desmodium cf. infractum</i>	<i>Setaria grisebachii</i>
<i>Elvira biflora</i>	<i>Spermacoce podocephala</i>
<i>Eragrostis intermedia</i>	<i>Tragoceros schiedeianum</i>
<i>Euphorbia heterophylla</i>	<i>Tridax procumbens</i>
<i>Evolvulus alsinoides</i>	
<i>Florestina pedata</i>	

En el Cuadro 4 se presentan los resultados del cálculo de los índices de similitud de Sørensen. En lo general se puede observar que no existe similitud entre los diferentes estadios, siendo únicamente los pares III-IV y III-VI los que muestran los valores más altos en la tendencia a tener mayor número de elementos afines. Teniendo la comparación de los pares siguientes: I-II (25%), II-III (23.88%), III-IV (41.46%), IV-V (28.57%) y V-VI (22.85%), es posible deducir una tendencia a disminuir la presencia de elementos afines a medida que aumenta el tiempo de abandono de las parcelas. La excepción a este patrón se observa entre el estadio III y IV donde se tienen más elementos (Fig. 6). La comparación entre los estadios I y VI muestra un coeficiente de similitud de 28.16%, lo cual reafirma un cambio contrastado entre la etapa inicial de abandono de las parcelas y la etapa en que la cubata decae y cede el espacio físico a elementos primarios del bosque tropical caducifolio.

Cuadro 4. Índices de similitud de Sørensen para los seis estadios sucesionales de *Acacia cochliacantha* del suroeste de Puebla.

PAR DE ESTADIOS COMPARADOS	INDICE DE SIMILITUD (%)
III-IV	41.46
III-VI	39.02
I-III	33.76
II-VI	32.78
IV-VI	31.57
I-IV	30.98
IV-V	28.57
I-VI	28.16
II-III	23.88
I-II	25.00
I-V	24.61
V-VI	22.85
III-V	21.05
II-V	18.18
II-IV	16.39

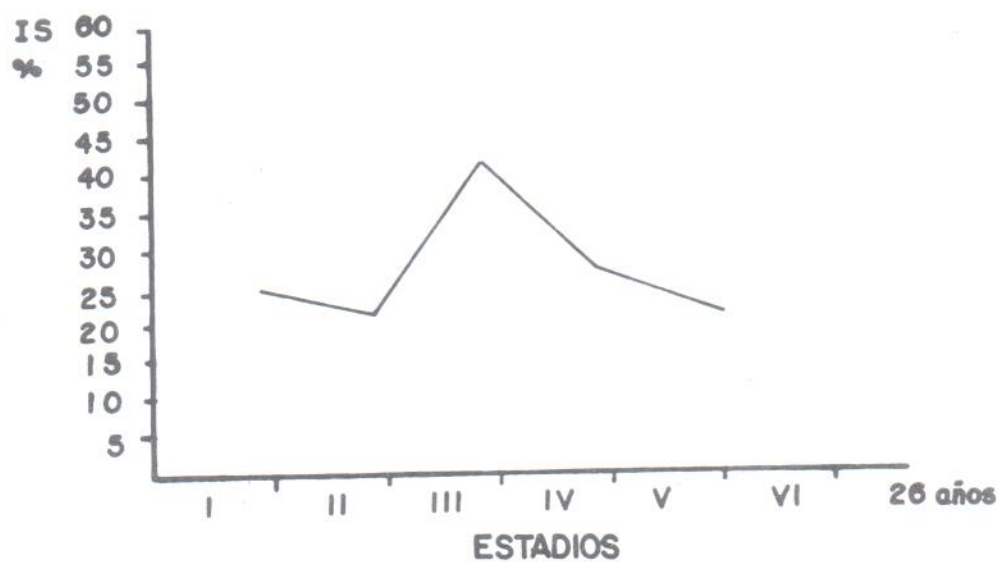


Fig. 6. Comportamiento del índice de similitud (%) entre los estadios contiguos dentro del proceso de sucesión vegetal en las cubateras del suroeste de Puebla.

4.3. Estructura de la vegetación

4.3.1. Densidad y dominancia

En el Cuadro 5 se observa un aumento gradual en el número de individuos por unidad de área, a medida que aumenta el tiempo de abandono de los terrenos agrícolas. Esta tendencia tienen un máximo de 1925 individuos /ha en el estadio III según podemos observar en la Fig. 7, para disminuir ligeramente en el estadio IV donde se contabilizó un promedio de 1825 individuos /ha.

En lo que se refiere al estadio V éste manifiesta un marcado descenso en el número de individuos, lo cual se correlaciona con el espaciamiento de 4.38 m que éstos tienen. En el estadio VI se nota un ligero aumento en el número de individuos dentro de la parcela.

Los valores de densidad encontrados en los diferentes estadios se encuentran definidos por dos factores fundamentales en el comportamiento de las comunidades vegetales. En primer lugar, debe señalarse la marcada presencia de *Acacia cochliacantha* en los primeros estadios hasta mostrar un decaimiento a partir del estadio III debido al envejecimiento de los individuos. En segundo lugar, debe señalarse que en los espacios que van dejando los individuos de cubata se aprecia un reemplazo de componentes del bosque tropical caducifolio como los encontrados en el estadio VI tales como los señalados anteriormente en el capítulo correspondiente a composición florística.

En el Cuadro 6 se observa el aumento gradual de los valores de área basal encontrados entre los estadios del I al IV como resultado del crecimiento en diámetro de la cubata no obstante la mortalidad que se va presentando con el avance en el tiempo de abandono de las parcelas de cultivo.

De acuerdo con la Fig. 8, el estadio V posee un marcado descenso en el valor de área basal al pasar de 1787.04 cm² en el estadio IV hasta 990.27 cm² dentro de la etapa en cuestión. La recuperación del valor de área basal se tienen en el estadio VI al registrarse 1535 cm²/100 cm² debido a la incorporación de elementos del bosque tropical caducifolio, los cuales se constituyen en un factor decisivo en el aumento de la dominancia.

Cuadro 5. Densidad absoluta observada en los diferentes estadios sucesionales de *Acacia cochliacantha* en el suroeste de Puebla.

ESTADIO	Ind/m ²	Ind/ha	DISTANCIA MEDIA (m)
I	0.09	900	2.94
II	0.1371	1371	2.70
III	0.1925	1925	2.49
IV	0.1825	1825	2.63
V	0.0625	625	4.38
VI	0.07625	762	3.33

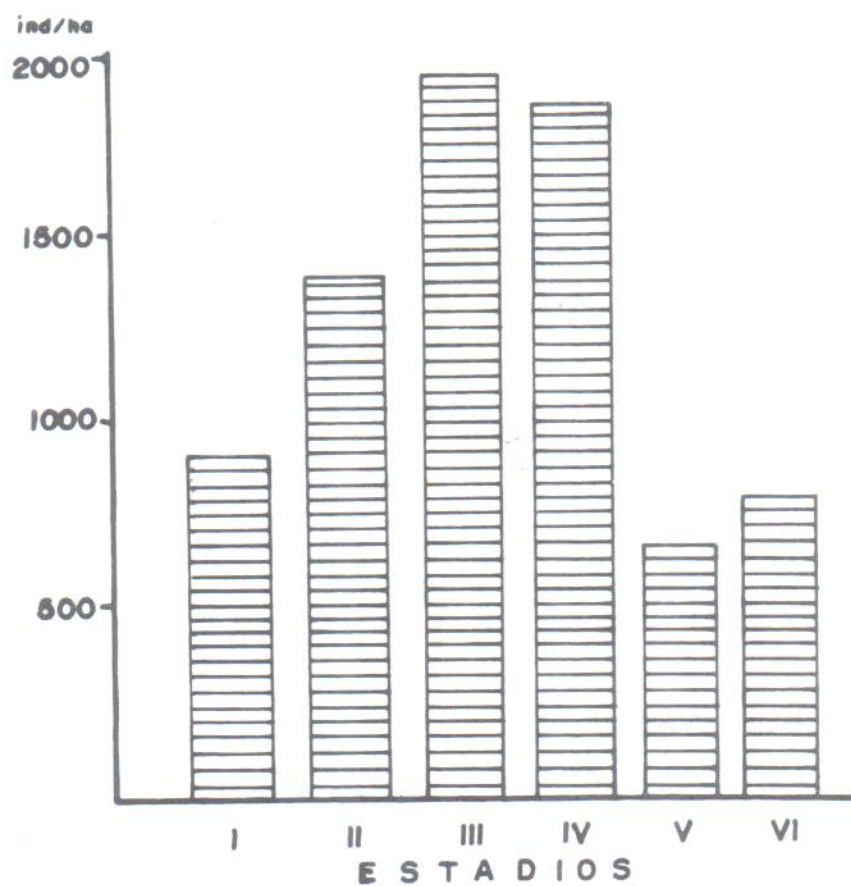


Fig. 7. Densidad absoluta en los diferentes estadios sucesionales de *Acacia cochliacantha* en el suroeste de Puebla.

Cuadro 6. Dominancia absoluta observada en los diferentes estadios sucesionales de *Acacia cochliacantha* en suroeste de Puebla.

ESTADIO	AREA BASAL (cm ² /100 m ²)
I	853.35
II	1111.31
III	1369.28
IV	1787.04
V	990.27
VI	1535.00

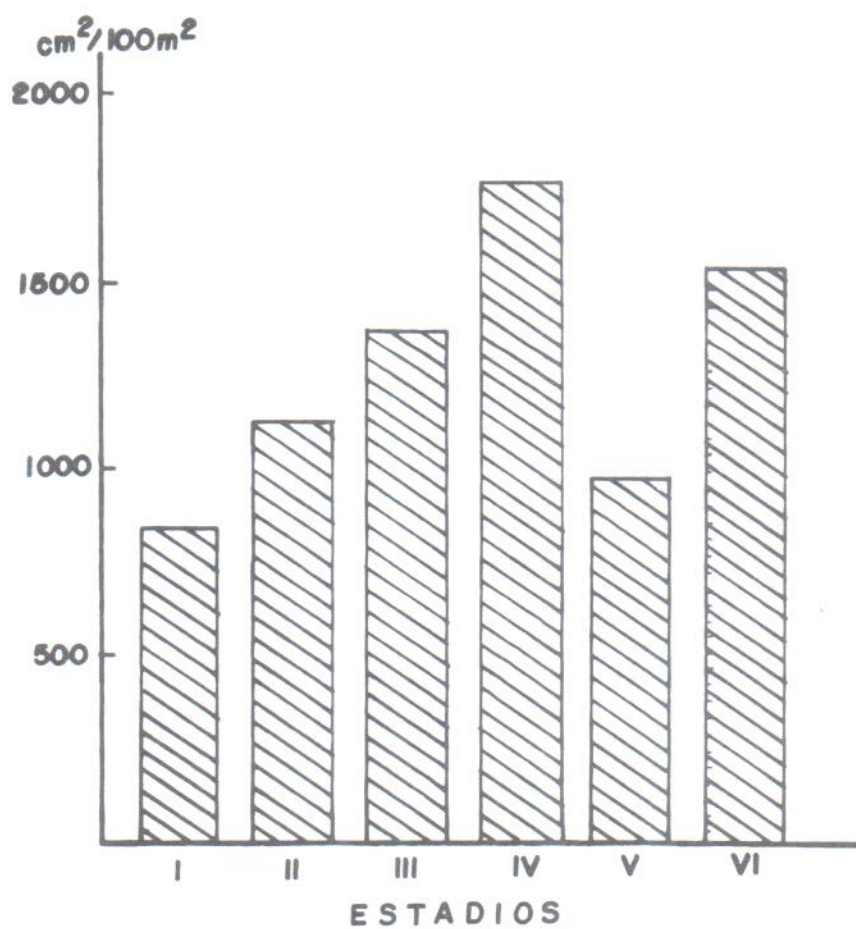


Fig. 8. Area basal media observada en los diferentes estadios sucesionales de *Acacia cochliacantha* en el suroeste de Puebla.

4.3.2. Estructura vertical

En el inicio del abandono de las parcelas agrícolas, se presenta la colonización del terreno por especies pioneras entre las que destacan *Acacia cochliacantha*, *A. farnesiana*, *Caesalpinia pulcherrima* y *Gliricidia sepium*, las cuales manifiestan una conspicua forma arbustiva llegando a tener una altura promedio de 2 m, sobresaliendo algunos individuos de *Acacia farnesiana* y *Caesalpinia pulcherrima* que se desarrollan rápidamente hasta alcanzar de 3 a 3.5 m de altura (Fig. 9).

Durante el estadio sucesional II se aprecia un control total de *Acacia cochliacantha* sobre el terreno, manifestando un acelerado desarrollo en su ramificación y conservando un promedio en la altura de los individuos de 2 a 2.5 m (Fig. 10). Debido a la alternancia de dos estaciones bien definidas: una de secas y otra de lluvias, durante el verano se observan las comunidades vegetales con la presencia de dos estratos característicos; uno de ellos es el que corresponde a los arbustos durante los primeros estadios sucesionales y que son mostrados en los perfiles fisonómicos que respaldan este trabajo de investigación, el otro lo constituye el herbáceo cuya manifestación sólo ocurre durante el período húmedo, teniendo una altura promedio dentro de los estadios I y II de 20 a 50 cm, las especies notorias son *Bidens pilosa*, *Chamaecrista nictitans*, *Elythraria imbricata*, *Gomphrena nitida*, *Sanvitalia procumbens* y *Tridax coronopifolia*. Siendo la excepción *Dalea leporina* ("escoba"), la cual presenta dentro de los claros alturas hasta de 1.60 m.

El estadio sucesional III denota dentro del perfil fisonómico una mayor altura de los individuos, *Acacia cochliacantha* manifiesta un mayor desarrollo vertical además de su dominancia en la comunidad vegetal (Fig. 11). La presencia de elementos del bosque tropical caducifolio comienza a observarse, tal es el caso de *Mimosa benthamii* al sobresalir de manera vigorosa alcanzando la altura de las cubatas dominantes. En el caso de *Conzattia multiflora* ésta apenas empieza a observarse en el estrato medio, sin embargo, en pocos años obtendrá el liderato en altura, pues por naturaleza esta especie es la dominante dentro del bosque tropical caducifolio de la región llegando a tener entre 15 a 18 m de altura, sobresaliendo del promedio de los árboles de esta formación vegetal. Otro aspecto a resaltar dentro del estadio III, es la profusa ramificación de los individuos teniendo como consecuencia un entrelazamiento de las copas de éstos. Finalmente, habrá de destacarse que durante el período de lluvias, el estrato herbáceo es bastante diverso cubriendo ampliamente el terreno.

El sitio representativo del estadio IV difiere en algunas características ambientales con respecto a los sitios de los estadios anteriores, una de ellas lo constituye la pendiente y pedregosidad del terreno, razón por la cual se puede señalar claramente una disminución en la altura de los individuos, más esta diferencia no es tan significativa si tomamos en consideración que *Acacia cochliacantha* no es una especie que se caracterice por un desarrollo en altura con el paso de los años, más bien veríamos que en este sitio la cubata ha alcanzado su máximo desarrollo vertical, mostrando una amplia ramificación y tendiendo a incrementar sus valores de área basal, es decir, engrosando sus tallos con el transcurso del tiempo. Las especies del bosque tropical caducifolio que se introducen a los terrenos de cubateras son de lento crecimiento y de porte bajo, debiendo señalar entre éstas a *Bursera copallifera*, *Crescentia alata*, *Haematoxylum brasiletto* y *Randia echinocarpa*.

Los estadios V y VI corresponden a los períodos de envejecimiento de la cubata, su altura máxima apenas rebasa los 5 m, lo cual define el estrato correspondiente a la especie pionera de estos terrenos abandonados. Por encima de éste, sobresalen las especies del bosque primario, las que al momento de realizar esta investigación mostraban una altura de 6 a 8 m, con sus particulares formas de crecimiento y ramificación. Las especies observadas en estos estadios fueron *Conzattia multiflora*, *Amphipterygium adstringens*, *Bursera aloexylon*, *Ceiba aesculifolia*, *Guazuma ulmifolia*, *Jacaratia mexicana*, *Eysenhardtia polystachya*, *Lysiloma divaricata*, *Mimosa bentharii* y *Ruprechtia fusca*. En el terreno de La Ciénega, correspondiente al estadio VI, fue notorio observar durante el período de lluvias, el predominio en altura y cobertura de la especie *Lagascea mollis* dentro del estrato herbáceo.

4.3.3. Estructura horizontal

En la primera etapa de la colonización de los terrenos abandonados, aparecen las especies pioneras con una tendencia de distribución agrupada (Whittaker, 1975 pp. 67-70), mostrando unos amplios claros de terreno desprovistos de vegetación arbustiva. El diámetro de copas oscila entre 1 a 2 m, sin mostrar todavía una ramificación profusa, ni engrosamiento de tallo y ramas (Fig. 9).

En el estadio II el terreno muestra una mayor cobertura de los individuos de *Acacia cochliacantha*, tendiendo a una distribución aleatoria donde las copas se aproximan, sin llegar a tocarse en su totalidad a excepción de pocos individuos. Es

posible caminar dentro de la cubatera procurando esquivar los puntos donde existen individuos que tocan las ramas de sus copas. La ramificación tiende a ser más profusa con incremento en el grosor del tallo de las cubatas.

Sin duda, la expresión máxima de las cubateras se alcanza en el estadio III, cuando las copas de los individuos se entrelazan y manifiestan el más alto porcentaje de cobertura sobre el terreno (Fig. 11); hacer la travesía por las cubateras de este tipo no es muy difícil, sin embargo, su altura y densidad obligan a ir caminando agachado para no topar con las ramas gruesas. El tipo de dispersión de la población en la comunidad es regular, quedando escasos claros del terreno, en los que penetra directamente el sol durante el periodo de lluvias. Como se señaló anteriormente, se tiene la más alta densidad y un valor intermedio en área basal; el engrosamiento del tallo de las cubatas es bastante notorio lo que permite la obtención de diámetros aceptables dentro del aprovechamiento de la leña. Bajo la espesa cobertura de las cubatas se desarrollan durante el verano una gran diversidad de especies que cubren el piso forestal.

Dentro del sitio que representa el estadio IV, se observa un tipo de dispersión agrupado, con la presencia de individuos de una copa ancha, alcanzando de 5 a 6 m de diámetro (Fig. 12), bajo ella crecen dominados algunos individuos de cubata y otras especies del bosque tropical caducifolio. Un rango distintivo de este estadio lo constituye el alto valor de área basal, siendo las cubatas de un grosor del tallo al nivel del suelo, bastante desarrollado debido a la edad que éstas han llegado. La cobertura herbácea durante el verano corresponde a especies intolerantes, debido a la apertura de claros que se tienen en estos terrenos.

En los estadios V y VI ocurre un tipo de dispersión agrupado como resultado de un factor de sustitución, pues en estos estadios la cubata envejece y paulatinamente va muriendo al grado de ir dejando los espacios de terreno vacíos de vegetación arbustiva y arbórea, las especies del bosque tropical caducifolio van incorporándose bajo la sombra de las cubatas que todavía están de pie y empiezan a sobresalir en altura y engrosando sus tallos. Con el tiempo quedarán como reemplazo de las cubatas, a efecto de iniciarse un proceso de diversificación de especies y una mayor cobertura del terreno para permitir la entrada de otras especies del bosque aledaño a estos terrenos de sucesión. Por el momento, en estos estadios la cubata ha alcanzado el mayor grosor en diámetro y la anchura de las copas muestran un promedio de 5 a 7 m de diámetro que se proyecta sobre el terreno. La apertura de claros y el tiempo de descanso a que han estado destinados

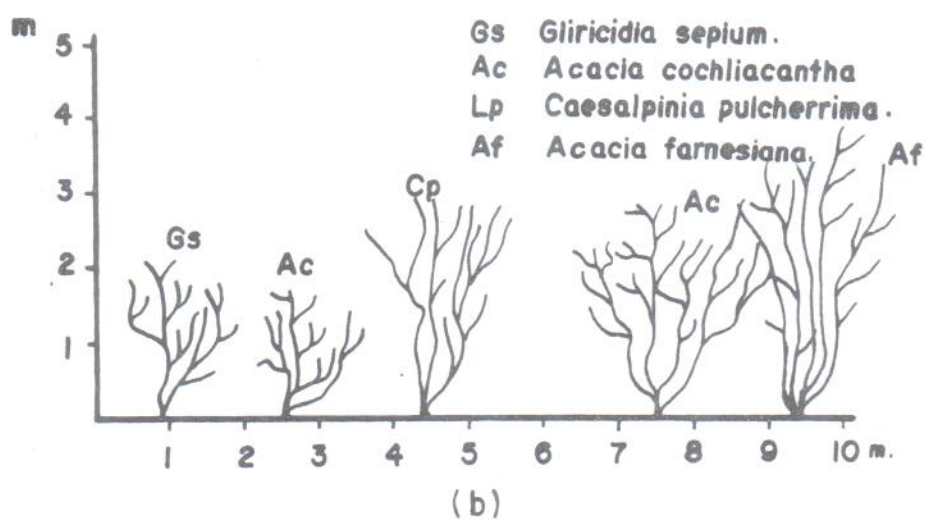
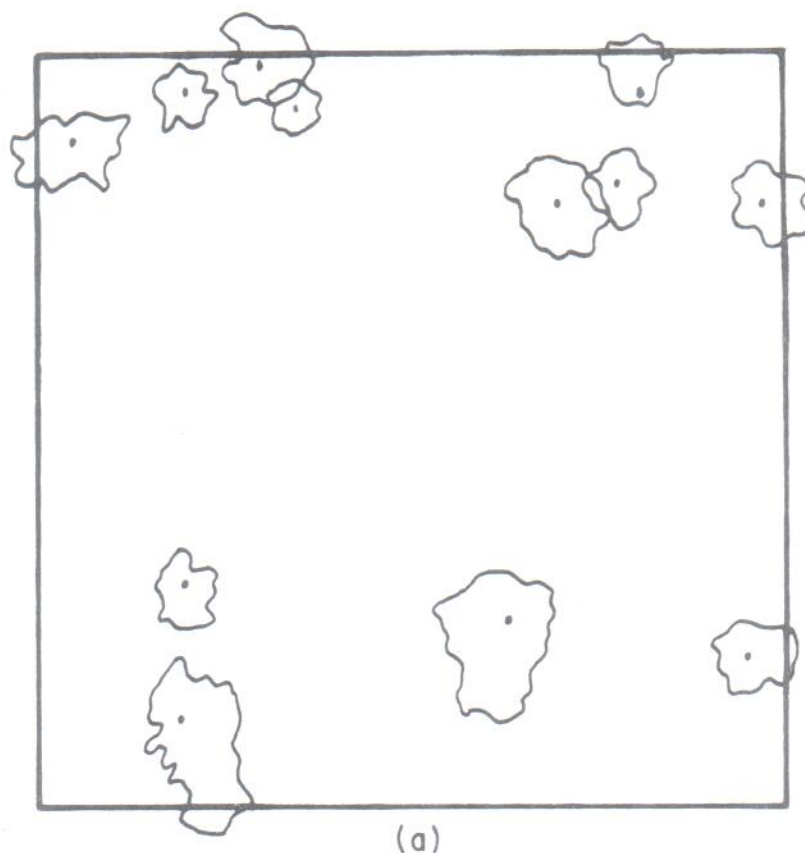


Fig. 9. Representación del estadio I de las cubateras del suroeste de Puebla: a) distribución espacial horizontal y b) vertical.

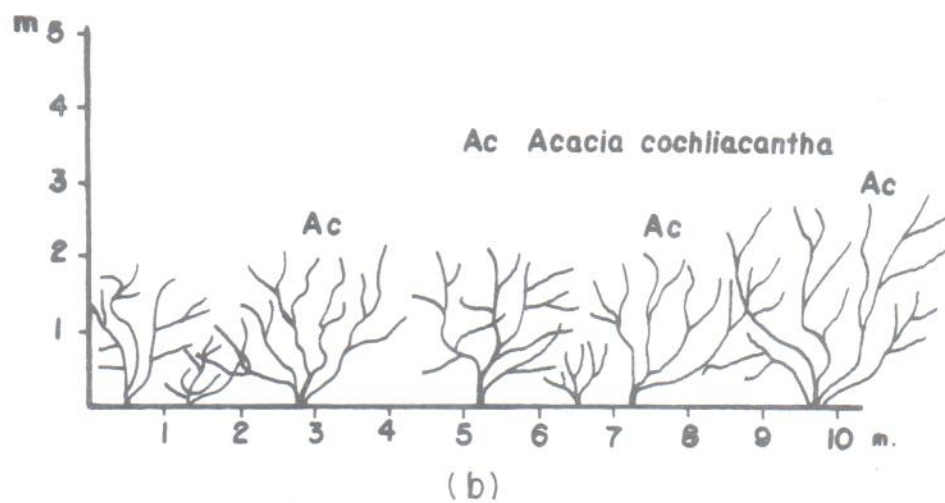
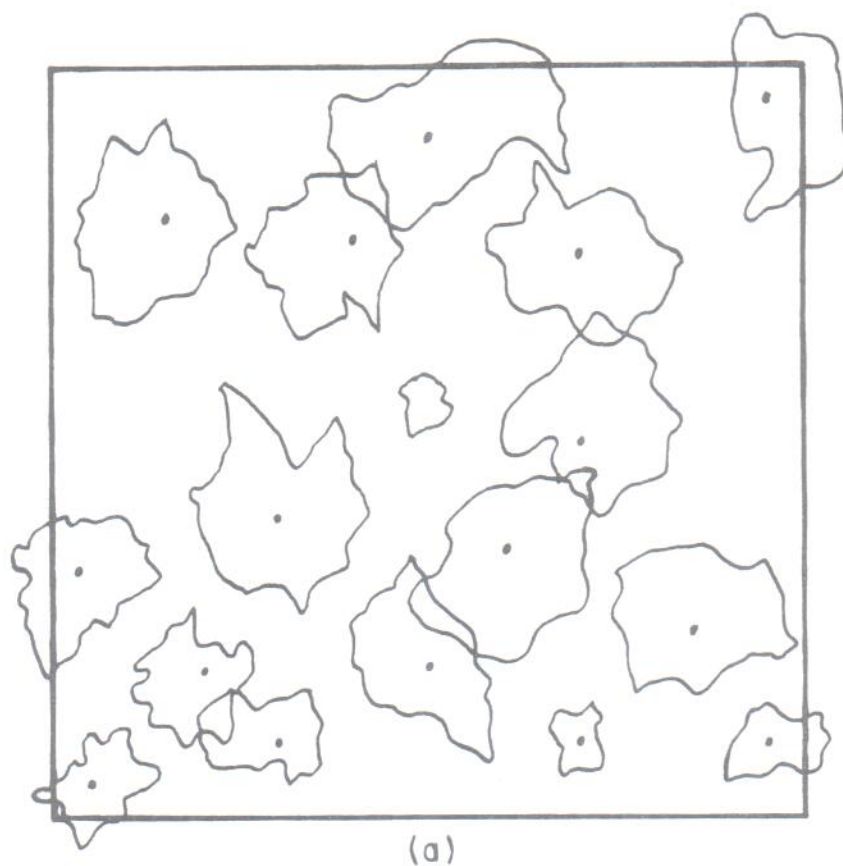


Fig. 10. Representación del estadio II de las cubateras del suroeste de Puebla: a) distribución espacial horizontal y b) vertical.

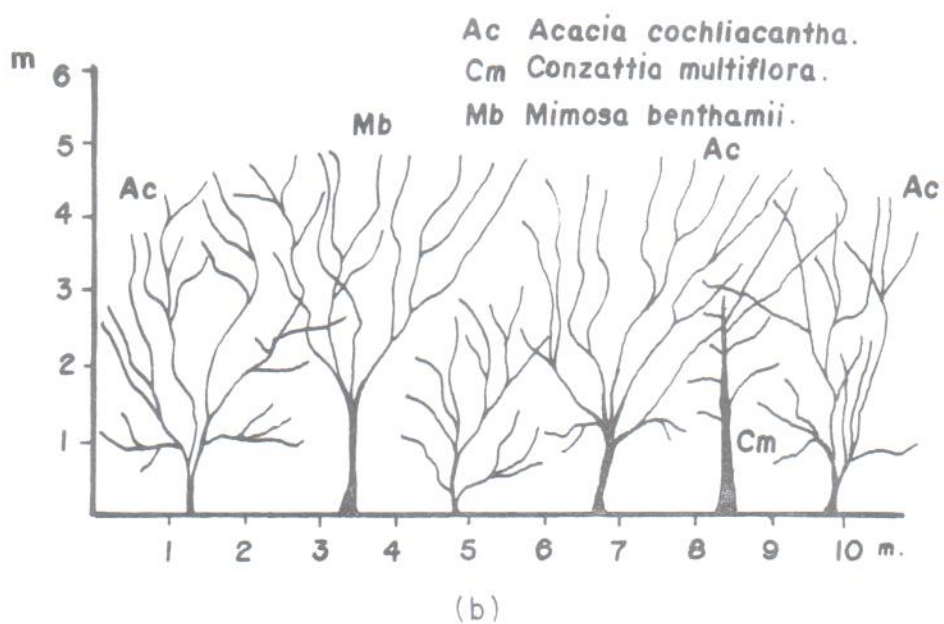
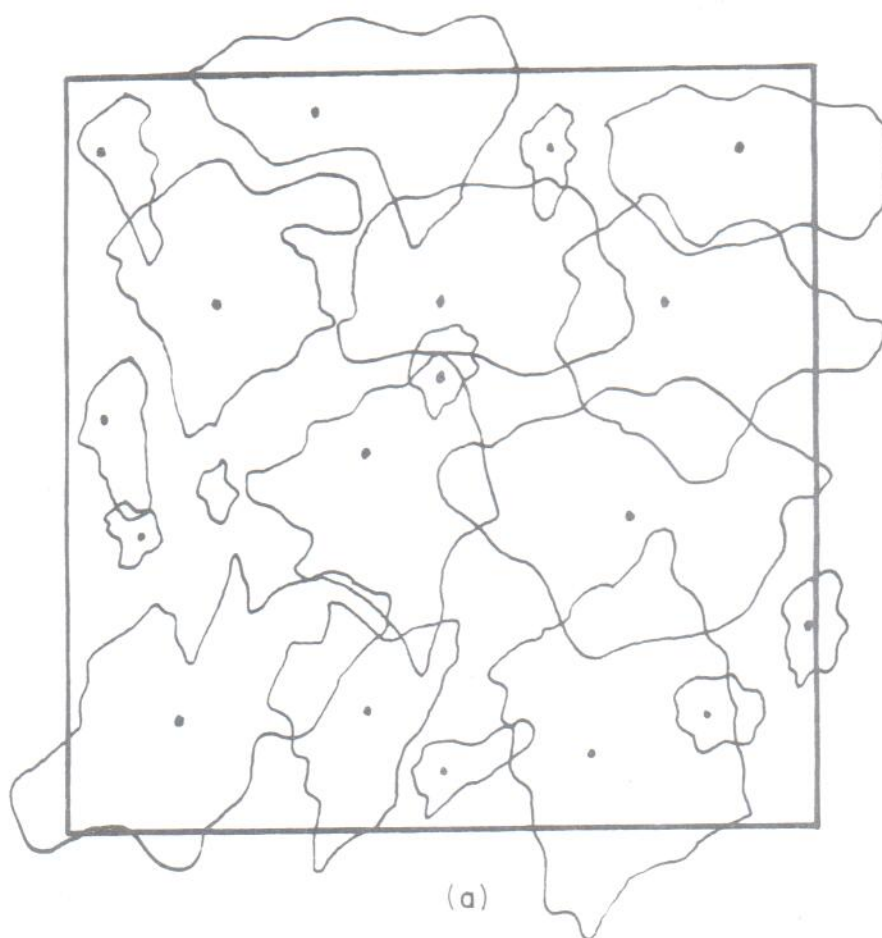
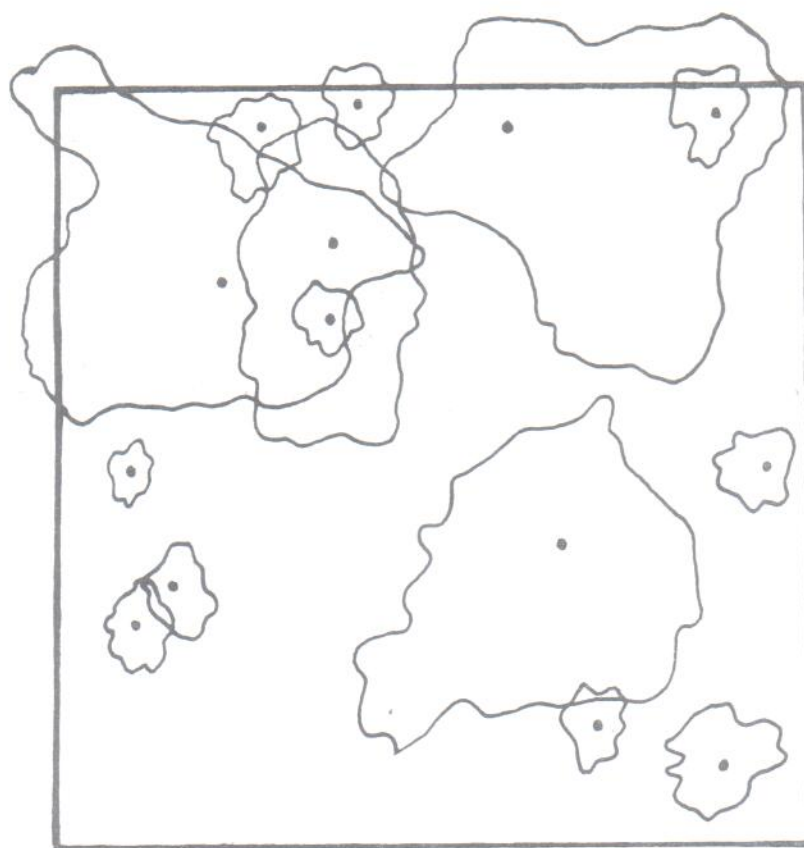


Fig. 11. Representación del estadio III de las cubateras del suroeste de Puebla: a) distribución espacial horizontal y b) vertical.



(a)

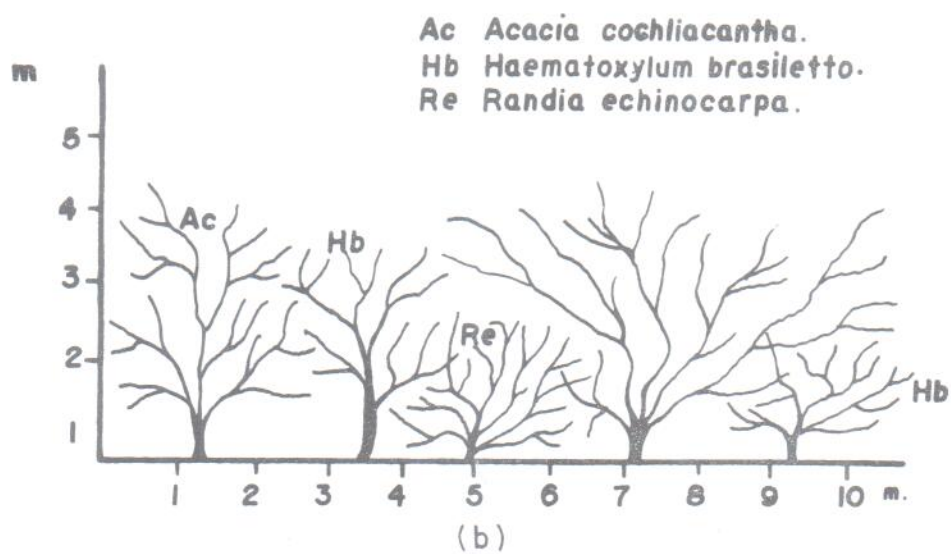


Fig. 12. Representación del estadio IV de las cubateras del suroeste de Puebla: a) distribución espacial horizontal y b) vertical.

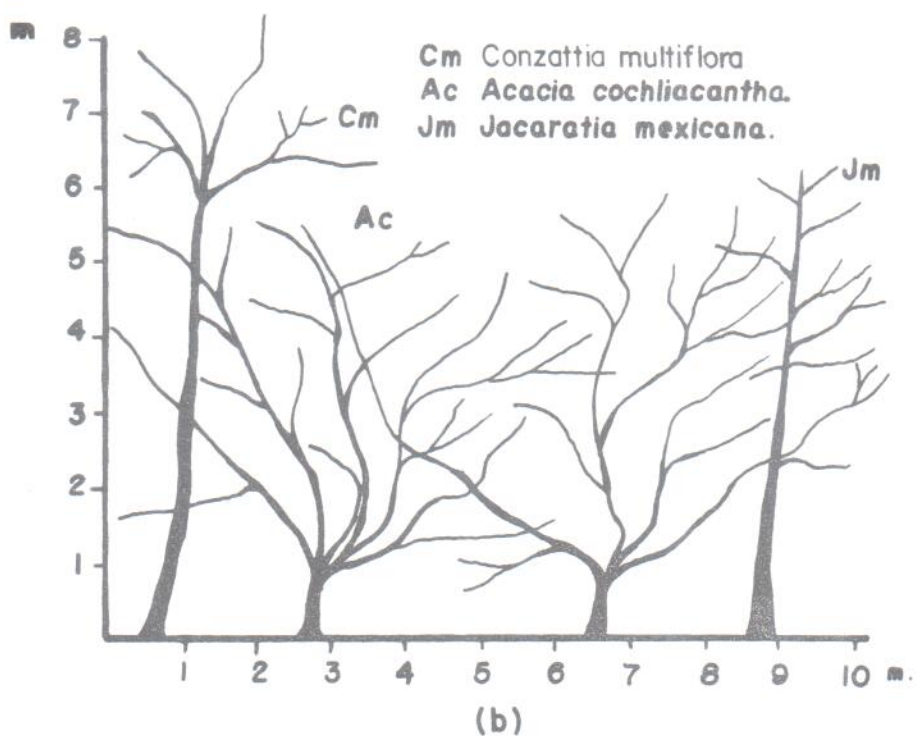
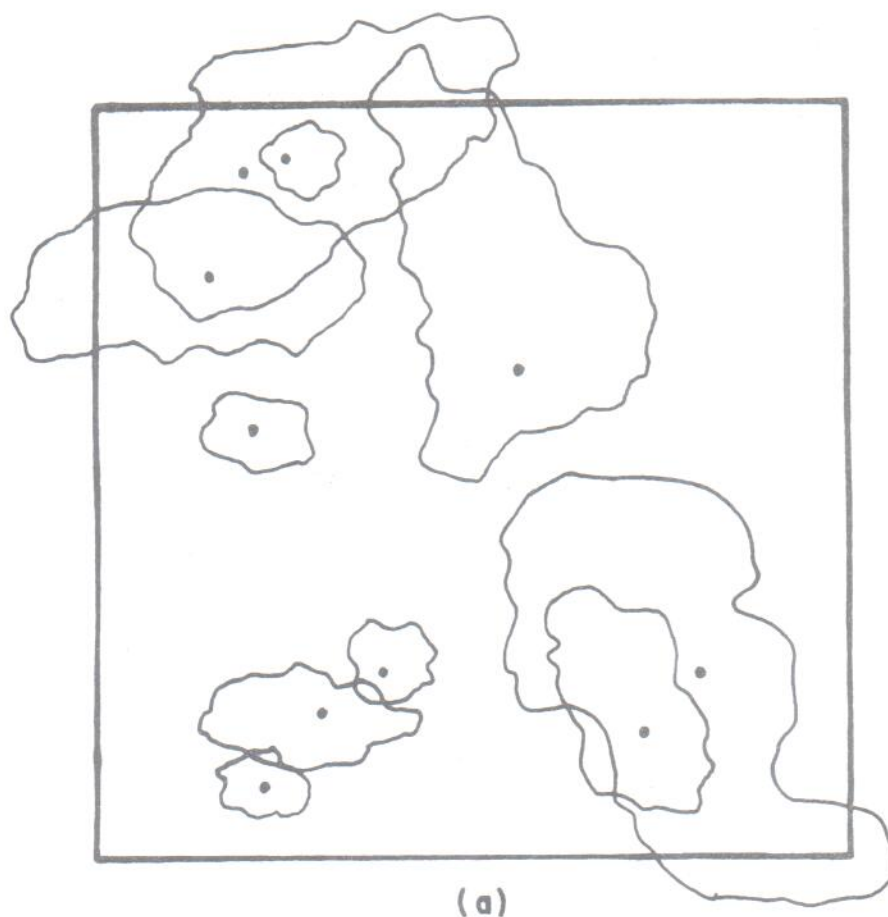


Fig. 13. Representación del estadio V de las cubateras del suroeste de Puebla: a) distribución espacial horizontal y b) vertical.

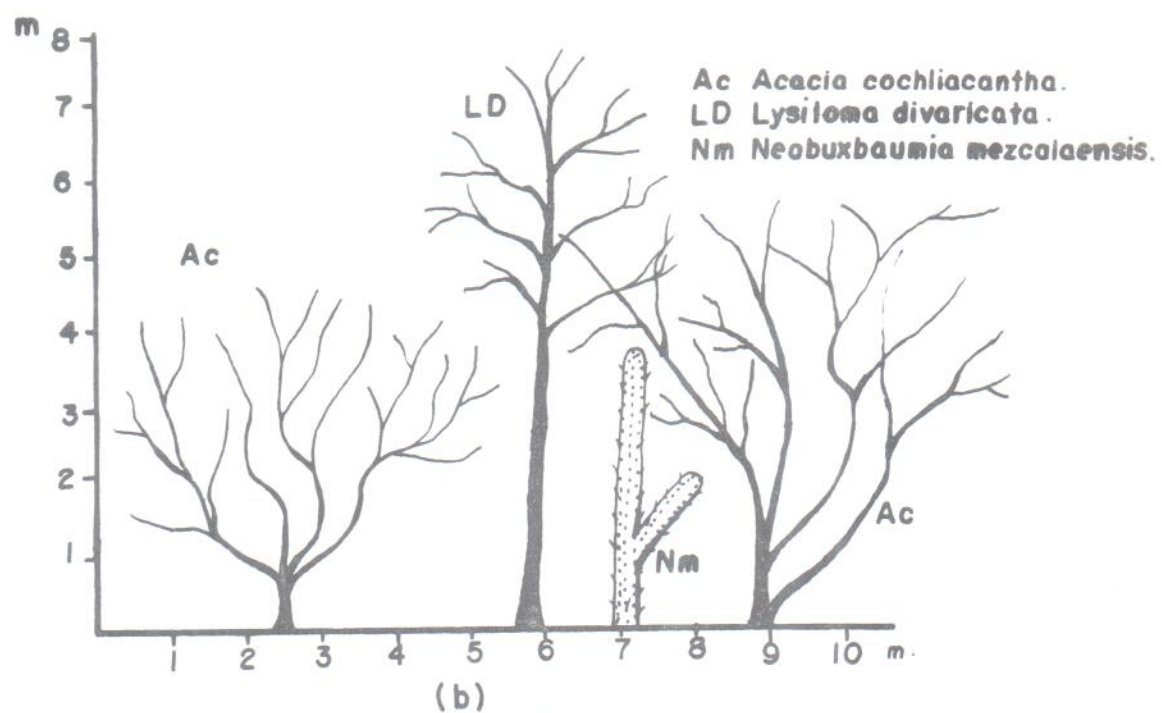
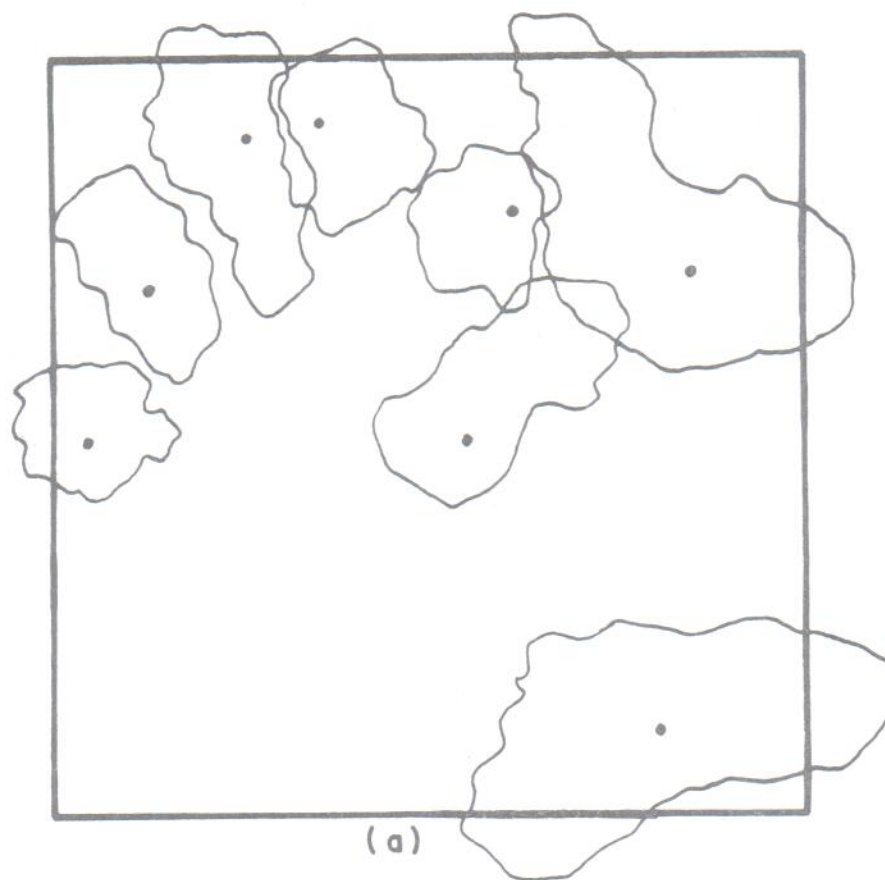


Fig. 14. Representación del estadio VI de las cubateras del suroeste de Puebla: a) distribución espacial horizontal y b) vertical.

estos terrenos dan la posibilidad para que durante el verano éstos se cubran de hierbas bastante altas como lo manifiesta *Lagascea mollis* al llegar a 1.20 m y una dominancia notable sobre otras especies.

4.4 Análisis de suelos

Los resultados del análisis de suelos (Cuadro 7) indican que éstos son en general de textura franco-arenoso y franco-arcillo-arenoso. El pH como se puede observar en la Fig. 15, en los dos primeros estadios se presentan con ligera acidez, teniendo una elevación en el estadio III para posteriormente estabilizarse en las últimas etapas, mostrándose como ligeramente alcalinos.

La conductividad eléctrica no muestra una tendencia clara de aumento a partir del abandono de los terrenos, existe un valor elevado en el primer estadio con un posterior descenso en los dos siguientes y una estabilización al final. Por el contrario, la materia orgánica como se observa en al Fig. 12, muestra un aumento continuo a lo largo de los diferentes estadios, de acuerdo con los valores encontrados los suelos son ricos en las tres primeras etapas, tornándose muy ricos en las fases finales del proceso sucesional estudiado, todo ello por acción de los microorganismos en la formación de ácidos húmicos y fúlvicos.

La presencia del nitrógeno en los suelos se encuentra relacionada con los contenidos de materia orgánica, por lo que existe una tendencia hacia el aumento a lo largo de los diferentes estadios sucesionales (Fig. 18). En relación a los contenidos de fósforo en estos suelos notamos un notable aumento con el avance de la sucesión (Fig. 19).

El potasio es necesario en los puntos del desarrollo de la planta, en la Fig. 20 no se aprecia una tendencia continua en la presencia de este elemento a lo largo de los diferentes estadios sucesionales, al igual que el elemento sodio. En contraparte el calcio y el magnesio si muestran una tendencia positiva, lo cual se muestra en las Fig. 21 y 22.

Cuadro 7. Resultados del análisis físico-químico de suelos, provenientes de terrenos sucesionales de *Acacia cochliacantha* en el suroeste de Puebla.

Parcela	pH	CE ds/m	MO -----%	NT ---	P ---ppm---	K ---	Ca ----Meq/100g	Mg -----	Na -----
I El Amate Blanco	6.75	1.97	3.14	0.173	6.13	370.90	8.79	2.43	0.22
II Malpaso	6.87	0.82	3.02	0.178	4.09	228.14	25.82	3.33	0.26
III La Lobera	7.66	0.47	4.10	0.238	8.18	491.12	29.16	2.58	0.05
IV Barranca de Alseseca	7.15	1.11	7.61	0.457	7.16	378.42	51.57	4.21	0.05
V El Caracol	7.32	1.17	9.05	0.552	34.78	1369.76	28.54	7.65	&
VI La Ciénega	7.16	1.11	24.11	1.567	59.34	1038.14	34.46	3.30	0.05

Arena -----	Limo -----%	Arcilla -----	Clasificación textural
59.12	31.28	9.60	Franco arenoso
63.12	23.28	13.60	Franco arenoso
59.12	25.28	15.60	Franco arenoso
45.12	25.28	29.60	Franco arcillo arenoso
47.12	29.28	23.60	Franco arcillo arenoso
61.12	25.28	13.60	Franco arenoso

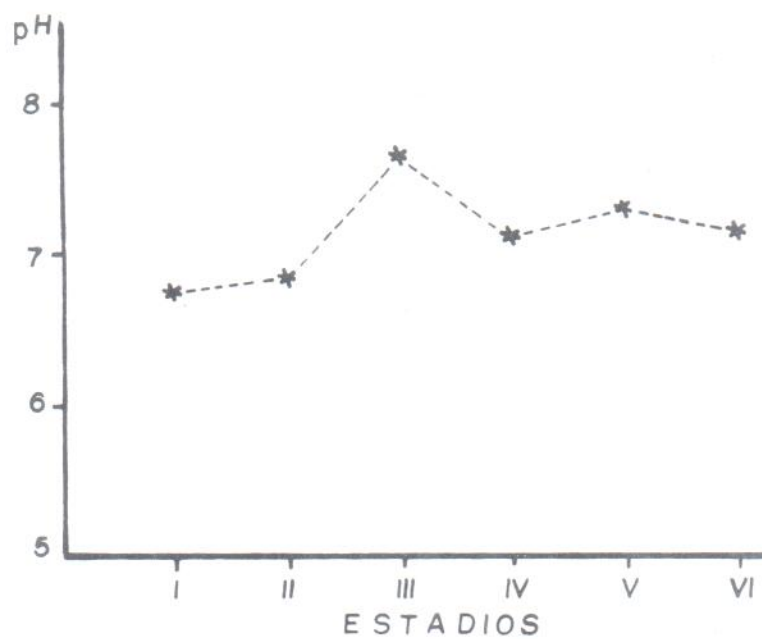


Fig. 15. Cambios del pH en los suelos de los diferentes estadios sucesionales.

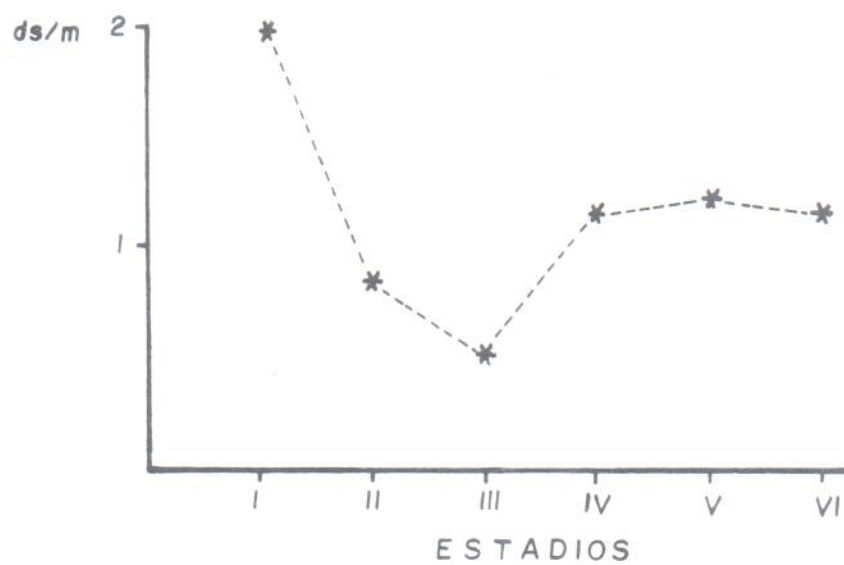


Fig. 16. Conductividad eléctrica en los suelos de diferentes estadios sucesionales.

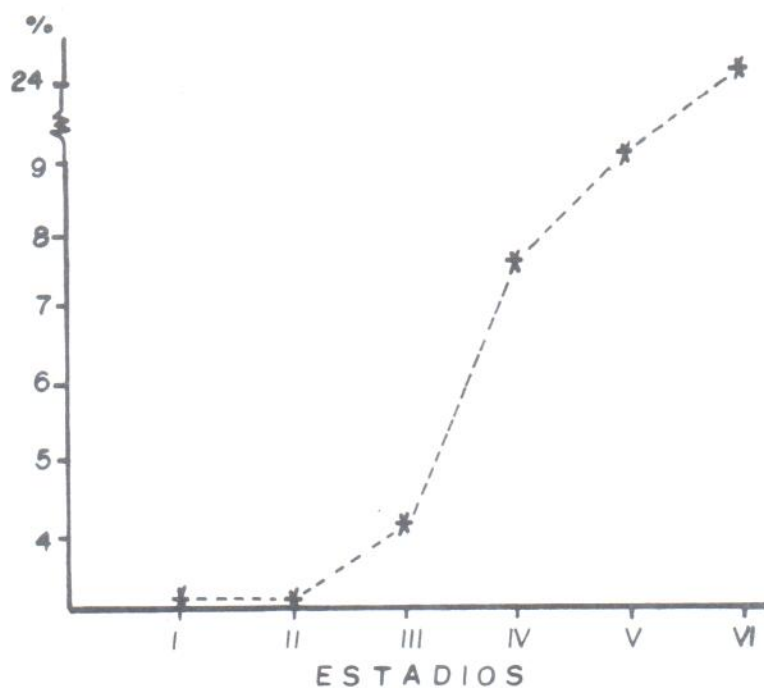


Fig. 17. Materia orgánica en los suelos de los diferentes estadios sucesionales.

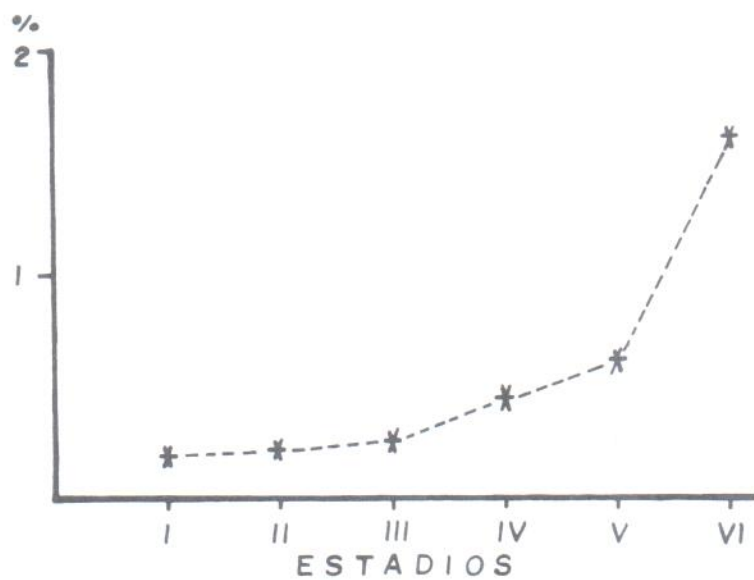


Fig. 18. Nitrógeno total en los diferentes estadios sucesionales.

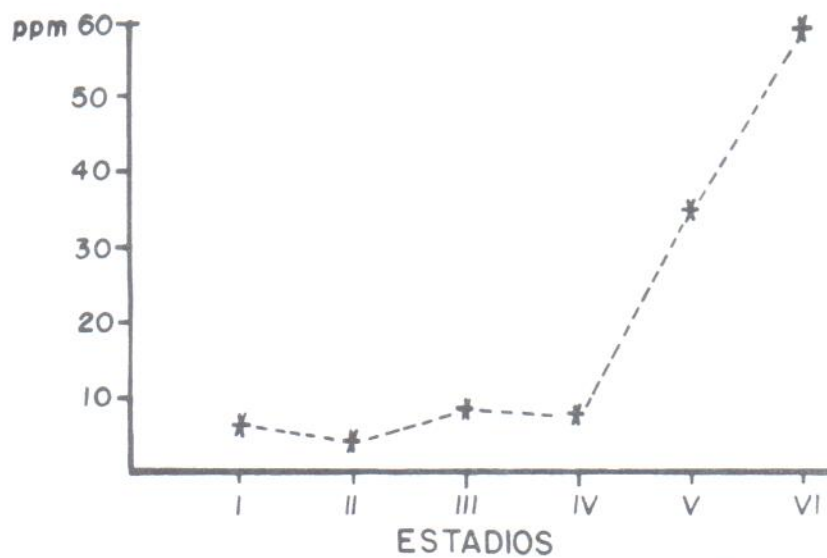


Fig. 19. Contenido de fósforo en los suelos de los diferentes estadios sucesionales.

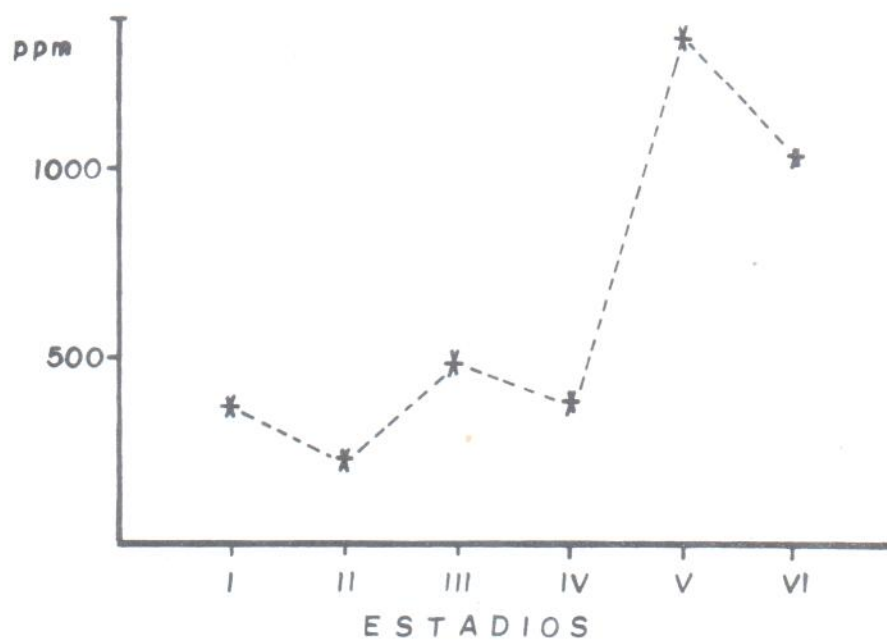


Fig. 20. Contenido de potasio en los suelos de los diferentes estadios sucesionales.

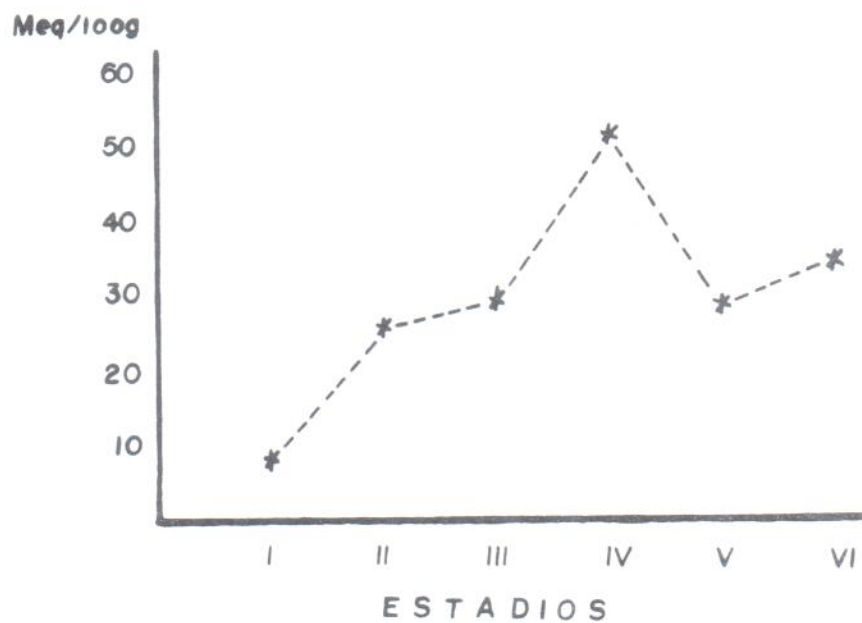


Fig. 21. Contenido de calcio en los suelos de los diferentes estadios sucesionales.

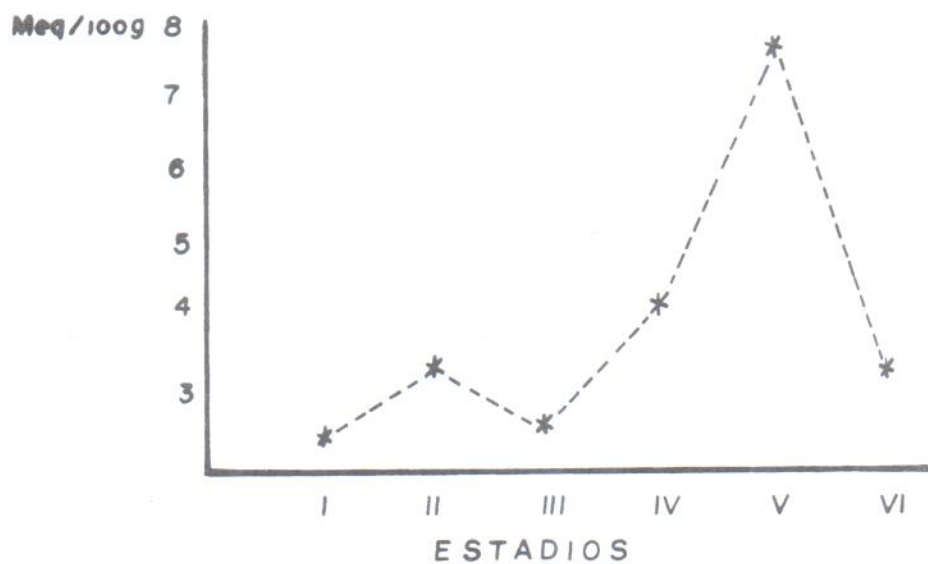


Fig. 22. Contenido de magnesio en los suelos de los diferentes estadios sucesionales.

5. DISCUSION

5.1. Sucesión florística

Durante el primer intervalo de tiempo, posterior al abandono de los terrenos de cultivo, las especies con características de ser colonizadoras manifiestan su predominancia dentro de las parcelas estudiadas. Confirmando el planteamiento de Egler (1954), observamos la tendencia sucesional como parte de la composición florística inicial, proceso en el cual las diásporas de las especies habrían arribado al terreno durante el desarrollo del cultivo y permanecido en forma latente dentro del banco de semillas.

Al ocurrir el abandono de las parcelas, las especies con estrategia "r" (Mac Arthur y Wilson, 1967; Pianka, 1970) expresan su dominancia sobre el terreno. En el estrato arbustivo, *Acacia cochliacantha* manifiesta su mayor capacidad para ocupar el estrato superior, superando a *Acacia farnesiana*, *Caesalpinia pulcherrima* y *Gliricidia sepium*. Al presentarse las lluvias del verano, el estrato herbáceo se cubre de especies oportunistas e invasoras entre las que destacan por su abundancia *Acalypha erubescens*, *Amaranthus hybridus*, *Chamaecrista nictitans*, *Lagascea mollis*, *Sanvitalia procumbens* y *Setaria grisebachii*.

Conforme avanza el tiempo de abandono, es posible observar en los estadios II y III, el dominio casi absoluto de *Acacia cohliacantha* dentro del estrato arbustivo, de tal forma que muestra un dosel bastante cerrado y por consecuencia un manifiesto sombreado en el sotobosque al presentarse la temporada de lluvias. En el estrato herbáceo se nota la aparición de nuevas especies, sustituyendo a algunas que estuvieron manifiestas durante la primera etapa.

A partir del estadio IV se aprecia la decadencia de algunos individuos de *Acacia cochliacantha* y el ingreso dentro de la comunidad vegetal de algunos elementos del bosque tropical caducifolio, siendo notorios *Guazuma ulmifolia*, *Bursera copallifera*, *Haematoxylum brasiletto* y *Conzattia multiflora*. Con el inicio de la mortalidad de los individuos de cubata y la consecuente apertura de espacios dentro del sotobosque, se nota la reaparición de especies intolerantes que ocurren en el primer estadio sucesional. Sin

embargo, al cambiar las condiciones de suelo y microclima dentro de las parcelas, como parte de la tendencia sucesional (Odum, 1972; Whittaker, 1975) ocurre el proceso de sustitución de especies. Si bien, los cambios no son muy contrastados, la competencia de especies herbáceas se manifiesta entre las especializadas y las generalistas. Ante las nuevas condiciones del suelo observamos del estadio V la incorporación de algunas especies como *Anoda cristata*, *Dicliptera hankeana*, *Euphorbia subreniformis*, *Milleria quinqueflora*, *Nissolia fruticosa* y *Sclerocarpum papposum*.

Después de cerca de 26 años de abandono de una parcela y cuando *Acacia cochliacantha* se encuentra en plena decadencia, la composición florística denota cambios significativos al aparecer los elementos primarios del bosque tropical caducifolio de la región, la presencia de *Amphipterygium adstringens*, *Bursera aloexylon*, *Ceiba aesculifolia*, *Conzattia multiflora*, *Eysenhardtia polystachya*, *Lysiloma divaricata* y *Ruprechtia fusca*, así lo confirman. El estrato herbáceo denota la incorporación de algunas especies como *Brachiaria fasciculata*, *Commelina erecta*, *Florestina pedata*, *Evolvulus alsinoides* y *Physalis chenopodifolia*. Entre las especies que permanecen desde el primer estadio habrá que mencionar las siguientes: *Acalypha erubescens*, *Amaranthus hybridus*, *Chamaecrista nictitans*, *Sanvitalia procumbens*, *Setaria grisebachii* y *Lagascea mollis*. Sin embargo, sólo esta última especie logra destacar dentro de la competencia por los nutrientes y el espacio al manifestar una mayor dominancia sobre el terreno.

El cálculo de índices de similitud de Sorensen nos permiten reafirmar lo planteado por Egler (1954) sobre su propuesta acerca de la tendencia sucesional en terrenos abandonados, pues no existe una afinidad estrecha entre las diferentes parcelas al no rebasar ni siquiera el 50% de similitud. En lo que se refiere al número de especies colectadas en las diferentes parcelas (Apéndice B) se considera ligeramente superior a las registradas por Zambrano (1985) dentro de acahuales de la región de Uxpanapa, Ver. al señalar una flora total de 114 especies comprendidas en 55 familias contrastando las 125 especies colectadas en 35 familias de este estudio, no sin antes tomar en consideración las diferencias ambientales.

5.2. Cambios estructurales en la vegetación

En las primeras etapas del proceso de sucesión, es notorio el aumento de la densidad de individuos de *Acacia cochliacantha*, de tal manera que en el intervalo de 11 a

15 años se aprecia el más alto valor con 1925 individuos por hectárea. En el intervalo siguiente inicia la disminución de los valores de densidad debido al envejecimiento de la cubata y la muerte de algunos individuos hasta caer a su valor más bajo en el intervalo de 21 a 25 años en el que se observa un promedio de 625 individuos por hectárea con un espaciamiento medio de 4.38 m. En el último estadio, correspondiente a un tiempo de abandono mayor a 26 años, se observa un incremento en el valor de densidad cercano a 762 individuos por hectárea con un espaciamiento medio de 3.33 m. Una explicación al aumento de la densidad en la última etapa del presente estudio se debe al incremento en el factor de mortalidad de la cubata y al reemplazamiento de estos individuos por las especies del bosque tropical caducifolio.

Centeno (1989) señala que "el comportamiento de la sucesión vegetal, en cuanto a la densidad es tal que en las primeras etapas el número de individuos se incrementa en la medida en que la comunidad tiende hacia etapas más estables, hasta un punto en que la densidad tiende a disminuir. Así que, en las etapas más maduras, la densidad es baja, o sea que se presentan muchas especies pero un bajo número de individuos". En sus resultados al estudiar los acahuals derivados de selva mediana subperennifolia encontró que en la etapa más joven, correspondiente a 11 años de ocurrida la perturbación, una sólo especie, *Lysiloma bahamensis* conocida localmente como "tzalam" proporciona el 63% del total de la densidad; en tanto que en la etapa más avanzada, las tres especies más frecuentes "papelillo" (*Alseis yucatanensis*), "mamba" (*Pseudolmedia oxyphyllaria*) y "zapotillo" (*Pouteria unilocularis*), aportan apenas el 47% de la densidad total del sitio.

Observaciones de este tipo encontró Cházaro (1977) al estudiar los huizachales de diferentes edades del centro de Veracruz, estableciendo los hechos siguientes: "La comunidad es sumamente densa en sus primeros 10 años, hasta más de 5000 individuos por hectárea, después, debido a la fuerte competencia por luz y espacio, se van eliminando las más débiles, así, en un huizachar de 15 a 20 años, sólo se encontraron alrededor de 4000 individuos por hectárea; en huizachares de más de 30 años, la eliminación es más dramática, 200 individuos por hectárea, además de que se nota la penetración en el sotobosque de un estrato arbustivo, y en el estrato arbóreo han penetrado otras especies.

El parámetro de dominancia absoluta, manifiesta una tendencia similar a la expresada por la densidad a lo largo del proceso de sucesión. A partir del estadio sucesional I hasta el IV se aprecia un aumento continuo del valor de área basal, como resultado del incremento en diámetro de la cubata hasta alcanzar un valor máximo de

17.87 m²/ha. Al presentarse el factor de mortalidad en el estadio V disminuye el área basal a 9.90 m²/ha, para volver a incrementarse a 15.35 m²/ha en el estadio VI como consecuencia de la incorporación de los elementos del bosque tropical caducifolio.

Debido a que el área basal es uno de los parámetros estructurales el cual permite observar qué especies imprimen la fisonomía y conforman la estructura de la vegetación, siendo por lo tanto de gran importancia hacer notar cuántas y cuáles especies aportan el mayor porcentaje del área basal. En el estudio de la vegetación secundaria de la región de Escárcega, Camp. Centeno (1989) encontró que en el acahual de 11 años la especie *Lysiloma bahamensis* aportaba 9.1696 m²/ha de área basal correspondiente a un 68.20% del total, seguida por *Bursera simaruba* con 1.1084 m²/ha correspondiente a un 8.24% del total. En el acahual de 17 años *Lysiloma bahamensis* aparece también mostrando su dominancia al registrar 9.5353 m²/ha correspondiente al 51.51% del total, seguida por *Piscidia piscipula* y *Bursera simaruba* con 2.8588 y 1.00 cm²/ha respectivamente. En el acahual de 23 años el "tzalam" pierde su dominancia al ser reemplazada por las especies de la selva mediana subperennifolia. Siendo notorio el hecho de que a medida que la sucesión avanza hacia etapas más estables, el área basal se reparte entre un mayor número de especies. Esto se refleja en la disminución del porcentaje de área basal, aportado por las especies dominantes.

Lo anterior se reafirma en el estudio de Ruiz (1988) dentro de la misma región de Escárcega, Camp. al estudiar los acahuales dominados por *Lysiloma bahamensis* según podemos observar en el Cuadro 8.

Cuadro 8. Índices de distribución y dominancia de los acahuales dominados por *Lysiloma bahamensis* en el Campo Experimental "Eduardo Sangri Serrano" de Escárcega, Camp.

EDAD DE LOS ACAHUALES (AÑOS)	INDICE DE DISTRIBUCION	INDICE DE DOMINANCIA
9	5.6860	118225.44
12	8.4432	343825.34
25 ("A")	1.7804	61449.11
25 ("B")	0.7044	12474.00

Fuente: Ruiz, 1988.

En relación con los cambios en la estructura vertical, es notorio que en el estadio sucesional III, *Acacia cochliacantha* alcanza su máxima altura, por lo que al presentarse el envejecimiento y posterior mortalidad, estos individuos serán superados en altura por los primeros árboles colonizadores provenientes del bosque tropical caducifolio, tal y como se aprecia en los danserogramas de las Figs. 23 y 24. Debido a su dominancia manifiesta, sólo se presentan dos estratos en este tipo de comunidades vegetales; la multiestratificación será posible hasta que la cubata sea totalmente reemplazada por los elementos primarios del bosque tropical y en función de la tendencia que se manifieste conforme a la teoría del policlímax reconocida por Tuxen y Diemont (1937), Diemont (1938) y Richard (1961); citados por Whittaker (1934).

Las cubateras del suroeste de Puebla muestran diferencias estructurales con la vegetación secundaria de la Península de Yucatán, pues de acuerdo con Ilsley y Hernández (1980), el "hubché"* de dos años presenta un solo estrato, con una altura media de 1.5 m y gran densidad de subarborescentes. En el "hubché" de seis años, se empiezan a diferenciar estratos, el superior formado por arbustos principalmente, el intermedio, por árboles de crecimiento más lento y el inferior por plantas y herbáceas. La altura media es de 2.5 m y la máxima de 5 m. A los 16 años, la altura media es de 3.5 m, la máxima de 6.5 y el estrato superior está formado por árboles. En el monte alto, los estratos son cuatro. El superior más o menos de los 9 a los 12 m de altura, el siguiente de 5 a 9, el otro de uno a tres y el inferior menos de un metro.

La distribución horizontal de *Acacia cochliacantha* manifiesta su máxima cobertura en la etapa sucesional III debido al incremento de la densidad (1925 ind/ha) y al patrón de crecimiento de la copa que tiende a ser profusamente ramificada y de forma aparasolada, logrando con ello cubrir casi totalmente el terreno. Con la decadencia de la cubata, los estadios posteriores permiten observar un aumento gradual en la apertura del dosel, no pudiendo ser cubiertos esos claros debido al tipo de copas que presentan los nuevos colonizadores. Estas aperturas del terreno serán aprovechadas por las plantas herbáceas, las que en función de los cambios edáficos dentro de cada parcela será su expresión de composición florística y sobre todo los valores de biomasa tal y como se muestra en el Cuadro 9, donde se muestra un incremento gradual de ésta a medida que transcurre el tiempo de abandono dentro de las parcelas.

* El "hubché" es un terreno con uno a 20 años de descanso

Cuadro 9. Valores de biomasa del estrato herbáceo, referidas a peso fresco y peso seco, muestreadas en cuadros de 1x1 m a diferentes intervalos de edad en las parcelas de sucesión.

INTERVALO DE EDAD	CUBATERA MUESTREADA	PESO FRESCO (g)	PESO SECO (g)
1 - 4	La Lobera I	775	213
	Tierra Blanca I (suelo ácido)	618	181
	Tierra Blanca II (suelo alcalino)	623	274
5 - 10	La Lobera II	396	110
	Malpaso	297	127
	La Laguna	555	194
	Los Cuauilotes	1512	421
11 - 20	Tierra del Zopilote	1071	282
	Loma del Copalero	946	259
	Alseseca	613	279
> = 21	El Caracol	807	223
	Tierra del Huevo de Oro	1677	432
	La Ciénega	1961	554

Nota: Septiembre de 1990.

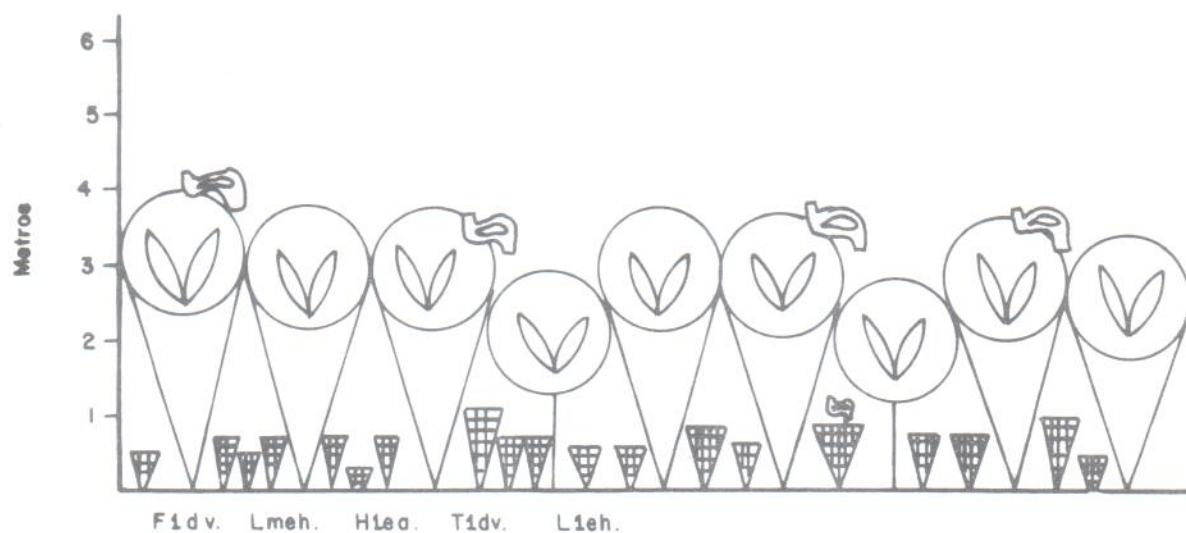


Fig. 24. Dancerograma del estadio sucesional III (11-15 años).

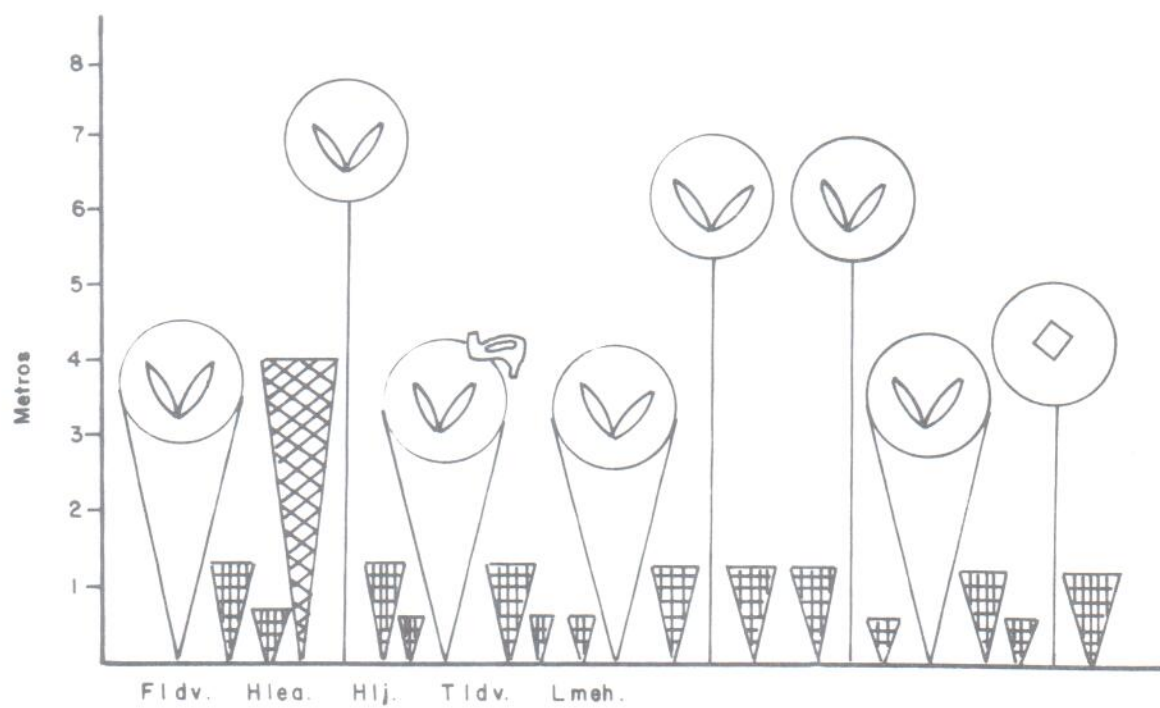


Fig. 25. Dancerograma del estadio sucesional VI (>26 años).

5.3. Relación suelo-vegetación

Entre las razones que obligan al descanso de la milpa, se han mencionado la pérdida de la fertilidad del suelo y la gran cantidad de arvenses que se presentan en el segundo año de cultivo (Illsley y Hernández, 1980). Estos autores citan a Steggerda (1941) quien sostiene que en una milpa-caña (milpa en segundo año de cultivo) aparece mayor cantidad de arvenses, por las semillas del primer año y que esto es lo que hace bajar los rendimientos. También señalan que él mismo tuvo una milpa experimental, donde deshierbando de raíz-sostuvo los rendimientos durante ocho años de cultivo continuo.

En el estudio de Mariaca (1988) se concluye que el manejo continuo de una milpa por seis ciclos, repercute en una sensible disminución de materia orgánica, fósforo aprovechable, potasio intercambiable, carbonato de calcio (en condiciones de quema), calcio asimilable y en una basificación de los suelos. Dentro de la región suroeste de Puebla al cultivar durante dos o tres años continuos una parcela, se hace obligado dar un descanso al terreno, de ahí que al analizar las muestras de suelos correspondientes a estas áreas abandonadas, es posible deducir que éstos logran una mejoría en la recuperación de la materia orgánica pues al comparar lo mostrado en el Cuadro 10, existe un nivel satisfactorio de este componente del suelo dentro de los estadios avanzados.

Continuando el contraste de resultados sobre materia orgánica, observamos que en el estudio de García y Razo (1991) al analizar muestras de suelo del bosque natural encontraron entre sus valores más altos los siguientes: 15.4 en la asociación *Quercus glaucoides*-*Brongniartia mertonii*; 14.7 en la asociación *Bursera spp.*-*Brongniartia argentea* y 12.7 tanto en el palmar de *Brahea dulcis* f. *humilis* como en la asociación de *Haematoxylum brasiletto*, distantes al valor de 24.11 observado en el estadio VI del presente estudio.

En relación con los contenidos de macronutrientes en los diferentes estadios sucesionales y al hacer una comparación con lo reportado por García y Razo (1991) para diez asociaciones del Suroeste de Puebla (Cuadro 11), se puede deducir que en las etapas avanzadas de la sucesión los contenidos de nitrógeno total son superiores a la de la mayor parte de las asociaciones vegetales, además de resaltar el hecho de que en el estadio VI se registra un valor de 1.567% que es mayor al registrado en el palmar con 0.83%, el más alto obtenido dentro de ese estudio.

Los contenidos de fósforo y potasio en los estadios avanzados de la sucesión, muestran también valores superiores a los observados en el bosque natural. Bajo estas condiciones, es indudable que esta recuperación de la fertilidad de los suelos dentro de los terrenos abandonados, resultan favorables para los cultivos agrícolas a establecer en estas áreas previo el derribo de la vegetación.

Cuadro 10. Contenido de materia orgánica en suelos minerales.

NIVELES DE MATERIA ORGANICA	INTERPRETACION
Menos de 1.0	Muy pobre
1.0 a 2.0	Pobre
2.0 a 3.0	Medio
3.0 a 5.0	Rico
Más de 5.0	Muy rico

Fuente: Ortíz y Ortíz, 1980.

Cuadro 11. Comportamiento de macronutrientes en los suelos de 10 asociaciones vegetales del suroeste de Puebla.

ASOCIACION	NT (%)	P ----- ppm -----	K
<i>Bursera spp.-Brongniartia</i>	0.01	3	159
Palmar	0.83	3	136
<i>Quercus glaucoides-Brongniartia</i>	0.02	2	182
<i>Conzattia-Bursera</i>	0.37	1	235
Cuajotal	0.52	1	159
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	0.58	4	220
<i>Quercus glaucoides</i>	0.35	5	205
<i>Pseudosmodium perniciosum</i>	0.38	8	182
<i>Bursera spp.-Cyrtocarpa</i>	0.33	5	92
<i>Pseudosmodium-Fraxinus</i>	0.27	5	242

Fuente: García y Razo, 1991.

5.4. Agricultura migratoria y sus alternativas

La relación entre el período de cultivo y de barbecho es esencial para definir la agricultura migratoria. Probablemente por esa razón el seminario FAO/Universidad de Ibadán de 1982 sobre agricultura migratoria y extensión agrícola en Ibadán recomendó la adopción de una definición operativa de la agricultura migratoria que se refiere a un sistema en el que períodos relativamente breves de cultivo son seguidos por períodos relativamente largos de barbecho (Lanly, 1985).

Para medir la relación entre el período de cultivo y el de barbecho se utiliza la ecuación siguiente (Joosten, 1962; Ruthenberg, 1980; citados por Lanly, 1985):

$$R = \frac{C \times 100}{C + B} \quad \dots\dots\dots (6)$$

donde:

C = Duración del período de cultivo

B = Duración del periodo de barbecho

De este modo, si el período de cultivo fuese de cinco años y el de barbecho de 15 años- en otras palabras, una situación de cultivo migratorio- entonces R sería igual a 25 (5×100 , ó 500, dividido por $5 + 15$, ó 20). Si el periodo de cultivo fuese de cuatro años, y el período de barbecho de sólo un año, - una situación de cultivo permanente - entonces R sería igual a 80 (4×100 , ó 400, dividido por $4 + 1$, ó 5). Utilizando R como norma, se puede llegar a la definición: 1) cuando R es menor de 33, el sistema correspondiente es el cultivo migratorio o cultivo de barbecho largo; 2) cuando R está entre 33 y 66, hay una agricultura de barbecho corto, cultivo semipermanente o cultivo permanente con períodos de barbecho; y 3) cuando R es mayor de 66, se tiene un cultivo permanente con un sólo cultivo, o distintos grados de cultivos múltiples.

En términos generales, los terrenos forestales en barbecho tal como se definen en el estudio FAO/PNUMA corresponden a las tierras en las que se practica una agricultura migratoria y sistemas agrícolas de barbecho largo. Lanly (1982) señala que aproximadamente en 400 millones de hectáreas se practica una agricultura migratoria y de barbecho largo, lo que representa el 8.3% de la superficie total. Este porcentaje es especialmente bajo en las regiones superpobladas (Asia meridional, países del Caribe e

Islas de Africa) y en las subregiones predominantemente secas (región septentrional de sabanas y regiones meridionales del Africa tropical). El bajo porcentaje en el Caribe se debe fundamentalmente a la zona de bosques intactos relativamente extensa de las tres Guayanas. Cabe decir lo mismo de Oceanía tropical. En 1980 habrían estado involucradas en cultivos migratorios 500 millones de los 1200 millones de personas que constituían la población agrícola total en esa fecha en los 90 países abarcados por el estudio ya mencionado.

Se ha señalado que en la mayor parte de las zonas tropicales, se experimenta una evolución negativa que se caracteriza por períodos de barbecho más cortos, debido al aumento de la presión demográfica. Sin embargo, en las condiciones en que se desarrolló el presente estudio ocurre una situación contraria, pues ante la crisis que vive el medio rural, la migración a las grandes ciudades ha ocasionado una extensión del período de barbecho, siendo R por tanto con valores de 16 y 10 si consideramos 3 años de cultivo en ambos casos, además de 15 y 25 años de descanso, respectivamente. En el pasado de esta región las tierras de la zona de montañas, presentaban una agricultura de barbecho corto o cultivos semipermanentes.

En lo que se refiere a la fertilidad de los suelos durante la práctica de la agricultura migratoria Salas (1987) señala que Turenne trabajando con barbechos de edad conocida, sobre Oxisoles en la Guyana Francesa, observó que, al comienzo del segundo año de barbecho, la relación C-N del suelo superior empezó a decrecer, mientras que el ácido fúlvico de la materia orgánica aumentó, indicando el comienzo del proceso de enriquecimiento de N. También cita que Sánchez destaca que la agricultura nómada no causa un agotamiento en los contenidos de materia orgánica, sino que alcanza niveles de equilibrio ligeramente más bajos que los que tenía el bosque virgen antes de ser tumbado.

De acuerdo con los resultados expuestos sobre el análisis de los suelos, a lo largo de los diferentes estadios sucesionales en que se ocupa el presente estudio, observamos que la recuperación de la fertilidad es bastante favorable durante los primeros tres estadios, lo que podría explicarse por un lado al tipo de suelos, ya que los investigadores de la agricultura migratoria señalan que una estrategia sencilla para retardar la declinación del rendimiento de las cosechas, en áreas de agricultura nómada, es la selección de mejores suelos. Por otro lado, la dominancia de una leguminosa como *Acacia cochliacantha*, representativa de las plantas fijadoras de nitrógeno, aunado a la cobertura de una gran variedad de especies herbáceas dentro de los claros del sotobosque, podrían

considerarse factores importantes durante el período de barbecho, pues como es bien sabido, los mecanismos del ciclaje de nutrimentos de los bosques tropicales están localizados en la parte superior del suelo (biomasa), de modo tal que dependen más de la descomposición de la materia orgánica que del suelo mineral.

Lanly (1985) señala que el cultivo migratorio y la agricultura de barbecho largo, y sus formas degradadas, constituyen un aspecto importante en la vida rural de la mayor parte de los países en desarrollo. Además, la agricultura migratoria está aumentando a un porcentaje medio anual de alrededor de 1.25; cada año se crean más de 5 millones de ha de bosque nuevo de barbecho. Finalmente, el autor antes citado señala que en la mayoría de los casos, están aún por concebirse modificaciones y alternativas que sean socialmente aceptables al mismo tiempo que técnicamente válidas.

Con el propósito de ofrecer algunas propuestas alternativas para el bosque tropical caducifolio de la región Suroeste de Puebla y con base a los resultados del presente estudio se plantea lo siguiente:

a) Cultivos agrícolas. La interrupción del período de barbecho es aceptable durante los estadios sucesionales II y III, es decir, que después de ocurridos entre 6 a 15 años de abandono, los terrenos son factibles de ser utilizados nuevamente en el establecimiento de cultivos agrícolas. Pudiendo reducir el período de barbecho mediante la utilización de coberturas vegetales en el sotobosque de especies fijadoras de nitrógeno y productoras de abundante materia orgánica para incorporar al suelo mineral.

b) Plantaciones dendroenergéticas. Murphy y Lugo (1986) señalan que las plantaciones de biomasa o energía en los trópicos secos se caracterizan por una alta proporción de producción de ramas (cerca del 50% de la producción total), alta densidad de la madera y propensión a formar bosquetes. Estas características son favorables para la producción de leña y algunos de los géneros de árboles para este propósito son: *Prosopis*, *Eucalyptus*, *Leucaena*, *Cassia*, *Casuarina* y *Albizia*.

c) Enriquecimiento en fajas. Durante el tiempo de barbecho el terreno podría utilizarse en la plantación de especies forestales de alto valor comercial, de tal manera que en el tiempo en que declina la cubata, las especies maderables ocuparán el espacio que disponían las especies arbóreas pioneras.

d) Cultivos intercalados. Una técnica agroforestal promisorio para las regiones tropicales que permite producir cultivos agrícolas entre líneas de árboles y arbustos, preferentemente leguminosas. Entre las especies recomendadas se señalan a *Leucaena leucocephala*, *Gliricidia sepium*, *Dactyladenia (Acioa) barteri* y *Alchornea cordifolia* (Nair, 1993).



Fig. 25. Paraje La Lobera, terreno con tres años de descanso.



Fig. 26. Paraje La Lobera, mostrando una cubatera de 13 años.



Fig. 27. Paraje La Ciénega, parcela con 27 años de descanso, declinación de la cubata y dominancia de *Lagascea mollis* en el estrato herbáceo.



Fig. 28. Paraje La Ciénega, un individuo de *Lysiloma divaricata* en reemplazo de la cubata.

6. CONCLUSIONES

6.1. Generales

- i) En condiciones de una alta presión demográfica sobre los terrenos, éstos se cultivan durante dos años alternando con otros dos de descanso. En la actualidad, el cultivo de barbecho largo que se observa en el suroeste de Puebla se debe al fenómeno de migración de las familias a las grandes urbes.
- ii) *Acacia cochliacantha* es una especie oportunista e invasora, con características de ser una buena colonizadora. Su rápido desarrollo ocasiona un prematuro envejecimiento y la mortalidad de los primeros individuos a partir de los diez años.
- iii) Durante el estadio sucesional III, se observa el valor más alto de densidad con 1925 ind/ha. Por el contrario, en el estadio V se registra el valor más bajo con 625 ind/ha.
- iv) El valor máximo de área basal se registró en estadio IV con 17.87 m²/ha y debido al factor de mortalidad éste disminuyó a 9.90 m²/ha en el estadio V.
- v) Los índices de similitud calculados para el estrato herbáceo en los diferentes estadios sucesionales no manifiestan una afinidad estrecha.

6.2. Respecto a las hipótesis

- i) *Acacia cochliacantha* es el arbusto más importante en la colonización de los terrenos agrícolas sometidos a un período de barbecho en el suroeste de Puebla. Su dominancia dentro de la comunidad vegetal se presenta durante un lapso promedio de 20 años, siendo sustituida en forma paulatina por elementos primarios con estrategia k del bosque tropical caducifolio dentro de la tendencia de la vegetación hacia el clímax.
- ii) Dentro del período que comprende el presente estudio, se observó un aumento gradual en el contenido de materia orgánica y macronutrientes del suelo. Por lo que se observó una recuperación aceptable de la fertilidad, durante las fases intermedias del proceso de sucesión.
- iii) Teniendo como base el conocimiento del proceso de sucesión, es factible ofrecer algunas alternativas para la utilización de los terrenos ya ocupados por la agricultura migratoria. En primer lugar, el mantener un establecimiento de cultivos agrícolas estará en función de la demanda en el uso de la tierra y la información disponible acerca de la recuperación de la fertilidad de los suelos. Asimismo, las plantaciones para producción de leña y maderas de alto valor, al igual que la práctica agroforestal de cultivos intercalados constituyen opciones técnicamente viables.

7. RECOMENDACIONES

- i) Con el propósito de conocer las etapas avanzadas de la sucesión, es conveniente seleccionar parcelas de barbecho largo. Estas deberán ser a partir de la declinación de la cubata y la aparición de los elementos primarios a través de parcelas permanentes de investigación lo que permitirá una aproximación hacia la etapa clímax.
- ii) Para la obtención de mejores resultados con la práctica de la agricultura migratoria, es necesario establecer experimentos sobre rendimientos de maíz en diferentes tiempos de barbecho.
- iii) Determinar la producción de biomasa y contenido de nutrientes en el material vegetal de las cubatas dentro de los diferentes estadios sucesionales. Esta información permitirá conocer la disponibilidad de leña, forraje y madera para construcciones rurales.
- iv) Establecer ensayos de introducción de especies y procedencias, utilizando el método de homologación climática para la plantación de especies maderables y productoras de leña de rápido crecimiento dentro de los terrenos de barbecho.

8. LITERATURA CITADA

- ABRAHAMSON, W.G. y M. GADGIL. 1973. Growth form and reproductive effort in goldenrods (*Solidago*, Compositae). *Amer. Natur.* 107:651-661.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1965. Plant sociology; The study of plant communities. Londres, Hafner. 439 p.
- CENTENO ERGUERA, L.R.. 1989. Análisis estructural de cuatro etapas sucesionales de selva mediana subperennifolia en la región de Escárcega, Campeche. Tesis Ing. Agr. esp. en Bosques. Chapingo, Méx. Universidad Autónoma Chapingo. 178 p.
- CLEMENTS, F.E. 1916. Plant succession. An analysis of the development of vegetation. Washington, Carnegie Inst. 512 p.
- , 1928. Plant succession and indicators. New York, H.W. Wilson Co. 453 p.
- CONNELL, J.H. y R.O. SLATYER. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Natur.* 111:1119-1144.
- COOPER, W.S. 1913. The climax forest of Isle Royale, Lake Superior, and its development. *Bot. Gaz.* 55:1-44, 115-140, 189-235.
- COTTAM, G. y J.T. CURTIS. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology.* 37:451-460.
- COWLES, H.C. 1911. The causes of vegetative cycles. *Bot. Gaz.* 51:161-183.
- CHAZARO BASAÑEZ, M. de J. 1977. El huizache, *Acacia pennatula* (Schlecht. & Cham.) Benth. una invasora del Centro de Veracruz. *Biótica.* 2(3): 1-18.
- DANSEREAU, P. 1957. Biogeography, an ecological perspective. New York, The Ronald Press. 394 p.
- EGLER, F.E. 1954. Vegetation science concepts: I. Initial floristic composition, a factor in old field vegetation development. *Vegetatio.* 4:412-417.

- EGGLER, W. A. 1948. Plant communities in the vicinity of the volcano El Parícutin, México, after two and a half years of eruption. *Ecology*. 29(4):415-436.
- , 1959. Manner of invasion of volcanic deposits by plants, with further evidence from Parícutin and Jorullo. *Ecological Monographs*. 29(3):267-284.
- ESPINOSA GARDUÑO, J. 1962. Vegetación de una corriente de lava de formación reciente, localizada en el declive meridional de la Sierra de Chichinautzin. *Bol. Soc. Bot. de México*. 27:67-126.
- FARFAN VAZQUEZ, E. de G. 1988. Uso actual y perspectivas de dos especies del género *Acacia* en el suroeste de Puebla. Tesis Ing. Forestal. Chapingo, Méx. Universidad Autónoma Chapingo. 87 p.
- FRANCO, L.J. y coautores. 1985. Manual de Ecología. Editorial Trillas, México. pp. 122-127.
- GADGIL, M. y O. SOLBRIG. 1972. The concept of *r* and *k* selection: evidence from wildflowers and some theoretical considerations. *American Naturalist*. 106:14-31.
- GARCIA, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 2a. edic. México, D.F. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. 246 p.
- GARCIA MACEDO, R. y R. RAZO ZARATE. 1991. Caracterización de asociaciones florísticas en el suroeste de Puebla, con base al sustrato geológico. Tesis Ing. Forestal, Chapingo, Méx., Universidad Autónoma Chapingo. 172 p.
- GOMEZ POMPA, A.; HERNANDEZ P., L.; SOUSA, M. 1964. Estudio fitoecológico de la vegetación en la cuenca intermedia del río Papaloapan. *Pub. Esp. Inst. Nal. Invest. For. (México)*. 3:37-90.
- GOMEZ POMPA, A. 1971. Ecología de una especie tropical. *In*: A. Gómez Pompa y S. del Amo (Eds.). *Problemas de Investigación en Botánica*. México, D.F. Limusa, pp. 105-108.
- GOMEZ POMPA, A.; C. VAZQUEZ YAÑES y S. GUEVARA. 1972. The tropical rain forest: A nonrenewable resource. *Science* 177:762-765.
- GONZALEZ LOERA, J. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: Efecto de una perturbación artificial. *Biótica* 7(4):533-550.
- GRIME, J.P. 1982. Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. México, D.F. LIMUSA. 291 p.

- GUEVARA, S. y A. GOMEZ POMPA. 1972. Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, Méx. *Journal Arnold Arboretum*. 53:312-335.
- GUIZAR NOLAZCO, E. y E. MORENO MACIAS. 1985. Estudio de la vegetación del municipio de Jolalpan, Puebla. Departamento de Trabajos de Campo Universitarios. Universidad Autónoma Chapingo. 36 p.
- HORN, H.S. 1976. Succession. *In*: R.M. May (Ed.). *Theoretical ecology. Principles and applications*. London, Blackwell Scientific Publications. pp. 487-204.
- ILLSLEY GRANICH, C. y E. HERNANDEZ XOLOCOTZI. 1980. La vegetación en relación a la producción agrícola, en el Ejido de Yaxcabá, Yucatán. *In*: E. Hernández y R. Padilla y O. (Eds.) *Seminario sobre producción agrícola en Yucatán*. Mérida, Yuc., Gobierno del Estado de Yucatán-SPP-SARH-CP. pp. 343-372.
- INEGI. 1987. Síntesis geográfica, nomenclator y anexo cartográfico del estado de Puebla México, D.F. 56 p.
- I.N.F. 1978. Inventario Forestal del Estado de Puebla. Publicación No. 44. Dir. Gral. del Inventario Nacional Forestal. México, D.F. 50 p.
- KERSHAW, K. A. 1973. *Quantitative and dynamic plant ecology*. London, Edward Arnold. 308 p.
- KNAPP, R. 1974. Cyclic sucesions and ecosystem approaches in vegetation dynamics. *In*: R. Knapp (Ed.) *Vegetation dynamics*. The Hague, W. Junk b.v. - Publishers. pp. 93-100.
- LAMINE, D. 1978. Evaluación del área de influencia del plan Chiautla, estado de Puebla. Tesis M.C. Chapingo, Méx., Colegio de Postgraduados. 252 p.
- LANLY, J.P. 1982. Los recursos forestales tropicales. Estudio FAO: Montes No. 30. Roma. 113 p.
- , 1985. Definición y medida de la agricultura migratoria. *Unasyva*. 37(147):17-21.
- LEVY TACHER, S. 1990. Sucesión secundaria en Yucatán. Antecedentes para su manejo. Tesis M.C. Chapingo, Méx., Colegio de Postgraduados. 173 p.
- Mac ARTHUR, R.H. y E.O. WILSON. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press. 203 p.
- MARIACA MENDEZ, R. 1988. Análisis estadístico de seis años de cultivo continuo experimental de una milpa bajo roza-tumba-quema en Yucatán, México (1980-1986). Tesis M.C. Montecillo, Méx., Colegio de Postgraduados. 193 p.

- MILES, J. 1979. Vegetation dynamics. Cambridge, Chapman & Hall. 80 p.
- MIRANDA, F. 1941. Estudios sobre la vegetación de México. I. La vegetación de los cerros al sur de la Meseta de Anáhuac- El Cuajotal. An. Inst. Biol. Méx. 12:569-614.
- , 1942. Estudios sobre la vegetación de México. III. Notas generales sobre la vegetación del S.O. del estado de Puebla, especialmente en la zona de Itzocan de Matamoros. An. Inst. Biol. Méx. 13(1):417-459.
- , 1947. Estudios sobre la vegetación de México. V. Rasgos de la vegetación en la cuenca del río de las Balsas. Rev. Soc. Méx. Hist. Nat. 8:95-114.
- , GOMEZ POMPA, A.; L. HERNANDEZ y M. RODRIGUEZ. 1960. Estudio de la vegetación sobre cerros cársticos en Tuxtepec, Oax. Resúmenes I Congreso Mexicano de Botánica. México, D.F. pp. 68.
- MUELLER-DOMBOIS, D. y H. ELLENBERG. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. New York, Wiley and Sons. 547 p.
- MURPHY, P.G. y A.E. LUGO. 1986. Ecology of tropical dry forest. Ann. Rev. Ecol. Syst. 17:67-88.
- NAIR, P. K. R. 1993. An introduction to agroforestry. The Hague Kluwer Academic Publishers. pp. 123-139.
- ODUM, E.P. 1972. Ecología. México, D.F., Interamericana. 639 p.
- ORTIZ VILLANUEVA, B. y C.A. ORTIZ SOLORIO. 1980. Edafología. 3a. Edición. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Méx. 331 p.
- PIANKA, E. 1970. On "r" and "k" selection. American Naturalist. 104:592-597.
- RICO, M. 1972. Estudio de la sucesión secundaria de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Biólogo. México, D.F., Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México. 28 p.
- RZEDOWSKI, J. 1978. Vegetación de México. México, D.F., Limusa. 431 p.
- RUIZ ZAVALA, J.M. 1988. Dinámica de la composición y estructura de cuatro acahuales dominados por *Lysiloma bahamensis* Benth. en la región de Escárcega, Campeche. Tesis Ing. Agr., Saltillo, Coah. Universidad Autónoma Agraria "Antonio Narro". 145 p.

- SALAS, G. DE LAS. 1987. Suelos y ecosistemas forestales; con énfasis en América Tropical. San José, Costa Rica, IICA. pp. 231-263.
- SARUKHAN KERMEZ, J. 1964. Estudio sucesional de una área talada en Tuxtepec, Oax. Pub. Esp. Inst. Nac. Invest. For. México. No. 3. pp. 107-172.
- SOUSA, M. 1964. Estudio de la vegetación secundaria en la región de Tuxtepec, Oax. Publ. Esp. Inst. Nac. Invest. For. México No. 3. pp. 91-105.
- TAMAYO, L.J. 1982. Geografía moderna de México. México, D.F. Trillas, p. 55.
- TANSLEY, A.G. 1920. The classification of vegetation and the concepts of development. J. Ecol. 8:118-149.
- VAZQUEZ YAÑES, C. 1976. Estudios sobre la ecofisiología de la germinación en una zona cálida húmeda de México. In: Gómez Pompa, A. *et al.* (eds.). Investigaciones sobre regeneración de selvas altas en Veracruz, México. CECOSA, CNEB, INIREB. México, D.F. pp. 279-387.
- WHITTAKER, R. H. 1974. Climax concepts and recognition. In: R. Knapp (Ed.) Vegetation dynamics. The Hague, W. Junk b.v. Publisher. pp. 139-154.
- , 1975. Communities and ecosystems. New York, Mac Millan Publishers. 385 p.
- ZAMBRANO C., O. 1985. Estudio florístico de vegetación secundaria (acahual) en Uxpanapa, Veracruz. Tesis M.C. Chapingo, Méx., Colegio de Postgraduados. 237 p.

9. APENDICE

**A. LISTA FLORISTICA DE LOS TERRENOS CON VEGETACION
SECUNDARIA EN LA REGION SUROESTE DE PUEBLA.**

Acanthaceae

Carlowrightia serphyllifolia Gray

Dicliptera hankeana Nees

Elythraria imbricata (Vahl.) Pers. "viborilla"

Elythraria squamosa (Jacq.) Lundl.

Amaranthaceae

Amaranthus hybridus L. "quintonil"

Gomphrena decumbens Jacq. "rodilla de pipilo"

Gomphrena nitida Roth "rodilla de pipilo"

Asclepiadaceae

Cynanchum foetidum (Cav.) H.B.K.

Marsdenia edulis S. Wats. "pancololote"

Marsdenia lanata (P.G. Wilson) Stevens

Marsdenia mexicana Dcne. "caxancapacle"; "venenillo"

Matelea quirosii (Standl.) Woodson

Matelea trachyantha (Greenm.) Stevens "cacache"

Sacrostemma pannosum (Dcne.) Schl. "venenillo"; "huevo de chivo"

Bignoniaceae

Crescentia alata H.B.K. "cirián"

Bombacaceae

Ceiba aesculifolia (H.B.K.) Britt. & Baker

Burseraceae

Bursera aloexylon (Schiede) Engl. "linaloé"

Bursera copallifera (Sessé & Moc. ex DC.) Bullock "copal"

Bursera schlechtendalii Engl.

Caricaceae

Jacaratia mexicana A.DC. "bonete"

Commelinaceae

Commelina erecta L.

Leptorhoeo filiformis Mart. & Gal.

Compositae

Barroetia setosa A. Gray

Bidens pilosa L. "aceitilla"; "cetilla"

Elvira biflora (L.) Kuntze

Florestina pedata (Cav.) Cass.

Lagascea mollis Cav.

Melampodium divaricatum (Rich.) DC.

Melampodium linearilobum DC

Milleria quinqueflora L. "acahual prieto"

Otopappus epalaceus Hemsl.

Pectis hankeana (DC) Sch. Bip. "coronita amarilla"

Porophyllum ruderales (Jacq.) Cass. "pápalo"

Sanvitalia procumbens Lam. "ojo de gallo"

Sclerocarpus papposum (Greenm.) Fedd.

Sclerocarpus uniserialis var. *frutescens* (brand) Fedd.

Simsia foetida

Tithonia tubaeformis

Tragoceros schiedeum

Tridax coronopifolium

Tridax procumbens L. "coronilla"; "coronita blanca"

Convolvulaceae

Evolvulus alsinoides L.

Ipomoea leptotoma Torr.

Ipomoea nil

Ipomoea purpurea (L.) Roth "quiebra jarro"

Cucurbitaceae

Melothria guatemalensis (Spreng.) Cogn.

Schizocarpum attenuatum Cogn & Rose

Cyperaceae

Cyperus hermaphroditus (Jacq.) Standl.

Euphorbiaceae

Acalypha alopecuroides Jacq.

Acalypha erubescens Rob. & Green. "cuauilotillo"

Euphorbia heterophylla L.

Euphorbia hirta L.

Euphorbia hypericifolia (L.) Millsp. "celedonia"

Euphorbia hyssopifolia

Euphorbia indivisa (Engl.) Tid. "celidonia"

Euphorbia lasiocarpa L.

Euphorbia subreniformis

Gramineae

- Aristida adscensionis* L.
Aristida divaricata Humb. & Bonpl.
Aristida hintonii Hitch.
Aristida schiedeana Trin. & Rupr. "zacate alegría"
Bouteloua curtipendula (Michx.) Torr.
Bouteloua filiformis (Fourn.) Griff.
Bouteloua triana (Trin.) Griseb. "zacate"
Brachiaria fasciculata Sw.
Buchloe dactyloides (Nutt.) Engelm.
Cathestecum cf. *stoloniferus*
Cenchrus brownei Roem. "huisapol"
Cenchrus echinatus L. "huisapol"
Cenchrus pilosus H.B.K. "huisapol"
Chloris virgata Sw. "zacate de barranca"
Digitaria sanguinalis (L.) Scop.
Eleusine indica (L.) Persl. "zacate de barranca"
Eragrostis cilianensis (All.) Link.
Eragrostis intermedia Hitchc.
Eragrostis mexicana Link.
Eragrostis spectabilis (Pursch) Steud.
heteropogon contortus L. "zacate de casa"
Opizia stolonifera Presl.
Oplismenus burmannii (Retz.) Beauv.
Panicum ghiesbreghtii Fourn.
Panicum trichoides Sw. "carricillo"
paspalum plicatum Michx.
Paspalum plicatum var. *villosissimum* Pilger
Pennisetum setosum (Sw.) L. Rich.
Poa annua L.
Setaria geniculata (Lam.) Beauv.
Setaria grisebachii Forun. "zacate alegría"; "zacate carrizo"
Setaria macrostachya H.B.K.

Julianiaceae

Amphipterygium adstringens Schiede ex. Schl. "cuachalalate"

Labiatae

Hyptis suaveolens Pit. "chía cimarrona"

Hyptis subulatum

Salvia rhyacophila (Fern.) Epling

Leguminosae

Acacia cochliacantha Humb. & Bonpl. ex. Willd. "cubata"

Acacia farnesiana (L.) Willd. "huizache"

Acacia pennatula (Schl. et Cham.) Benth

Caesalpinia pulcherrima (L.) Sw. "camarón"

Chamaecrista absus (L.) I. & B.

Chamaecrista nictitans (L.) Moench.

Conzattia multiflora (Rob.) Standl. "palo totole"

Crotalaria incana L.

Crotalaria lupulina "chipiles"

Crotalaria pumila Ort. "chipil"

Dalea cliffortiana Willd.

Dalea foliolosa var. *citrina* Rydb. "escoba"

Dalea leporina (Ait.) Bullock "escoba"

Desmodium cf. *asperum* Desv.

Desmodium cf. *infractum* DC.

Desmodium procumbens (Mill.) Hitchc.

Desmodium sp.

Eysenhardtia polystachya (Ort.) Sarg. "palo dulce"

Gliricidia sepium (Jacq.) Steud. "matarrata"; "matarratón"

Haematoxylum brasiletto Karst. "brasil"

Indigofera cuernavacana Rose

Lysiloma divaricata (Jacq.) Mc Bride "tepemezquite"

Mimosa benthami Mac Bride "tecolhuixtle"

Mimosa polyantha Benth. "uña de gato"

Nissolia fruticosa Jacq. "manea de toro"

Pachyrhizus erosus (L.) Urb. "frijolillo"

Senna obtusifolia L. "jeguete ranchero"

Senna uniflora Willd. "ranchero"; "jeguete ranchero"

Stylosanthes guayanensis (Aubl.) Swartz

Zornia diplylla Persl.

Loasaceae

Mentzelia hispida Willd. "pegarropa"

Malpighiaceae

Gaudichaudia albida Schl. & Cham.

Malvaceae

Anoda cristata (L.) Schl. "alaches"; "violeta"

Herissantia crispa (L.) Brizicky

Sida abutifolia Mill.

Sida acuta Burm.

Sida procumbens Sw.

Sida rhombifolia L.

Martyniaceae

Martynia annua L. "torito"

Proboscidea fragrans Lundl. "torito"

Nyctaginaceae

Boerhaavia caribaea Jacq.

Boerhaavia erecta L. "quiebraplato"

Cryptocarpus globsus H.B.K.

Orchidaceae

Habenaria clypeata Lindl.

Pedaliaceae

Sesamum indicum L.

Polygonaceae

Ruprechtia fusca Fern.

Portulacaceae

Portulaca oleracea L. "verdolaga"

Rubiaceae

Manettia reclinata L.

Mithracarpus villosus (Sw.) DC.

Randia echinocarpa Moc. & Sessé "granjel"

Richardsonia scabra L.

Spermacoce podocephala L.

Sapindaceae

Serjania schiedeana Schl. "bejuco de tres costillas"

Serjania triquetra Randl.

Scrophulariaceae

Veronica peregrina

Solanaceae

Physalis chenopodifolia Lam. "tomatillo"

Physalis cf. *maxima* Mill. "tomatillo de campo"

Sterculiaceae

Ayenia jaliscana S. Wats

Ayenia mollis T.S. Brandegees

Guazuma ulmifolia Lam. "cuauilote"

Verbenaceae

Bouchea prismatica var. *brevirostra*

Lantana achyranthifolia Desf.

Stachytarpheta velutina Mold. "flor de elote"

Vitex mollis Kunt "cuayotomate"

Violaceae

Hybanthus cf. *attenuatus* (Humb. & Bonpl.) G.K. Schultz.

Vitaceae

Cissus sicyoides L. "Tripa de Judas"

Zygophyllaceae

Kallstroemia maxima (L.) Torr. & Gray