

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

DIVISIÓN DE CIENCIAS FORESTALES

Sucesión ecológica en San Miguel Pipillola,
Españita, Tlaxcala

TESIS

QUE COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS
EN CIENCIAS FORESTALES

Presenta:

Saúl Castañeda Díaz



DIRECCION GENERAL ACADEMICA
DEPTO. DE SERVICIOS ESCOLARES
OFICINA DE EXAMENES PROFESIONALES

Chapingo, Texcoco, Estado de México.
Noviembre de 2007.



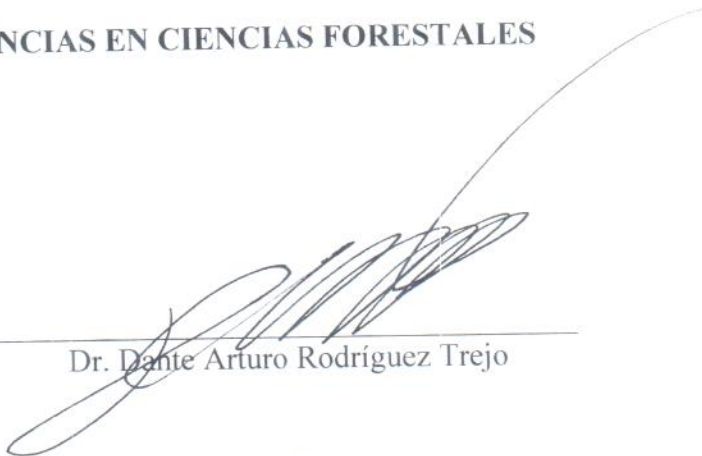
BIBLIOTECA DIVISION DE CIENCIAS FORESTALES

SUCESIÓN ECOLÓGICA EN SAN MIGUEL PIPILLOLA, ESPAÑITA, TLAXCALA

Tesis realizada por Saúl Castañeda Díaz, bajo la dirección del Comité Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS EN CIENCIAS FORESTALES

DIRECTOR:



Dr. Dante Arturo Rodríguez Trejo

ASESOR:



Dra. Ma. Patricia Vera Caletti

ASESOR:



Dr. Diódoro Granados Sánchez

Chapingo, Texcoco, Estado de México. Noviembre de 2007

Natura abhorret vacuum.
La naturaleza tiene horror del vacío.
R. Descartés.

Dedicatoria

A mi familia, el eje rector de mi vida:

a Sebastiana y Catalino, mis padres, los culpables de que esté aquí.

a Lucila y Norma, mis hermanas, por ayudarme en todo.

a Cristina, Menserrath, Luis David y Antonio, mis sobrinos.

a todos los quiero mucho.

Saril

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por la beca otorgada para la realización de los estudio de maestría.

A la Universidad Autónoma Chapingo.

A los maestros y al Programa de Postgrado de la División de Ciencias Forestales.

Al personal de los herbarios CHAP de la División de Ciencias Forestales y del Herbario de Preparatoria Agrícola, por las facilidades otorgadas para la identificación del material vegetal.

Al M. en C. Alejandro Ambriz Corona, por la asesoría estadística, que desinteresadamente recibí.

Al Comité Asesor, Dr. Dante A. Rodríguez Trejo, Dra. Patricia Vera Caletti y Dr. Diódoro Granados Sánchez, por la generosidad de su tiempo y consejos que hicieron posible la realización de este trabajo y que son sin duda cimientos para mi formación académica.

A mis compañeros y amigos: Amyris, Lucero, Nancy, Yanet, Bogarth, Fabian, Juan, Margarito, Osyel, Ricardo y familia, Vicencio y Zócimo. Los quiero mucho.

A **Dios**, por todo.

Datos biográficos

El autor de la presente nació el 9 de abril de 1979 en la ciudad de Calpulalpan Tlaxcala. Hijo menor de Sebastiana Díaz Ramírez y Catalino Castañeda León. Vivió y creció en San Miguel Pipillola, municipio de Españita, Tlaxcala, donde cursó la educación primaria en la escuela Domingo Arenas. Mientras cursaba el sexto año de primaria participó en diferentes concursos de aprovechamiento escolar, motivo por el cual fue partícipe del “Viaje Cultural 91”, en la Ciudad de México. En 1995, después de cursar la educación secundaria en la escuela Telesecundaria Mariano Matamoros, ingresó a la Preparatoria Agrícola de la Universidad Autónoma Chapingo. Posteriormente, en la División de Ciencias Forestales estudió la Ingeniería en Restauración Forestal, donde participó en diferentes actividades académicas, cursos, seminarios, congresos, etc., enfocados principalmente a aspectos ecológicos y botánicos. Su actividad profesional la desarrolló en la Coordinación General de Ecología del Gobierno del Estado de Tlaxcala, en la dirección de Recursos Naturales, donde se percató de la importancia de la sucesión ecológica como herramienta para la restauración de los ecosistemas degradados.

TABLA DE CONTENIDO

ÍNDICE DE CUADROS	x
ÍNDICE DE FIGURAS.....	xii
ÍNDICE DE ANEXOS	xii
RESUMEN.....	xiii
ABSTRACT	xiii
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. OBJETIVOS	4
3. HIPÓTESIS	4
4. SINTESIS BIBLIOGRÁFICA SOBRE SUCESIÓN ECOLÓGICA	5
4.1 Concepto de sucesión ecológica.....	5
4.2 Sucesión primaria y secundaria.....	7
4.3 El Suelo.....	9
4.4 El banco de semillas	10
4.5 El Clímax y la estabilidad del ecosistema	10
4.6 Teorías del monoclímax y del policlímax.....	15
4.7 Sucesión animal	15
4.8 La relación entre la dasonomía, la ecología y la sucesión ecológica.	15
4.9 Importancia de la sucesión en la conservación y restauración forestal.	16
4.10 Especies tolerantes e intolerantes	18
4.11 Modelos de sucesión forestal	20
4.11.1 Modelo de facilitación.	22
4.11.2 Modelo de tolerancia.....	22
4.11.3 Modelo de inhibición.....	22
4.11.4 Modelo de neutralidad.....	23
4.11.5 Modelo de Horn.....	23
4.11.6 Modelo de colonización aleatoria.....	23

4.11.7 Modelo reemplazo árbol por árbol.....	23
4.11.8 Modelo de composición florística inicial	24
5. METODOLOGÍA	25
5.1 Descripción del área de estudio.....	25
5.1.1 Localización	25
5.1.2 Orografía.....	25
5.1.3 Hidrología	25
5.1.4 Geología.....	25
5.1.5 Clima	26
5.1.6 Edafología	27
5.1.7 Vegetación	27
5.1.8 Fauna	29
5.1.9 Aspectos históricos y sociales	30
5.1.10 Disturbios humanos	31
5.2 Muestreo y análisis de datos.....	32
6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	36
6.1 Especies arbóreas y su papel en la sucesión.....	38
6.1.1 <i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ort.) Sarg.....	38
6.1.2 <i>Juniperus deppeana</i> Steud.....	38
6.1.3 <i>Pinus leiophylla</i> Schlecht. & Cham.....	40
6.1.4 <i>Prunus serotina</i> Ehrh.	42
6.1.5 <i>Quercus castanea</i> Née.	42
6.1.6 <i>Quercus crassipes</i> Humb. & Bonpl.	43
6.1.7 <i>Quercus deserticola</i> Trel.....	44
6.1.8 <i>Quercus frutex</i> Trel.	45
6.1.9 <i>Quercus obtusata</i> Humb. & Bonpl.	46
6.2 Análisis del estrato arbóreo.....	46
6.2.1 Área basal	47
6.2.2 Valor de importancia	50
6.2.3 Estructura diamétrica.....	51
6.2.4 Regeneración	55

6.3 Análisis de composición	57
6.3.1 Primer muestreo	57
6.3.1.1 Riqueza de especies.	57
6.3.1.2 Diversidad de especies.....	58
6.3.1.3 Similitud.	59
6.3.1.4 Especies típicas de cada etapa sucesional.....	60
6.3.2 Segundo muestreo	62
6.3.2.1 Riqueza de especies.	62
6.3.2.2 Diversidad de especies.....	63
6.3.2.3 Similitud.	64
6.3.2.4 Especies típicas de cada etapa sucesional.....	64
6.3.3 Análisis de componentes principales	65
6.3.4 Chi cuadrada	68
6.3.5 Recomendaciones de manejo.....	69
7. CONCLUSIONES.....	72
8. LITERATURA CITADA	73
9. ANEXOS.....	87

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Frecuencia de especies arbóreas por etapa sucesional	37
Cuadro 2. Número de individuos arbóreos mayores a 5 cm de diámetro por parcela.	48
Cuadro 3. Área basal por especie por parcela.....	49
Cuadro 4. Porcentaje de valor de importancia para cada especie por etapa sucesional y general.....	50
Cuadro 5. Distribución diamétrica por especie arbórea para el sitio La Presa.	51
Cuadro 6. Distribución diamétrica por especie arbórea para el sitio El Ocotal.	52
Cuadro 7. Distribución diamétrica por especie arbórea para el sitio El Brincadero.....	54
Cuadro 8. Número de individuos y taxa registrados por etapa sucesional en el primer muestreo.....	57
Cuadro 9. Familias botánicas mejor representadas por etapa sucesional en el primer muestreo.	58
Cuadro 10. Índice de diversidad de Simpson por grupos de plantas.	58
Cuadro 11. Índice de similitud para árboles.	59
Cuadro 12. Índice de similitud para arbustos.	60
Cuadro 13. Índice de similitud para herbáceas.....	60
Cuadro 14. Índice de similitud general	60
Cuadro 15. Número de especies características por etapa sucesional.....	62
Cuadro 16. Número de individuos y taxa registrados por etapa sucesional en el segundo muestreo.	62
Cuadro 17. Familias botánicas mejor representadas por etapa sucesional en el segundo muestreo.	63
Cuadro 18. Índice de diversidad de Simpson por grupos de plantas para el segundo muestreo.	64

Cuadro 19. Índice de similitud para herbáceas en el segundo muestreo.	64
Cuadro 20. Índice de similitud para arbustos en el segundo muestreo.....	64
Cuadro 21. Índice de similitud general en el segundo muestreo.....	64
Cuadro 22. Número de especies características por etapa sucesional en el segundo muestreo.	65

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Secuencia sucesional de los bosques de <i>Juniperus deppeana</i> y <i>Quercus</i> spp., en el Valle de México, adaptado de Rzedowski <i>et al.</i> , (1964).	3
Figura 2. Diagrama ombrotérmico de la zona de estudio.	26
Figura 3. Ubicación de las unidades de muestreo en cada etapa sucesional.....	32
Figura 4. Unidades de muestreo anidadas.	33
Figura 5. Posible tendencia sucesional presente en el área de estudio.	36
Figura 6. Frecuencia de individuos por categoría diamétrica para La Presa.	52
Figura 7. Frecuencia de individuos por categoría diamétrica para El Ocotal.	53
Figura 8. Frecuencia de individuos por categoría diamétrica para El Brincadero. .	55
Figura 9. Proporción de especies características por etapa sucesional.	61
Figura 10. Análisis de componentes principales para herbáceas.	66
Figura 11. Análisis de componentes principales para arbustos.	67
Figura 12. Análisis de componentes principales para árboles.	68
Figura 13. Proporción de especies características por etapa sucesional, en el segundo muestreo.	65

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Listado florístico.....	87
Anexo 2. Número de individuos por parcela en el primer muestreo.....	90
Anexo 3. Número de individuos por parcela en el segundo muestreo.....	92

**SUCESIÓN ECOLÓGICA EN SAN MIGUEL PIPILLOLA,
ESPAÑITA, TLAXCALA**

***ECOLOGICAL SUCCESSION IN SAN MIGUEL PIPILLOLA,
ESPAÑITA, TLAXCALA***

Castañeda D., S.^a; Rodríguez T., D. A.^b

^a Tesista, Programa de Postgrado en Ciencias Forestales. División de Ciencias Forestales.

^b Director. División de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Edo. de México.

RESUMEN

Se identificaron tres etapas serales en San Miguel Pipillola, Tlaxcala, con base a diferentes criterios ecológicos y mediante dos muestreos al azar de vegetación en diferentes meses. Se midió la riqueza florística, obteniéndose 34 familias, 68 géneros y 85 especies. Se calculó el índice de similitud y de diversidad, la cantidad de especies típicas de cada etapa sucesional y se realizó análisis de componentes principales para establecer la tendencia sucesional. En la primera etapa domina *Juniperus deppeana*, en la intermedia *Arbutus xalapensis*, *Quercus castanea*, *J. deppeana* y en la tardía *Q. obtusata*. La etapa intermedia mostró una mayor estructura diamétrica, y los individuos con los mayores diámetros. Algunas de las especies presentes se han identificado como útiles para la restauración ecológica.

Palabras clave: Sucesión ecológica, *Arbutus xalapensis*, *Quercus castanea*, *Quercus obtusata*, *Juniperus deppeana*, Española Tlaxcala.

ABSTRACT

Three seral stages from San Miguel Pipillola, Tlaxcala, were identified, based on different ecological criteria and using two random samplings on the vegetation in different months. The floristic richness was moderate, with 34 families, 68 genus and 85 species. Also, were calculated the diversity index and the similarity index, the amount of typical species of each successional stage, and analysis of principal components was made to establish the successional trend. In the first stage *Juniperus deppeana* was the dominant tree species; the intermediate stage is dominated by *Arbutus xalapensis*, *Quercus castanea* and *J. deppeana*, in the last stage *Q. obtusata* is the prevalent specie. The intermediate stage showed a greater diametrical structure, and the individuals with the greatest diameters. Some of the species found have been identified as useful for the ecological restoration.

Key words: Ecological succession, *Arbutus xalapensis*, *Quercus castanea*, *Quercus obtusata*, *Juniperus deppeana*, Española Tlaxcala.

1. INTRODUCCIÓN

Fue en el siglo XVII cuando se empezaron a hacer estudios sobre los cambios en los ecosistemas acuáticos en E. U., aplicando por primera vez el término de sucesión a estos. Varios autores se dieron cuenta que dichos fenómenos sucedían en todos los ecosistemas, pero fue hasta 1890-1905 cuando se desarrollaron muchos conceptos ecológicos por varios investigadores.

Son muchos y muy variados los ejemplos que se podrían dar de investigaciones sobre sucesión ecológica en el mundo (Buck, 1982; Owens y Cole, 2003; Gavin, 2004; Zollner *et al.*, 2005); sin embargo, resultan mas evidentes las seres descritas por algunos autores clásicos de la ecología. Por ejemplo, Kormondy (1978) describió el proceso por el cual se forman los lagos costeros en Estados Unidos, y la forma en la que se incorpora materia orgánica, lo que da lugar a cambios estructurales y funcionales, conforme avanzan de un estado de aguas abiertas a vegetación semiterrestre. Braun-Blanquet (1979), menciona un conjunto de ejemplos que ilustran cada uno de los cambios, así como algunos ejemplos de series de diferentes condiciones climáticas. Madrigal (1967) y Manzanilla (1974), ambos citados por Santillán (1991), dan dos ejemplos de seres en bosque de *Abies* en el país.

En México, los estudios sobre sucesión son de reciente interés, pues así lo evidencian trabajos de diferentes autores, quienes se han enfocado a diversos aspectos de ésta, como es la dinámica poblacional en bosques de *Cupressus* (Pérez *et al.*, 2006), de pino y/o encino (Susano, 1981; Sánchez, 1988; Quintana 1989; Santiago, 1992; Ramírez *et al.*, 1996; Zavala, 1996; Zavala y García 1997; Figueroa y Olvera 2000; Hernández *et al.*, 2000; Park, 2001; Park, 2003; Flores y Moreno 2005), bosques tropicales (Sarukhán, 1964; Levy, 1990; Navarro, 1995; Ceccon *et al.*, 2002), pastizales (Cavazos *et al.* 1997; García 1988 y Rivas 1988), otros relacionados con el uso de la vegetación secundaria (Melchor, 1988; Levy, 2000), el manejo de la sucesión (Parraguirre, 1988; Asbjornsen *et al.*, 2004; Martínez *et al.*, 2005) modelos sucesionales aplicados (Collantes *et al.*, 2000; Sánchez, 2003), sucesión animal en bosques templados (Fuentes, 1988; Yankelevich *et al.*, 2006), entre otros aspectos.

Fueron Rzedowski *et al.*, (1964); Rzedowski *et al.*, (1977); Rzedowski (1988) y Sarukhán (1964) quienes dieron las primeras teorías sobre la sucesión vegetal en el país. Así, en su trabajo, Sarukhán (1964) determinó el establecimiento y desarrollo de la vegetación secundaria tropical derivada de selva alta perennifolia en el sistema de roza-tumba-quema. Rico (1972) también analizó la dinámica de la vegetación en el sistema roza-tumba-quema en Veracruz. Notó que la cobertura vegetal de herbáceas aumenta con el tiempo, así como la diversidad y la cantidad de individuos; pero después de un año declina quizás por competencia interespecífica u otros factores.

Para los bosques templados del centro del país, Rzedowski *et al.*, (1964) comentan la sucesión vegetal en el Valle de México y hacen algunas consideraciones relativas a la condición original del suelo lacustre y su conversión a tierras agrícolas y la naturalización del pirúl (*Schinus molle*), que llega a ser abundante en el Valle. También señalan que antes eran más abundantes los bosques de *Pinus* y *Quercus* y ahora son sustituidos por etapas serales. Madrigal (1967, citado por Santillán, 1991) menciona que en bosque de *Abies* después de un disturbio aparecen gramíneas amacolladas (*Festuca*, *Stipa* y *Muhlenbergia*), siguen arbustos (*Baccharis*, *Juniperus* o *Senecio*) o bien *Quercus*, *Arbutus*, *Arctostaphylos* y *Salix*; después bosque de *Quercus* seguido de *Pinus* y *Alnus*, finalmente *Abies*. Manzanilla (1974, citado por Santillán, 1991) sugiere que después de un incendio hay *Festuca*, *Senecio*, *Fuchsia* y *Salvia*, a los que el bosque logra dominar después de cierto tiempo, si la perturbación no es muy fuerte y no se elimina el dosel completamente. Para el centro del país, Rehén (1973, citado por Rzedowski, 1988) opina que las comunidades de *P. leiophylla*, *P. teocote*, *P. rudis* y otras son secundarias y la comunidad clímax corresponde a bosque más mesófilo de *Abies religiosa*, *Cupressus lindleyi*, *P. ayacahuite* y *P. pseudostrobus*.

Eggler (1948, citado por Rzedowski, 1988) dice que los pinares de *Pinus leiophylla* constituyen una etapa sucesional de los bosques de *Quercus* y *Pinus* en la región de Uruapan, Michoacán. Para los ecosistemas templados, Rzedowski (1988) menciona que muchos matorrales son comunidades secundarias en diferentes hábitats incluyendo los pastizales, donde las compuestas y leguminosas son abundantes. Los arbustos de reproducción vegetativa se ven favorecidos por la presencia continua de incendios, este tipo de matorral puede prosperar por mucho tiempo sin que la sucesión llegue a

desplazarlos como es el caso de los matorrales de *Quercus microphylla*, que en ciertas partes del centro de México son mantenidos por el fuego y constituyen una etapa sucesional (Rzedowski *et al.*, 1964; Rzedowski, 1988). Parece que algunos matorrales crasicaules y de *Baccharis*, *Senecio*, *Mimosa*, así como *Crataegus*, *Juniperus* y otros de *Quercus* pueden tener una fase de pastizal en su sucesión (Rzedowski, 1988).

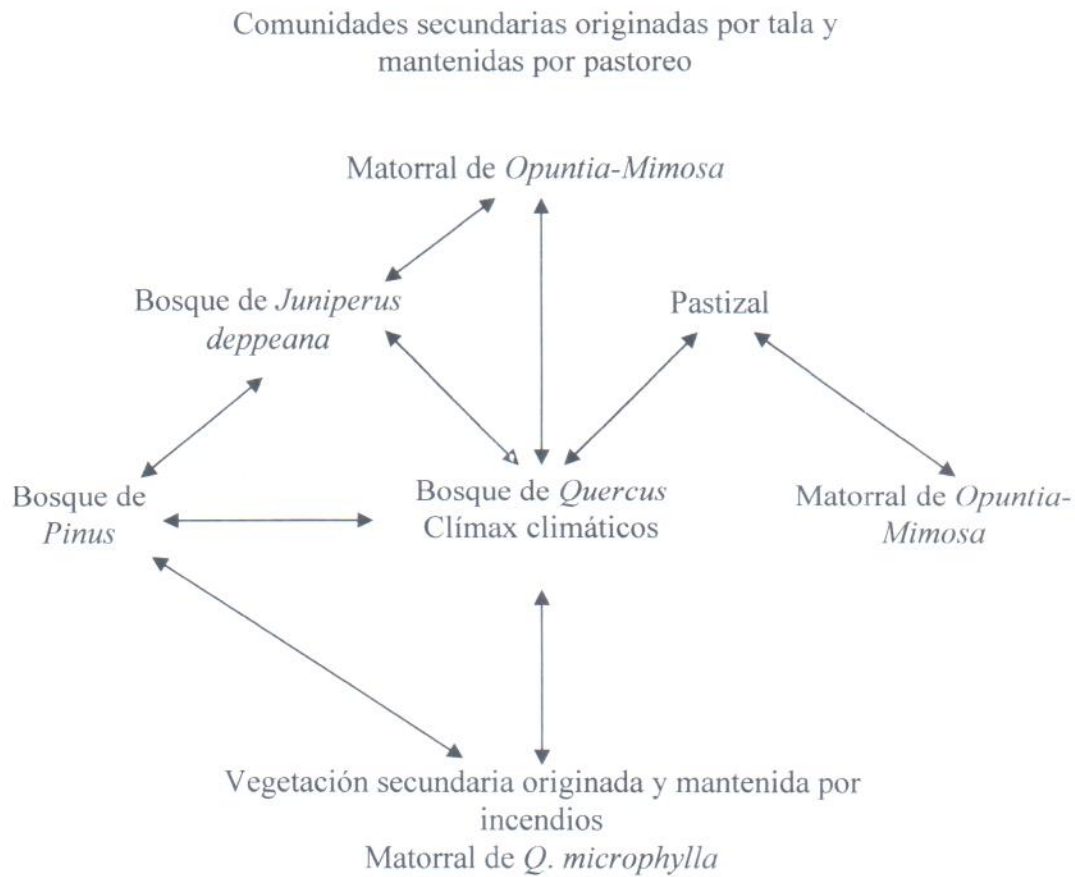


Figura 1. Secuencia sucesional de los bosques de *Juniperus deppeana* y *Quercus* spp., en el Valle de México, adaptado de Rzedowski *et al.*, (1964).

La presencia del fuego y el pastoreo continuo favorecen la permanencia de los pastizales, derivados de la eliminación de bosques de *Pinus*, *Quercus* y de algunos matorrales xerófilos (Rzedowski, 1988). Rzedowski *et al.*, (1964) señalan a *Juniperus deppeana* y matorrales de *Quercus microphylla* como posibles comunidades secundarias derivadas del pinar (Figura 1), como consecuencia de los incendios en el Valle de México, al parecer *Juniperus* constituye comunidades secundarias, que se encuentran en

una zona transicional entre el bosque de *Quercus* y de *Pinus*, y del pastizal o matorral xerófito, aunque algunas especies de *Juniperus* pueden ser elementos normales de estos bosques (Rzedowski, 1988).

Con base en estos antecedentes, puede verse que solamente se han hecho algunas observaciones sobre la dinámica sucesional de las comunidades *Juniperus*, *Quercus* y *Pinus*, al menos en el Valle de México; sin embargo, aún es mucho lo que se debe investigar principalmente en los bosques templados. Por este motivo surge el presente trabajo; planteando los siguientes objetivos:

2. OBJETIVOS

- Conocer las distintas etapas sucesionales que se encuentran en la localidad estudiada, cuál es la tendencia sucesional y la posible comunidad clímax
- Conocer las especies pioneras que colonicen los sustratos, que afloran abundantemente en la zona, con fines de restauración del ecosistema.
- Realizar una síntesis bibliográfica sobre la sucesión ecológica.

3. HIPÓTESIS

Al avanzar la sucesión tenderá a aumentar la riqueza y diversidad de especies, las especies pioneras tenderán a exhibir menores frecuencias en categorías diamétricas intermedias o altas y menor valor de importancia. La disimilitud entre etapas sucesionales extremas será alta y será menor entre etapas vecinas.

4. SINTESIS BIBLIOGRÁFICA SOBRE SUCESIÓN ECOLÓGICA

4.1 Concepto de sucesión ecológica

David H. Thoreau acuñó el término sucesión en 1863 y desde entonces el concepto de sucesión ecológica ha cambiado continuamente (Jardel y Sánchez, 1989). La sucesión puede considerarse como un conjunto de comunidades que se substituyen una a otra, de forma ordenada en un área determinada, llamada sere o serie (sere del latín *sertur*; juntar o conectar), que están relacionadas entre sí y tienen el mismo origen, generalmente un disturbio (Connell y Slatyer, 1977; Holdridge, 1982; Krebs, 1978; Braun-Blanquet, 1979; Margalef, 1980; Daniel *et al.*, 1982; Hocker, 1984; Odum, 1985; Tilman, 1986; Rieley y Page, 1990; Young, 1991; Germán, 2000; Molles, 2005). Es vista, también, como un reemplazo cuantitativo de las especies, de colonización y extinción, donde las distintas especies vegetales tienen importancia variable en la colonización de tierras nuevas o en los cambios de vegetación, debido a las diferentes capacidades de adaptación de las especies a un ambiente determinado, hasta que llega a un equilibrio dinámico entre las plantas y el medio (Smith, 1977; Braun-Blanquet, 1979; Daniel *et al.*, 1982; Begon *et al.*, 1988). Durante la sucesión las plantas cambian el ambiente biótico y abiótico, se alteran sus capacidades de competencia y algunas especies convergen a partir de sustratos distintos y otras divergen o son cíclicas, y tienen puntos finales estables (Tilman, 1986).

Las etapas serales o etapas de exploración son las comunidades transitorias que se presentan a lo largo de los paisajes (Hunter, 2001). Puede reconstruirse la serie completa a partir de varias sucesiones parciales, que se presentan simultáneamente pero son de distinta edad, también observarse directamente y explicar su relación con el suelo y su evolución (Braun-Blanquet, 1979). Las comunidades serales son distintas entre ellas, en cuanto a composición de especies, dominancia, cobertura, formas de vida, etc., su composición dependerá de aquellas especies que tienen acceso a la localidad en cuestión, por su proximidad o por la capacidad de diseminación, pero están relacionadas a otras por cambios graduales entre las etapas superiores o inferiores (Smith, 1977; Braun-Blanquet, 1979).

Una comunidad transicional o seral se denomina “ecotono”, que típicamente son ricas en especies, y una serie de comunidades, que forman un gradiente de comunidades, se denomina “ecocline”. La abundancia de la distribución de especies a lo largo de los gradientes ambientales muestra la tendencia de sobreposición entre organismos en las comunidades, lo que indica que las necesidades de hábitat de cada especie forman un reemplazo continuo de plantas a lo largo del gradiente, formando lo que se llama *continuum vegetacional* mostrando discretamente un reemplazo de la cubierta vegetal (Pianka, 1978; Daniel *et al.*, 1982). Un ecocline temporal, o un cambio en la composición en el tiempo de una comunidad, por cambios en la importancia de las poblaciones que la componen y la extinción de especies así como la invasión de nuevas especies es la sucesión (Pianka, 1978).

Las causas de la sucesión son aquellas que producen un suelo nuevo o denudado sobre el cual es posible el establecimiento de nuevas especies (Clements, 1928). Estos procesos pueden ser causas iniciales o de iniciación, total o parcialmente, causas de ecesis o continuación y causas climáticas o de estabilización (Braun-Blanquet, 1979). Las de inicialización producen áreas desnudas que destruyen la vegetación, las de ecesis producen las interacciones entre la vegetación y el hábitat. Los factores determinantes del proceso sucesional son: las características previas del disturbio, los organismos, estructuras, recursos liberados y tasa de supervivencia, las alteraciones biofísicas del biotopo e interacciones con otros organismos (Terradas, 2001). Estos factores influyen en el proceso sucesional de tal forma que, en términos de su desarrollo, la sucesión puede clasificarse como alogénica o autogénica; pues mientras la sucesión alogénica se debe a fuerzas externas al sistema, la sucesión autogénica se debe a secuencias generadas internamente por modificación del medio (Brewer, 1979; Odum, 1985; Begon *et al.*, 1988; Rodríguez, 1996). Se conoce como sucesión obligatoria aquella en la que cada especie es reemplazada por otra, por reposición florística, como parte del proceso autogénico, en el que se facilita el reemplazo de especies, y como sucesión directa aquella en la que las especies pueden colonizar y dominar el sitio permanentemente.

Se ha desarrollado toda una terminología alrededor de la sucesión ecológica, en la que por ejemplo regresión es un concepto opuesto a la sucesión, en el que las comunidades no dependen de las anteriores, sino de la destrucción irregular o perturbación al azar de

algunos elementos de la estructura del ecosistema, conduciendo a una diversidad ambiental a lo largo del paisaje (Smith, 1977; Margalef, 1980). En él se pueden encontrar muchas microsucesiones, que son sucesiones muy rápidas que pueden afectar a áreas limitadas, y operan con los mismos mecanismos que en la sucesión principal y cuando son cíclicas se originan a partir de perturbaciones (Weaver y Clements, 1944; Dajoz, 2001). Una microsucesión puede ser también de tipo degradativo, no confundirla con destructivo, que ocurre en periodos breves por la aparición y agotamiento de un recurso degradable, usado sucesivamente por diferentes especies (Begon *et al.*, 1988). La sucesión destructiva se refiere a un ecosistema que no llega al clímax debido a modificaciones graduales del hábitat por factores bióticos que resultan en una destrucción de las etapas serales; por otra parte existen las sucesiones progresivas antropogénicas que reemplazan a la destrucción total o parcial de la vegetación original, ya que tiende al equilibrio naturalmente (Dajoz, 1977). Actualmente, muchos paisajes están determinados por sucesiones antrozoógenas regresivas y progresivas manteniendo de esta manera comunidades diferentes a las clímax (Braun-Blanquet, 1979).

Así también, se ha hecho una clasificación de la sucesión, en base a diferentes aspectos, como por ejemplo el flujo de energía, destacando la sucesión heterótrofa que sucede cuando la respiración de la comunidad (R) es mayor que la producción primaria o fotosíntesis (P), lo que Odum (1985) expresa como $R > P$, mientras que en la sucesión autótrofa la proporción es invertida en las etapas tempranas, y está caracterizada por la presencia de productores primarios que colonizan el sustrato (Begon *et al.*, 1988). Cuando la sucesión se caracteriza por la dominancia temprana de organismos heterótrofos la máxima cantidad de energía, disponible al inicio y estable, declina conforme avanza la sucesión (Smith, 1977; Begon *et al.*, 1988).

4.2 Sucesión primaria y secundaria

También es común hablar de sucesión en cuanto al tipo de suelo en el que se desarrolla, siendo estas primaria y secundaria. La sucesión primaria se desarrolla a partir de la roca desnuda, donde no ha existido vegetación previa y está determinada por los factores abióticos, existiendo tres tipos de sucesión primaria, que corresponden al tipo de sustrato en el cual se inicia la sucesión: xerarca, mesarca e hídrica, que se desarrollan sobre

pedra desnuda, en suelos recién descubiertos por el deshielo y en comunidades acuáticas respectivamente (Oosting, 1951; Clarke, 1975; Hinckley, 1976; Dajoz, 1977; Smith, 1977; Pianka, 1978; Daniel *et al.*, 1982; Hocker, 1984; Odum, 1985; Jardel y Sánchez, 1989; Young, 1991; Colinviaux, 1993; Molles, 2005). Weaver y Clements (1944) describieron varios tipos de seres desarrollados a partir de diferentes sustratos y del contenido de agua con el que se desarrollan. Por ejemplo, las prisere, que se desarrollan en donde las condiciones de contenido de agua son extremas; se divide en hidrosere, a partir de ecosistemas acuáticos y halosere en agua salina; las xeroseres se desarrollan en suelos secos y comprende los subtipos: litosere, sobre roca, y psammosere, sobre arena; existen además las subsere en donde las condiciones extremas de contenido de agua no son tan extremas y sólo se dividen en hidrosere y xerosere (Rieley y Page, 1990). Las comunidades xéricas e hídricas tienden hacia una condición relativamente mesofítica en una comunidad adaptada a tales condiciones, aunque esto no debe generalizarse (Clements, 1928; Oosting, 1951; Braun-Blanquet, 1979; Hocker, 1984).

La sucesión secundaria se desarrolla a partir de la destrucción total o parcial de la vegetación clímax, en un área con suelo más o menos maduro, con una cantidad de semillas y propágulos vegetativos que permiten el desarrollo de una cubierta vegetal más rápido y está controlada por la propia comunidad y las interacciones bióticas (Connell y Slatyer, 1977; Pianka, 1978; Daniel *et al.*, 1982; Holdridge, 1982; Hocker, 1984; Odum, 1985; Rzedowski, 1988; Jardel y Sánchez, 1989; Rieley y Page, 1990; Young, 1991; Molles, 2005). De acuerdo con Dajoz (2001) este tipo de sucesión muchas veces tiende hacia el disclímax debido a modificaciones abióticas, además es común en áreas abandonadas y en tierras no cultivadas, así como en sitios ruderales alterados artificialmente y con frecuencia sujetos a disturbios (Oosting, 1951). Margalef (1980) veía la sucesión secundaria como un “proceso de cicatrización o restitución de la herida de un organismo”, que surge después de la destrucción local del ecosistema, y son necesarios algunos elementos a su alrededor para poder reiniciar un proceso de reestructuración. Por esto se dice que la sucesión es la historia de vida de las especies presentes desde el inicio (Smith, 1977; Jardel y Sánchez, 1989).

La velocidad de la sucesión es variable y depende de los organismos remanentes, el grado de perturbación, productividad, eficacia de los organismos para generar cambios ambientales, la longevidad de los dominantes en cada etapa y el grado en que cada estadio esta dominado por especies resistentes a la invasión (Oosting, 1956; Terradas, 2001). Así, la productividad potencial del hábitat determina las estrategias que utilizan las especies durante la sucesión para poder invadir nuevos sitios, propiciando que el reemplazo de las especies o grupos de especies resulte en parte en competencia interespecífica que permite suprimir lentamente grupos de especies (Smith, 1977; Grime, 1982; Colinviaux, 1993). En general, el mecanismo de la sucesión está determinado por el estrés y la competencia por recursos y de respuestas individuales de las especies a lo largo de un paisaje espacialmente dinámico (Connell y Slatyer, 1977; Walter, 2005¹).

4.3 El Suelo

Los suelos son un factor importante en los ecosistemas terrestres porque es ahí donde los organismos mueren, se descomponen y sus nutrientes son usados por las plantas y de forma indirecta regresan al ecosistema (Pianka, 1978; Daniel *et al.*, 1982; Young, 1991). El clima, junto con la topografía, los organismos (particularmente la vegetación) y el tiempo, son los factores que determinan las características de suelo en formación de acuerdo a la teoría de la pedología, desarrollada por Dokuchev, y está estrechamente relacionada con los procesos sucesionales, pues la sucesión en los ecosistemas terrestres va ligada a un proceso de sucesión en el suelo, aunque la formación y maduración del suelo constituye un proceso sucesional por sí mismo (Pianka, 1978; Margalef, 1980). Las condiciones del suelo reflejan el desarrollo del ecosistema incrementando la profundidad, el contenido de materia orgánica y diferenciando los horizontes como los suelos maduros (Smith, 1977; Braun-Blanquet, 1979). Un suelo maduro y una comunidad clímax que se desarrolla sobre éste son dos elementos que están muy relacionados y son interdependientes, ya que en el proceso de formación existe una dirección o evolución definida por las condiciones de equilibrio y por la tendencia general a reducir la energía en el ecosistema (Pianka, 1978; Margalef, 1980).

¹ Walter, R. L. 2005. Margalef y la sucesión ecológica. Ecosistemas. Asociación Española de Ecología Terrestre. Alicante, España. 14(1):1-7. Versión en línea.

La formación del suelo a partir de la roca desnuda, en la sucesión primaria, es un proceso lento, en el que intervienen los factores bióticos liberando algunos nutrientes útiles para las plantas, primero se pueden establecer líquenes y algunas plantas cuyas raíces fragmentan cada vez la roca que las sustenta (Clements, 1928). Los primeros colonizadores estarán en función del tipo y naturaleza del sustrato y serán susceptibles a los cambios en él y a la radiación directa (Tilman, 1986). En esta etapa las especies están perfectamente adaptadas a condiciones extremas y su presencia es necesaria para la modificación del medio (Rieley y Page, 1990). Después se presentan cambios como la profundidad del suelo, humedad, pH y contenido de nitrógeno (Colinvaux, 1993).

4.4 El banco de semillas

En todas las comunidades se encuentran enterradas en el suelo semillas viables que corresponden a plantas que alcanzaban su mayor desarrollo en otras etapas (Margalef, 1980; Daniel *et al.*, 1982). Algunas especies han desarrollado la estrategia de “semillas enterradas”, que consiste en producir semillas pesadas y numerosas las cuales pueden permanecer en dormancia en el suelo forestal durante muchos años, logrando prosperar después de que haya una perturbación y sin que haya algún árbol padre cerca. Sin embargo, las semillas de los árboles emergentes se asemejan más a los árboles pioneros, muchas presentan estructuras para su dispersión por medio de la gravedad y el aire, y no parecen ser frecuentes en el banco de semillas (Granados y López, 2000).

4.5 El Clímax y la estabilidad del ecosistema

El concepto de clímax, como etapa final de una serie, ha permitido visualizar la convergencia de series diversas de comunidades hacia un mismo tipo de vegetación final (Clements, 1928; Weaver y Clements, 1944; Clarke, 1975; Brewer, 1979; Margalef, 1980). Sin embargo, un tipo de vegetación puede seguir diferentes patrones dependiendo de la diversidad de especies en el paisaje, historia de vida, régimen de disturbios y el ambiente (Hunter, 2001; Burel y Baudry, 2002). Muchas veces, los hábitats similares mantienen comunidades similares pero no tienen la misma secuencia de comunidades que tiendan hacia el mismo punto. Todas las series que convergen al clímax se conocen como progresivas; mientras que aquellas que lo alejan son regresivas, y la mayoría de ellas son de origen antropogénico y difíciles de reconocer (Dajoz, 2001).

En ocasiones las comunidades no logran alcanzar el clímax por diferentes razones. Por ejemplo, cuando el hombre o sus animales son los responsables de que una comunidad clímax no corresponda al clímax edáfico o climático se le puede designar como disclímax, subclímax antropogénico o clímax alterado, en esta etapa la evolución de la vegetación puede ser detenida en la etapa previa al clímax por perturbaciones, manteniéndola en forma indefinida por modificación o reemplazo del verdadero clímax, resultado de la alteración e introducción de especies extrañas que cambian la comunidad en general y el clímax (Clements, 1928; Weaver y Clements, 1944; Oosting, 1951; Clarke, 1975; Dajoz, 1977; Krebs, 1978; Hocker, 1984). Y si una perturbación se mantiene indefinidamente en las primeras etapas de sucesión se dice que es una comunidad serclímax, mientras que la comunidad paraclímax es originada a partir de condiciones edáficas extraordinarias, diferenciándose del clímax potencial regional y que no continúa desarrollándose, estableciéndose una comunidad permanente cuando la vegetación no alcanza el clímax y se mantiene mucho tiempo conservando su característica sociológica (Weaver y Clements, 1944; Braun-Blanquet, 1979). También existe el clímax catastrófico o cíclico, que se perpetúa por algún disturbio natural o elementos anti bióticos (Krebs, 1978; Dajoz, 2001). Finalmente, una comunidad secundaria puede mantenerse por mucho tiempo si los factores de disturbio permanecen indefinidamente. No siempre se pueden delimitar bien las comunidades primarias y secundarias, pues los grados de disturbios suelen ser leves y afectar únicamente algunas especies o estratos de la comunidad clímax (Rzedowski, 1988).

Además existen otras comunidades variantes de las clímax que existen debido a diferentes factores, como lo son las proclímax, que son aquellas que persisten pero carecen de la influencia del clima, y se dividen en los siguientes tipos: el preclímax y el postclímax, son condiciones especiales de clímax donde el tipo no es representativo del único que prevalece en la región (Brewer, 1979). El postclímax es un clímax más mesofítico que el del suelo prevaleciente y el clima que lo sustenta, más frío y húmedo (Oosting, 1951; Krebs, 1978; Brewer, 1979). Los tipos preclímax son más xéricos que lo que el clímax del suelo de una región sustentará normalmente (Hocker, 1984). Un cambio en el clima motiva que cada una reemplace a las formaciones a la siguiente etapa sin alterar su estructura inicial. Una mayor precipitación y más frío hacen que las más

mesófilas reemplacen a las menos mesófilas en toda la serie (postclímax); mientras que menor precipitación y mayor temperatura en toda la serie favorecen que una xerófila aparezca (preclímax) (Weaver y Clements, 1944; Krebs, 1978; Hocker, 1984).

Los principales tipos de comunidades clímax del mundo son los biomas, sin embargo Clements consideraba estos conceptos como sinónimos, con tipos de vegetación dominantes y formas de vida características de la comunidad (Oosting, 1951; Clarke, 1975; Pianka, 1978; Rieley y Page, 1990; Terradas, 2001). Una región determinada puede tener un solo clímax climático que está en equilibrio con el clima general o un número variable de clímax edáficos que son modificados por condiciones locales del sustrato, donde la sucesión culmina en un clímax edáfico ya que la topografía, el suelo, el agua, el fuego o alguna otra perturbación no permiten que el clímax climático se desarrolle (Clements, 1928; Weaver y Clements, 1944; Oosting, 1951; Brewer, 1979; Margalef, 1980; Daniel *et al.*, 1982; Hocker, 1984; Jardel y Sánchez, 1989; Rodríguez, 1996). La composición, estructura y balance de una comunidad clímax depende del ambiente total del ecosistema y no solo del clima, pues las especies soportan sus propias reacciones perpetuándose de esta manera en forma de equilibrio dinámico (Brewer, 1979).

Como refiere Hunter (1999), el concepto de un clímax estable no es real, aunque algunos autores lo definan como tal; pues las teorías del desequilibrio se enfocan en la dinámica y variabilidad por sí mismos, más que en los puntos finales (Brewer, 1979; Young, 1991). Sin embargo, actualmente se usa la palabra “clímax”, “vegetación potencial natural” o “comunidad óptima”, que no corresponde estrictamente con el clímax sino que difiere porque ésta alcanza una mayor producción de materia orgánica (Braun-Blanquet, 1979; Hunter, 2001). Ya que los ecosistemas son conjuntos de factores bióticos y abióticos que interactúan, estas interacciones y sus circunstancias varían, por lo cual puede decirse que los ecosistemas no tienen un estado particular que pueda considerarse como “óptimo”, en este sentido es mejor pensar en términos de “cuasiequilibrio” o “equilibrio dinámico” o en un sistema de cambios lentos para reconocer que existe una dirección de cambio en la comunidad, similar al clímax equilibrado de Braun-Blanquet (1979), que “es una pausa en la continua modificación de la vegetación” (Hunter, 2001; Zorrilla, 2005).

Ninguna comunidad es absolutamente estable pero la comunidad final en una serie es la comunidad clímax, que se perpetúa a sí misma y está en equilibrio con el hábitat físico, sin que ocurran cambios dinámicos que no sean necesarios para el mantenimiento de la comunidad es decir, el ecosistema final estabilizado predecible y visiblemente maduro, aunque no necesariamente el de mayor madurez (Oosting, 1951; Kormondy, 1978; Pianka, 1978; Brewer, 1979; Margalef, 1980; Grime, 1982; Hocker, 1984; Odum, 1985; Jardel y Sánchez, 1989; Rieley y Page, 1990; Molles, 2005). Una comunidad en equilibrio se considera estable cuando no se presentan cambios en las poblaciones o comunidades (Stiling, 1996). La estabilidad es la resistencia al cambio o resiliencia, y se refiere al retorno de una comunidad hacia el equilibrio después de una perturbación mediante su elasticidad (rapidez para retornar al equilibrio) y amplitud (magnitud de la posibilidad para poder regresar del disturbio); en otras palabras es la habilidad de la comunidad de mantener su estructura y funciones frente a los disturbios, su capacidad para regresar a la estructura natural o restauración (Brewer, 1979; Terradas, 2001).

Sin embargo, Walker (1989) hace la diferencia entre estabilidad y resiliencia, definiendo la primera como “la habilidad de un sistema de regresar a un estado de equilibrio después de un disturbio”, y resiliencia como “la habilidad de un sistema de absorber los cambios en él”. Bajo condiciones de estabilidad prevalecientes en el medio físico y para lapsos relativamente largos, se ha demostrado que alteraciones relativamente pequeñas pueden ser absorbidas o “restauradas” de manera autónoma y eficaz por un ecosistema, el cual se reorienta hacia una trayectoria similar a la inmediata anterior al disturbio (Zorrilla, 2005). Así, los hábitats grandes son más estables que los pequeños por su capacidad de absorber los disturbios, y se puede observar que donde hubo disturbios frecuentes y el paisaje es relativamente pequeño, la variabilidad en las clases de edad es alta, originando heterogeneidad en la estructura de la comunidad y mayor capacidad del ecosistema de retornar a su estado anterior al disturbio (Hunter, 1999). Lo anterior permite a los ecosistemas un cierto grado de estabilidad, pero cuando la extensión, la magnitud y la recurrencia de las alteraciones son mayores, rompen la resistencia y ocasionan que las capacidades de resiliencia de un ecosistema sean insuficientes (Zorrilla, 2005). Una comunidad resiliente puede regresar rápidamente a su estado original después del disturbio, y junto a una alta riqueza de especies puede incrementar

la elasticidad de los ecosistemas después de una perturbación, por lo que es mayor el número de alternativas para el flujo de los recursos (Herrerías y Benítez-Malvido, 2005; Molles, 2005). Así, los ecosistemas interrelacionados de forma compleja, como los clímax, son capaces de responder rápidamente a los cambios desfavorables en el ambiente (Kormondy, 1978).

La aparente estabilidad de los ecosistemas clímax es engañosa y se piensa que como unidad biológica se mantiene estable sin ser estática, pues se basa en la diversidad biológica (Hinckley, 1976; Smith, 1977; Kormondy, 1978; Molles, 2005). Basado en lo anterior, las comunidades clímax obtienen su mayor diversidad de especies en cada estrato; sin embargo, en algunos casos la diversidad puede reducirse en el clímax (Begon *et al.*, 1988). El incremento gradual de especies origina una diversidad estructural compleja, acumulación de biomasa, creación de nichos, estratificación y organización del sistema, de manera que un ecosistema sucesional temprano tiene una estructura simple, mientras que cuando avanza la sucesión se torna más compleja (Smith, 1977; Odum, 1985; Rieley y Page, 1990; Hunter, 2001).

A pesar de que algunas comunidades pueden sustentar una mayor cantidad de especies en cada estrato, la diversidad no representa la mayor productividad de una comunidad, la máxima producción neta anual normalmente se encuentra al final de la dominancia de las especies pioneras o subclímax, declinando después pero finalmente esta se estabiliza (Daniel *et al.*, 1982; Hocker, 1984). El aumento de la dominancia y la diversidad de especies, la estructura, la materia orgánica y la tendencia a la estabilidad, son causas y efectos de los procesos de cambio en sí, de la estabilidad eventual que caracteriza a los ecosistemas y del ambiente heterogéneo en un equilibrio dinámico (Clements, 1928; Kormondy, 1978; Dajoz, 2001). En cualquier ecosistema la diversidad, la equitatividad y la estratificación son sólo tres aspectos de la variedad que cambian con la sucesión; esto no implica que la diversidad y la productividad no necesariamente incrementan con el avance de la sucesión (Smith, 1977). Junto con ésta no solo aumenta la diversidad, sino también la estructura de un ecosistema. Un bosque con muchos estratos y gran cantidad de especies representa una situación donde la estructura de nicho ha alcanzado su mayor desarrollo, en él habrá una gran diversidad estructural de claros que producirá igual diversidad de microclimas (Hocker, 1984). Esta situación se evidencia más cuando, en

las comunidades avanzadas, sucede alguna perturbación, originando más nichos y por consiguiente mayor riqueza de especies en el ecosistema, lo que se conoce como la teoría del disturbio intermedio.

4.6 Teorías del monoclímax y del policlímax

La teoría del monoclímax de Clements postula que el clímax esta regulado por las condiciones climáticas del lugar y es permanente, en contraste con la teoría del policlímax, donde la vegetación de una región consiste no sólo de un tipo, sino en un mosaico de clímax vegetales, ecosistemas no uniformes, controlados por la humedad del suelo, nutrientes, topografía, pendiente, exposición, fuego y por influencia de los animales (Weaver y Clements, 1944; Oosting, 1951; Daubenmire, 1974; Dajoz, 1977; Krebs, 1978; Brewer, 1979; Margalef, 1980; Ntareno, 1981).

4.7 Sucesión animal

La composición de fauna también varía con los cambios vegetacionales, pues son parte de la sucesión (Macfadyen, 1963; Pianka, 1978; Young, 1991). Los insectos, las aves y otros grupos animales tienen preferencias de hábitat vinculado a una etapa seral, por lo tanto la diversidad dentro de la comunidad animal está ligada con el clímax forestal; ya que las sucesiones no destructivas siempre van acompañadas de estos (Hinckley, 1976; Odum, 1985; Dajoz, 2001; Townsend *et al.*, 2003). Sin embargo, muchas veces los animales también determinan el tipo de comunidad vegetal que predominará, aspecto que no debe desdeñarse por ningún motivo para poder implementar acciones de restauración ambiental (Townsend *et al.*, 2003).

4.8 La relación entre la dasonomía, la ecología y la sucesión ecológica.

La dasonomía es una materia que trata con ecosistemas a lo largo de grandes periodos de desarrollo. Mediante prácticas silvícolas se puede afectar la sucesión de un bosque, cuyo manejo debe basarse en los conocimientos y comprensión del ecosistema; ya que su función está relacionada con la actividad biológica o los procesos asociados a la comunidad (Young, 1991). En los estudios de dinámica forestal, la sucesión constituye un proceso fundamental pues se analiza la mortalidad de árboles individuales y su

sustitución, la competencia intra e interespecífica, y otros factores que propician el reemplazo de la vegetación en el ecosistema (Jardel y Sánchez, 1989; Terradas, 2001).

La dinámica de cambio en la vegetación ayuda a comprender y caracterizar la dinámica de los mosaicos en el paisaje a diferentes edades y etapas de desarrollo, creados a partir de pequeños disturbios (Townsend *et al.*, 2003). Esto sugiere tres cosas: “1) el hecho de que la vegetación puede ser altamente dinámica y parecer que cambia lentamente o incluso que no hay cambios, si todos sus patrones permanecen iguales pero cambia la distribución espacial de los parches individuales; 2) la dinámica de poblaciones de los parches y los disturbios destruyen y crean nuevas estructuras en la comunidad; y 3) el aspecto espacial da una idea de cómo las características espaciales de los tamaños de los parches o yuxtaposición puede afectar el comportamiento del sistema” (Hunter, 2001).

Ya que la ecología estudia a los organismos y sus interacciones, con el ambiente que les rodea, las relaciones entre el individuo y su entorno (autoecología) o la comunidad y el ambiente (sinecología), la dasonomía y la sucesión ecológica no pueden quedar excluidas de la ecología, a pesar de que sea de interés relativamente reciente, pues fue en el siglo pasado cuando se hicieron los primeros estudios sinecológicos por Frederick Clements y Victor Shelford (Kormondy, 1978).

4.9 Importancia de la sucesión en la conservación y restauración forestal.

La estructura de los sistemas ecológicos es un compuesto de dinámica de parches, estos forman un conjunto de mosaicos organizados en un sistema de jerarquías discontinuas y anidadas (Vega, 2005). A pesar de estas microsucesiones, la fragmentación es un proceso en el que el hábitat natural continuo es reducido a pequeños remanentes, los efectos primarios de este fenómeno son la alteración del microclima y el aislamiento, es decir, los cambios físicos y fisonómicos tanto al interior como a los alrededores del fragmento, siendo la pérdida de biomasa una de las primeras consecuencias de la fragmentación del hábitat que tendrá repercusiones posteriores en la biodiversidad (Herrerías y Benítez-Malvido, 2005).

La conservación ecológica es un camino complejo que no solamente debe evitar la pérdida de la diversidad biológica, el deterioro de los paisajes nativos y la simplificación de las funciones de los ecosistemas que aún permanecen. Actualmente la conservación

tiene una de sus vertientes más urgentes en la restauración de aquellos ecosistemas que ya se encuentran alterados y que en México representan mucho más que la mitad del territorio nacional (Zorrilla, 2005). La superficie que ocupan las comunidades secundarias va creciendo constantemente y sin embargo poco se conoce sobre ellas; además, en las asociaciones intervienen una gran cantidad de especies vegetales que puede ser superiores en riqueza florística que las comunidades clímax (Rzedowski, 1988). Ya que son escasos los estudios sobre sucesión y otros métodos silvícolas y de regeneración para las coníferas y para latifoliadas, se requieren más trabajos para comprender la sucesión y la dinámica de los ecosistemas forestales, de cómo la dinámica de regeneración puede ser manipulada para lograr objetivos de producción silvícola o de conservación (Jardel y Sánchez, 1989; Santillán, 1991; Navarro, 1995). Actualmente muchos de los bosques más valiosos económicamente, se presentan en las comunidades temporales o subclímax, estos son importantes para la explotación y conservación, el manejo que se dé hoy a los recursos marcará a su vez las decisiones consecuentes sobre su uso (Weaver y Clements, 1944; Hocker, 1984; Zorrilla, 2005).

Sin una concepción más o menos clara acerca de “cómo debe ser” un ecosistema “sano” es difícil elegir, diseñar e implementar las técnicas “correctivas” adecuadas de restauración (Vega, 2005). La idea de que la vegetación converge a un mismo punto de equilibrio a través del paisaje es inadecuada para entender y manejar la vegetación, por eso la sucesión secundaria debe considerarse de importancia en la restauración de ecosistemas forestales (Hunter, 2001; Jardel y Sánchez, 1989). Los planes de reforestación en el país no dan importancia a las especies previas a las propias de las comunidades clímax o de etapas sucesionales previas, cuya degradación originó la necesidad de reforestar, pudiendo ser muchas de éstas mejoradoras del suelo, como las leguminosas. El objetivo de la restauración ecológica puede no ser el regresar a un ecosistema al punto exacto en el que se hallaba antes de la alteración, sino propiciar que éste asuma una trayectoria de reparación endógena, congruente con los rasgos generales del entorno; es un proceso de emulación de sucesión de distintas comunidades biológicas en un sitio, hasta que tomen una trayectoria autónoma y viable de establecimiento permanente en el lugar (Zorrilla, 2005).

Conocer los mecanismos de sucesión, y apoyarlos a través de la producción de plántulas es una de las herramientas más importantes para poder llevar a cabo proyectos de restauración, rehabilitación, conservación y manejo de los recursos forestales (Dajoz, 2001; Sánchez-Velásquez, 2003; Walter, 2005). Observar la repetición de los patrones de cambio en el paisaje, y su orden, puede ayudar a encontrar la descripción de secuencias sucesionales, los mosaicos de vegetación así como las etapas serales que permitan entender la dinámica sucesional del ecosistema y faciliten el manejo de la vegetación en el paisaje (Schmitt and Whittaker, 1998). El reto es “simplificar, sin perder atributos importantes, y manejar con simplificaciones sin perder la complejidad” (Hunter, 2001).

4.10 Especies tolerantes e intolerantes

La existencia de luz es una de las condiciones ambientales más importantes para el desarrollo de los árboles (Humphrey, 1962). Las plántulas que crecen en presencia de luz son intolerantes, se reproducen con éxito cuando encuentran un dosel abierto o es muy ralo, son especies pioneras que tienen semillas que pueden dispersarse a lugares lejanos. Algunas plantas tienen “estrategia fugitiva”, es decir, son dispersadas a kilómetros de distancia, mientras que aquellas plantas que crecen a la sombra son tolerantes y características de estados sucesionales avanzados, éstas tienden a tener semillas pesadas que no son transportadas por aire o aves, quienes crean y favorecen comunidades “ornitocoprófilas”, por el abandono y pueden crecer junto al árbol madre (Braun-Blanquet, 1979; Daniel *et al.*, 1982; Hocker, 1984). Además, pueden vivir más, crecen lentamente y alcanzan una altura mayor, se reproducen a mayor edad, y tienen semillas escasas y grandes. Son pesadas debido a la gran cantidad de nutrientes que tienen como reserva, lo que les permite tener un rápido crecimiento radicular para establecerse en condiciones secas, lo que implica el éxito de encinos y algunos pinos (Daniel *et al.*, 1982). Las especies intermedias se encuentran entre estos extremos, pueden evitar la muerte por desecación al tener la posibilidad de alcanzar una capa subterránea con humedad debido a su raíz profunda. Tienen semillas de peso intermedio o algún medio de transportarse por el viento, lo cual ayuda a la dispersión; están entre las especies fugitivas y los árboles tolerantes (Hocker, 1984).

La arquitectura de los árboles tiene una relación muy estrecha con la disponibilidad de luz y esta a su vez con el grado de desarrollo de la sere. De esta manera se crea, también, una relación entre la estructura de las copas de los árboles y su respuesta a las condiciones de luz en la fotosíntesis y en función al equilibrio entre esta y la evapotranspiración, ya la que la fisiología del árbol dependerá de las condiciones ambientales del sitio y este a su vez, a la etapa sucesional del ecosistema, presentando un conjunto de características propias de su etapa de desarrollo. Por ejemplo, los árboles monopodicos tienen una estructura de ramas simple, baja densidad de la madera, maduran rápido, florecen mientras son pequeños y tienen ciclos de vida cortos, producen muchas semillas pequeñas que son dispersadas por aves, murciélagos y otros mamíferos; principalmente (Smith, 1977; Spurr y Barnes, 1980; Crawley, 1986b). Estos son los árboles con múltiples capas o multicapa, que crecen bien donde la cantidad de luz permite mantener tasas de fotosíntesis altas, y en áreas sombreadas las hojas del interior de la copa no reciben suficiente luz para balancear su gasto (Begon *et al.*, 1988). Tienen hojas dispersas a través del interior de la copa, mientras en los monocapa todas las hojas están concentradas en una sola capa en el dosel de copa, siendo menos eficientes en áreas abiertas por su menor superficie foliar, pero son eficientes a la sombra para resistir condiciones de supresión propias de etapas serales avanzadas (Waller, 1986; Begon *et al.*, 1988; Colinvaux, 1993).

Las especies pioneras de árboles germinan en la sombra o en el sol hasta que se abra otro claro y tienen tasas máximas de fotosíntesis y crecimiento, su respuesta al crecimiento es más dramática porque las condiciones de crecimientos son extremas. Son menos tolerantes a la sombra que las especie primarias y sus juveniles se encuentran en claros. En cambio, las especies que tienen moderada tolerancia a la sombra (punto de compensación bajo) muestran baja fotosíntesis y velocidad de crecimiento moderada o alta, arquitectura de las ramas relativamente compleja y semillas no dormantes (Daniel *et al.*, 1982). Los árboles pioneros, los multicapa, se establecen en claros, persisten por varios años hasta que mueren por la sombra de otros más altos. En los bosques maduros, su densidad es baja y su distribución se presenta en pequeños grupos, donde hubo amplios claros. Los árboles emergentes sobrepasan el nivel del dosel, por un rápido crecimiento hasta alcanzar los claros, o con un crecimiento lento pero con un ciclo de

vida largo, o una combinación de ambas. Los árboles secundarios no pioneros pertenecen a especies secundarias tardías, se diferencian de las primarias por poseer propiedades que les permiten resistir cambios drásticos generados por perturbación. Entre éstas se pueden incluir: semillas con testa dura y mayor tolerancia a la sequía, ya que algunas especies secundarias tardías son caducifolias y poseen una alta capacidad de regeneración vegetativa a partir de restos persistentes después del disturbio. Lo anterior puede explicar su presencia temprana en la sucesión (Daniel *et al.*, 1982). En bosques templados, los árboles de dosel maduro producen semillas grandes, de corta viabilidad que tienden a germinar rápidamente en forma más o menos sincrónica, produciendo alfombras de plántulas coetáneas, que pueden permanecer latentes hasta morir o crecer, lenta o rápidamente dependiendo de los recursos disponibles (Granados y López, 2000).

4.11 Modelos de sucesión forestal

Los trabajos relativamente recientes sobre sucesión forestal se enfocan en la importancia de la competencia entre las plantas, como el principal elemento que determina su curso, considerando las interacciones con herbívoros, patógenos y depredadores (Connell y Slatyer, 1977). La sucesión forestal en bosques templados no puede ser completada ni observada directamente dentro de un periodo de investigación porque toma cientos de años; por eso, los mecanismos de investigación de la sucesión en bosques templados se enfocan en las etapas tempranas de la sucesión (Molles, 2005).

El ciclo de desarrollo de un bosque inicia con la apertura de un claro, que modifica las condiciones ambientales y del microrrelieve en el que se desarrollan las plantas (Jardel y Sánchez, 1989). El proceso básico de sucesión forestal tiene la siguiente secuencia: establecimiento y crecimiento de las plántulas, autoaclareo o etapa de conservación (proceso de lenta acumulación de energía y materiales, donde la mortalidad de los árboles se atribuye a la competencia), mortalidad gradual de árboles dominantes formando claros, estabilización en un mosaico, decadencia y reinicio (Margalef, 1980; Dajoz, 2001; Terradas, 2001). Durante la liberación (o destrucción creativa) que sucede a la conservación, la masa y energía acumulados se liberan bruscamente y en la reorganización se desarrollan procesos edáficos de movilización e inmovilización que minimizan las pérdidas y dejan nutrientes disponibles para una nueva fase de

explotación (Terradas, 2001). Después, en la fase de construcción se establecen las plantas pioneras y aumenta la biomasa, los ciclos geoquímicos y la diversidad de especies, lo que propicia que la vegetación influya sobre el flujo energético, al igual que la competencia entre especies e individuos, encontrándose los árboles en los estratos inferiores, y dada la dinámica de estas comunidades, en cada etapa es posible identificar algunas especies características de éstas (Smith, 1977). Posteriormente, la diferenciación de las copas origina la muerte de muchos árboles, en un proceso de autoaclareo, en el que disminuye el arbolado pero aumenta la biomasa y, finalmente, en la fase de madurez se alcanza una estructura y composición complejas relativamente estables pero continúan los procesos internos de la comunidad en un proceso de microsucesión ya que los árboles actúan como “destructores” en los estratos inferiores, al influir en la iluminación, la aireación, la humedad del suelo y la adición de materia orgánica al suelo, (Smith, 1977; Braun-Blanquet, 1979; Hubbell and Foster, 1986; Jardel y Sánchez, 1989; Young, 1991).

La colonización exitosa depende de la disponibilidad de semillas, capacidad de dispersión, condiciones del suelo, tamaño del claro, relación planta-herbívoro, época del año en que se crea el claro, la abundancia de especies en el claro, su importancia en el momento de la formación del claro, la forma en la que responde en el crecimiento y mortalidad, y variabilidad de disponibilidad de recursos en el claro (Zagt and Werger, 1988; Bullock *et al.*, 2002). Si se tiene disponible una fuente de semilla y las condiciones son adecuadas para la germinación, entonces las especies intolerantes germinarán y crecerán a un ritmo mucho más acelerado que los brinzales establecidos, llamado método de regeneración avanzada (Connell y Slatyer, 1977; Young, 1991). Finalmente “debe considerarse a la sucesión forestal como bidireccional pues las perturbaciones son fenómenos continuos, mientras el concepto unidireccional sólo reconoce los efectos de las perturbaciones, y no determina la necesidad de considerar la sucesión como una transición de una comunidad estable a una temporal” (Hocker, 1984).

“Los modelos sucesionales más recientes describen procesos impredecibles y complejos, que son más realistas pero difíciles de manejar” (Hunter, 2001). A pesar de esto, se han descrito varios mecanismos o modelos sucesionales, como lo que se

presentan a continuación, que pueden determinar qué especies reemplazan a los ocupantes tempranos, en función del comportamiento de las poblaciones.

4.11.1 Modelo de facilitación.

Este modelo plantea que el establecimiento de las especies tardías depende de las condiciones favorables creadas por las especies colonizadoras cuya presencia es necesaria para la modificación del medio en el que las plantas de cada etapa modifican el ambiente disponiendo de hábitats para otras especies en las etapas siguientes (Pianka, 1978; Crawley, 1986a; Begon *et al.*, 1988; Jardel y Sánchez, 1989; Molles, 2005). Los procesos sucesionales siguen el mismo camino y cada comunidad de la serie produce una alteración gradual e inevitable del ambiente, haciéndolo menos bueno para ellas mismas y mejor para los elementos de la siguiente etapa (Terradas, 2001; Molles, 2005). Es decir, aplica a situaciones en las que el sustrato no ha sido modificado por los organismos (Connell y Slatyer, 1977).

4.11.2 Modelo de tolerancia

El modelo de tolerancia propone una secuencia predecible creada por la existencia de especies con estrategias que las hacen capaces de explotar los recursos. Las especies tardías serán aquellas que no tengan la capacidad de soportar condiciones de estrés alto y baja disponibilidad de recursos, mientras que las especies de las etapas tempranas no modifican el ambiente para hacerlo más disponibles para las especies tardías, y el clímax se establece hasta que la lista de especies se haya agotado (Connell y Slatyer, 1977; Jardel y Sánchez, 1989; Molles, 2005). El mecanismo de tolerancia se da cuando todas las especies que aparecerán a lo largo de la sucesión podrían encontrarse en la fase inicial de colonización, y la secuencia de ocupación es estocástica (Terradas, 2001; Molles, 2005).

4.11.3 Modelo de inhibición

En este modelo, las especies resisten invasiones de competidores; donde los primeros ocupantes excluyen a los tardíos hasta que mueran o sean dañados, creando un claro y liberando recursos para permitir que las especies tardías se desarrollen y, finalmente las reemplacen (Begon *et al.*, 1988; Jardel y Sánchez, 1989; Molles, 2005). Los cambios

pueden producirse cuando se crean claros debido a perturbaciones y son colonizados por organismos de vida más larga y más competitivos (Terradas, 2001).

En los modelos de facilitación y tolerancia, las especies pueden convivir en algunas etapas sucesionales, mientras que en el modelo de inhibición es necesaria la muerte o daño de las plantas primarias (Granados y López, 2000). Entre el modelo de facilitación y reemplazo está el de tolerancia e inhibición (Tilman, 1986)

4.11.4 Modelo de neutralidad

En este modelo, la sucesión es consecuencia de las diferencias en los ciclos de vida de las especies y en su comportamiento, haciendo que la estructura de la comunidad esté determinada por influencias mutuas. Así, “este modelo sirve de eslabón entre los modelos anteriores” (Jardel y Sánchez, 1989).

4.11.5 Modelo de Horn

Este modelo supone que se conoce la probabilidad de que un individuo sea sustituido por otro de la misma especie u otra, en un lapso de tiempo, y una composición inicial de especies. Considera, además, que la proporción de plántulas de las diferentes especies debajo de un árbol adulto refleja la probabilidad de que éste sea sustituido por dichas especies, y si se usan diversas probabilidades de sustitución, se pueden proyectar diferentes escenarios de manejo (Begon *et al.*, 1988; Hunter, 2001).

4.11.6 Modelo de colonización aleatoria

“En este modelo no hay facilitación o competencia y la sucesión procede por causalidad, regido por las especies que colonizan primero y permanecen en tanto las condiciones son favorables” (Stiling, 2002).

4.11.7 Modelo reemplazo árbol por árbol

Este modelo se basa en la ubicación de árboles individuales y observar tiempo después cuales han sido sustituidos, para elaborar una tabla de probabilidades de reemplazo y simular la sucesión del bosque bajo una composición inicial dada (Granados y López, 2000). La caída de un árbol crea un claro en el dosel, en el que se desarrollan etapas de crecimiento y madurez hasta la muerte. En claros pequeños la luz no llega hasta el suelo y sólo pueden establecerse especies tolerantes a la sombra, características de las etapas

avanzadas (Young, 1991; Terradas, 2001). En los claros grandes, la luz llega al suelo directamente y pueden establecerse especies pioneras capaces de prosperar en condiciones de radiación directa, pero guardando la relación existente con el gradiente de tolerancia a la sombra entre las especies (Smith, 1977; Daniel *et al.*, 1982; Terradas, 2001).

4.11.8 Modelo de composición florística inicial

La sucesión de especies de vida corta por herbáceas perennes, que crecen rápidamente, seguidos por árboles de lento crecimiento y larga vida, se conoce como modelo de composición florística inicial, contrario al modelo de relevo florístico que enfatiza una secuencia más o menos estricta de especies de plantas y la importancia de la facilitación (Smith, 1977; Crawley, 1986b; Jarrel y Sánchez, 1989).

5. METODOLOGÍA

5.1 Descripción del área de estudio

5.1.1 Localización

La zona de estudio se localiza en la comunidad de San Miguel Pipillola, en el municipio de Españita, en el estado de Tlaxcala, entre las coordenadas 19° 25' de latitud norte y 98° 26' de longitud oeste, a una altura promedio de 2520 m s. n. m. (Castañeda, 2003).

5.1.2 Orografía

La zona pertenece a la región fisiográfica conocida como “Gran meseta con cañadas” que forma parte del Bloque de Tlaxcala (Anónimo, 2002). Cuanalo *et al.*, (1989) nombran la región como Planicie de Puebla, subprovincia Lagos y Volcanes del Anáhuac, en el Eje Neovolcánico. Las topoformas presentes son mesetas con cañadas y barrancas que cruzan la zona de norte a sur, éstas son fracturas que corresponden a una serie de fallas conocidas en conjunto como Popocatepetl-Chignahuapan. Las principales elevaciones son los cerros La Puerta (2580 m s. n. m.) y Loma Pie de Gallo (2540 m s. n. m.) (Anónimo, 1998).

5.1.3 Hidrología

La zona se encuentra ubicada dentro de la cuenca del Río Balsas y sus corrientes son afluentes del Río Atoyac (Anónimo, 1998). Éstas se originan en las barrancas que llevan los mismos nombres, Piedra Parada-El Campamento, Mitepec y el Paredón, respectivamente. Anteriormente existían escurrimientos (el Dejuil, Agua Santa, las Huertas) que podían abastecer de agua potable a la población, pero en la actualidad están prácticamente secos. Existen pequeñas obras de almacenamiento de agua, principalmente jagüeyes, represas y bordos que se empleaban como bebederos y otros usos; actualmente son útiles en la captación de sedimentos (Castañeda, 2003). De la zona se alimentan algunos ríos como el Atotonilco, Españita y Ajejela (Espinoza, 1992).

5.1.4 Geología

Las rocas presentes son tobas, rocas piroclásticas (materiales detríticos expulsados por las chimeneas volcánicas, transportadas por el aire y depositadas en el medio terrestre donde se litificaron (Anónimo, 1979). Se encuentran también tobas cuarzolíticas, que

son semicompactas, de color café-rojizo y de textura piroclástica, constituidas de minerales de roca de tipo andesítico, cuarzo, andesina, oligoclasa, vidrio parcialmente desvitrificado, hornblenda, biotita, minerales arcillosos, limonita y clorita. Sobre este tipo de rocas se desarrolla la agricultura de temporal con baja productividad, así como bosques de *Pinus* y *Quercus* (Anónimo, 1979).

5.1.5 Clima

El clima, Cw''w₂(w)big, es templado subhúmedo, con lluvias en verano, con P/T > 55 y porcentaje de lluvia invernal menor que 5, con verano fresco y largo, cuya temperatura del mes más caliente oscila entre 6.5 y 22°C, isothermal, con una oscilación anual de las temperaturas medias mensuales menor de 5°C y marcha tipo Ganges (Figura 2).

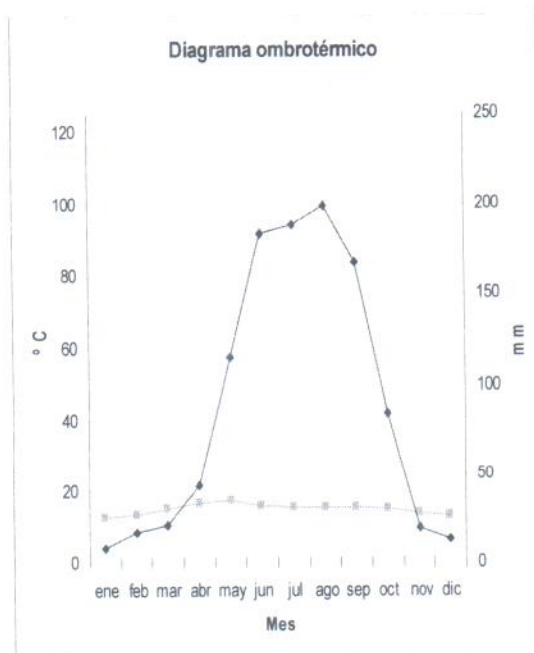


Figura 2. Diagrama ombrotérmico de la zona de estudio.²

Se presentan de 40 a 60 días de heladas al año y la frecuencia de granizadas es de 4 días al año. Estos fenómenos tienen potencial destructivo sobre los cultivos y constituyen un riesgo para la economía de la población (Anónimo, 2002)³.

² Gráfico realizado con datos de la Comisión Nacional del Agua, en: <http://smn.cna.gob.mx/productos/normales/estacion/tlax/NOR29047.TXT>

5.1.6 Edafología

En toda la región predominan los cambisoles éutricos, que son suelos de origen volcánico, piroclásticos translocados a menudo con horizontes duripán (tepetate). Este tipo de suelo se puede cultivar pero en pendientes debe prevenirse la erosión, y considerar que se endurecen por la sequía (Werner, 1978).

En las partes bajas, en las barrancas, se encuentran litosoles con cambisol eútrico de textura media y fase lítica dúrica. El uso de los cambisoles en la agricultura está muy restringido debido a que se presentan en zonas de topografía accidentada, su espesor es de medio a delgado, son pedregosos y su erosionabilidad es muy alta, la erosión del suelo en la mayor parte del área es severa por acción del agua, por lo que su uso más apropiado es silvícola o pastizal (Anónimo, 1983; Espinoza, 1992). Los suelos son generalmente de textura migajón arcillosa a migajón arenosa, con alto contenido de materia orgánica, del 0.46 al 2.54 % (Espinoza, 1992).

El suelo del paraje conocido como La Presa puede cultivarse si existe una capa coluvial, lo que puede ocasionar su degradación, pero deben tomarse medidas para recuperarla y favorecerla (Werner, 1978). En los parajes El Ocotal y El Brincadero se presenta cambisol sin horizonte duripán (tepetate) descubierto. También se halla cambisol crómico (suelo de barro café amarillento), a menudo recubierto de la capa aluvial arenosa, arcilla arenosa a migajón arcillosa sobre arena arcillosa. Además, el suelo de El Ocotal presenta una capa coluvial, sedimentos recientes de ceniza volcánica coluvial débilmente humosos, localmente contienen arena eólica, limo arenoso a arena y en algunas partes arena migajosa. En La Presa se presenta cambisol con horizonte duripán (tepetate) descubierto, suelo café amarillento. Sedimentos de toba café amarillento, fuertemente compactado, localmente recubierto de la capa coluvial arenosa, arena limosa a franco limosa (Werner, 1978).

5.1.7 Vegetación

La vegetación de la región es la propia del Eje Neovolcánico donde, de acuerdo con Rzedowski *et al.*, (2001) convergen elementos neárticos (*Amelanchier*, *Calochortus*,

³ Anónimo 2002. Programa de Ordenamiento Ecológico General del Estado de Tlaxcala. Gobierno del Estado de Tlaxcala. Coordinación General de Ecología, Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Archivo electrónico, CD.

Penstemon, *Cornus*, *Crataegus*, *Juniperus*, *Pinguicula*, *Pinus*, *Quercus*), algunos meridionales (*Stevia*, *Tigridia*, *Tillandsia*) y otros endémicos de los matorrales xerófitos y de pastizales (*Eysenhardtia*, *Florestina*, *Gymnosperma*, *Hilaria* y *Milla*).

Para el estado de Tlaxcala se han reconocido nueve tipos de vegetación predominantes que son el bosque de *Pinus*, *Quercus*, *Abies*, *Juniperus*, matorral xerófito, pastizal, páramo de altura, vegetación halófito, vegetación acuática y subacuática, pues existen algunos de distribución restringida y la vegetación secundaria (Acosta *et al.*, 1992).

En la zona es común encontrar algunas masas de *Quercus* spp., principalmente en las barrancas; siendo con frecuencia dominantes *Q. crassipes*, *Q. mexicana* y *Q. obtusata*, a menudo con *Pinus leiophylla* y *P. teocote*, también se puede encontrar *P. hartwegii* (*P. rudis*); igualmente forman parte de la asociación *Arbutus xalapensis* y *Juniperus deppeana*, en menor medida *Prunus serotina* y *Crataegus mexicana* (Castañeda, 2003). Estos encinares en su mayoría se encuentran fuertemente perturbados y sólo se les encuentra habitando en barrancas (Anónimo, 2002).

El estrato arbustivo está compuesto por *Agave salmiana*, *Amelanchier denticulada*, *Baccharis salicifolia*, *Bouvardia ternifolia*, *Brickellia veronicifolia*, *Buddleia parviflora*, *B. perfoliata*, *B. sessiliflora*, *Calliandra grandiflora*, *Castilleja tenuiflora*, *Eupatorium petiolare*, *Eysenhardtia polystachya*, *Lantana hirta*, *Loeselia mexicana*, *Mimosa aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, *Opuntia megacantha*, *O. oligacantha*, *O. streptacantha*, *Quercus microphylla*, *Senecio salignus*, *Symphoricarpos microphyllus*, entre otras (Castañeda, 2003).

Como parásitos de *Quercus* spp. y otras especies leguminosas y rosáceas se encuentran *Phoradendron brachystachyum*, *Ph. reichenbachianum* y *Ph. villosum*. Como epífitas son comunes *Tillandsia erubescens*, *T. fasciculata*, *T. recurvata* y *T. usneoides*.

En el estrato herbáceo se encuentran *Alternanthera repens*, *Allium glandulosum*, *Arenaria* spp., *Asclepias* spp., *Begonia gracilis*, *Bromus anomalus*, *B. carinatus*, *Calochortus barbatus*, *Castilleja tenuiflora*, *Cirsium* sp., *Commelina coelestis*, *Echeandia* spp., *Echeveria coccinea*, *Erigeron pubescens*, *Helianthemum glomeratum*, *Ipomoea pedatisecta*, *Lamourouxia hirta*, *Lithospermum* spp., *Lobelia fenestralis*, *Lycianthes moziniana*, *Manfreda pringlei*, *Milla biflora*, *Nemastylis tenuis*, *Oxalis* spp.,

Penstemon spp., *Peperomia campylotropha*, *Pinguicula moranensis*, *Plantago* spp., *Polianthes geminiflora*, *Sedum* spp., *Spiranthes* spp., *Tagetes lucida*, *T. micrantha*, *Tigridia pavonia*, *Tradescantia crassifolia*, *Zephyranthes fosteri* (Castañeda, 2003). Se puede encontrar también *Sellaginella* sp. en lugares protegidos de la insolación, sobre todo en las barrancas, donde además se puede hallar *Mammillaria rhodantha*.

Así mismo, en las barrancas se pueden hallar *Salix* sp. y *Cornus excelsa*, de la que Rzedowski *et al.*, (2001), mencionan que es una especie relacionada con el bosque mesófilo de *Pinus* y *Quercus*, seguramente para resguardarse en lugares sombríos y húmedos. De acuerdo con Magdaleno (2003) probablemente la vegetación de la zona estuvo formada por bosque de *Alnus*, *Salix* y *Fraxinus*, y posiblemente *Abies* y *Pseudotsuga* (Flores, 1993). También Straka y Ohngemach (1989) mencionan que la vegetación durante el Holoceno llegó a ser más diversa, encontrando géneros como *Abies*, *Alnus*, *Pinus* y *Quercus*.

En el Cerro La Puerta, se puede encontrar un tipo de vegetación que no es muy común en la zona, debido probablemente a la exposición sur en la que se encuentra y a la pronunciada pendiente del mismo. Se trata de pastizal, dominado por diferentes especies de gramíneas con abundantes *Opuntia*, así como algunos *Quercus* y *Mammillaria*.

De acuerdo con Espinoza (1992), el uso del suelo en la región es agricultura de temporal, bosque secundario (*Pinus*, *Quercus*), pastizal inducido, áreas erosionadas, chaparral y bosque de tezmol (*Quercus* sp.). La agricultura se basa en el trigo y maíz.

5.1.8 Fauna

Se pueden encontrar *Sistrurus ravus* (víbora de cascabel o palanca) y *Phrynosoma orbiculare orbiculare* (camaleón), *Sceloporus grammicus microlepidotus* (lagartija), *Barisia imbricata imbricata* (escorpión), *Salvadora bairdi* (víbora de agua), *Pituophis deppei deppei* (cencuate), estas especies están citadas en la norma oficial mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. También se encuentran *Sceloporus aeneus* (lagartija), *Sceloporus torquatus torquatus* (trucha) y *Toluca lineata lineata* (víbora de tierra).

De las aves, se pueden encontrar *Colinus virginianus* (codorniz), *Tito alba* (búho), *Columbina inca* (tórtola), *Cynanthus latirostris* (chupamirto), *Cathartes aura* (aura, zopilote), *Zenaida macroura* (huilota), *Pirocephalus rubinus* (cardenalito), *Falco sparverius* (gavilán), *Myiarchus cinerascens* (colmenero), *Toxostoma curvirostre* (cuitlacoche), *Geococcyx californianus* (correcaminos), *Bonbycilla cedrorum* (chinito), *Hirundo rustica* (golondrina), *Tachycineta bicolor* (golondrina), *Carpodacus mexicanus* (gorrión común), *Passer domesticus* (gorrión), *Aphelocoma ultramarina* (pájaro azul), *Pheucticus melanocephalus* (tigrillo).

De acuerdo con Ceballos y Oliva (2005), los mamíferos de la zona son *Bassariscus astutus* (cacomixtle), *Dasypus novemcinctus* (armadillo), *Didelphys virginiana* (tlacuache), *Sylvilagus floridanus* (conejo), *Spermophilus mexicanus* (ardilla) y *Mephitis macroura* (zorrillo listado), entre otras especies.

5.1.9 Aspectos históricos y sociales

La zona estuvo habitada desde la época prehispánica, pues la presencia de guijarros y figuras de barro delata la existencia de antiguos pobladores. Fue hasta 1854 cuando la comunidad de Pipillola fue fundada por José María Castañeda, en lo que se conoce como la tepetatera o Teompanzolco, el 29 de septiembre, por lo que recibió el nombre de San Miguel. Su principal actividad económica era la agricultura y la producción de pulque, las que complementaban con la producción y venta de miel y cera para hacer velas. El nombre de la comunidad significa “Lugar de abejas o colmenar” y esto puede corresponder con su tradición apícola, ya que además tiene su origen en la palabra náhuatl pipiyolin o pipiolin, que quiere decir “abeja silvestre” (Siméon, 1994).

Durante la época revolucionaria, 1915, hubo grupos de ladrones que saqueaban las casas o las quemaban, por lo que la gente huía a refugiarse en las cuevas que construyeron en las barrancas, ahí se alimentaban de tortillas de maíz que mezclaban con bellotas de encino, frutos comestibles, maguey molido y cebada. En 1918 epidemias de gripe diezmaron a la población en toda la región (Castañeda⁴, 1996).

San Miguel Pipillola se constituyó como ejido en 1923, con tierras afectadas a las haciendas de Ameca, Tepalca y Bellavista, y en 1935 se constituyó como pueblo

⁴ Sr. Marcelino Castañeda †, comunicación personal.

(Rodríguez, 1995). Hoy en día, la gente que habita Pipillola en su mayoría son campesinos que cultivan en sus parcelas maíz, trigo, frijol y cebada, haba y tomate, calabaza y calabacita. Algunos tienen frutales, tales como árboles de durazno, capulines y tejocotes, mientras que otros intercalan con nopales para tuna y magueyes.

5.1.10 Disturbios humanos

Los recursos naturales de Tlaxcala han estado sometidos a una fuerte presión desde hace muchos años por los habitantes de estas tierras (Anónimo, 1979). Actualmente, pueden verse grandes extensiones de tepetate desprovisto de vegetación, y donde se encuentra está muy perturbada, en parte por causas naturales pero principalmente por factores humanos. El hombre ha tenido necesidad de aprovechar la vegetación para la producción de alimentos, pastoreo, obtención de combustible y otros, lo que propicia el cambio de uso de suelo y poco se ha hecho para la conservación de la cubierta forestal.

La zona de estudio se localiza en la región Centro-Poniente del Estado, donde los terrenos son altos y ondulados, lo que propicia la conservación de los recursos forestales por la dificultad de su extracción, sin embargo; las 17,546 ha boscosas que cubren esta zona, se encuentran fragmentadas debido a los desmontes con fines agropecuarios (Anónimo, s/f). Debido a que gran parte del Estado se ha convertido a la producción agrícola, las obras de conservación de suelo y agua, como por ejemplo las terrazas, las zanjas a nivel, y la plantación de magueyes y árboles frutales en los bordos, son comunes. Sin embargo, no son suficientes para poder evitar la erosión y la degradación de los terrenos, sobre todo cuando se rebasa la capacidad de carga de los pastizales y las prácticas agrícolas son inadecuadas.

Actualmente se pueden ver rebaños pastoreando los bosques naturales de la zona, pero también se ha creado conciencia sobre la importancia de la conservación de los recursos naturales. Prueba de ello son los esfuerzos de reforestación que se han realizado en la comunidad de estudio y la exclusión del pastoreo en zonas conocidas como El Ocotál y El Brincadero, además la extracción de leña también se halla regulada en cierta medida, cabe mencionar que en la zona de estudio no se encontraron tocones, como evidencia de tala, sólo árboles derribados por el viento que han sido aprovechados como leña, y quizá como una medida para reducir el combustible de posibles incendios.

5.2 Muestreo y análisis de datos

Los métodos empleados corresponden a lo que Luken (1990) llama cronosecuencias, ya que se seleccionaron, en un recorrido previo, tres áreas con vegetación, en medida de lo posible excluidas de perturbaciones externas y separadas entre sí. Estas corresponden a distintas etapas sucesionales y a los parajes conocidos como El Ocotal, El Brincadero y La Presa, que se encuentran separados a una distancia de 500 m entre los dos primeros y 1,500 m aproximados entre estos y La Presa.

Se establecieron al azar cuatro sitios de muestreo y dos repeticiones en cada uno de los parajes (Figura 4), y en éstos se registraron las especies de herbáceas en unidades de muestreo anidadas de forma cuadrada de 1 m², los arbustos en unidades de 4 m² y los árboles en unidades de 100 m² (Oosting, 1951) (Figura 5). A estos últimos se les registró el diámetro normal, cuando fue mayor a 5 cm y la altura, además se registraron cuando la altura fue mayor a 2 m, aunque su diámetro fuera menor a 5 cm y los individuos restantes se consideraron como parte del renuevo, es decir con diámetro y altura menores de 5 cm y 2 m respectivamente. El primer muestreo se realizó en el mes de junio y el segundo en septiembre de 2006, al inicio y a media temporada de lluvias. En la siguiente figura, cada número representa una unidad de muestreo.

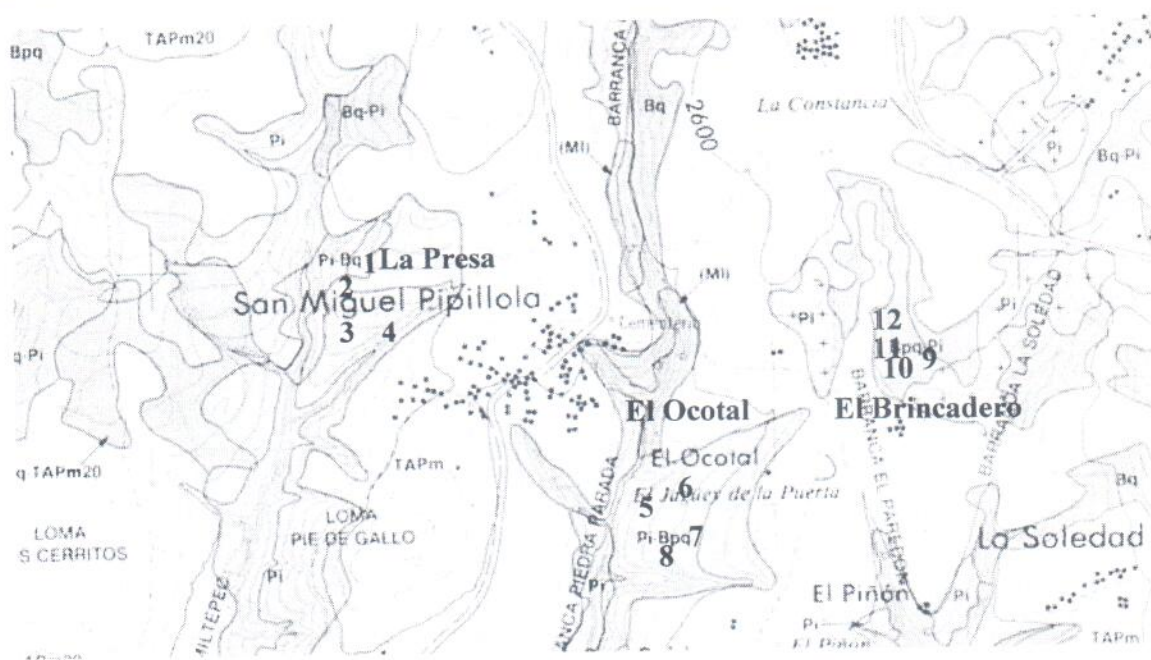


Figura 3. Ubicación de las unidades de muestreo en cada etapa sucesional.

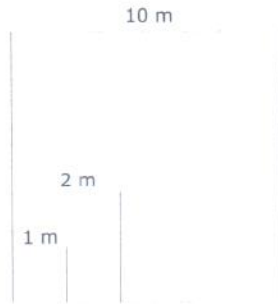


Figura 4. Unidades de muestreo anidadas.

Con los datos obtenidos de los árboles, durante el primer muestreo se calculó el área basal para los árboles y realizar una aproximación de la estructura de edades, así como el valor de importancia para cada especie de acuerdo a lo propuesto por Sarukhán (1968), excepto para los arbustos y las herbáceas, pues de acuerdo con Daubenmire (1968) la cobertura en éstas es muy cambiante por su ciclo de vida, y por ser susceptibles al ramoneo. Se realizaron comparaciones de similitud entre etapas sucesionales y grupos de especies, y se obtuvo el índice de diversidad de Simpson, para cada una de las unidades de muestreo (Brower y Zar, 1979; Whittaker, 1980; Odum, 1985; Santiago, 1992; Franco *et al.*, 2001; Myers and Bazely, 2003). Igualmente Mueller-Dombois y Ellenberg (1974); Brower y Zar (1979), Goldsmith *et al.*, (1986); Navarro (1995) y Germán, (2000) proponen análisis cuantitativos de densidad, frecuencia, valor de importancia y diversidad de especies para el estudio de la sucesión en ecosistemas forestales basados en su composición florística.

Los parámetros para obtener el valor de importancia se calcularon de la siguiente manera:

Densidad es el número de individuos de la especie *i* presente en un área determinada, expresado así:

$$D_i = N A^{-1} \dots\dots\dots(1)$$

Donde: D_i es la densidad, N el número de individuos de la especie *i* y A el área.

La densidad relativa se expresa en forma proporcional respecto al total, es decir

$$DR_i = N A^{-1} * 100 \dots\dots\dots(2)$$

Donde: DR_i es la densidad relativa, N el número de individuos de la especie i y A el área.

La frecuencia mide la regularidad de la distribución horizontal de la especie i , es decir su dispersión.

$$FA_i = m M^{-1} * 100 \dots \dots \dots (3)$$

Donde: FA_i es la frecuencia absoluta de la especie i , m es el número de muestras en la que aparece la especie i y M es el total de unidades muestrales.

La frecuencia relativa expresa el valor en porcentaje para cada especie en relación a la suma total de las frecuencias absolutas de la comunidad.

$$FR_i = FA_i (\sum FA^{-1}) \times 100 \dots \dots \dots (4)$$

Donde: FR_i es la frecuencia relativa de la especie i y FA es la frecuencia absoluta de cada una de las especies presentes.

La dominancia para cada una de las especies (ID) se calcula de la siguiente manera:

$$ID_i = DR_i + FR_i + AB_i \dots \dots \dots (5)$$

Donde: ID_i es el índice de dominancia para la especie i , DR_i es la densidad relativa de la especie i , FR_i es la frecuencia relativa y AB_i es el área basal de la especie i , considerado como un estimador de la biomasa, estimado de la siguiente manera:

$$AB = 0.7854 \times DN^2 \dots \dots \dots (6)$$

Donde: AB es al área basal individual y DN es el diámetro normal de cada individuo.

Fue calculado el índice de diversidad de Simpson de la siguiente manera:

$$D = 1 - \sum p_i^2 \dots \dots \dots (7)$$

Donde: D es diversidad, p_i representa la proporción del número de individuos de la especie i con respecto al total, es decir:

$$p_i = n_i / N_t \dots \dots \dots (8)$$

Donde: n_i es el número de individuos de la especie i y N_t es el número total de individuos de todas las especies.

El índice de similitud de Sorensen se calculó para comparar la diversidad biológica presente en cada uno de los sitios de muestreo, de la siguiente manera (A. Macfadyen, 1963; Odum, 1985; Santiago, 1992; Moreno, 2001):

$$CS = (2c(a+b)^{-1}) \times 100 \dots \dots \dots (9)$$

Donde: a es el número de especies presentes en la comunidad o muestra 1, b representa al número de especies en la comunidad o muestra 2 y c al número de especies que se presentan en ambas comunidades.

Con ayuda del programa Statical Analisis System (SAS) versión 9.0 para microcomputadoras, se obtuvieron valores de chi cuadrada para cada una de las especies con un valor de significancia menor al 0.05 %; también se hizo un análisis de componentes principales, usando este procedimiento, entre los dos muestreos, donde la variable usada fue la diversidad de especies por estrato.

Se realizó una revisión bibliográfica sobre las condiciones sucesionales de los bosques de *Quercus*, *Pinus* y *Juniperus* en México, principalmente, y la composición florística de cada uno para confrontar los datos obtenidos y los reportados, usando la metodología propuesta por (Brower and Zar, 1977).

Finalmente, se presentan recomendaciones de manejo, con fines de restauración, para estas áreas en el marco del Programa de Ordenamiento Ecológico del Estado de Tlaxcala, para cada una de las unidades de gestión ambiental (UGA) dentro del área de estudio y del Programa Estratégico Forestal para el Estado de Tlaxcala 2025.

6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Como resultado del trabajo de campo se realizó un listado florístico para los dos muestreos (Anexo 1), y se identificaron tres etapas serales, la temprana, intermedia y tardía, que corresponden a los parajes conocidos como La Presa, El Ocotal y El Brincadero respectivamente, definidos por los índices de similitud para árboles y arbustos (Cuadros 11 y 12) y a la frecuencia de las especies, que de acuerdo con Mueller-Dombois y Ellenberg (1974), es un parámetro para la caracterización de las comunidades y una herramienta para describir la sucesión de los ecosistemas forestales, a través de índices cuantitativos (Aguirre, 2002). La tendencia sucesional en la zona parece mostrar la siguiente secuencia:

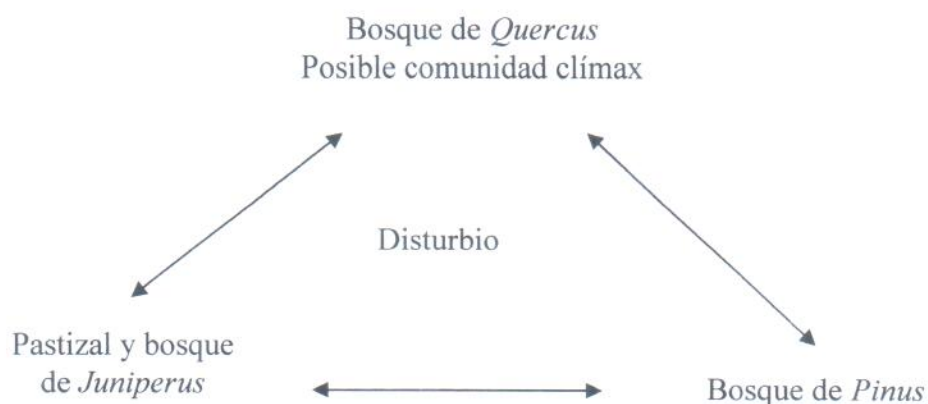


Figura 5. Posible tendencia sucesional presente en el área de estudio.

Si bien algunas especies no coinciden con todos los atributos que definen a un árbol, como *Eysenhardtia polystachya*, *Quercus deserticola* y *Q. frutex*, se incluyeron todas aquellas cuyo diámetro del tallo fuera superior a 5 cm y la altura mayor de 2 m, dentro del grupo arbóreo para poder hacer una comparación más detallada entre las plantas leñosas encontradas en las diferentes etapas sucesionales.

En La Presa (Cuadro 1), la vegetación leñosa está dominada por *Juniperus deppeana*, como componente arbóreo y además contiene elementos de matorral xerófilo tales como *Opuntia* sp., *Mimosa aculeaticarpa* y *Brickellia veronicifolia* (Rzedowski *et al.*, 2001), entre otras especies. En El Ocotal se encuentra una asociación de *Quercus castanea* y *J.*

deppeana y *Eysenhardtia polystachya*. Es notoria la presencia de *Juniperus deppeana* en todas las etapas, ya que está ligado a disturbios, como pudo observarse en campo, pese a que El Ocotal y El Brincadero han estado excluidos de disturbios, la influencia de las actividades humanas sobre la vegetación de estos lugares es evidente. En La Presa, el pastoreo es un disturbio constante, por lo que las condiciones del suelo son más deficientes que en El Ocotal y El Brincadero, como se mencionó en edafología; el tepetate aflora en algunas zonas y la capa del suelo es delgada, lo que permite la presencia de vegetación xerófila. En cambio, en los parajes El Ocotal y El Brincadero las condiciones edáficas, un poco más mésicas, son propicias para la existencia de vegetación de etapas serales avanzadas, tales como *Quercus* y *Arbutus*, sin embargo, la presencia de *Eysenhardtia polystachya* se esperaría que apareciera con mayor frecuencia en las etapas sucesionales tempranas, como sucedió con *J. deppeana*, por su tendencia natural a habitar zonas de disturbio. Su presencia en la etapa sucesional avanzada podría ser consecuencia de alguna perturbación, pues como se observa en el Cuadro 2, no hay individuos con diámetro igual o mayor a 5 cm, lo que representa organismos jóvenes de reciente incorporación a la vegetación de la zona. Contrario a lo anterior, *Q. deserticola* y *Q. frutex* son especies establecidas, aunque escasas, en la etapa temprana debido a su relación con los disturbios.

Cuadro 1. Frecuencia de especies arbóreas por etapa sucesional.

Especie	Presa	Ocotal	Brincadero	Total
<i>Arbutus xalapensis</i>	0	10	15	25
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	0	1	23	24
<i>Juniperus deppeana</i>	108	78	31	217
<i>Pinus leiophylla</i>	5	6	7	18
<i>Prunus serotina</i>	0	4	0	4
<i>Quercus castanea</i>	2	78	41	121
<i>Quercus crassipes</i>	0	0	4	4
<i>Quercus deserticola</i>	1	0	0	1
<i>Quercus frutex</i>	1	0	0	1
<i>Quercus obtusata</i>	0	0	8	8
Total	117	177	129	423

Llama la atención la frecuencia mostrada por *Q. castanea*, ya que la mayor cantidad de individuos adultos se presenta en la etapa intermedia, cuando debería esperarse en la

tardía. En ésta, la proporción de individuos jóvenes es casi del 97 %, en contraste con el 24 % en la intermedia, explicada por el mismo fenómeno que *E. polystachya*, debido a que los recursos de la zona se encuentran fuertemente presionados, ya que están rodeados de campos de cultivo y los efectos de las actividades humanas son evidentes y cada vez más constantes.

6.1 Especies arbóreas y su papel en la sucesión

Derivado del cuadro anterior, se presenta a continuación la información bibliográfica más relevante, en cuanto al papel sucesional que juegan las especies arbóreas encontradas, excepto *Arbutus xalapensis*, ya que la información sobre su papel sucesional en los ecosistemas es escasa.

6.1.1 *Eysenhardtia polystachya* (Ort.) Sarg.

Eysenhardtia polystachya es una especie que prospera en lugares áridos y suele formar matorrales densos asociados a *Montanoa tomentosa*, *Mimosa aculeaticarpa* y *Opuntia* spp., (Vines, 1976; Rzedowski *et al.*, 2001). En el Cuadro 1 se observa la mayor frecuencia en la etapa sucesional tardía, explicada anteriormente por la presión que se ejerce sobre esta zona, ya que la densidad arbórea por etapa sucesional y el área basal son menores en la etapa tardía (Cuadros 2 y 3) como consecuencia de las actividades humanas sobre la vegetación. De acuerdo con la literatura, es común en lugares con disturbio, y esta característica la hace una especie útil para la reforestación de terrenos degradados por su capacidad de prosperar en suelos, tepetatosos y erosionados como especie pionera (Camacho y Rosales, 1986; Vázquez *et al.*, 1999). En particular *E. polystachya* se presenta en vegetación secundaria de selva baja caducifolia y se encuentra como nativa, cultivada o silvestre, en diferentes tipos de vegetación, desde el bosque de *Quercus*, bosques abiertos de *Pinus* - *Quercus* o mesófilo de montaña hasta matorral xerófilo (Vázquez *et al.*, 1999).

6.1.2 *Juniperus deppeana* Steud.

Rzedowski (1988) reporta que en el estado de Tlaxcala se encuentran poblaciones importantes de *Juniperus deppeana*, y esto coincide con los muestreos (Cuadro 1), pues está fue la especie arbórea más frecuente en las tres etapas, representando la mitad de

individuos registrados en general. Pese a esto, hay diferencias en la composición de cada una de las etapas serales, ya que domina en La Presa (80 %), y conforme avanza la sucesión su frecuencia disminuye, debido a la competencia por luz y espacio, además las condiciones ambientales se modifican con la incorporación de diferentes especies de *Quercus*, mostrando una ligera disminución de incorporación de plántulas en las etapas avanzadas (Cuadro 2). El importante valor de la prueba de chi cuadrada que se obtuvo (Anexo 2), muestra una tendencia hacia los primeros estadios sucesionales. Esto concuerda con lo reportado en la literatura, pues su presencia en los lugares perturbados y como parte de la vegetación secundaria, es importante en la recuperación de terrenos degradados y en la conservación del suelo mediante el control de la erosión (Rzedowski, 1988; Vázquez *et al.*, 1999).

Juniperus deppeana habita en bosque de *Pinus*, *Quercus* y *Abies*, aunque puede formar bosquetes, en los que llega a ser la especie dominante, “las trepadoras y epífitas son escasas debido a la poca humedad ambiental. Los árboles tienen entre sí mucho espacio libre que favorece la presencia de arbustos y plantas herbáceas heliófilas” (Rzedowski *et al.*, 2001). Según Rzedowski *et al.*, (1977), constituye una etapa seral de *P. cembrioides* en Chihuahua, aunque Galván (1990) considera que forma parte de él en Querétaro. En Hidalgo, la eliminación del bosque de *Pinus* y de *Quercus* ha favorecido su presencia, y se han mantenido por el pastoreo (Rzedowski *et al.*, 1964). En los bosques del Iztaccihuatl, los pinares de *P. leiophylla* han sido sustituidos por *J. deppeana*, cuando los primeros son eliminados, y aparentemente, éstos constituyen una etapa previa la bosque de *P. montezumae* (Rzedowski *et al.*, 1977).

Juniperus deppeana comúnmente está asociado con *Pinus* spp., y *Quercus crassipes*, *Agave* sp. *Q. microphylla*, *Opuntia* spp., *Mimosa* spp., *Gymnosperma glutinosa*, *Brickellia veronicifolia*, *Stevia salicifolia*, *Symphoricarpos microphyllus*; así como *Hilaria cenchroides* y *Buchloe dactyloides* como gramíneas comunes (Rzedowski, 1988; Rzedowski *et al.*, 2001). *Symphoricarpos* sp., al igual que algunas especies de *Quercus*, puede reproducirse por rizomas o semillas y dominar en los arbustos (Weaver y Clements, 1944). Andrew (1993) encontró condiciones similares pero con *J. monticola* como especie dominante, en una zona de vegetación alpina en la sierra La Marta, en los estados de Coahuila y Nuevo León, en un ambiente xérico, con vegetación pobre. Esto

coincide con lo dicho por Weaver y Clements (1944), que en las xeroseres los individuos de las primeras especies de árboles están relativamente espaciados entre sí y por las condiciones son raquíticos en crecimiento, pero a medida que cambian el ambiente y el suelo es más profundo aumentan en tamaño y vigor. Con el aumento de la sombra desaparecen los arbustos heliófilos, reemplazados por otros más tolerantes o mesofíticos. Al mismo tiempo incorporan mantillo que proporciona un sustrato con humedad constante y favorecedor del bosque mesofítico.

Juniperus deppeana es una especie de crecimiento lento y vida larga, como una estrategia para permanecer en condiciones extremas en los sitios donde se desarrolla, pues además tiene la capacidad de rebrotar del tocón (Vines, 1976). Según reportan Rzedowski *et al.*, (2001), el tipo de vegetación que forma no es una comunidad clímax, sino una fase de sucesión secundaria que surge a partir de la destrucción de los bosques de *Pinus* y *Quercus*. En el Valle de México se han observado comunidades de *J. deppeana* y *Q. microphylla* derivadas de incendios en estos bosques y como comunidad transicional entre estos, además habita en pastizales o matorral xerófito creciendo en una gran variedad de suelos, pobres, compactados y pedregosos (Rzedowski *et al.*, 1964; Rzedowski, 1988; Santillán 1991; Rzedowski *et al.*, 2001). Según Zavala (1995), en el Chico, Hidalgo, *J. deppeana* o *Pinus* sp. constituyen una fase seral distinta al bosque de *Abies*, cuando éste se ha alterado.

6.1.3 *Pinus leiophylla* Schlecht. & Cham.

De acuerdo con Eggler (1948, citado por Rzedowski (1988)) los pinares de *Pinus leiophylla* constituyen una etapa sucesional de los bosques de *Quercus* y *Pinus* (Ern, 1972, citado por Rzedowski *et al.*, 1977; Rzedowski *et al.*, 1977). De acuerdo con Germán (2000) la similitud en los requerimientos ecológicos de *Pinus* y *Quercus* forma etapas sucesionales mixtas, pero con una tendencia dirigida hacia bosques puros, ya sea de *Pinus* o *Quercus*. La presencia de *P. leiophylla* posiblemente indique la manifestación de disturbio en las tres etapas, pues se reporta una mayor sobrevivencia en los pastizales comparado con *Quercus*, confirmando lo reportado por Rzedowski (1988) en el Valle de México, donde es posible que *P. leiophylla* invada encinares perturbados o después de incendios (Ramírez *et al.*, 1996). Además, los pinos jóvenes de 2 o 3 años

tienen la capacidad de rebrotar del cuello de la raíz después de incendios superficiales. De acuerdo con Barton (1999), *P. leiophylla* tiene más capacidad de rebrotar que diferentes especies de *Quercus*, lo que contribuye a explicar una mejor habilidad para establecerse en sitios sometidos a disturbios (Perry, 1991). Los rebrotes son una respuesta adaptativa que permite a plántulas, en el caso de *Quercus*, persistir bajo los árboles maduros y constituirse en una fuente importante de regeneración; así como una forma de resiliencia ante perturbaciones (Styles, 1993; Quiñonez, 1995). Como se puede observar en el Cuadro 1, la frecuencia de incorporación para *P. leiophylla* es relativamente baja en las tres etapas, confirmando lo reportado por Figueroa y Olvera (2000), o quizás sea parte de la etapa sucesional previa al clímax, pues Oosting (1951) reporta que en las Montañas Rocosas constituye un elemento sustituto de *P. ponderosa*.

En los bosques naturales se encuentra mezclado con *Pinus teocote* (Perry, 1991), *Quercus crassipes*, *Q. rugosa* y *Q. mexicana*, muchas veces no se pueden separar bien como tipos de vegetación diferentes, sin embargo también se pueden encontrar *Juniperus deppeana* y *Arbutus xalapensis*, generalmente no son muy densos y se encuentran perturbados (Rzedowski *et al.*, 2001). De acuerdo con Rzedowski (1988), en el estrato arbustivo hay *Baccharis conferta*, *Stevia salicifolia*, *Amelanchier denticulada*, *Buddleia microphylla*, que son especies que se reportan para esta localidad (Castañeda, 2003). Rzedowski (1988) señala que la presencia del fuego periódico los favorece, pero al parecer es muy posible que su frecuencia los reemplace por el encinar arbustivo. De acuerdo con Perry (1991) y Vines (1976) *P. leiophylla* puede prosperar en pendientes secas y rocosas, así como crecer en suelos de origen calizo o volcánico, con bajo contenido de materia orgánica y nitrógeno; razón por la cual se ha usado en suelos degradados para la restauración y protección de cuencas (Anónimo, 1974; Young y Young, 1992). Además, según Styles (1993) algunos pinos mexicanos son especies pioneras que invaden rápidamente la roca madre volcánica y en el caso de *P. leiophylla* es demandante de luz (Rzedowski *et al.*, 1977; Labat, 1987). Así, de acuerdo con Martínez *et al.*, (2002) los individuos de esta especie procedentes del municipio de Españita, cuyo suelo es de origen volcánico, están mejor adaptados a la sequía en comparación a otras comunidades, lo que reafirma la adaptación de la especie a ambientes xéricos

De acuerdo con Rzedowski *et al.*, (1977) algunos pinares son el resultado de disturbios, de modo que al cesar éstos, la condición original, que puede ser bosque de *Abies*, *Quercus* u otra, vuelve a establecerse. Por ejemplo, según Ern (1972, 1973, citado por Rzedowski *et al.*, 1977) en los volcanes Popocatepetl e Iztaccihuatl, algunas especies como *Pinus leiophylla*, *P. teocote* y *P. rudis*, han prosperado a costa de especies mesofíticas, o en el caso de Papasquiario, Durango, Quiñonez (1995) reporta que el reemplazo de *Pinus* por *Quercus* es la secuencia natural de sucesión. Estas afirmaciones ponen de manifiesto lo dicho por Rzedowski *et al.*, (1977), respecto a que no existe una tendencia sucesional definida entre *Pinus* y *Quercus*.

6.1.4 *Prunus serotina* Ehrh.

Prunus serotina no es una especie importante en cuanto a frecuencia (Cuadro 1), sin embargo, se encuentra en diferentes tipos de bosque, asociado a *Pinus* spp., *Abies religiosa*, *Oreopanax xalapensis*, *Tilia* sp., *Pseudotsuga* sp., *Acer* sp., *Arbutus* sp., *Dendropanax* sp. y otras (Vázquez *et al.*, 1999) y se le encuentra como especie pionera, ya que es intolerante a la sombra, prosperando principalmente en claros y suelos pobres hasta ricos en materia orgánica. Se establece bien después de perturbaciones, nunca llegan a la parte alta del dosel en estadios sucesionales tardíos, pero las plántulas en el sotobosque pueden sobrevivir hasta 5 años. Si llegan a morir, los tocones tienen la habilidad de producir rebrotes (Vázquez *et al.*, 1999). Se puede encontrar cultivado en zonas agrícolas (Altieri y Trujillo, 1987; Rzedowski *et al.*, 2001; Castañeda, 2003). Se ha empleado para rehabilitar sitios donde hubo explotación minera para conservación y recuperación de terrenos degradados y control de la erosión (Vázquez *et al.*, 1999). El gran alcance de las semillas (Young y Young, 1992) le permite establecerse en sitios abiertos o campos abandonados. Estas germinan naturalmente en el suelo forestal, aunque muchas parecen ser viables después de tres años, pero aparentemente adquieren dormición profunda (Young y Young, 1992), lo que puede ser un factor importante en la riqueza del banco de semillas en el suelo, para la sucesión secundaria, pues como lo observó Sarukhán (1964) los propágulos vegetales pueden adelantar las etapas sucesionales.

6.1.5 *Quercus castanea* Née.

En la etapa temprana se encuentran *Quercus castanea* y *Q. frutex*, los cuales están relacionados a condiciones de disturbio e incendios periódicos; al igual que en la etapa tardía se presentan *Q. castanea* y *Q. obtusata*, que de acuerdo con Zavala (2001) también se relacionan con este tipo de disturbios. En la etapa temprana de la sucesión es muy probable que las especies de regeneración vegetativa (*Q. deserticola* y *Q. frutex*) tengan éxito debido a que el suelo presenta erosión severa y las semillas no germinarían (Levy, 1990; Zavala, 2001). Los arbustos de reproducción vegetativa se ven favorecidos por la presencia continua de incendios, permaneciendo por mucho tiempo sin que la sucesión llegue a desplazarlos, como es el caso de los matorrales de *Q. microphylla*, que en muchos lugares son mantenidos por el fuego, de los cuales se reporta su presencia en la zona de estudio y constituyen una etapa sucesional previa al clímax (Rzedowski *et al.*, 1964; Rzedowski, 1988; Castañeda, 2003).

Es más común en la condición intermedia, aunque también se pueden encontrar en la etapa avanzada, no así como en la primera etapa. Acorde con Santacruz y Espejel (2004) y material de herbario revisado, habita en matorral xerófilo y bosque de *Pinus* y/o *Quercus*, *Q. castanea* sobre suelos tepetatosos o con materia orgánica en el estado de Tlaxcala, formando parte de la vegetación perturbada e incluso cercanos a áreas agrícolas (Panotla: la Defensa, Santacruz García 796 (CHAP); Tlaxcala: Cerro Tizatlán, Santacruz García 782 (CHAP)). Por esta razón, los encinos se han sugerido como especies clave en la rehabilitación y restauración de bosques, pues aunque no se consideran especies pioneras, pueden incorporarse en etapas tempranas de la sucesión secundaria (Vázquez *et al.*, 1999).

6.1.6 *Quercus crassipes* Humb. & Bonpl.

Los bosques dominados por *Quercus crassipes* en Cerro Grande, Sierra de Manantlán, Jalisco, contienen elementos holárticos en el dosel superior (*Alnus*, *Arbutus*, *Pinus*, *Prunus* y *Quercus*) que pueden establecerse en etapas tempranas de la sucesión pero no se pueden repoblar bajo sombra densa formada por ellos mismos (Figueroa y Olvera 2000). En la etapa tardía solo se encontraron cuatro ejemplares de esta especie, ninguno

con diámetro mayor a 5 cm, lo que podría sugerir que es una especie adaptada a sitios sin disturbio a los que se esta incorporando recientemente.

De acuerdo con Santacruz y Espejel (2004) y material de herbario revisado, *Quercus crassipes* se encuentra en gran variedad de ambientes en Tlaxcala, lo que incluye a la vegetación primaria y lugares muy perturbados, conviviendo con *Pinus*, *Quercus*, *Alnus*, *Juniperus* y otros (El Rodeo, Santacruz García 697, (CHAP); Tzompantepec: San Juan Quetzalcoapan, Santacruz García 682 (CHAP); Calpulalpan: La Soledad, Santacruz García 770, 771 (CHAP)).

6.1.7 *Quercus deserticola* Trel.

La literatura reporta que *Quercus deserticola* se encuentra a menudo en bosque de *Pinus* y/o *Quercus*, conviviendo con *Pinus*, *Quercus*, *Juniperus* y otros; asociado al matorral xerófilo, también en áreas muy perturbadas, pues su regeneración depende de los rebrotes de rizomas, al igual que *Q. frutex*, sobre suelos tepetatosos o pedregosos (Zavala, 2001; Santacruz y Espejel, 2004).

En el estado de Tlaxcala, Acosta *et al.*, (1992), han identificado nueve tipos de vegetación, destacando el bosque de *Pinus*, de *Quercus* (*Q. crassipes*, *Q. laeta*, *Q. obtusata*, *Q. laurina*) y *Juniperus*, entre otros. De acuerdo con Rzedowski (1988) el bosque de *Quercus*, puede estar constituido por especies como *Q. rugosa*, *Q. crassipes*, *Q. mexicana*, *Q. crassifolia*, *Arbutus xalapensis*, *Pinus leiophylla*, *Crataegus pubescens* y *Juniperus deppeana*, mientras que el estrato arbustivo por *Amelanchier denticulada*, *Baccharis conferta* y *Symphoricarpos microphylla*. En el Valle de México, *Q. crassipes* y *Q. obtusata* conviven asociados con *P. leiophylla*, igualmente *Q. rugosa* se asocia a veces con *Q. crassipes*, *Arbutus xalapensis* y *Pinus* spp. (Rzedowski *et al.*, 2001).

Varias especies de encinos son intolerantes o de mediana tolerancia a la sombra y tienden a ser tolerantes a la sequía, crecen a tasas mas lentas o semejantes que las especies competidoras asociadas (Rzedowski *et al.*, 1977; Bonfil *et al.*, 2000). Los encinos adultos crecen en zonas con sequías estivales y las plántulas se establecen a la sombra de ellos o de plantas del estrato herbáceo o arbustivo. Ramírez *et al.*, (1996) consignan que la presencia de altas densidades de arbustos favorece la abundancia de plántulas de algunas especies de *Quercus*, ya que esas plantas nodrizas las protegen

contra el posible daño de algunos factores ambientales adversos. Se ha visto que algunos arbustos pueden afectar el establecimiento de plántulas en diferentes etapas sucesionales (Holl, 2002). La vegetación arbórea, principalmente *Buddleia cordata*, de los sitios perturbados actúa como nodriza, mitigando las condiciones ambientales que enfrentan las plántulas en el caso de *Q. rugosa* y por lo cual las plántulas compiten por la humedad y nutrientes (Cabrera *et al.*, 1988). La regeneración de *Quercus* en muchas veces podría depender de especies arbustivas o de herbáceas perennes que sirven de protección. Aunque en el caso de *Q. crispipilis* y *Q. laurina* que son especies dominantes en los bosques de Chiapas, se establecen durante las etapas tempranas de la sucesión, ya que las plántulas pueden tolerar el pastoreo en las comunidades tempranas y los niveles de oscuridad en las comunidades intermedias (Quintana, 1989). La regeneración sexual de *Quercus* se asocia con comunidades sujetas a disturbio de baja intensidad o a condiciones de un dosel más o menos cerrado, lo que implicaría estadios sucesionales avanzados (Zavala, 2001).

La producción de rebrotes en *Quercus* puede ser una adaptación ante la acción frecuente de disturbios, con un efecto resiliente ante éstos (Nixon, 1993). Algunas especies parecen mostrar un patrón de regeneración con base en la producción de plántulas principalmente, pero mostrando capacidad de regeneración vía rebrotes, lo que implica diferencias en los mecanismos de regeneración (Zavala y García, 1997; Zavala, 2004). Muchos encinos se asocian a ambientes sujetos a incendios relativamente frecuentes, de los que se pueden mencionar *Q. crassipes*, *Q. frutex*, *Q. microphylla* y *Q. obtusata* (Zavala, 2001). El fuego superficial aumenta la proporción de *Quercus* mediante rebrotes, lo que puede explicar en gran parte su tendencia a dominar los sitios donde las especies más mésicas ocurren normalmente (Zavala, 2001). Para algunas especies de *Quercus* como *Q. rugosa* su regeneración es adecuada en los sitios que se encuentran generalmente en los bordes o límites de los bosques donde se reduce la competencia con las herbáceas por la iluminación y la humedad.

6.1.8 *Quercus frutex* Trel.

De acuerdo con Zavala (2001), *Quercus deserticola* y *Q. frutex* son especies relacionadas con situaciones de disturbio, que habitan en suelos tepetatosos y como parte

de la vegetación secundaria. Esto concuerda con ejemplares de herbario revisados (Altzayanca: Santa María Las Cuevas, Santacruz García 764 (CHAP); Ixtacuixtla: San Miguel La Presa, Santacruz García 599, 600, 604, 606, 607, 608, 611, 612 (CHAP). Tetla: 3 km al poniente de Ciudad industrial Xicoténcatl, Santacruz García 679 (CHAP), Tlaxco: EL Rosario, Santacruz García 699 (CHAP), Tlaxcala: Cerro Tizatlán, Santacruz García 972 (CHAP)) y en el caso de *Q. frutex* se puede encontrar en lugares con vegetación secundaria y suelos tepetatosos ((Panotla: 3 Km al norte de Huiloapan, Santacruz García 800, Tlaxcala: Cerro Tizatlán, Santacruz García 781, 816, Totolac: Cerro Tepeticpac, Santacruz García 818, 820 (CHAP)) así como en bosques de *Pinus - Quercus* donde la vegetación es primaria (Españita: Km 5 de la carretera Españita – Ixtacuixtla, Santacruz García 777 (CHAP)).

6.1.9 *Quercus obtusata* Humb. & Bonpl.

Las bellotas de *Quercus obtusata* han demostrado ser recalcitrantes (Zavala, 2001), correspondiente a etapas sucesionales avanzadas, ya que necesita de condiciones especies de humedad, sustrato y sombra para germinar y crecer. Además, las plántulas de *Quercus* necesitan sombra parcial durante el primer año y después de dos años necesita luz (Vázquez *et al.*, 1999). Lo anterior coincide con lo encontrado en la etapa tardía, de acuerdo al Cuadro 1, donde se registraron individuos, tanto adultos como plántulas. Sin embargo, *Q. obtusata* también habita en Tlaxcala lugares con suelo tepetatoso y vegetación de *Pinus-Quercus* con disturbio (Km 12 de la carretera Popocatepec - Nanacamilpa, Santacruz García 619, José María Morelos: Barranca Calcapulac, 4 km al oriente de San Cosme, Santacruz García 628, 630, 633, 639, 646, Barranca Camachichila, Santacruz García 621, 626, 3 km al norte de Huiloapan, Santacruz García 803 (CHAP)). De acuerdo con Santacruz y Espejel (2004), habita sitios en Tlaxcala donde la vegetación se compone de *Pinus* y *Quercus* y en zonas transicionales con el matorral xerófilo, y en suelos someros o tepetatosos hasta profundos y ricos en materia orgánica.

6.2 Análisis del estrato arbóreo.

Debido a que los árboles no mostraron diferencia entre los dos muestreos, se presentan a continuación algunas características de estructura y función, como son el área basal, las

estructura diamétrica, el valor de importancia y la regeneración. Posteriormente, se mencionan los cambios en cuanto a composición se refiere, riqueza, diversidad y similitud, entre los tres grupos de plantas y para los dos muestreos.

6.2.1 Área basal

Goldsmith *et al.*, (1986) propusieron la frecuencia y el área basal como parámetros ecológicos medibles para las comunidades vegetales, basados en la composición florística. Por esto, se presenta en el Cuadro 2, la frecuencia de especies arbóreas cuyo diámetro a 1.30 m de altura fue mayor a cinco centímetros, por especie por parcela, esto como base para calcular posteriormente el área basal y valores de importancia para estas especies.

En el Cuadro 2 se puede ver, que el mayor promedio de árboles adultos se presenta en la etapa intermedia, seguido de la temprana, no así en la tardía, que teóricamente debería tener una mayor cobertura y densidad, hecho que refleja la fuerte presión que se ejerce sobre esta zona, que constantemente se está deteriorando, como se mencionó con anterioridad. Sin embargo, resulta evidente que existe un promedio mayor de individuos de *Juniperus deppeana* en las tres etapas, pero sobresaliendo en el caso de la primera etapa y disminuyendo conforme avanza la sucesión. En el caso de las especies restantes, la tendencia es casi constante, excepto en el caso de *Quercus castanea* que muestra una marcada diferencia en la etapa intermedia, respecto a la temprana y la tardía.

De acuerdo con Zavala y García (1999), la composición florística reportada en el Cuadro 2, en general, podría corresponder a un bosque húmedo de *Quercus*, en el que se pueden encontrar *Q. obtusata*, *Q. crassipes*, *Q. deserticola*, *Arbutus xalapensis*, *Juniperus* sp., *Prunus serotina*; y otras que se han reportado para esta localidad, como *Buddleia cordata*, *Cornus* sp., *Crataegus* sp. y *Mimosa aculeaticarpa*. Sin embargo, en la localidad se encuentran condiciones ambientales para que se desarrollen diferentes tipos de vegetación, principalmente por sus características topográficas, pues se puede observar que en las partes altas de los cerros, que quedan expuestas a la insolación y a las corrientes de aire, hay individuos de *Quercus* conviviendo con pastizales, mientras que en el fondo de las barrancas, donde se conserva mejor la humedad, se puede observar otro tipo de vegetación como se mencionó anteriormente.

De acuerdo con Brower y Zar (1977) y Vera (1988), el área basal (Cuadro 3) puede dar una idea del tipo de vegetación de las comunidades, además que sirven como parámetro para saber la dominancia de cada especie en la etapa sucesional. En dicho cuadro puede verse que la primera etapa tiene áreas basales inferiores, seguido de la tardía y finalmente la intermedia. Esto se debe a los individuos registrados cuyos diámetros son los de 117 y 47 cm respectivamente, los que representan el 94 % de 17 individuos arbóreos. Sin embargo, en relación con los individuos de *Juniperus deppeana*, estos últimos presentan diámetros menores, ya que pese a su frecuencia no son tan importantes como *Quercus castanea*.

Cuadro 2. Número de individuos arbóreos mayores a 5 cm de diámetro por parcela.

Especie/parcela	Presa					Ocotol					Brincadero					Suma
	1	2	3	4	Media	5	6	7	8	Media	9	10	11	12	Media	
<i>A. xalapensis</i>	0	0	0	0	0	3	1	0	0	1	0	1	5	0	1.5	10
<i>J. deppeana</i>	10	14	8	6	9.5	0	5	18	1	6	0	2	2	5	2.25	71
<i>P. leiophylla</i>	5	1	0	0	1.5	6	0	0	0	1.5	2	3	0	0	1.25	17
<i>Q. castanea</i>	0	0	0	1	0.25	7	11	0	1	4.75	0	1	0	0	0.25	21
<i>Q. deserticola</i>	0	0	0	1	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Q. frutex</i>	0	0	0	1	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Q. obtusata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0.25	1
Suma	15	15	8	9	11.75	16	17	18	2	13.25	2	7	8	5	5.5	122

Cuadro 3. Área basal por especie por parcela.

Especie/parcela	Presa										Ocotral					Brincadero				
	1	2	3	4	Promedio	5	6	7	8	Promedio	9	10	11	12	Promedio					
<i>A. xalapensis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.05	0.28	0.00	0.00	0.83	0.00	0.20	5.28	0.00	1.37					
<i>J. deppeana</i>	4.41	8.08	4.25	4.69	5.35	0.00	1.78	6.00	0.79	2.14	0.00	1.98	5.56	30.26	9.45					
<i>P. leiophylla</i>	17.44	0.28	0.00	0.00	4.43	29.69	0.00	0.00	0.00	7.42	13.15	8.41	0.00	0.00	5.39					
<i>Q. castanea</i>	0.00	0.00	0.00	6.38	1.59	3.53	129.03	0.00	12.57	36.28	0.00	3.98	0.00	0.00	0.99					
<i>Q. deserticola</i>	0.00	0.00	0.00	0.28	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00					
<i>Q. frutex</i>	0.00	0.00	0.00	0.95	0.23	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00					
<i>Q. obtusata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	12.57	0.00	3.14					
Suma	21.85	8.36	4.25	12.30	11.69	36.27	131.09	6.00	13.35	46.637	13.15	14.57	23.40	30.26	20.34					

6.2.2 Valor de importancia

Con la finalidad de obtener el valor de importancia (VI) de estas especies, se obtuvieron parámetros de densidad, frecuencia y área basal para cada especie arbórea, con individuos con diámetro mayor a 5 cm en alguna de las etapas sucesionales, como indicadores del estado sucesional (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

Cuadro 4. Porcentaje de valor de importancia para cada especie por etapa sucesional y general.

Especie	Presa	Ocotal	Brincadero
<i>Arbutus xalapensis</i>	0.00	12.44	23.74
<i>Juniperus deppeana</i>	68.72	41.30	35.61
<i>Pinus leiophylla</i>	15.92	14.95	20.71
<i>Quercus castanea</i>	5.12	31.31	5.81
<i>Q. deserticola</i>	5.12	0.00	0.00
<i>Q. frutex</i>	5.12	0.00	0.00
<i>Q. obtusata</i>	0.00	0.00	14.14

De acuerdo al cuadro anterior, *Juniperus deppeana* es la especie con mayores VI, en todas las etapas, seguido por *Pinus leiophylla* en las etapas temprana y tardía, destacando *Quercus castanea* en la etapa intermedia ya que es la especie que mayor área basal presenta en esta etapa, explicado por los diámetros que registra esta especie, debido al ejemplar registrado con 117 cm de diámetro. Como puede verse, las diferencias en los VI indican diferentes asociaciones arbóreas en cada etapa sucesional. Una tendencia a la alta de este valor significa una mayor importancia de las especies en la estructura de las comunidades (Levy, 2000). Así, por ejemplo, es evidente el aumento del VI de *Arbutus xalapensis* y *Q. obtusata* conforme avanza la sucesión, caso contrario a *J. deppeana*. *P. leiophylla* parece no tener gran diferencia en las distintas etapas mientras que las especies restantes, *Q. deserticola* y *Q. frutex* parecen ser propias de la etapa temprana dado su VI.

El valor de importancia se asocia al desempeño de las especies en la sucesión, como es el caso de *Arbutus xalapensis* y *Quercus obtusata*, cuyos VI indican están más asociados a etapas tardías, junto con *Pinus leiophylla*, no así con *Q. castanea*, ya que en esta etapa únicamente se presentó regeneración principalmente, ya que parámetros como el área

basal por sí solos no dan una idea particular de la especie respecto a la etapa sucesional. Así, también se puede ver en la etapa intermedia como *Juniperus deppeana* y *Q. castanea*, pese a tener la misma frecuencia el VI es mayor para *J. deppeana* que para *Q. castanea*, debido a la densidad que presenta *J. deppeana*.

6.2.3 Estructura diamétrica

En los cuadros 5, 6 y 7 se presenta cada etapa sucesional, cada una con el número de individuos por especies en categorías diamétricas, la categoría inferior a 5 cm corresponden a lo que se considera renuevo. De acuerdo con Jardel y Sánchez (1989) y Santiago (1992), la estructura de diámetros puede usarse como indicador de las etapas sucesionales, pues en las etapas primarias predominarán pocas especies, en una población con estructura coetánea y en las tardías estructuras incoetáneas.

Cuadro 5. Distribución diamétrica por especie arbórea para el sitio La Presa.

La Presa	< 5	5	10	15	20	25	30	Suma
<i>Juniperus deppeana</i>	69	17	19	2	0	0	0	107
<i>Pinus leiophylla</i>	0	1	0	2	1	1	1	6
<i>Quercus castanea</i>	1	0	0	0	0	0	1	2
<i>Q. deserticola</i>	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Q. frutex</i>	0	0	1	0	0	0	0	1
Total	70	19	20	4	1	1	2	117

En las siguientes figuras (6, 7 y 8), se representan las especies con al menos cinco individuos en una categoría diamétrica por etapa sucesional, además el salto de 45 a 120 cm en la escala horizontal que representa las categorías diamétricas se debe a la inclusión del individuo de 117 cm de El Ocotal. Así, la Figura 6, muestra la distribución diamétrica de *Juniperus deppeana*, pese a que se encontraron 5 especies en esta etapa. Puede observarse la gran incorporación de plántulas y la baja presencia de individuos adultos, ya que los diámetros mayores a 15 cm son poco frecuentes, indicando de esta manera, que en el área *J. deppeana* tiene mucha importancia ecológica, pues muestra una fuerte relación con la colonización exitosa de sitios desprovistos de vegetación.

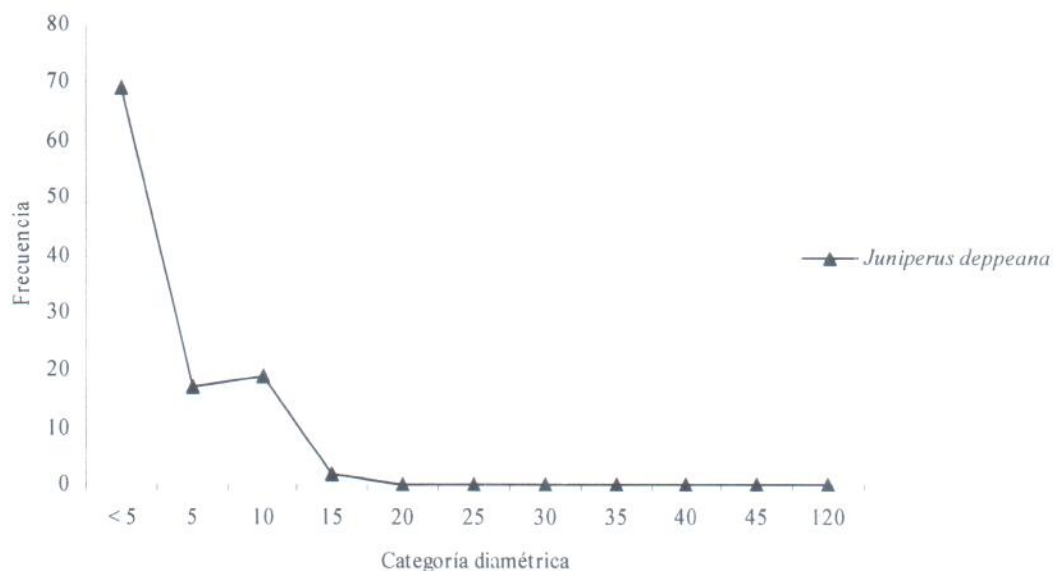


Figura 6. Frecuencia de individuos por categoría diamétrica para La Presa.

Las poblaciones características de etapas sucesionales tardías, incluso tempranas, a menudo muestran una escasa incorporación reciente, éstas suelen tener estructuras de edades dominadas por individuos demasiado viejos. Las etapas intermedia y avanzada son las que tienen las estructuras diamétricas mas complejas y con diámetros mayores, pues afirma Santiago (1992) que los bosques maduros muestran una estructura diamétrica con forma de J invertida.

Cuadro 6. Distribución diamétrica por especie arbórea para el sitio El Ocotal.

El Ocotal	< 5	5	10	15	20	25	40	45	120	Suma
<i>Arbutus xalapensis</i>	6	1	2	1	0	0	0	0	0	10
<i>E. polystachya</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Juniperus deppeana</i>	54	20	4	0	0	0	0	0	0	78
<i>Pinus leiophylla</i>	0	0	0	2	2	1	1	0	0	6
<i>Prunus serotina</i>	4	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Quercus castanea</i>	59	12	3	1	0	0	1	1	1	78
Total	124	33	9	4	2	1	2	1	1	177

Puede observarse que la etapa intermedia es la que tiene el mayor número de individuos de especies arbóreas, seguida de la etapa avanzada y finalmente la temprana. Esta misma

tendencia se observa respecto a la cantidad de renuevo presente en estas etapas, sólo en la cantidad de árboles mayores a 5 cm de diámetro, donde la mayor cantidad se encuentra también en la etapa intermedia, seguida de la temprana y finalmente la tardía. En la siguiente figura se han representado tres especies, cuando se encontraron seis en esta etapa.

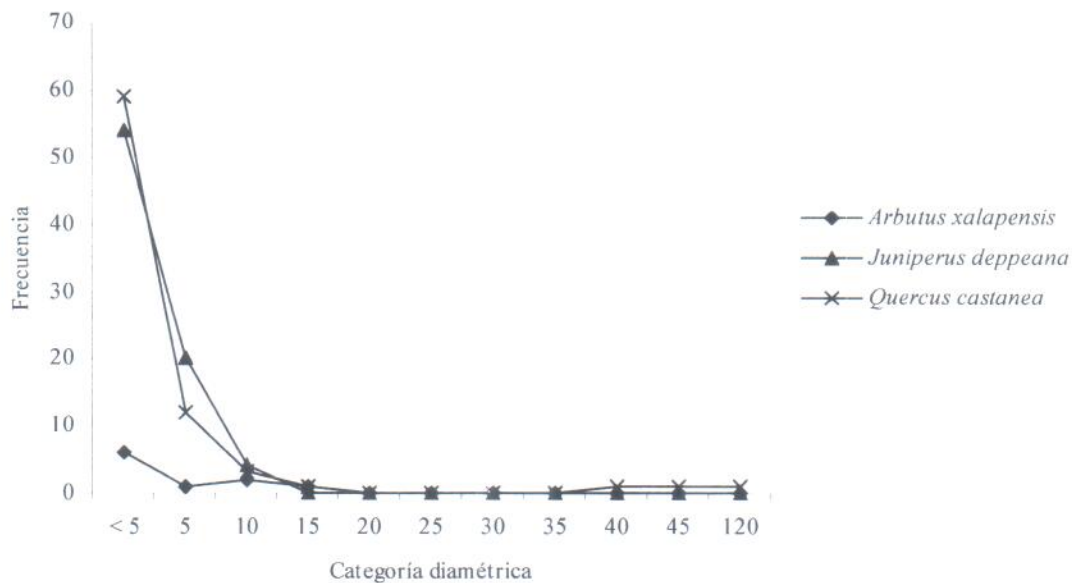


Figura 7. Frecuencia de individuos por categoría diamétrica para El Ocotal.

Puede verse que en la etapa intermedia hay mayor cantidad de individuos arbóreos, debido a que en ella convergen los otros dos tipos de vegetación y por consecuencia más especies vegetales que producen más microhábitats, puesto que un rodal mixto tiene una mayor estructura y más recursos (Fuentes, 1988). Cabe destacar en la etapa intermedia la presencia de *Q. castanea* como la especie con los mayores diámetros registrados (1.20, 0.40 y 0.45 m), pues todos los individuos de las otras especies, al menos en esta etapa, están por debajo de los 30 cm, esto podría ser una evidencia del tipo de vegetación anterior al disturbio, que podría corresponder con el bosque de *Quercus*, pues en la etapa tardía *Q. obtusata* registra un individuo de 40 cm de diámetro. De acuerdo con Johnson *et al.*, (2002) en general los encinos pueden aumentar en diámetro 7.6 cm en diez años. A reserva de muy variable que puede ser esta cifra, como función de la productividad del sitio, esto equivaldría a que *Q. obtusata* de 40 cm de diámetro tendría una edad

aproximada de 50 años, mientras que *Q. castanea* de 1.2 m de diámetro tendría una edad aproximada de 155 años, edad que coincide con la fundación de la comunidad y posiblemente al tipo de vegetación previo a los disturbios.

En lugares donde los disturbios son frecuentes y el área afectada relativamente pequeña, la variabilidad de las clases de edad de los árboles es mayor. Esto podría explicar la variación de clases registrada en la segunda etapa, pues como puede verse, es la que registra una mayor estructura diamétrica, contrario a la etapa avanzada (Cuadro 7). Además, los disturbios presentes en El Ocotal, podrían haber dado lugar a la permanencia de individuos relictuales, dado los diámetros tan grandes que se pueden encontrar. De acuerdo con Quiñonez (1995), en la región de Papasquiario, Durango, las comunidades clímax de las zonas templadas corresponden a bosque de *Quercus*, que forman los llamados bosques de transición entre coníferas y selvas.

Cuadro 7. Distribución diamétrica por especie arbórea para el sitio El Brincadero.

El Brincadero	< 5	5	10	15	20	25	35	40	Suma
<i>Arbutus xalapensis</i>	9	3	2	0	1	0	0	0	15
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	23	0	0	0	0	0	0	0	23
<i>Juniperus deppeana</i>	22	1	1	1	1	3	2	0	31
<i>Pinus leiophylla</i>	2	0	1	1	1	1	1	0	7
<i>Quercus castanea</i>	40	0	0	0	0	1	0	0	41
<i>Q. crassipes</i>	4	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Q. obtusata</i>	7	0	0	0	0	0	0	1	8
Total	107	4	4	2	3	5	3	1	129

En la siguiente figura se han representado cinco especies arbóreas de las siete encontradas. Como se puede observar, a medida que avanza la sucesión, la estructura diamétrica es más compleja y más especies se van incorporando al dosel.

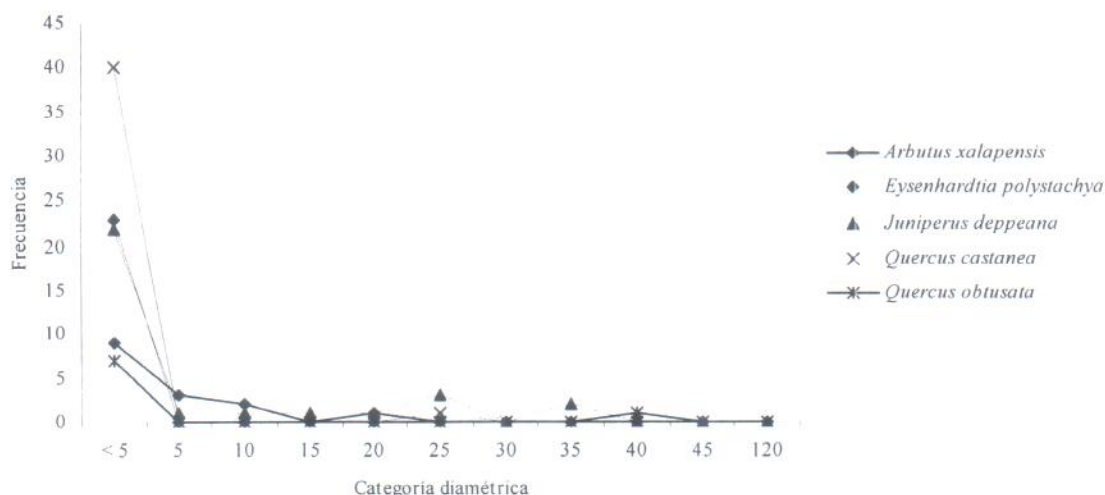


Figura 8. Frecuencia de individuos por categoría diamétrica para El Brincadero.

En El Brincadero, considerado como la etapa avanzada, la estructura diamétrica es un poco más compleja que en La Presa, además de que son menos individuos, por categoría. Esta estructura puede deberse a una mayor frecuencia de disturbio antropogénico e intensidad del mismo.

Como puede constatarse, la composición arbórea en las tres etapas varía, por ejemplo, mientras en la primera etapa *Arbutus xalapensis* está ausente, en las siguientes aumenta su frecuencia (10 y 15 individuos respectivamente), al igual que con *Eysenhardtia polystachya*, que de acuerdo con la literatura debería estar presente en la primera etapa pues está relacionada con condiciones de disturbio y como especie pionera (Vázquez *et al.*, 1999). Por su parte, *Prunus serotina* se presenta únicamente en la etapa intermedia como parte del renuevo arbóreo. Esta situación es un tanto confusa, pues Vázquez *et al.*, (1999), reportan su presencia en ecosistemas xéricos o mesófilos y como especie pionera en la sucesión secundaria.

6.2.4 Regeneración

Como puede verse en el Cuadro 5, el renuevo está principalmente constituido por *Juniperus deppeana*, que además es la especie más frecuente (91 %); de dicho porcentaje el renuevo representa el 98 % y es la única etapa donde se presentan *Quercus*

frutex y *Q. deserticola*, como especies asociadas a condiciones de disturbio (Zavala, 2001). En la etapa intermedia el numero de individuos de *J. deppeana* y *Q. castanea* es el mismo, y la cantidad de renuevo es similar, constituyendo el 88 % del renuevo, pero especies asociadas a condiciones mas mésicas como *Arbutus xalapensis* y *Prunus serotina* están presentes en ésta.

Como era de esperarse, en la etapa avanzada la cantidad de *Juniperus deppeana* disminuyó considerablemente (Cuadro 7), pues en esta representa únicamente el 24 %, y del renuevo el 20 %, mientras que *Quercus castanea* representa el 31 %, y del renuevo el 37 %, lo que indica un notable desplazamiento de *J. deppeana* por *Q. castanea*.

Los bosques de *Quercus* son considerados pobres en regeneración. La escasez de plántulas de *Quercus* en los mismos se puede deber a la sombra excesiva en el caso de comunidades con un dosel cerrado o al acentuado disturbio cuando se trata de bosques inmaduros y abiertos (Ramírez *et al.*, 1996). Quintana *et al.*, (1989), registraron mayores cantidades de plántulas de *Quercus* y *Pinus* en áreas abiertas y de sucesión temprana, que en las de densidad mayor o mas tardías en un bosque de *Pinus - Quercus* de Chiapas, reafirmando lo planteado por Rzedowski *et al.*, (1977), respecto a que no existe una tendencia clara sobre las comunidades clímax en los bosques de *Pinus - Quercus*.

La vegetación de la zona comparte otras especies arbóreas como *Arbutus xalapensis*, *Cornus excelsa*, *Eysenhardtia polystachya*, *Pinus* spp., *Buddleia cordata*, *Prunus serotina*, *Quercus crassipes*, *Q. obtusata* y *Q. castanea*, que se pueden encontrar en algunas comunidades de bosque mesófilo de montaña o *Abies*, y *Symphoricarpos microphyllus* como un elemento común en el estrato inferior, aunque también algunas *Tillandsias* y *Peperomias*, lo que podría reafirmar la teoría de Magdaleno (2003), de que la vegetación anterior de la zona puede corresponder a algún tipo de bosque mesófilo (Rzedowski *et al.*, 2001; Castañeda, 2003). Rehén (1973, citado por Rzedowski, 1988) opina que las comunidades de *P. leiophylla*, *P. teocote*, *P. rudis* y otras del Valle de México son secundarias y la comunidad clímax corresponde a bosque más mesófilo de *Abies religiosa*, *Cupressus lindleyi*, *P. ayacahuite* y *P. pseudostrobus*. Aunque las características ecológicas de la zona no son adecuadas para el desarrollo de bosque mesófilo, existen condiciones para que se establezca bosque de *Quercus*, como los

existentes en el municipio de Españita, y en el mismo Ocotál, donde el microclima es más húmedo, a diferencia de La Presa y El Brincadero. Además, el gradiente altitudinal y las características topográficas podrían permitir el establecimiento de *Pinus – Quercus* en bosque que puede variar a través de la altura y la humedad en la zona.

6.3 Análisis de composición

6.3.1 Primer muestreo

A continuación se presentan los parámetros ecológicos relativos a la composición del primer muestreo.

6.3.1.1 Riqueza de especies.

En el Cuadro 8 se presentan los individuos registrados por cada una de las condiciones sucesionales. Se observa que la primera etapa es la que presentó más individuos y menor cantidad de especies, al contrario de la etapa tardía. Sin embargo esto último podría deberse al tamaño de las plantas, más grandes conforme avanza la sucesión (Smith, 1977; Odum, 1985; Young, 1991), por ejemplo *Minuartia moehringioides* llegó a presentar hasta 175 individuos por metro cuadrado, ya que la mayoría eran individuos menores a cinco centímetros de altura y de ciclo de vida corto. Así, las familias con más especies por cada etapa sucesional corresponden a individuos herbáceos o arbustivos, excepto Fagaceae.

Cuadro 8. Número de individuos y taxa registrados por etapa sucesional en el primer muestreo.

Sitio	Individuos	Especies	Géneros	Familias
La Presa	540	29	27	15
El Ocotál	412	31	30	24
El Brincadero	398	32	28	17

El número de especies se presenta en el Cuadro 9. Este coincide con García *et al.*, (1999) y Sarukhán (1964); quienes señalan que las familias mejor representadas en las primeras etapas sucesionales corresponden a las compuestas, debido a su gran capacidad de dispersión y la cantidad de semillas producidas, las leguminosas, porque se establecen en suelos agotados, debido a su capacidad de fijar N, y las gramíneas, por su adaptación a la insolación directa (Smith, 1977). Sin embargo la familia de los encinos es también

una de las más importantes, ya que tiene la misma cantidad de especies en las etapas temprana y tardía, pero incluyendo especies distintas en las diferentes etapas.

Cuadro 9. Familias botánicas mejor representadas por etapa sucesional en el primer muestreo.

Familia	La Presa	El Ocotal	El Brincadero
Compositae	7	4	8
Convolvulaceae	2	0	1
Fagaceae	3	1	3
Graminae	3	2	4
Labiatae	0	2	1
Leguminosae	3	2	3
Polypodiaceae o adiantaceae	0	0	2
Rubiaceae	2	1	1
Verbenaceae	0	2	0

Se registraron en total 34 familias, 68 géneros y 85 especies de plantas, las cuales se presentan en los Anexos 1 y 2. En el Anexo 1, solamente dos especies corresponden a la familia *Polipodiaceae*. Entre los ejemplares de esta familia, en el herbario CHAP se encontró solo *Cheilantes cuneata*, que según el ejemplar de Valdés (1995) (1 km de Palo Grande, carr. Palo Grande – Palpán, Miacatlán, Mor. Valdés, A.3457), se puede encontrar en lugares con disturbio, sin embargo se encuentra en la etapa más avanzada. Para los ecosistemas templados Rzedowski (1988), menciona que muchos matorrales son comunidades secundarias en diferentes hábitats incluyendo los pastizales, donde las compuestas y leguminosas son abundantes.

6.3.1.2 Diversidad de especies.

Se obtuvo el índice de diversidad de Simpson por grupo por etapa sucesional y general. De acuerdo con Odum (1985), las etapas maduras mostrarán una diversidad de especies alta, lo cual concuerda con los valores que se muestran en el Cuadro 10, confirmando de esta manera la secuencia sucesional Presa – Ocotal - Brincadero.

Cuadro 10. Índice de diversidad de Simpson por grupos de plantas.

	La Presa	El Ocotal	El Brincadero
Herbáceas	0.733	0.869	0.876
Arbustos	0.630	0.364	0.734
Árboles	0.145	0.606	0.788
General	0.817	0.889	0.928

Puede observarse que la etapa sucesional con mayor diversidad corresponde a El Brincadero, donde todos los valores son superiores. En el caso de las herbáceas la tendencia es igual que la de los árboles; sin embargo, en cuanto a arbustos las etapas temprana y tardía son las que mayor diversidad presentan. El índice general de diversidad muestra una tendencia clara de aumento conforme avanza la sucesión, estas observaciones, de acuerdo con Odum (1985) refuerzan la secuencia sucesional planteada. No obstante, lo anterior contrasta con lo planteado por García (1988) y Rico (1972) para el grupo de las herbáceas, quienes notaron que la diversidad y la cantidad de individuos aumenta con el tiempo, pero esta tendencia declina quizás por competencia interespecífica, depredación o por escasez de nutrientes, en ecosistemas semiáridos y bosque tropical respectivamente. Ceccon *et al.*, (2002) hacen la misma observación para la riqueza de especies y el número de individuos, que aumentan con la edad del bosque, acotadas solamente por la influencia del desarrollo del suelo. La diversidad de herbáceas puede ser consecuencia de algún disturbio antropogénico, como el pastoreo, pues a este respecto García (1988) y Rivas (1988) encontraron que el pastoreo fomenta el establecimiento de anuales en una zona semiárida del país.

6.3.1.3 Similitud.

Se obtuvieron índices de similitud de Sorensen entre grupos de especies por cada sitio de muestreo (Cuadros 11, 12 y 13) y un índice general (Cuadro 14), con los siguientes valores:

Cuadro 11. Índice de similitud para árboles.

Árboles	La Presa	El Ocotal
El Ocotal	0.545	---
El Brincadero	0.500	0.769

Si se toma al índice como apoyo para estimar la tendencia sucesional (Goldsmith *et al.*, 1986), se puede observar que la primera etapa corresponde a La Presa, seguida por El Ocotal y como etapa tardía El Brincadero, ya que la similitud arbórea existente entre La Presa y El Brincadero es menor. La secuencia anterior es la misma para el grupo de arbustos, como puede verse en el siguiente cuadro.

Cuadro 12. Índice de similitud para arbustos.

Arbustos	La Presa	El Ocotal
El Ocotal	0.353	---
El Brincadero	0.286	0.667

En cuanto a herbáceas, aunque la similitud entre etapas no es muy alta, se halló un 40 % de similitud entre las etapas temprana y tardía, quizás por el ciclo de vida corta de las especies, ya que como se puede observar en el Cuadro 13, conforme avanza la tendencia sucesional y el tamaño de las plantas aumenta (Odum, 1985; Young, 1991), cabe recordar que son las especies dominantes (leñosas y arbustivas) las que tipifican las etapas sucesionales.

Cuadro 13. Índice de similitud para herbáceas.

Herbáceas	La Presa	El Ocotal
El Ocotal	0.188	---
El Brincadero	0.400	0.229

En el siguiente cuadro se observa la similitud entre etapas sucesionales, considerando todas las especies, mismo que mantiene una tendencia parecida a la mostrada por los árboles y los arbustos.

Cuadro 14. Índice de similitud general.

General	La Presa	El Ocotal
El Ocotal	0.300	---
El Brincadero	0.393	0.444

6.3.1.4 Especies típicas de cada etapa sucesional.

Con base en lo reportado por Rzedowski *et al.*, (2001), el número de especies típicas que corresponden a cada etapa sucesional, así como las características de lugares con disturbio y de vegetación secundaria se presentan en el Cuadro 15 y en la Figura 9. Así, se debe entender que las especies típicas son aquellas que corresponden al tipo de vegetación original de la zona, mientras que las especies de vegetación secundaria, se

refiere a las especies influidas directa o indirectamente por el hombre derivadas de la vegetación original; finalmente, las especies de disturbio son aquellas que están relacionadas con la alteración de la vegetación. Esta clasificación permite observar cuántas especies propias de la vegetación original se encuentran en cada etapa, ya que el aumento de especies típicas conforme avanza la sucesión refuerza la secuencia sucesional propuesta.

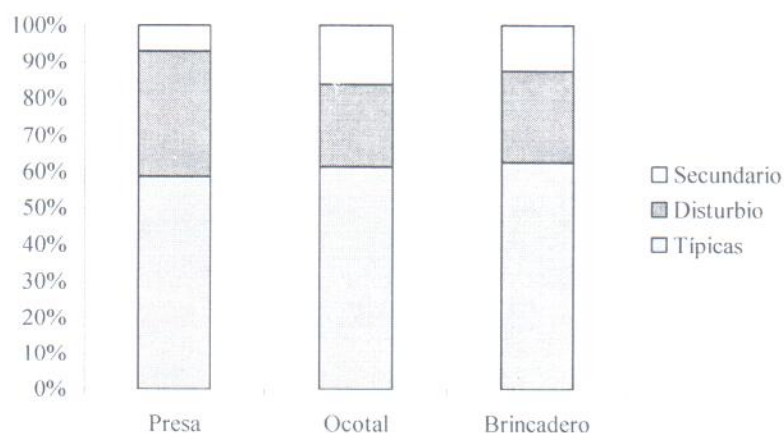


Figura 9. Proporción de especies características por etapa sucesional.

Así, la tendencia sucesional mostrada en la gráfica anterior indica un ligero aumento en la cantidad de especies típicas y una disminución de especies propias de condiciones de disturbio conforme avanza la sucesión, excepto en la etapa intermedia donde la proporción de especies propias de condiciones de disturbios es mayor. *Cosmos bipinnatus*, *C. parviflorus* también son consideradas como plantas ruderales, asociadas con los cultivos agrícolas; *Ipomoea plummerae* y *Valeriana densiflora* como especies secundarias en la etapa más avanzada, aunque *I. plummerae* es una especie de tamaño pequeño y rastrera. Sin embargo, se mantiene una cantidad relativamente mayor de especies propias de la vegetación secundaria en la etapa intermedia, tales como: *Briza subaristata*, *Lycianthes moziniana*, *Oxalis corniculata*, *Tradescantia crassifolia* y *Verbena bipinnatifida*.

Cuadro 15. Número de especies características por etapa sucesional.

	La Presa	El Ocotal	El Brincadero
Típicas	17	19	20
Disturbio	10	7	8
Vegetación secundaria	2	5	4
Total	29	31	32

6.3.2 Segundo muestreo

A continuación se presentan los parámetros ecológicos relativos a la composición del segundo muestreo.

6.3.2.1 Riqueza de especies.

El Cuadro 16 presenta los individuos registrados para cada una de las condiciones sucesionales en el segundo muestreo, realizado cuando ya estaba avanzada la temporada de lluvias. Como se puede observar, en comparación con el cuadro 8, se registraron nuevos individuos que corresponden a 12 especies, 10 géneros y tres familias.

Cuadro 16. Número de individuos y taxa registrados por etapa sucesional en el segundo muestreo.

Sitio	Individuos	Especies	Géneros	Familias
La Presa	870	41	37	17
El Ocotal	528	41	39	27
El Brincadero	534	45	38	20

Las familias más numerosas por cada etapa sucesional, en cuanto al número de especies representadas son las que se muestran en el Cuadro 17. Puede observarse que algunas familias perdieron especies en este muestreo (este hecho no es atribuible al pastoreo pues no hubo evidencia en el lugar que lo confirmara), como lo es el caso de Convolvulaceae y Labiatae, en El Brincadero y Rubiaceae en ambos. La única familia nueva es Valerianaceae en la etapa intermedia, mientras que las etapas que mostraron familias nuevas son la intermedia con Adiantaceae. Muchas de las especies nuevas son plantas perennes principalmente, como *Valeriana clematidis* y muchos pastos. También se encontraron plantas anuales como *Bidens pilosa*, *Conyza filaginoides* o *Sanvitalia procumbens*. Estos cambios en la composición vegetal pueden ser una consecuencia principalmente de la incorporación de nuevas especies, pues de acuerdo con Rzedowski

et al., (2001), el ciclo de vida de la mayoría de estas especies corresponde a tres años o más, lo que puede no ser una consecuencia directa del ciclo de lluvias en la zona, sino de la llegada de especies que enriquecen la flora de la región.

Cuadro 17. Familias botánicas mejor representadas por etapa sucesional en el segundo muestreo.

Familia	La Presa	El Ocotal	El Brincadero
Compositae	13	7	13
Convolvulaceae	2	0	0
Fagaceae	3	1	3
Graminae	7	4	6
Labiatae	0	2	0
Leguminosae	3	3	5
Polypodiaceae o adiantaceae	0	2	2
Rubiaceae	2	0	0
Valerianaceae	0	0	2
Verbenaceae	0	3	0

6.3.2.2 Diversidad de especies.

Se obtuvo el índice de diversidad de Simpson por grupo por etapa sucesional y general para el segundo muestreo. De acuerdo con Odum (1985) las etapas maduras mostrarán una diversidad de especies alta, mostrando los valores dados en el Cuadro 18. Comparado con el Cuadro 10, el cuadro siguiente muestra valores más altos en el que los que sólo se mantiene sin cambio el grupo de arbustos para la etapa temprana y para las restantes presenta cambios menores respecto a las herbáceas. La baja diversidad de arbustos en la etapa intermedia se explica porque bajo el dosel de los árboles se encontraron especies típicas como *Bouvardia ternifolia* y *Symphoricarpos microphyllus* principalmente, mientras que en el dosel abierto se encontraron especies heliófilas, pastos amacollados como *Briza subaristata* conviviendo con *Juniperus deppeana*, donde la competencia es intensa y no permite el establecimiento de nuevas especies.

Es en esta misma etapa donde la diversidad aumentó considerablemente, casi 10 % para las herbáceas, debido a los ciclos de vida cortos de las plantas y la disponibilidad de espacio. En general, este grupo aumentó más, y las tendencias se mantuvieron respecto al primer muestreo.

Cuadro 18. Índice de diversidad de Simpson por grupos de plantas para el segundo muestreo.

	La Presa	El Ocotal	El Brincadero
Herbáceas	0.830	0.894	0.920
Arbustos	0.630	0.401	0.775
Árboles	0.145	0.606	0.788
General	0.867	0.915	0.945

6.3.2.3 Similitud.

Los índices de similitud calculados para herbáceas y arbustos, dado que los árboles no cambian entre un muestreo y el otro, así como el general, se muestran en los siguientes cuadros.

Cuadro 19. Índice de similitud para herbáceas en el segundo muestreo.

Herbáceas	La Presa	El Ocotal
El Ocotal	0.333	---
El Brincadero	0.508	0.291

Cuadro 20. Índice de similitud para arbustos en el segundo muestreo.

Arbustos	La Presa	El Ocotal
El Ocotal	0.300	---
El Brincadero	0.353	0.706

Cuadro 21. Índice de similitud general en el segundo muestreo.

General	La Presa	El Ocotal
El Ocotal	0.353	---
El Brincadero	0.494	0.447

Los valores de similitud mostrados en los cuadros anteriores refuerzan la idea planteada anteriormente, sobre las etapas sucesionales, comentada en párrafos precedentes

6.3.2.4 Especies típicas de cada etapa sucesional.

Con base en lo reportado por Rzedowski *et al.*, (2001), se presentan en el Cuadro 22 el número de especies típicas que corresponden a cada etapa sucesional, así como las características de lugares con disturbio y de vegetación secundaria.

Como puede verse la cantidad de especies características de disturbio aumentó considerablemente en las tres etapas, debido a que quizás aparecen herbáceas hasta bien establecido el periodo de lluvias.

Cuadro 22. Número de especies características por etapa sucesional en el segundo muestreo.

	La Presa	El Ocotal	El Brincadero
Típicas	17	20	21
Disturbio	21	16	19
Vegetación secundaria	3	19	5
Total	41	41	45

Algunas especies secundarias aumentaron su proporción, principalmente en la etapa intermedia, como puede observarse en la siguiente figura.

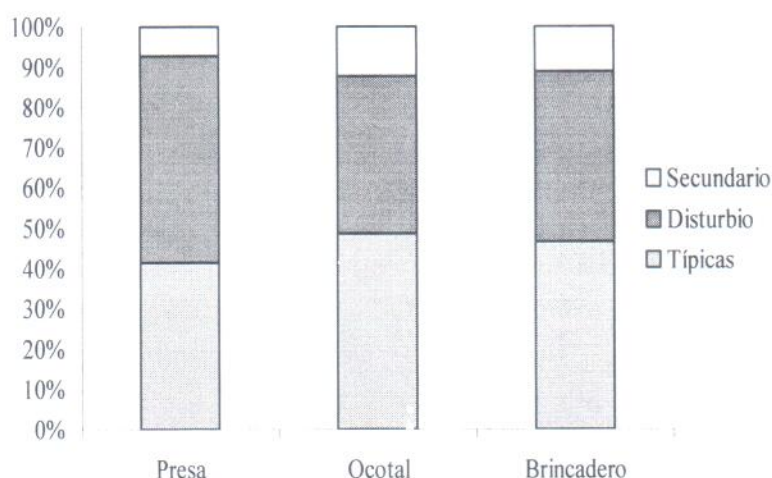


Figura 13. Proporción de especies características por etapa sucesional, en el segundo muestreo.

6.3.3 Análisis de componentes principales

En el análisis de componentes principales realizado por grupo de plantas, el primer muestreo presenta el 95.4 % de la variabilidad en el caso de la herbáceas, mientras que el segundo sólo aporta 4.6 %. En términos generales, La Presa y El Ocotal muestran una diversidad de herbáceas semejante, superada por la de El Brincadero.

Derivado de esto, la vegetación herbácea del Ocotal muestra una comunidad mejor definida en cuanto al primer muestreo, mientras que la etapa temprana, muestra una comunidad más dispersa en cuanto a la diversidad de especies, es decir menos definida, y una tendencia intermedia para la segunda etapa, como se muestra en la siguiente figura.

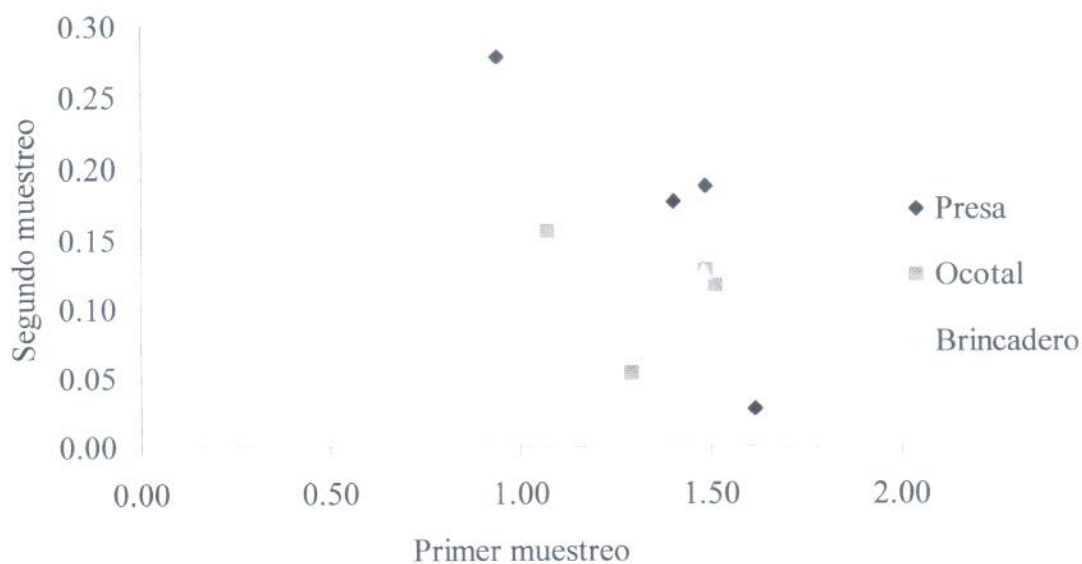


Figura 10. Análisis de componentes principales para herbáceas.

En cuanto a la composición arbustiva por etapa, no está tan definida como la herbácea, mostrando algunas parcelas valores extremos debido en parte a la ausencia de arbustos en algunas parcelas de las etapas temprana y tardía, pero en general se muestra una tendencia más definida en la etapa intermedia y cuyos valores más altos se presentan a lo largo del primer muestreo, siendo muy bajos para el segundo. En el caso de la etapa intermedia se presenta un valor negativo debido, no a la disminución de la riqueza de especies en la cuarta parcela, sino al aumento de individuos de una de las especies presentes, que en este caso fue *Bouvardia ternifolia*. Como puede observarse en la Figura 11, la primera etapa tiene los valores extremos en cuanto al segundo muestreo, pero no son tan considerables respectivo a la misma escala que el primer muestreo. De acuerdo al análisis de componentes principales el primer muestreo explica el 98.7 % de la variabilidad y el segundo aporta únicamente el 1.3 %.

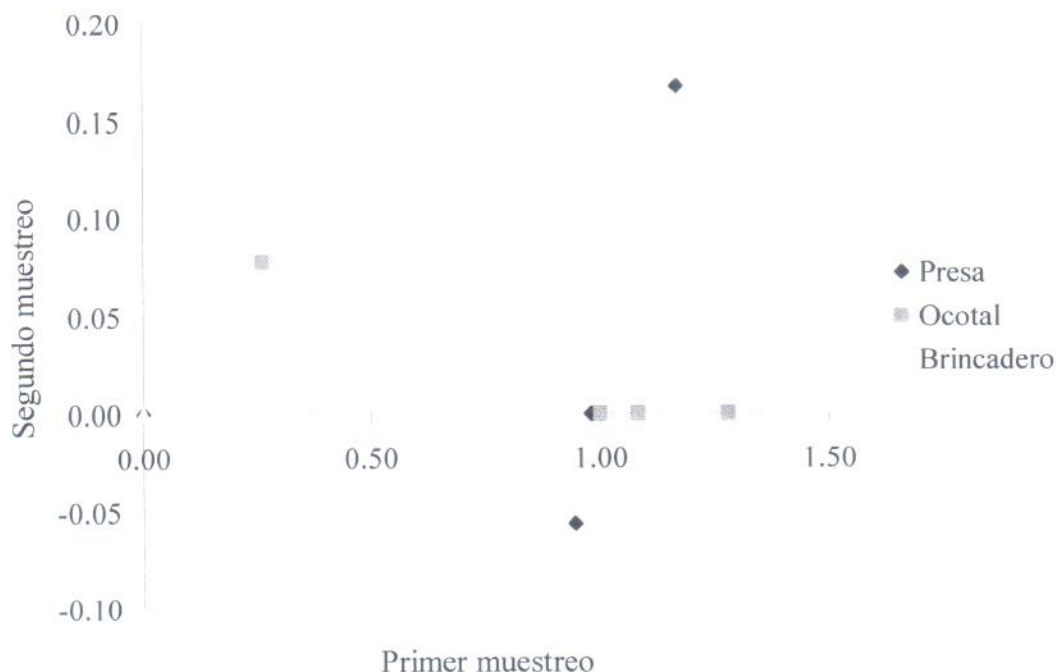


Figura 11. Análisis de componentes principales para arbustos.

La diversidad de árboles no mostró diferencias entre los muestreos, pero puede observarse que en dos parcelas de la primera etapa y una de la segunda muestran valores en el origen (Figura 12), esto debido a la presencia de una sola especie, en cuyo caso el valor de diversidad de Simpson es igual a cero. Además los valores se desplazan únicamente sobre el primer muestreo, ya que este explica el 100 % de la variabilidad arbórea, pues los árboles no cambiaron entre muestreos, pero mostrando una tendencia de comunidad arbórea mejor definida en la etapa intermedia, y la menos definida para la etapa temprana en cuanto a diversidad se refiere.

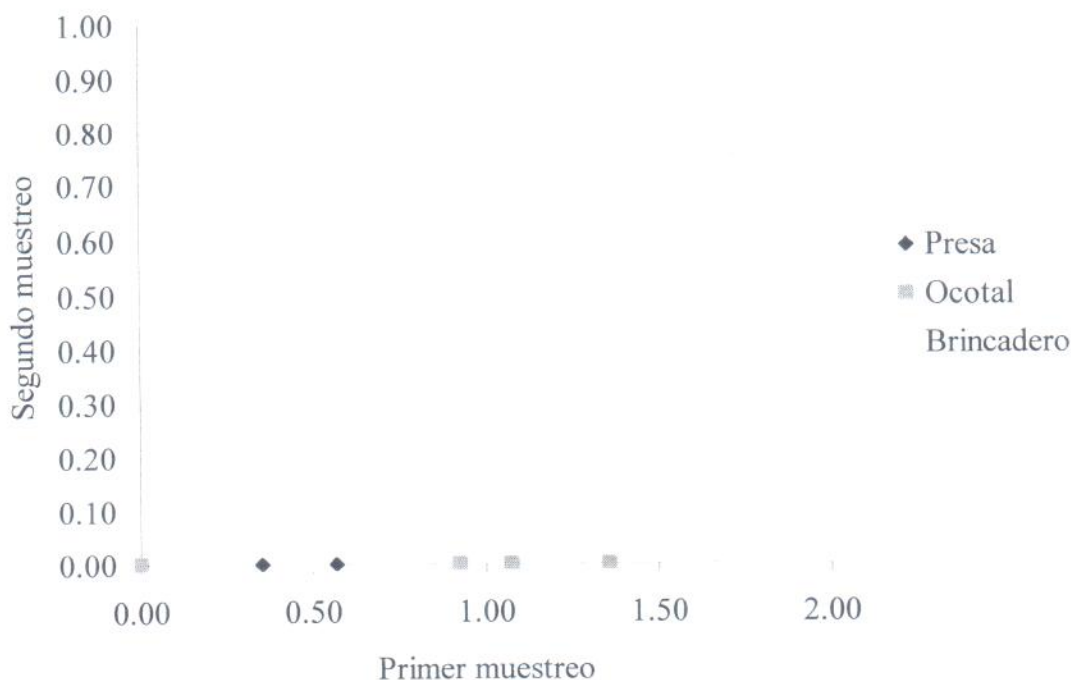


Figura 12. Análisis de componentes principales para árboles.

6.3.4 Chi cuadrada

En Anexos 2 y 3, se observan los resultados de la prueba de chi cuadrada realizados a cada una de las especies, con la finalidad de saber si existe una relación directa con alguna etapa sucesional. De las especies registradas sólo nueve registraron valores significativos, lo que implica su presencia en más de dos etapas sucesionales, como *Bouvardia ternifolia*, *Minuartia moehringioides*, *Quercus castanea*, aunque estén más relacionadas con alguna de ellas. Así, se puede ver que la mayoría de especies no tiene valores significativos, debido a su presencia en sólo una etapa sucesional, lo que podría indicar su asociación a alguna etapa sucesional específica, sin embargo esto podría dar una idea errónea debido a la poca frecuencia con que se encontraron, pues muchas aparecen solo en una unidad muestral.

6.3.5 Recomendaciones de manejo

De acuerdo al Programa de Ordenamiento Ecológico General del Estado de Tlaxcala (Anónimo, 2002), los parajes El Ocotal y El Brincadero pertenecen a la Unidad de Gestión Ambiental (UGA) 11, y La Presa a la UGA 12.

En la UGA 11 la política de uso corresponde a restauración, en la que deben aplicarse programas y actividades que ayuden a recuperar las afectaciones producidas por procesos de degradación del ecosistema, que reestablezcan las condiciones propicias para mantener los procesos evolutivos y la continuidad de los procesos naturales dentro de la UGA. El uso predominante, que es el congruente con la aptitud del terreno corresponde a la flora y fauna, y es compatible con la vida silvestre pero condicionado a la posibilidad forestal. Las actividades para proteger, aprovechar, conservar y restaurar esta área son:

- Reforestar con cercas vivas, los márgenes de ríos, arroyos y presas solo con especies nativas,
- Prohibir el uso de barrancas como tiradero de residuos domésticos,
- Construir obras de conservación de suelo y agua,
- Mantener inalterados los márgenes y cauces naturales,
- Conservar y restaurar la vegetación en los bordes de ríos, arroyos y cañadas respetando la franja de 50 metros a ambos lados del cauce,
- Reinyectar agua pluvial al subsuelo,
- Regular el aprovechamiento de leña para uso domestico, de acuerdo a las normas establecidas,
- Evitar el pastoreo y prevenir incendios forestales,
- Combatir y prevenir plagas forestales,
- Prohibir el cambio de uso del suelo,
- Respetar las áreas con relictos de vegetación natural que conforman hábitat para la fauna silvestre, y
- Establecer prácticas de conservación de la cubierta vegetal.

El paraje La Presa pertenece a la UGA 12, en donde la política de manejo corresponde a conservación, que promueve la permanencia de los ecosistemas y su uso, sin que este implique cambios en el uso del suelo, tratando de mantener la forma y función de los ecosistemas y al mismo tiempo usar los recursos existentes en el mismo. El uso

predominante es pecuario, el compatible vida silvestre y condicionado a la agricultura de temporal. Las actividades para proteger, aprovechar, conservar y restaurar esta área son:

- Reforestar con cercas vivas, los márgenes de ríos, arroyos y presas solo con especies nativas,
- Prohibir el uso de barrancas como tiradero de residuos domésticos,
- Construir obras de conservación de suelo y agua,
- Mantener inalterados los márgenes y cauces naturales,
- Conservar y restaurar la vegetación en los bordes de ríos, arroyos y cañadas respetando la franja de 50 metros a ambos lados del cauce,
- Reinyectar agua pluvial al subsuelo,
- Controlar el consumo de agroquímicos en tierras agrícolas,
- Prohibir el aumento de la superficie agrícola en suelos poco profundos, y en pendientes mayores a 15 grados y susceptible a la erosión,
- Las quemas por apertura o reutilización de quemas deben realizarse según las disposiciones vigentes de SEMARNAT y otros organismos reguladores,
- Establecer medidas de control de la erosión,
- Construir obras de conservación de suelo y agua,
- Practicar acciones fitosanitarias,
- Controlar biológicamente plagas y enfermedades,
- Prohibir el crecimiento de la frontera agrícola sobre áreas con vegetación natural de aptitud forestal,
- Evitar la quema de vegetación para promover el crecimiento del renuevo para el consumo del ganado, establecer cercas vivas para delimitar las zonas de pastoreo,
- Mantener franjas mínimas de vegetación natural sobre el perímetro de los predios silvopastoriles.

Sin embargo, pese a que el Programa de Ordenamiento Ecológico General del Estado de Tlaxcala es un instrumento jurídico en material ambiental, este no se aplica y muchas de las acciones que se deben realizar para la conservación de los recursos forestales de la zona, no se ejecutan; tales como la exclusión de pastoreo, restauración de las áreas más degradadas, así como la protección contra incendios, plagas y enfermedades, debido al escaso interés que se muestra hacia la cubierta forestal por parte de las autoridades locales y la sociedad. Por lo que sería conveniente comenzar a implementar acciones como el pago de servicios ambientales como una estrategia de conservación a nivel de

microcuencas, la realización de obras de conservación de suelo y agua, impulsar la participación de la sociedad y fortalecer la cooperación con las instituciones, de forma que se promuevan y conjunten recursos que se apliquen en la conservación y restauración de las zonas forestales de la región.

Estas acciones no solo beneficiaría a la cubierta vegetal, ya que de manera indirecta contribuiría a que la fauna de la región también se proteja. Pues, en los recorridos de campo se encontró un ejemplar de *Phrynosoma orbiculare*, una especie enlistada en norma oficial mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. Además, como se ha mencionado en Fauna, se pueden observar algunas otras especies como *Sistrurus ravus*, *Sceloporus grammicus microlepidotus*, *Barisia imbricata imbricata*, *Salvadora bairdi* y *Pituophis deppei deppei*, reptiles también en algún estatus de riesgo.

La conservación biológica es importante, sin embargo lo es también la sana convivencia del hombre con el bosque, por lo que será primordial concienciar a la gente de la importancia de la conservación y de los beneficios indirectos que de los recursos naturales se pueden obtener. Por ello, la educación ambiental, el aprovechamiento racional y la investigación deben ser ejes rectores para una buena administración y conservación de lo recursos naturales de una región.

7. CONCLUSIONES

1. La secuencia sucesional está conformada por los parajes conocidos como La Presa, El Ocotal y El Brincadero, que son las etapas temprana, intermedia y tardía respectivamente.
2. La etapa intermedia tiene los individuos con mayores diámetros y área basal en promedio.
3. *Juniperus deppeana* obtuvo los mayores valores de importancia en las tres etapas sucesionales.
4. La etapa tardía mostró una estructura de edades más compleja.
5. *Quercus castanea* es la especie con mayor regeneración en las etapas tardía e intermedia, mientras *Juniperus deppeana* lo es en la etapa temprana.
6. Se encontraron 85 especies, 68 géneros y 34 familias botánicas.
7. Las familias mejor representadas son Compositae, Graminae y Leguminosae.
8. La etapa tardía obtuvo la mayor diversidad seguida por la intermedia.
9. El índice de similitud general tiene la tendencia entre etapas temprana-intermedia-tardía.
10. Conforme avanza la sucesión el número de especies típicas aumenta en cada etapa.
11. La vegetación herbácea está mejor definida en la etapa tardía.
12. La vegetación arbustiva y arbórea están mejor definidas en la etapa intermedia.
13. Nueve especies mostraron valores significativos de la prueba de chi cuadrada.
14. La vegetación original de la zona parece corresponder al bosque de *Quercus*.
15. *Eysenhardtia polystachya*, *Juniperus deppeana*, *Pinus leiophylla*, *Quercus deserticola* y *Q. frutex* son especies arbóreas que tienen potencial para la restauración de zonas degradadas.

8. LITERATURA CITADA

- Acosta P., R.; J. L. Delgado M. y P. Cervantes S. 1992. La vegetación del estado de Tlaxcala, México. Gobierno del estado de Tlaxcala. Tizatlán, Tlaxcala. México. 31 p.
- Aguirre C., O. A. 2002. Índices para la caracterización de la estructura del estrato arbóreo de ecosistemas forestales. *Ciencia Forestal en México*. 27(92):5-28.
- Altieri, M. A. y J. Trujillo. 1987. The agroecology of corn production in Tlaxcala, Mexico. *Human Ecology*. 15(2):189-220.
- Andrew M., J. 1993. Phytogeography and history of the alpine - subalpine flora of the Northeastern Mexico. *In: Biological diversity of Mexico. Origins and distribution*. Eds. Ramamoorthy, T. P.; R. Bye; A. Lot and J. Fa. Oxford University Press. New York, U.S.A. pp. 681-703.
- Anónimo. 1974. Seed of woody plants in the United States. Forest Service. U. S. Department of Agriculture. Agriculture handbook, No. 450. C. S. Schopmeyer, Technical coordinator. Washington, D. C. U.S.A. 883 p.
- Anónimo. 1979. Aspectos físicos y agropecuarios del Estado de Tlaxcala. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. Subdirección de Agrología. México, D. F. 179 p.
- Anónimo. 1983. Carta edafológica. Mariano Arista. Esc. 1:50,000. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. Aguascalientes, México.
- Anónimo. 1998. Cuaderno estadístico municipal. Española. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. Aguascalientes, México. 148 p.
- Anónimo. 2002. Programa de ordenamiento ecológico general del estado de Tlaxcala. Gobierno del Estado de Tlaxcala, Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Tlaxcala, Tlax. México. 22 p.
- Anónimo, s/f. Programa estratégico forestal del Estado de Tlaxcala. Gobierno del Estado de Tlaxcala. Tlaxcala. México. 77 p.
- Asbjornsen, H.; K. A. Vogt y M. S. Ashton. 2004. Synergistic responses of oak, pine and shrub seedlings to edge environments and drought in a fragmented tropical highland oak forest, Oaxaca, Mexico. *Forest Ecology and Management*. 192 (2/3):313-334.

- Barton, A. M. 1999. Pines versus oaks: effects of fire on the composition of Madrean forests in Arizona. *Forest Ecology and Management*. 120(1/3):143-156.
- Begon, M.; J. L. Harper y C. R. Townsend. 1988 *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Trad. M. Costa. Omega. Barcelona, España. 886 p.
- Bonfil S., C.; H. Rodríguez de la V. y V. Peña R. 2000. Evaluación del efecto de las plantas nodrizas en el establecimiento de una plantación de *Quercus* L. *Ciencia Forestal en México*. 25(88):59-73.
- Braun-Blanquet, J. 1979. *Fitosociología*. Trad. J. Lalucat J. Blume. Madrid, España. 820 p.
- Brewer, R. 1979. *Principles of ecology*. Saunders Collage Publishing. Philadelphia, PA. 299 p.
- Brower, J. E. and J. H. Zar. 1977. *Field and laboratory methods for general ecology*. 2nd Ed. Wm. C. Brown Company Publishers. Dubuque, Iowa. U. S. A. 194 p.
- Brower E., J. and H. J. Zar. 1979. *Field and laboratory methods for general ecology*. 2nd printing. Brown Co. Dubuque, Iowa. U.S.A. 194 p.
- Buck, M. G. 1982. Hawaiian treefern harvesting affects forest regeneration and plant succession. Research note PSW-355 U.S.A. Department of Agriculture. 8 p.
- Bullock, J. M.; I. L. Moy; R. F. Pywell; S. J. Coulson, A. M. Nolan and H. Caswell. 2002. Plant dispersal and colonization process at local and landscape scales. *In: Dispersal ecology*. Bullock, J. M.; R. E. Kenward and R. S. Hails Eds. British Ecological Society. Blackwell Science Ltd. United Kingdom. pp. 279-302.
- Burel, F. y J. Baudry. 2002. *Ecología del paisaje*. Mundi-Prensa. Madrid, España. 353 p.
- Cabrera G., L.; P. E. Mendoza H.; V. Peña F.; C. Bonfil S. y J. Soberón M. 1988. Evaluación de una plantación de encinos (*Quercus rugosa* Neé) en el Ajusco medio, Distrito Federal. *Agrociencia*. 32(2):149-156.
- Camacho M., F. y P. Rosales M. 1986. Avances en propagación de plantas que pueden colonizar suelos tepetatosos en Naucalpan, Estado de México. *In: I simposio nacional*

sobre uso y manejo de tepetates para el desarrollo rural. Resúmenes de ponencias. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. Tlaxcala, México. 18 p.

Castañeda D., S. 2003. Usos de la vegetación forestal fanerogámica de San Miguel Pipillola, Tlaxcala, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Estado de México. 214 p.

Cavazos M. L.; E. García M. y B. Vázquez H. 1997. Cambios en la composición botánica de dos agostaderos de Zacatecas, México, en exclusión y pastoreo. *Agrociencia* 31(3):313-321.

Ceballos, G. y G. Oliva (Coords.). 2005. Los mamíferos silvestres de México. Fondo de Cultura Económica-Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México, D. F. 1986 p.

Ceccon E.; I. Olmsted; C. Vázquez Y. y J. Campo A. 2002. Vegetación y propiedades del suelo en dos bosques tropicales secos de diferente estado regeneracional en Yucatán. *Agrociencia* 36:621-631.

Clarke, G. L. 1975. Elementos de ecología. 2ª ed. Instituto Cubano del libro. La Habana, Cuba. 615 p.

Clements. F. E. 1928. Plant succession and indicators. Hafner Press. New York. U.S.A. 453 p.

Colinvaux, P. 1993. Ecology 2. John Wiley y Sons, Inc. New York. U.S.A. 688 p.

Collantes CH., A., D. Gránados S. y G. López R. 2000. Sucesión de grupos ecológicos de árboles en una selva mediana subperennifolia secundaria. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 6(1):5-14.

Conell, J. H. and R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*. Vol.111(982):1119-1144.

Crawley, M. J. 1986a. The structure of plant communities. *In*: Plant ecology. Crawley, M. J. Edit. Blackwell Scientific Publications. Wiltshire, Great Britain. pp. 1-50.

- Crawley, M. J. 1986b. Life history and environment. *In*: Plant ecology. Crawley, M. J. Edit. Blackwell Scientific Publications. Wiltshire, Great Britain. pp. 253-290.
- Cuanalo de la C., H.; E. Ojeda T.; A. Santos O. y C. A. Ortiz S. 1989. Provincias, regiones y subregiones terrestres de México. Centro de Edafología, Colegio de Posgraduados. Chapingo, Estado de México. 623 p.
- Dajoz, R. 1977. Introduction to ecology. A. South. Trad. Hodder and Stoughton. Great Britain. 416 p.
- Dajoz, R. 2001. Tratado de ecología. 2ª ed. Mundiprensa. Madrid, España. 600 p.
- Daniel, T. W. J. A. Helms y F. S. Backer. 1982. Principios de silvicultura. 2ª ed. Trad. R. Elizondo M. McGraw-Hill. México, D. F. 492 p.
- Daubenmire R. F. 1968. Plant communities. Harper and Row, Publishers. New York. U.S.A. 300 p.
- Daubenmire, R. F. 1974. Plants and environment. A textbook of plant autoecology. John Wiley y Sons, Inc. U.S.A. 422 p.
- Espinoza E., H. 1992. Dinámica de la erosión hídrica y eólica en el estado de Tlaxcala. Tesis maestría. Colegio de Postgraduados. Montecillo, estado de México. 170 p.
- Figueroa R., B. L. y M. Olvera V. 2000. Regeneration patterns in relation to canopy species composition and site variables in mixed oak forests in the Sierra de Manantlán Biosphere Reserve, Mexico. *Ecological Research*.15(3):249-261.
- Figueroa R., B. L. y M. Olvera V. 2000. Dinámica de la composición de especies en bosques de *Quercus crassipes* H. et B. en Cerro Grande, sierra de Manantlán, México. *Agrociencia*.34(1):91-98.
- Flores G., J. G. y D. A. Moreno G. 2005. Spatial modeling of the influence of forest fuels on natural regeneration of a disturbed forest. *Agrociencia* (Montecillo). 39(3): 339-349.
- Flores V., O. 1993. Herpetofauna of Mexico: Distribution and endemism. *In*: Biological diversity of Mexico. Origins and distribution. Eds. Ramamoorthy, T. P.; R. Bye; A. Lot and J. Fa. Oxford University Press. New York. U.S.A. pp. 253-280.

- Franco L., J., G. de la Cruz A.; A. Cruz G.; A. Rocha R.; N. Navarrete S.; G. Flores M.; E. Kato M.; S. Sánchez C.; L. G. Abarca A. y C. M. Bedia S. 2001. Manual de ecología. Trillas. 6ª reimp. México, D. F. 266 p.
- Fuentes R., M. A. 1988. Estudio sucesional en aves en la Estación Forestal Experimental Zoquiapan. Tesis de maestría. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, estado de México. 60 p.
- Galván G., A. 1990. Caracterización y clasificación fisonómica del bosque piñonero del municipio de Cadereyta, Qro. Tesis profesional. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Estado de México. 70 p.
- García S., F.; J. R. Aguirre R.; J. Villanueva D. y J. García P. 1999. Contribution to the flora of the Sierra de Álvarez, San Luis Potosí, México. *Polibotánica*. 10:73-103.
- García S., R. 1988. Cambios en la distribución de herbáceas durante la sucesión secundaria en una nopalera de “El Gran Tunal”, San Luis Potosí. Tesis de maestría, Colegio de Postgraduados. Chapingo, Estado de México. 114 p.
- Gavin, M. C. 2004. Changes in forest use value through ecological succession and their implications for land management in the Peruvian Amazon. *Conservation Biology*. 18(6):1562-1570.
- Germán H., R. 2000. Estudio ecológico-florístico del municipio de Cuauhtepic de Hinojosa, Hidalgo. Tesis profesional. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Estado de México. 66 p.
- Goldsmith F. B.; C. M. Harrison and A. J. Morton. 1986. *Methods in plant ecology*. 2nd ed. Moore P. D. and S. B. Chapman (Eds.). Blackwell Scientific Publications. London. United Kingdom. 589 p.
- Granados S., D., y G. F. López R. 2000. Sucesión ecológica. Dinámica del ecosistema. Universidad Autónoma Chapingo. Estado de México. 197 p.
- Grime J. P. 1982. Estrategias de adaptación de las plantas. Limusa. México, D. F. pp. 207-218.

- Hernández V., G.; L. R. Sánchez V.; T. F. Carmona V.; M. del R. Pineda L. y R. Cuevas G. 2000. Efecto de la ganadería extensiva sobre la regeneración arbórea de los bosques de la Sierra de Manantlán. *Madera y Bosques*. 6(2):13-28, 32 ref.
- Herrerías D., y Y. Benítez-Malvido. 2005. Consecuencias de la fragmentación de los ecosistemas *In: Temas sobre restauración ecológica*. Sánchez, O.; E. Peters; R. Márquez-Huitzil; E. Vega; G. Portales; M. Valdez y D. Azuara, eds. INE-SEMARNAT. pp.113-126.
- Hinckley, A. D. 1976. *Applied ecology*. Macmillan Publishing Co. N. Y., U.S.A. 342 p.
- Hocker J., H. W. 1984. *Introducción a la biología forestal*. AGT editor. México, D. F. 446 p.
- Holdridge, L. R. 1982. *Ecología basada en zonas de vida*. 2ª reimp. H. Jiménez S. Trad. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. San José, Costa Rica. 216 p.
- Holl, K. D. 2002. Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *Journal of ecology*. 90(1):179.
- Hubbell, S. P. and R. B. Foster. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a Neotropical forest. *In: Plant ecology*. Ed. M. J. Crawley. Blackwell Scientific Publications. Wiltshire, Great Britain. pp. 77-98.
- Humphrey, R. R. 1962. *Range ecology*. The Ronald Press Company. New York. U.S.A. 234 p.
- Hunter J., M. L. 1999. *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. University Press. United Kingdom. 698 p.
- Hunter J., M. L. 2001. *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Reprint. Cambridge University Press. Cambridge. United Kingdom. 698 p.
- Jardel P., E. y L. R. Sánchez V. 1989. La sucesión forestal: fundamento ecológico de la silvicultura. *Ciencia y Desarrollo*. 14(84):33-43.
- Johnson P. S.; S. R. Shifley and R. Rogers. 2002. *The ecology and silviculture of oaks*. CABI Publishings. London, United Kingdom. 503 p.

- Kormondy, E. J. 1978. Conceptos de ecología. 3ª ed. Alianza editorial, Madrid España. 248 p.
- Krebs, Ch. J. 1978. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. 2ª ed. Harper International Edition. N. Y., U.S.A. 678 p.
- Labat, J. N. 1987. Structures et dégradations de la forêt mésophile de pins de la Sierra Tarasque, Michoacan, Mexique. Bulletin d'Écologie. 18(3):97-106.
- Levy T., S. 1990. Sucesión secundaria en Yucatán. Antecedentes para su manejo. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Estado de México. 173 p.
- Levy T., S. 2000. Sucesión causada por roza-tumba-quema en las selvas de Lacanhá, Chiapas. Tesis doctoral. Colegio de Postgraduados. Montecillo, estado de México. 165 p.
- Luken, J. O. 1990. Directing ecological succession. Chapman and Hall. London. United Kingdom. 251 p.
- Macfadyen, M. A. 1963. Animal ecology. 2nd ed. Sir Isaac Pitman y Sons Ltd. London. Great Britain. 344 p.
- Magdaleno M., L. 2003. Evaluación del sistema agroforestal: árboles en terrenos de cultivo, Vicente Guerrero, Tlaxcala. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Estado de México. 106 p.
- Margalef, R. 1980. Ecología. 3ª reimp. Omega. Barcelona, España. 951 p.
- Martínez G., C.; V. Peña; M. Ricker; A. Campos y H. F. Howe. 2005 Restoring tropical biodiversity: leaf traits predict growth and survival of late-successional trees in early-successional environments. Forest Ecology and Management. 217(2/3):365-379.
- Martínez T., T.; J. J., Vargas H.; A. Muñoz O. y J. López U. 2002. Respuesta al déficit hídrico en *Pinus leiophylla*: consumo de agua y crecimiento en plántulas de diferentes poblaciones. Agrociencia 36:365-376.
- Myers, J. H. and R. Bazely. 2003. Ecology and control of introduced plants. Cambridge University Press. Cambridge. United Kingdom. 313 p.

- Melchor M., J. I. 1988. Uso maderable tradicional y características de algunas fases serales del bosque secundario en la región de la Chontalpa, Tabasco, México. Tesis de maestría. Colegio de Posgraduados, Chapingo, Estado de México. 96 p.
- Molles Jr., M. C. 2005. Ecology. Concepts and applications. 3ª ed. Mc Graw-Hill. N. Y. 622 p.
- Moreno E., C. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M y T - Manuales y Tesis SEA. Vol. 1. Zaragoza, España. 84 p.
- Mueller-Dombois, D. and H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley and Sons. New York. . U.S.A. pp. 371 – 410.
- Navarro M., M. A. 1995. Dinámica sucesional en un bosque tropical afectado por disturbios en la zona norte de Quintana Roo. Tesis de maestría. División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Estado de México. 147 p.
- Natareno F., J. J. 1981. Caracterización y modelo de la sucesión ecológica de una región del Altiplano Occidental de Guatemala bajo ataque severo por gorgojo (*Dendroctonus* sp.) del pino (*Pinus* sp.). Tesis. Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala. 80 p.
- Nixon, K. C. 1993. The Genus *Quercus* in Mexico. *In*: Biological diversity of Mexico. Origins and distribution. Eds. Ramamoorthy, T. P.; R. Bye; A. Lot and J. Fa. Oxford University Press. New York. U.S.A. pp. 447-458.
- Odum, P. E. 1985. Ecología. 3ª ed. Interamericana. México, D. F. 639 p.
- Oosting, H. J. 1951. Ecología vegetal. Trad. J. García. V. Aguilar Eds. Madrid, España. 436 p.
- Oosting, H. J. 1956. The study of plant communities. 2nd ed. W. H. Freeman and Company. San Francisco. U.S.A. 440 p.
- Owens, N. L. y G. N. Cole. 2003. 25 Years of vegetational changes in a Glacial Drift Hill Prairie community in East-Central Illinois. Transactions of the Illinois State Academy of Science. 96(4):265-269.

- Park, A. D. 2001. Environmental influences on post-harvest natural regeneration in Mexican pine-oak forests. *Forest Ecology and Management*. 144(1/3): 213-228.
- Park, A. 2003. Spatial segregation of pines and oaks under different fire regimes in the Sierra Madre Occidental. *Plant Ecology*, 2003, Vol. 169, No. 1. 1-20f.
- Parraguirre L., J. F. C. 1988. Germinación de semillas de especies de vegetación primaria y secundaria (estudio comparativo). Tesis profesional. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Estado de México. 89 p.
- Pérez S., D. R.; C. Peñaloza G. y A. A. Aguiar E. 2006. Regeneration of *Styrax argenteus* in natural forest and in plantations of *Cupressus lindleyi* in Michoacan, Mexico. *New Forests*. 32(2):231-241.
- Perry, J. P. 1991. The pines of Mexico and Central America. Timbre Press, Inc. Portland, Oregon. U.S.A. 231 p.
- Pianka, E. R. 1978. *Evolutionary ecology*. 2ª ed. Harper y Row, Publishers. N.Y. U.S.A. 397 p.
- Quintana A., P. F. 1989. La condición sucesional de dos encinos dominantes (*Quercus laurina* Humb. y Bonpl. y *Quercus crispipilis* Trel.) de los bosques templados de los Altos de Chiapas. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Estado de México. 142 p.
- Quiñónez E., G. 1995. Situación forestal del encino en la región de Santiago Papasquiaro, Durango. Tesis profesional. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Estado de México. 73 p.
- Ramírez M., N.; González E., M y García M., E. 1996. Establecimiento de *Pinus* spp. Y *Quercus* en matorrales y pastizales de Los Altos de Chiapas, México. *Agrociencia*, 30(2):249-257.
- Rico B., M. F. 1972. Estudio de la sucesión secundaria en la estación de biología tropical "Los Tuxtlas". Tesis profesional. UNAM. México, D. F. 28 p.
- Rieley J. y S. Page. 1990. *Ecology of plant communities*. Longman Scientific y Technical. London, United Kingdom. 173 p.

- Rivas M., I. V. 1988. Cambios en el vecindario de *Bouteloua gracilis* por la exclusión del pastoreo en “El Gran Tunal”, San Luís Potosí”. Tesis maestría. Colegio de Posgraduados. Chapingo, Estado de México. 85 p.
- Rodríguez R., A. 1995. Estructura interna, dinámica y marco social de la economía campesina en Tlaxcala., (Estudio de caso: Municipio de Españita, Tlax.). Tesis de Maestría. Dirección de Centros Regionales Universitarios. Chapingo, México. 128 p.
- Rodríguez T., D. A. 1996. Incendios forestales. Mundi Prensa. México, D. F. pp. 25-30.
- Rzedowski, G. C. de, J. Rzedowski y colaboradores. 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. 2ª ed., Instituto de Ecología, A. C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro, Michoacán. 1406 p.
- Rzedowski, J. 1988. Vegetación de México. 4ª ed. Limusa. México, D. F. 432 p.
- Rzedowski, J.; G. Guzmán; A. Hernández C. y R. Muñiz. 1964. Cartografía de la vegetación de la parte norte del Valle de México. An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Méx. D. F. 1(14):31-57.
- Rzedowski, J.; L. Vega G. y X. Madrigal S. 1977. Algunas consideraciones acerca de la dinámica de los bosques de coníferas en México. Ciencia Forestal. 2(5):15-35.
- Sánchez V., L. R. 1988. Sucesión forestal en la Sierra de Manantlán Jal., México. Tesis de maestría, Colegio de Posgraduados. Chapingo, Estado de México. 54 p.
- Sánchez V., L. R. 2003. Un modelo para inferir mecanismos de sucesión en bosques. Agrociencia. Colegio de Postgraduados, Texcoco, México. 37(5):533-543.
- Santacruz G., N y A. Espejel R. 2004. Los encinos (*Quercus*) de Tlaxcala, México. Universidad Autónoma de Tlaxcala. Tlaxcala, México. 83 p.
- Santiago P., A. L. 1992. Estudio fitosociológico del bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán. Tesis profesional. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, México. 111 p.
- Santillán P., J. 1991. Silvicultura de las coníferas de la región central. Tesis de maestría. Universidad autónoma Chapingo. Chapingo, Estado de México. 305 p.

- Sarukhán K., J. 1964. Estudio de la sucesión en una área talada en Tuxtepec, Oaxaca. Tesis licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 104 p.
- Sarukhán K., J. 1968. Análisis sinecológico de las selvas de *Terminalia amazonia*. Tesis de maestría. Escuela Nacional de Agricultura. Chapingo, Estado de México. 80 p.
- Schmitt S. F. and R. J. Whittaker. 1998. Disturbance and succession on the Krakatau Islands, Indonesia. *In: Dynamics of tropical communities*. D. M. Newbery, H. H. T. Prins and N. D. Brown eds. Blackwell Science. Oxford, United Kingdom. pp. 515-548.
- Siméon, R. 1994. Diccionario de la lengua náhuatl o mexicana. Siglo XXI. México, D. F. 783 p.
- Smith, R. L. 1977. Elements of ecology and field biology. Harper y Row, Publishers. New York. U.S.A. 497 p.
- Spurr, S. H. and B. V. Barnes. 1980. Forest ecology. 3th ed. John Wiley y Sons. U.S.A. 687 p.
- Stiling P. D. 2002. Ecology. Theories and applications. 4th ed. Prentice Hall Inc. New Jersey. U.S.A. 403 p.
- Stiling, P. D. 1996. Ecology. 2nd edition. Prentice Hall. New Jersey. U.S.A. 539 p.
- Straka H. y D. Ohngemach. 1989. Late Quaternary vegetation history of the Mexican highland. *Plant Systematics and Evolution*. 162(1/4):115-132.
- Styles, B. T. 1993. Genus *Pinus*: A Mexican Purview. *In: Biological diversity of Mexico. Origins and distribution*. Eds. Ramamoorthy, T. P.; R. Bye; A. Lot and J. Fa. Oxford University Press. New York. U.S.A. pp. 397- 420.
- Susano H., R. 1981. Efectos del pastoreo de bovinos sobre la dinámica de la vegetación herbácea en bosques de *Pinus hartwegii* Lind. Tesis profesional. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo Estado de México. 110 p.
- Terradas, J. 2001. Ecología de la vegetación. Omega. Barcelona, España. 703 p.
- Tilman D. 1986. Resources, competition and the dynamics of plant communities. *In: Plant ecology*. Crawley, M. J. Edit. Blackwell Scientific Publications. Wiltshire, Great Britain. pp. 57-75.

Townsend, C. R.; M. Begon, and J. L. Harper. 2003. *Essentials of ecology*. 2nd ed. Blackwell publishing. U.S.A. 530 p.

Vázquez Y., C.; A. I. Batis M.; M. I. Alcocer S.; M. Gual D. y C. Sánchez D. 1999. Árboles y arbustos nativos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F. 311 p.

Vega P., E. V. 2005. Algunos conceptos de ecología y sus vínculos con la restauración In Temas sobre restauración ecológica. Sánchez, O.; E. Peters; R. Márquez-Huitzil; E. Vega; G. Portales; M. Valdez y D. Azuara, eds. INE-SEMARNAT. México, D. F. pp. 147-155.

Vera C., P. 1988. Diversidad de árboles en una selva alta perennifolia de Santa Maria Chimalapa, Oaxaca. Tesis. Universidad Nacional autónoma de México. México, D. F. 189 p.

Vines, R. A. 1976. *Trees, shrubs and woody vines of the Southwest*. 4th reprint. University of Texas Press, Austin and London, U.S.A. 1104 p.

Walker, D. 1989. Diversity and stability. In: *Ecological concepts. The contribution of ecology to an understanding of natural World*. Cherrent, J. M. Ed. Blackwell Scientific Publications. London, United Kingdom. pp. 309-338.

Waller, D. M. 1986. The dynamics of growth and form. In: *Plant ecology*. Crawley, M. J. Edit. Blackwell Scientific Publications. Wiltshire, Great Britain. pp. 291-320.

Weaver J. E. y F. E. Clements. 1944. *Ecología vegetal*. Trad. A. L. Cabrera. ACME Agency. Buenos Aires, Argentina. 667 p.

Werner G., 1978. Los suelos de la cuenca alta de Puebla-Tlaxcala y sus alrededores. Fundación Alemana para la Investigación Científica. Puebla-México. Trad. de Campino, Ll. y I. Campino. 95 p

Whittaker, R. H. 1980. *Classification of plant communities*. 2nd reprint. Dr. W. Junk bv Publishers. The Hague, Netherlands. 408 p.

- Yankelevich, S. N.; C. Fragoso; A. C. Newton; G. Russell y O. W. Heal. 2006. Spatial patchiness of litter, nutrients and macroinvertebrates during secondary succession in a Tropical Montane Cloud Forest in Mexico. *Plant and Soil*. 286(1/2):123-139.
- Young, J. A. and Ch. G. Young. 1992. Seeds of woody plants in North America. Dioscorides Press. Portland, Oregon. U.S.A. 407 p.
- Young, R. A. 1991. Introducción a las ciencias forestales. Limusa. México, D. F. 632 p.
- Zagt, R. J. and M. J. A. Werger. 1998. Community structure and the demography of primary species in tropical rainforest. *In: Dynamics of tropical communities*. D. M. Newbery, H. H. T. Prins and N. D. Brown Eds. Blackwell Science. Oxford, United Kingdom. pp. 193-219.
- Zavala Ch., F. 1995. Encinos hidalguenses. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Estado de México. 133 p.
- Zavala Ch., F. 1996. Repoblación natural de encinos en la Sierra de Pachuca, Hidalgo. Tesis doctoral. Colegio de Postgraduados. Montecillo Estado de México. 148 p.
- Zavala Ch., F. 2001. Introducción a la ecología de la regeneración natural de *Quercus*. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Estado de México. 94 p.
- Zavala Ch., F. 2004. Dsecación de semillas y su relación con la viabilidad y germinación en nueve especies de encinos mexicanos. *Ciencia Ergo Sum*. Universidad Autónoma del Estado de México. Toluca, México. 11(2):177-85.
- Zavala Ch., F. y E. García M. 1997. Plántulas y rebrotes en la regeneración de encinos en la Sierra de Pachuca, Hidalgo. *Agrociencia* 31(3):323-329.
- Zavala Ch., F. y F. García S. 1999. Aspectos fisonómicos de los encinares de la Sierra Álvarez, San Luis Potosí, México. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*. 5(1):27-35.
- Zollner, P. A.; E. J. Gustafson; H. S. He; V. C. Radeloff y D. J. Mladenoff. 2005. Modeling the influence of dynamic zoning of forest harvesting on ecological succession in a northern hardwoods landscape. *Environmental Management*. 35(4):410-425, 44 ref.

Zorrilla R., M. 2005. La influencia de los aspectos sociales sobre la alteración ambiental y la restauración ecológica *In*: Temas sobre restauración ecológica. Sánchez, O.; E. Peters; R: Márquez-Huitzil; E. Vega; G. Portales; M. Valdez y D. Azuara, eds. INESEMARNAT. México, D. F. pp. 31-43.

9. ANEXOS

Anexo 1. Listado florístico.

Familia	Especie
Agavaceae	<i>Agave salmiana</i> Otto ex Salm-Dyck (<i>A. cochlearis</i> Jacobi)
Amaryllidaceae	<i>Zephyranthes fosteri</i> Traub.
Boraginaceae	<i>Lithospermum strictum</i> Lehm.
Cactaceae	<i>Opuntia megacantha</i> Salm-Dyck. <i>Opuntia</i> sp.
Caprifoliaceae	<i>Symphoricarpos microphyllus</i> H.B.K.
Caryophyllaceae	<i>Minuartia moehringioides</i> (Moc. & Sessé ex Ser.) Mattf. (<i>Alsine moehringioides</i> (Moc. & Sessé ex Ser.) Rohrb., <i>Hymenella moehringioides</i> Moc. & Sessé ex Ser.)
Cistaceae	<i>Helianthemum glomeratum</i> (Lag.) Lag.
Commelinaceae	<i>Tradescantia crassifolia</i> Cav.
Compositae	<i>Baccharis conferta</i> H.B.K. <i>Bidens pilosa</i> L. <i>Brickellia veronicifolia</i> (H.B.K.) A. Gray (<i>B. petrophila</i> Rob., <i>Coleosanthus veronicifolius</i> (H.B.K.) Ktze.) <i>Conyza filaginoides</i> (DC.) Hieron. (<i>Laennecia filaginoides</i> DC.) <i>Cosmos bipinnatus</i> Cav. <i>Cosmos parviflorus</i> (Jacq.) H.B.K. <i>Dyssodia pinnata</i> (Cav.) Rob. (<i>Boebera pinnata</i> (Cav.) Rydb.) <i>Eupatorium petiolare</i> Moc. ex DC. (<i>Ageratina petiolaris</i> Moc. ex DC.) King & Rob.) <i>Eupatorium schaffneri</i> Sch. Bip. (<i>Ageratina schaffneri</i> (Sch. Bip.) King & Rob.) <i>Eupatorium</i> sp. <i>Gnaphalium canescens</i> DC. (<i>G. wrightii</i> A. Gray, <i>Pseudognaphalium canescens</i> (DC.) Anderb.) <i>Haplopappus venetus</i> (H.B.K.) Blake (<i>Bigelowia veneta</i> (H.B.K.) A. gray, <i>Isocoma veneta</i> (H.B.K.) Greene) <i>Perymenium bupththalmoides</i> DC. (<i>P. flexuosum</i> Greenm.) <i>Sanvitalia procumbens</i> Lam. <i>Senecio salignus</i> DC. (<i>Barkleyanthus salicifolius</i> (H.B.K.) Rob. & Bretell) <i>Stevia elatior</i> H.B.K. (<i>S. podocephala</i> DC.) <i>Stevia jorullensis</i> H.B.K. (<i>S. clinopodia</i> DC., <i>S. glandulifera</i> Schlecht.) <i>Tagetes lucida</i> Cav. (<i>T. florida</i> Sweet) <i>Tagetes micrantha</i> Cav. <i>Tridax procumbens</i> L. <i>Verbesina virgata</i> Cav. (<i>V. salicifolia</i> H.B.K.)
Convolvulaceae	<i>Dichondra argentea</i> Humb. & Bonpl. <i>Ipomoea plummerae</i> A. Gray (<i>Quamoclit pedata</i> Mart. & Gal.)
Crassulaceae	<i>Sedum moranense</i> H.B.K.
Cupressaceae	<i>Juniperus deppeana</i> Steud.
Cyperaceae	<i>Carex boliviensis</i> van Heurck & Muell. Arg. <i>Cyperus sesleroides</i> H.B.K.
Ericaceae	<i>Arbutus xalapensis</i> H.B.K. (<i>A. glandulosa</i> Mart. & Gal., <i>A. macrophylla</i> Mart. & Gal., <i>A. prunifolia</i> Kl., <i>A. varians</i> Benth.)

Fagaceae	<i>Quercus castanea</i> Neé (<i>Q. pulchella</i> Humb. & Bonpl., <i>Q. axillaris</i> Trel.) <i>Quercus crassipes</i> Humb. & Bonpl. (<i>Q. mexicana</i> sensu Trel.) <i>Quercus desserticola</i> Trel. <i>Quercus frutex</i> Trel. <i>Quercus obtusata</i> Humb. & Bonpl. (<i>Q. hartwegii</i> Benth.)
Graminae	<i>Aegopogon cenchroides</i> Humb. & Bonpl. ex Willd. (<i>A. geminiflorus</i> H.B.K.) <i>Botriochloa barbinodis</i> (Lag.) Herter (<i>Andropogon barbinodis</i> Lag.) <i>Botriochloa hirtifolia</i> (Presl) Hern. (<i>Andropogon hirtifolius</i> Presl, <i>A. schaffneri</i> Griseb. ex Fourn.) <i>Bouteloua hirsuta</i> Lag. (<i>Erucaria glandulosa</i> Cerv., <i>B. glandulosa</i> (Cerv.) Swallen, <i>B. hirsuta</i> var. <i>glandulosa</i> (Cerv.) Gould) <i>Briza subaristata</i> Lam. (<i>B. rotundata</i> (H.B.K.) Steud., <i>Chascolytrum subaristatum</i> (Lam.) Desv.) <i>Bromus anomalus</i> Rupr. ex Fourn. <i>Elyonurus barbiculmis</i> Hack. <i>Elyonurus tripsacoides</i> Humb. & Bonpl. ex Willd. <i>Eragrostis intermedia</i> Hitchc. <i>Hilaria cenchroides</i> H.B.K. <i>Lycurus phleoides</i> H.B.K. <i>Muhlenbergia rigida</i> (H.B.K.) Kunth (<i>M. affinis</i> Trin., <i>M. berlandieri</i> Trin., <i>M. laxiflora</i> Scribn.)
Hydrophyllaceae	<i>Nama organifolium</i> H.B.K.
Hypoxidaceae	<i>Hypoxis mexicana</i> Schult.
Labiatae	<i>Salvia laevis</i> Benth. (<i>S. comosa</i> Peyr.) <i>Salvia polystachya</i> Ort. (<i>S. polystachya</i> var. <i>seorsa</i> Fern.)
Leguminosae	<i>Dalea</i> sp.1 <i>Dalea</i> sp.2 <i>Dalea</i> sp.3 <i>Desmodium grahamii</i> A. Gray (<i>D. parryi</i> Hemsl.) <i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ort.) Sarg. (<i>E. amorphoides</i> H.B.K.) <i>Mimosa aculeaticarpa</i> var. <i>biuncifera</i> (Benth.) Barneby (<i>M. biuncifera</i> Benth.) <i>Mimosa lacerata</i> Rose <i>Zornia thymifolia</i> H.B.K.
Oxalidaceae	<i>Oxalis corniculata</i> L. (<i>Xanthoxalis corniculata</i> (L.) Small)
Pinaceae	<i>Pinus leiophylla</i> Schlecht. & Cham.
Plantaginaceae	<i>Plantago linearis</i> Kunth. (<i>P. sericea</i> var. <i>linearis</i> (Kunth))
Polemoniaceae	<i>Loeselia mexicana</i> (Lam.) Brand (<i>L. coccinea</i> (Cav.) G. Don)
Polygalaceae	<i>Polygala subalata</i> S. Wats.
Primulaceae	<i>Anagallis arvensis</i> L.
Pteridaceae	<i>Cheilanthes cuneata</i> Link. (<i>C. angustifolia</i> var. <i>cuneata</i> (Link) T.Moore, <i>C. angustifolia</i> var. <i>cuneata</i> (Link) T.Moore, <i>Allosorus cuneatus</i> (Link) C.Presl, <i>Cassebeera cuneata</i> (Link) Sm.) <i>Notholaena aurea</i> (Poir.) Desv. G. <i>Pellaea ternifolia</i> (Cav.) Link G. <i>Prunus serotina</i> Ehrh.
Rosaceae	
Rubiaceae	<i>Bouvardia ternifolia</i> (Cav.) Schlecht. (<i>B. angustifolia</i> H.B.K., <i>B. hirtella</i> H.B.K., <i>B. jacquinii</i> H.B.K., <i>B. linearis</i> H.B.K., <i>B. quaternifolia</i> H.B.K., <i>B. toluacana</i> Hook. et Arn., <i>B. triphylla</i> Salisb., <i>Houstonia coccinea</i> Andrews) <i>Hedyotis pigmaea</i> Roem. & Schult. (<i>H. cervantesii</i> H.B.K., <i>Houstonia wrightii</i> A. Gray.)
Scrophulariaceae	<i>Buchnera obliqua</i> Benth.
Solanaceae	<i>Lycianthes moziniana</i> (Dunal) Bitter (<i>Solanum mozinianum</i> Dunal, S.

	<i>uniflorum</i> Sessé & Moc.)
Valerianaceae	<i>Valeriana clematitis</i> H.B.K. (<i>V. subincisa</i> Benth.)
	<i>Valeriana densiflora</i> Benth.
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i> L. (<i>L. horrida</i> H.B.K., <i>L. scorta</i> Moldenke)
	<i>Priva mexicana</i> (L.) Pers. (<i>P. hispida</i> Juss.)
	<i>Verbena bipinnatifida</i> Nutt. (<i>V. ciliata</i> Benth.)

Anexo 2. Número de individuos por parcela en el primer muestreo.⁵

Paraje	Presa				Ocotil				Brincadero				Suma	chi ²	Significancia P
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12			
1 <i>Agave salmiana</i>			1										1		
2 <i>Anagallis arvensis</i>							4						4		
3 <i>Arbutus xalapensis</i>					3	5		2	1	4	10		25	1	0.3173
4 <i>Baccharis conferta</i>		16											16		
5 <i>Bouteloua hirsuta</i>	8		16						4				28	14.2857	0.0002
6 <i>Bouvardia ternifolia</i>				1	9		1	40		1		6	58	73.8966	< 0.0001
7 <i>Brickellia veronicifolia</i>		6		1									7		
8 <i>Briza subaristata</i>					6	8	12						26		
9 <i>Cheilanthes cuneata</i>												1	1		
10 <i>Cosmos bipinnatus</i>												9	9		
11 <i>Cosmos parviflorus</i>									8				8		
12 <i>Cyperus sesleroides</i>												1	1		
13 <i>Dalea</i> sp.1		4											4		
14 <i>Dalea</i> sp.2												8	8		
15 <i>Dichondra argentea</i>		7											7		
16 <i>Dyssodia pinnata</i>			2										2		
17 <i>Elyonurus barbiculmis</i>						2							2		
18 <i>Eragrostis intermedia</i>	3												3		
19 <i>Eupatorium petiolare</i>	4		9							1	4		18	3.5556	0.0593
20 <i>Eupatorium</i> sp.							1						1		
21 <i>Eysenhardtia polystachya</i>					1				20	1	1	1	24	20.1667	< 0.0001
22 <i>Hapoplappus venetus</i>		3	3										6		
23 <i>Hedyotis pigmaea</i>	8		10	26									44		
24 <i>Helianthemum glomeratum</i>				7			2		4	12	3		28	16.3571	0.0003
25 <i>Hilaria cenchroides</i>												10	10		
26 <i>Hypoxis mexicana</i>					2								2		
27 <i>Ipomoea plummerae</i>	10		3									12	25	0.04	0.8415
28 <i>Juniperus deppeana</i>	46	25	16	21	5	12	57	4	12	5	8	6	217	41.6498	< 0.0001
29 <i>Lantana camara</i>					1								1		
30 <i>Lithospermum strictum</i>				3									3		
31 <i>Loeselia mexicana</i>		1			2								3	0.3333	0.5637 *
32 <i>Lycianthes moziniana</i>								1					1		
33 <i>Lycurus phleoides</i>	5	40		11					25	11	22	6	120	0.5333	0.4652
34 <i>Mimosa aculeaticarpa</i>	1												1		
35 <i>Mimosa lacerata</i>						2				2		1	5	0.2	0.6547 *
36 <i>Minuartia moehringioides</i>	175	12						30	3	8		10	238	219.6991	< 0.0001
37 <i>Nama origanifolium</i>							7						7		
38 <i>Notholaena aurea</i>												1	1		
39 <i>Opuntia megacantha</i>			1										1		
40 <i>Opuntia</i> sp.									38				38		
41 <i>Oxalis corniculata</i>					1								1		

⁵ Las celdas vacías del valor de chi² indican valores no significativos con chi igual a cero.

42	<i>Perymenium bupthalmoides</i>							15				17		3	35	0.7143	0.398
43	<i>Pinus leiophylla</i>	5						6				2	4	1	18	0.3333	0.0465
44	<i>Polygala subalata</i>		7					1							8	4.5	0.0339
45	<i>Prunus serotina</i>							1				3			4		
46	<i>Quercus castanea</i>					2	28	42				8		3	38	121	71.6198
47	<i>Quercus crassipes</i>											4			4		< 0.0001
48	<i>Quercus deserticola</i>						1								1		
49	<i>Quercus frutex</i>						1								1		
50	<i>Quercus obtusata</i>													8	8		
51	<i>Salvia laevis</i>						18	8							26		
52	<i>Salvia polystachya</i>											1			1	2	1.000 *
53	<i>Sedum moranense</i>							11							11		
54	<i>Senecio salignus</i>														1	1	
55	<i>Stevia elatior</i>								32	1				18	4	55	2.2
56	<i>Symphoricarpos microphyllus</i>							2							1	3	0.3333
57	<i>Tagetes lucida</i>													1		1	0.5637 *
58	<i>Tradescantia crassifolia</i>									1						1	
59	<i>Tridax procumbens</i>						16									16	
60	<i>Valeriana densiflora</i>														1	1	
61	<i>Verbena bipinnatifida</i>							2								2	
62	<i>Verbesina virgata</i>						1			1		4	1		8	3.25	0.1969 *
63	<i>Zephyranthes fosteri</i>									10					10		
64	<i>Zornia thymipholia</i>						2					6			8	2	0.1573
Total		267	122	77	74	100	94	116	102	144	56	125	73	1350			

Anexo 3. Número de individuos por parcela en el segundo muestreo.

Paraje	Presa				Ocotal				Brincadero				Suma	Chi ²	Significancia P
Especie / parcela	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12			
1 <i>Aegopogon cenchroides</i>						7	5			2			14	7.1429	0.0075
2 <i>Agave salmiana</i>			1										1		
3 <i>Anagallis arvensis</i>							4						4		
4 <i>Arbutus xalapensis</i>					3	5		2	1	4	10		25	1	0.3173
5 <i>Baccharis conferta</i>		16											16		
6 <i>Bidens pilosa</i>								1					1		
7 <i>Botriochloa hirtifolia</i>										3			3		
8 <i>Botriochloa barbinodis</i>	1												1		
9 <i>Bouteloua hirsuta</i>	13		37	18					4			3	75	49.6133	< 0.0001
10 <i>Bouvardia ternifolia</i>				2	9		1	40		1		6	59	70.8136	< 0.0001
11 <i>Brickellia veronicifolia</i>		6		1									7		
12 <i>Briza subaristata</i>					9	8	16						33		
13 <i>Bromus anomalus</i>						20							20		
14 <i>Buchnera obliqua</i>												4	4		
15 <i>Carex boliviensis</i>		1											1		
16 <i>Cheilanthes cuneata</i>					4							1	5	1.8	0.1797
17 <i>Conyza filaginoides</i>	4	2										3	9	1	0.3173
18 <i>Cosmos bipinnatus</i>	4											9	13	1.9231	0.1655
19 <i>Cosmos parviflorus</i>									8				8		
20 <i>Cyperus sesleroides</i>											1		1		
21 <i>Dalea sp.1</i>												5	5		
22 <i>Dalea sp.2</i>		4											4		
23 <i>Dalea sp.3</i>											15		15		
24 <i>Desmodium grahamii</i>								3					3		
25 <i>Dichondra argentea</i>			13	4									17		
26 <i>Dyssodia pinnata</i>		1	2	7					6				16	1	0.3173
27 <i>Elyonurus barbiculmis</i>	1					2	1	2	2	3	4	9	24	19.75	< 0.0001
28 <i>Elyonurus tripsacoides</i>	4		1	1									6		
29 <i>Eragrostis intermedia</i>	5												5		
30 <i>Eupatorium petiolare</i>	4		13							1	5		23	5.2609	0.0218
31 <i>Eupatorium schaffneri</i>					4								4		
32 <i>Eupatorium sp.</i>							1						1		
33 <i>Eysenhardtia polystachya</i>					1				20	1	1	1	24	20.1667	< 0.0001
34 <i>Gnaphalium canescens</i>									2				2		
35 <i>Hapoplappus venetus</i>	1	3	6										10		
36 <i>Hedyotis pigmaea</i>	12	6	15	32									65	11.6364	0.003
37 <i>Helianthemum glomeratum</i>				11			2	1	4	12	3		33		
38 <i>Hilaria cenchroides</i>												10	10		
39 <i>Hypoxis mexicana</i>					2		1	2					5		
40 <i>Ipomoea plummerae</i>	11	1	3									12	27	0.3333	0.5637
41 <i>Juniperus deppeana</i>	46	25	16	21	5	12	57	4	12	5	8	6	217	41.6498	< 0.0001
42 <i>Lantana camara</i>					1								1		
43 <i>Lithospermum strictum</i>				3	5								8	0.5	0.4795
44 <i>Loeselia mexicana</i>		1			2					2			5	0.4	0.8187
45 <i>Lycianthes moziniana</i>								1					1		
46 <i>Lycurus phleoides</i>	23	40		12					32	16	22	6	151	0.0066	0.9351
47 <i>Mimosa aculeaticarpa</i>	1												1		
48 <i>Mimosa lacerata</i>						2				2		1	5	0.2	0.6547
49 <i>Minuartia moehringioides</i>	226	19	2	6		16		48	5	9	1	10	342	260.8947	< 0.0001
50 <i>Muhlenbergia rigida</i>			4										4		

51	<i>Nama origanifolium</i>				7				7			
52	<i>Notholaena aurea</i>							1	1			
53	<i>Opuntia megacantha</i>	1							1			
54	<i>Opuntia sp.</i>					38			38			
55	<i>Oxalis corniculata</i>			1	6				7			
56	<i>Pellaea ternifolia</i>			1					1			
57	<i>Perymenium bupthalmoides</i>			15		17	1	3	36	1	0.3173	
58	<i>Pinus leiophylla</i>	5		6		2	4	1	18	0.3333	0.8465	
59	<i>Plantago linearis</i>		1					4	5	1.8	0.1797	
60	<i>Polygala subalata</i>	8		1					9	5.4444	0.0196	
61	<i>Priva mexicana</i>				2				2			
62	<i>Prunus serotina</i>			1	3				4			
63	<i>Quercus castanea</i>		2	28	42	8	3	38	121	71.6198	< 0.0001	
64	<i>Quercus crassipes</i>					4			4			
65	<i>Quercus desserticola</i>		1						1			
66	<i>Quercus frutex</i>		1						1			
67	<i>Quercus obtusata</i>							8	8			
68	<i>Salvia laevis</i>			18	8				26			
69	<i>Salvia polystachya</i>					1		1	2	0	1	
70	<i>Sanvitalia procumbens</i>	1							1			
71	<i>Sedum moranense</i>				11				11			
72	<i>Senecio salignus</i>							1	1			
73	<i>Stevia elatior</i>		6			38	1	18	4	67	24.3881	< 0.0001
74	<i>Stevia jorullensis</i>		4					3	7	0.1429	0.7055	
75	<i>Symphoricarpos microphyllus</i>				2			1	3	0.3333	0.5637	
76	<i>Tagetes lucida</i>							2	2			
77	<i>Tagetes micrantha</i>	62	15	9		4	28	5	123	84.3415	< 0.0001	
78	<i>Tradescantia crassifolia</i>					1			1			
79	<i>Tridax procumbens</i>		33						33			
80	<i>Valeriana clematidis</i>								15	15		
81	<i>Valeriana densiflora</i>							1	1			
82	<i>Verbena bipinnatifida</i>			2					2			
83	<i>Verbesina virgata</i>		1		1	1	4	1	8	3.25	0.1969	
84	<i>Zephyranthes fosteri</i>					10			10			
85	<i>Zornia thymipholia</i>	7	2				14		23	1.087	0.2971	