

**UNIVERSIDAD VERACRUZANA**  
**CENTRO DE INVESTIGACIONES TROPICALES**



**DINÁMICA SUCESIONAL EN UN PALMAR ANTROPIZADO  
DEL SUR DE VERACRUZ.**

**TESIS**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE  
MAESTRO EN ECOLOGÍA TROPICAL**

**PRESENTA**

**MAURICIO ARTURO JUÁREZ FRAGOSO**

**Comité tutorial:**  
**Dr. Juan Carlos López Acosta**  
**Dra. María Luisa Martínez Vázquez**  
**Dr. Noé Velázquez Rosas**  
**Dr. Ernesto Rodríguez Luna**

**XALAPA, VERACRUZ.**

**AGOSTO 2014**

El trabajo de investigación que lleva por título “Dinámica sucesional en un palmar antropizado del sur de Veracruz” cuyos resultados se encuentran contenidos en esta tesis, fue realizado por Mauricio Arturo Juárez Fragoso como estudiante de la Maestría en Ecología Tropical, de la generación agosto 2012- julio 2014, bajo la dirección del Dr. Juan Carlos López Acosta de la Universidad Veracruzana.

Las investigaciones reportadas en esta tesis no han sido utilizadas anteriormente para obtener otros grados académicos, ni serán utilizados para tales fines en el futuro.



Mauricio Arturo Juárez Fragoso



Dr. Juan Carlos López Acosta

©2011  
Mauricio Arturo Juárez Fragoso

Derechos Reservados

## ACTA DE APROBACIÓN DE TESIS

El presente documento: Dinámica sucesional en un palmar antrópizado del sur de Veracruz, realizado por Mauricio Arturo Juárez Fragoso, ha sido aprobado y aceptado como requisito parcial para obtener el grado de Maestro en Ecología Tropical.

### COMITÉ TUTORIAL

Director:

  
Dr. Juan Carlos López Acosta

Asesor:

  
Noé Velázquez Rosas

Asesor:

  
Maria Luisa Martínez Vázquez

Asesor:

  
Ernesto Rodríguez Luna

### JURADO

Presidente:

  
Dr. Mario Vázquez Torres

Secretario:

  
Dr. Odilon Sánchez Sánchez

Vocal:

  
Dra. Ana Celra Aguilar Chama

## **Dedicatoria**

*Este trabajo está dedicado a todas aquellas personas quienes de una u otra manera me han dado la oportunidad de seguir estudiando y cumpliendo cada una de mis metas alcanzadas.*

*Hoy y como siempre debo rendir homenaje a mis padres, quienes con su sacrificio, amor y confianza han sembrado en mi enormes ganas de superación..*

*También dedico y a la vez agradezco a mi abuela Herlinda Romero Quintana, quien por su paciencia y amor se ha convertido en una de las personas más importantes en mi vida. También a mi abuela Trinidad López Trejo quien me ilumina y bendice desde el cielo.*

*Por último a mis hermanas Desireé y Fernanda, quienes son las que día a día provocan mi alegría y ganas seguir adelante.*

*A todos ellos y los que me falta por mencionar solo queda decirles mil gracias.*

## **Agradecimientos**

*Desde el inicio de esta hermosa profesión he tenido la gran fortuna de conocer y relacionarme con grandes personas, quienes sin duda son y seguirán siendo parte esencial de mi formación académica. En primer lugar agradezco profundamente a mi amigo y director de tesis el Dr. Juan Carlos López Acosta, por darme la oportunidad de colaborar nuevamente con él y por ser uno de los pilares en mi formación académica. De igual manera al Dr. Noé Velázquez, quien a través de sus consejos y trabajo en conjunto me ayudo a culminar este trabajo. A la Dra. María Luisa Martínez y Ernesto Rodríguez-Luna, quienes con su ayuda y comentarios hicieron de este un mejor trabajo. Un especial agradecimiento al Dr. Mario Vázquez Torres quien no deja de sorprenderme y enseñarme lo hermoso que es el estudio de la botánica.*

*Sin ser menos importantes agradezco a la Dra. Ana Chama (rAnita) y al Dr. Odilón Sánchez, quienes por sus oportunas observaciones y su gran disposición, me ayudaron a cumplir en tiempo y forma este trabajo.*

*A mis fieles y valientes amigas: Valeria, Mariana y Anel, quienes a pesar del cansancio en campo, siempre me ofrecieron su ayuda. A mis compañeros Cesar y Emmanuel (alushe) quienes no solo se conformaron con ayudarme en campo y laboratorio, sino que también hicieron de cada momento un rato de enorme alegría y comedia.*

*Por ultimo agradezco al Centro de Investigaciones Tropicales y al CONACYT por brindarme el apoyo humano y económico para poder cumplir este trabajo. El apoyo financiero para la realización de esta tesis proviene del proyecto PROMEP 604 otorgado al Dr. Juan Carlos López Acosta*

*A todos ellos mil gracias.*

## Resumen

El palmar de *Sabal mexicana* ubicado al sur de Veracruz es un tipo de vegetación importante en términos de conservación de biodiversidad; sin embargo, se encuentra pobremente estudiado. Este sitio se encuentra altamente alterado por el aumento de la frontera agropecuaria, convirtiéndola en un conjunto de parches de vegetación secundaria bajo distintas etapas de regeneración vegetal y algunos remanentes de vegetación conservada. Este escenario, primordialmente antrópizado, nos antepone el reto de estudiar y comprender su dinámica de sucesión, composición y estructura vegetal. En este trabajo se describen dichas variables asociadas a una cronosecuencia de 5 etapas sucesionales. Para esto se colocaron 12 cuadros 10x10m en cada etapa. En cada cuadro se registraron e identificaron las especies leñosas y palmas con un DAP  $\geq 1$ cm y con  $\geq 30$ cm de altura, y se analizó la densidad del dosel, área basal, altura máxima, la riqueza y diversidad. En total se encontraron 111 especies leñosas y palmas, con una alta presencia de especies de la familia Fabaceae. Los atributos de diversidad y estructura mostraron un aumento durante las etapas de la cronosecuencia. Las curvas de acumulación validan el muestreo, pero predicen un déficit del 20% al ajustar una curva asintótica a las 137 especies. Los análisis de índice de valor de importancia (IVI) mostraron un aumento de especies y diversidad conforme avanzó la etapa sucesional, siendo dominadas al principio por especies heliófilas (*e.g. Jaquinia pungens*), las cuales fueron sustituidas a partir de la etapa inicial- intermedia por *Coccoloba barbadensis* y *Sabal mexicana* ambas con una fuerte contribución al IVI. Los análisis de similitud, mostraron que las etapas eran distinguibles en términos de composición, la cual es modulada por la abundancia relativa de las especies *S. mexicana* y *C. barbandesis*. Los datos sugieren que a partir de la primera etapa, la sucesión vegetal empieza con especies resistentes a las condiciones propias de los pastizales, las cuales a su vez promueven la llegada de *C. barbadensis* y *S. mexicana*, especies que deben su éxito a la resistencia al fuego, chapeo, ramoneo y herbicidas; así mismo por la asociación entre palmas de *Sabal* con especies del género *Ficus*. Estudios sobre la dinámica sucesional en ambientes antrópidados deben ser promovidos, ya que este tipo de ambientes puede dar pautas sobre las estrategias de recuperación los ecosistemas tropicales.

## ÍNDICE

<b>1.- INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>6</b>
<b>2.- ANTECEDENTES.....</b>	<b>8</b>
2.1.-Definición de vegetación secundaria y su importancia en la sucesión ecológica. ....	8
2.2.- Regeneración natural y sucesión ecológica. ....	9
2.3.- Teorías, trayectorias y modelos de sucesión.....	10
2.4.-Parámetros para el estudio de la vegetación secundaria mediante el uso de cronosecuencias. .....	13
2.4.1.- El incremento en el número de individuos y riqueza. ....	13
2.4.2.- Cambios estructurales en la vegetación.....	14
2.4.3.- Reciclaje de nutrientes.....	14
2.4.4.- Cambios en las formas de vida, grupos funcionales y rasgos de historia de vida asociados a la sucesión ecológica. ....	14
2.5.- Estudios de sucesión secundaria en zonas tropicales.....	15
2.6.- Estudios de sucesión secundaria en México.....	18
2.7.- Estudios realizados en los palmares de Tlalixcoyan, Veracruz.....	21
<b>3.-OBJETIVOS .....</b>	<b>23</b>
<b>4.- ÁREA DE ESTUDIO.....</b>	<b>24</b>
<b>5.- MÉTODO.....</b>	<b>25</b>
5.1.- Selección de sitios de muestreo .....	25
5.2.- Análisis de la vegetación .....	26
5.3.- Análisis de datos.....	27
5.3.1.-Caracterización general de la vegetación. ....	27
5.3.2.-Esfuerzo de muestreo .....	27
5.3.3.- Estructura vegetal y riqueza .....	27
5.3.4.- Análisis de diversidad alfa ( $\alpha$ ).....	28

5.3.5.- Índice de valor de importancia. ....	28
5.3.6.- Diversidad beta ( $\beta$ ) .....	28
5.3.7.- Contraste en la composición de especies.....	29
<b>6.-RESULTADOS.....</b>	<b>30</b>
6.1.-Caracterización florística del Palmar de <i>Sabal</i> . ....	30
6.2.-Caracterización general de las etapas sucesionales. ....	35
6.3.-Diversidad alfa $\alpha$ .....	37
6.4.-Índice de Valor de Importancia (IVI) entre etapas sucesionales. ....	39
6.4.1. Etapa inicial .....	39
6.4.2.- Etapa inicial-intermedia.....	40
6.4.3.- Etapa intermedia.....	41
6.4.4.- Etapa intermedia-avanzada.....	42
6.4.5.- Etapa avanzada .....	43
6.5.-Diversidad beta $\beta$ .....	44
6.5.1.-Comparación de la composición en cada etapa sucesional. ....	45
<b>7.-DISCUSIÓN. ....</b>	<b>49</b>
7.1 Caracterización florística del palmar .....	49
7.2 Estructura y patrones sucesionales.....	51
7.3.-Consideraciones finales .....	59
<b>8.-CONCLUSIONES .....</b>	<b>61</b>
<b>9.-APÉNDICES. ....</b>	<b>62</b>
<b>10.-BIBLIOGRAFIA. ....</b>	<b>68</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Ubicación geográfica del sitio de estudio. Municipio de Tlaxicoyan, Veracruz, México. ....	25
Figura 2: Representación porcentual de algunas características de la flora del palmar dominado por <i>Sabal mexicana</i> , en ellas se muestran: las formas de vida, estrategia de establecimiento y tipo de dispersión. ....	31
Figura 3: Curva de acumulación para las especies colectadas en 60 cuadros de 10x10 m. Se muestra los valores observados, así como los estimadores Chao 1, Chao 2 y Bootstrap. ....	32
Figura 4: Curvas de acumulación de las especies observadas para las 5 etapas sucesionales	33
Figura 5: Frecuencia que muestra para cada etapa sucesional el número de observaciones asociadas las categorías de área basal. La curva indica el grado de apuntamiento y la distribución normal esperada y la barra indica el número de individuos (frecuencia) asociados al área basal. ....	37
Figura 6: Valor de Importancia Relativo para las especies registradas en la etapa inicial. ...	40
Figura 7: Valor de Importancia Relativo para las especies registradas en la etapa inicial-intermedia. ....	41
Figura 8: Valor de Importancia Relativo para las especies registradas en la etapa intermedia. ....	42
Figura 9: Valor de Importancia Relativa para las especies registradas en la etapa intermedia-avanzada. ....	43
Figura 10: Valor de Importancia Relativo para las especies registradas en la etapa intermedia-avanzada. ....	44
Figura 11: Análisis Multidimensional No Métrico (NMDS), mediante índice de Bray-Curtis para las unidades de muestreo de cada etapa sucesional. Nivel de estrés (.189). ....	46
Figura 12: Ilustración de las etapas sucesionales, basada en las principales especies. Se muestra el porcentaje de cobertura de dosel y la altura máxima. ....	54
Figura 13: El género <i>Ficus</i> y su asociación con las palmas de <i>Sabal</i> , son un componente importante en la configuración del paisaje de la zona y juega un importante papel a nivel de reclutamiento de especies y proceso sucesional. ....	58

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Caracterización de las etapas sucesionales asociadas a la vegetación del palmar de <i>S. mexicana</i> . .....	26
Tabla 2: Especies observadas en cada etapa de sucesión. Se indican los límites inferiores (L.I) y superiores (L.S.) estimados por Chao 1 y Chao 2, así como el porcentaje de eficiencia de muestreo en relación a cada estimador. ....	34
Tabla 3: Valores promedio ( $\pm$ D.E) de cada atributo medido en las etapas sucesionales. Estos valores corresponden a una “n” de 12 para cada etapa. Las letras mostradas como superíndices indican las etapas que son diferentes estadísticamente, con una significancia ( $P < 0.001$ ). .....	35
Tabla 4: Resumen del análisis de número de individuos, riqueza, índice de diversidad (Shannon) y equidad de cada etapa sucesional. ....	38
Tabla 5: Contraste entre los índices de diversidad alfa de cada una de las etapas sucesionales. En la diagonal se presenta el valor de $H'$ . Sobre la diagonal la significancia del contraste y por debajo de la diagonal, el valor del estadístico Delta (Solow 1993). S/D si hay diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) y N/D no hay diferencias significativas ( $P > 0.05$ ). .....	39
Tabla 6: Matriz con los valores de similitud (índice de Morisita). La diagonal muestra el número de especies de cada etapa, por arriba de la diagonal el número de especies compartida entre los pares y por debajo de ella el índice de similitud. ....	45
Tabla 7: Especies que contribuyen con el 75% de la disimilitud global entre todas las etapas sucesionales (SIMPER general).....	47
Tabla 8: Matriz que resume el contraste SIMPER entre los pares de etapas sucesionales. Por debajo de la diagonal se muestran las especies que genera el 35% de la disimilitud entre los grupos; por arriba de la diagonal se muestra el porcentaje de similitud entre ellos. ....	48

## 1.- INTRODUCCIÓN

En la actualidad, los ecosistemas tropicales enfrentan un acelerado proceso de degradación, causado principalmente por las actividades humanas, las cuales han reducido de manera sustancial la biodiversidad, la estructura, así como la alteración de las funciones de los ecosistemas (Vitousek *et al.*, 1997; Chapin *et al.*, 1997; MEA 2005). De acuerdo con la FAO (2009) los factores más importantes que ha provocado la fragmentación y pérdida de los bosques tropicales a nivel mundial son: la deforestación asociada al establecimiento de campos agropecuarios y la extracción de productos maderables. En este sentido el Millenium Ecosystems Assesment (2005) concluye que en los últimos 50 años, la población humana ha modificado los ecosistemas del planeta más rápida y extensivamente que en cualquier otro periodo de la historia, sobre todo para satisfacer la creciente demanda de alimentos, agua, madera, fibras y combustibles.

Un claro ejemplo del deterioro ambiental contemporáneo lo constituyen la configuración y estado de conservación de las selvas húmedas, las cuales, tienen una tasa promedio anual de deforestación cercana a 2%, lo que equivale a 22, 392 km<sup>2</sup> al año (FAO, 2009). Esta presión sobre el paisaje tropical ha determinado que muchos de los bosques tropicales se hayan transformado en campos agropecuarios, vegetación secundaria y además se encuentren altamente fragmentados (Martínez-Ramos y García 2007).

La dominancia actual de las áreas perturbadas, ya había sido prevista. En la segunda mitad del siglo pasado, un estudio clásico de Gómez-Pompa y colaboradores (1974) planteaban la idea que de continuar con las presiones antropogénicas sobre el trópico, este sería dominado por “una era de vegetación secundaria”. Esta predicción dibujó nuestra realidad; actualmente la vegetación primaria atraviesa por una etapa crítica en términos de su extensión y conservación. La proporción de las comunidades de vegetación secundaria en todos los tipos de vegetación es cada vez mayor. En algunas regiones del mundo, la vegetación secundaria es el principal tipo de cobertura vegetal (Brown y Lugo, 1990; Ellis y Ramankutty, 2008). En México este panorama no es diferente, ya que sólo el 40% de la cobertura forestal de las regiones tropicales está representado por vegetación primaria (FAO, 2009).

Ante este escenario en donde la vegetación primaria es cada vez menos común, se han desarrollado líneas de investigación que señalan la necesidad de evaluar el papel de la vegetación secundaria en la recuperación de la biodiversidad y funcionamiento de los ecosistemas (Brown y Lugo, 1990; Laurance y Bierregaard, 1997; Chazdon, 2007; Wright y Fridley, 2010); asimismo se ha empezado a revalorar su presencia en términos de provisión de servicios ambientales (Moraes *et al.*, 2002) tales como almacenamiento de carbono (Vaccaro *et al.*, 2003), protección de nacientes de agua, protección contra la erosión, mantenimiento de la fertilidad natural (Herrera y Campos, 1997) y productos maderables (Finegan, 1992) y no maderables como plantas medicinales, materia prima para artesanías, construcción y usos culturales (Cruz, 2000, López *et al.*, 2014). El estudio de la sucesión secundaria tiene un gran potencial para el desarrollo de programas de gestión, conservación y restauración de los ecosistemas tropicales (Finegan, 1992). Para ello, son necesarios responder preguntas como ¿cuáles son las trayectorias sucesionales de las comunidades en regeneración en sistemas perturbados?; ¿cuáles son los factores bióticos y/o abióticos que pueden determinar la capacidad de regeneración de las comunidades de plantas en estos sistemas?; ¿cuáles son los factores que bloquean o re-dirigen la dinámica de regeneración de las comunidades vegetales? (Martínez-Ramos y García 2007). Estos enfoques de investigación son necesarios en nuestro país, el cual como ya se ha señalado, es dominado por vegetación secundaria. Aunado a ello, la mayoría de las estrategias de conservación y restauración planifican sus actividades omitiendo el conocimiento generado en el estudio de la sucesión.

Uno de los ecosistemas menos estudiados en términos de su diversidad y sucesión, son los palmares, los cuales son comunidades dominadas por especies de la familia Arecaceae (Rzedowski, 1981). Estos sistemas han sido reportados importantes en términos de biodiversidad y servicios ambientales (*e.g.* materia prima para construcción, medicinas, alimentos y mantenimiento de la fertilidad de los suelos); sin embargo han sido poco estudiados y no existen estrategias para su restauración y conservación (López y Dirzo, 2007).

Actualmente en el país se reportan 222,300 has de palmares, lo que equivalen a tan sólo el 0.061% del total de la cobertura del territorio nacional (Challenger y Soberon 2008) y presentan tasas de cambio sumamente altas. Un análisis de la serie I a la serie III de INEGI señala que los palmares primarios han disminuido en un 92% su cobertura (Sánchez-Colón 2008), incluso los palmares reportados como “inducidos por el hombre” han disminuido en un 6.2% su cobertura entre 1993 a 2002, dando paso principalmente a zonas ganaderas. La pérdida acelerada de este tipo de sistemas, se agrava con una limitada información de la estructura y composición y dinámicas de sucesión de esta comunidad.

El presente estudio tiene como objetivos la caracterización de la vegetación de los palmares en distintos estadios sucesionales y determinar el grado de recambio de especies entre etapas, con el propósito establecer trayectorias sucesionales que puedan servir para el diseño de futuras estrategias de restauración ecológica.

## **2.- ANTECEDENTES**

A continuación se presenta una breve síntesis de los elementos conceptuales que giran en torno a este trabajo, incluyendo temas sobre sucesión ecológica principalmente en zonas tropicales, así como de los trabajos realizados en el área de estudio.

### **2.1.-Definición de vegetación secundaria y su importancia en la sucesión ecológica.**

Históricamente han existido controversias acerca de la definición de la vegetación secundaria en los trópicos. Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1974) definieron a la vegetación secundaria, como el conjunto de comunidades vegetales que se desarrollan después de un disturbio natural o humano. En muchas ocasiones esta vegetación puede dar origen a nuevas configuraciones vegetales, ejemplo de ellas son los bosques secundarios. Los bosques secundarios son definidos como aquellas comunidades leñosas originadas por los procesos de sucesión secundaria después de un disturbio natural o antrópico de gran magnitud (tierras totalmente clareadas o en un 90%), los cuales modifican la estructura y/o composición de los bosques primarios (Finegan, 1992; Chokkalingam y De Jong, 2001). Los disturbios pueden haber ocurrido en un período corto de tiempo o un período prolongado. En este sentido Wright (2005) enfatiza que el estudio de la sucesión secundaria puede jugar un

papel crítico en el desarrollo de estrategias para la conservación de los bosques tropicales en cualquiera de sus estados de conservación, ya que nos da claves para aplicar estrategias que aceleren su recuperación.

Para desarrollar las estrategias de conservación, debemos remitirnos a lo que sucede en la dinámica de la sucesión ecológica y los procesos funcionales que ocurren al recuperarse los distintos tipos de vegetación; es decir, analizar fragmentos en distintos estados de sucesión y en constante cambio.

## **2.2.- Regeneración natural y sucesión ecológica.**

La regeneración natural puede definirse como el proceso en donde las especies tienden a remplazarse en una escala espacial y temporal (Martínez-Ramos, 1994), o como la ganancia o recuperación de la biomasa vegetal en un área determinada (Ewel, 1980). El proceso de regeneración natural depende de la disponibilidad de propágulos, de las condiciones fisicoquímicas, de la disponibilidad de los recursos, de las interacciones bióticas y de los atributos biológicos que las especies presenten en un sitio determinado (Pickett *et al.*, 1987).

Las comunidades vegetales están sujetas a la acción recurrente de diversos factores, los cuales pueden generar disturbios puntuales o recurrentes sobre ellas. En general los disturbios pueden dividirse en: I) agentes abióticos (fuegos, huracanes, sequías, deslaves, apertura natural de claros), II) agentes bióticos (interacciones interespecíficas –e.g. herbivoría–), que alteran de manera súbita las condiciones físicas y químicas del suelo, así como los niveles de disponibilidades de recursos o los resultados de las interacciones bióticas.

El proceso de sucesión ecológica puede definirse como el remplazo de las especies a través del tiempo, y que puede culminar en el mismo estado original previo al disturbio o bien en estados alternativos. Este proceso comprende los cambios temporales que se presentan en la estructura vegetal, la composición taxonómica de un ecosistema y las funciones de un ecosistema después de que éste fue perturbado (Pickett y White, 1985; Pickett y McDonnell, 1989; Whitmore, 1998; Morin, 2011; Prach y Walker, 2011). Actualmente la mayoría de los estudios sobre la sucesión ecológica se han centrado en las comunidades vegetales debido a

que estas componen la mayor parte de la biomasa de los ecosistemas y resultan determinantes para la estructura y el funcionamiento de los mismos (Morin, 2011).

### **2.3.- Teorías, trayectorias y modelos de sucesión.**

La sucesión ha llamado la atención de los ecólogos vegetales desde inicios de la disciplina, incluso se han generado debates clásicos al respecto (ver Clemens 1916; Gleason 1924). Estos debates fueron inicio de varias teorías sobre la dinámica de la vegetación. La primera teoría fue propuesta por Clements (1916) quien caracterizó a las comunidades vegetales como un organismo, con etapas de desarrollo bien específicas y con un fin determinado “Climax”. Este enfoque determinista, fue la principal controversia en torno a la visión de Gleason (1926), quien hizo hincapié en muchos factores y mecanismos que pueden dar origen a diversas rutas de desarrollo sin un fin determinado. Pese a estos debates, la teoría de Clements fue la primera en involucrar aspectos mecanicistas (*e.g.* existencia de mecanismos que dirigen los procesos, causalidad) y holísticos (*e.g.* el sistema observado es consecuencia de todos los componentes de dicho sistema como disturbios, características biofísicas del ambiente y características de las especies), las cuales posteriormente fueron retomadas por otras teorías. Por su lado Connell y Slatyer (1977) propusieron tres posibles mecanismos para describir la sucesión: la facilitación, que es la explicación clásica del modelo de Clements, la tolerancia y la inhibición. En el mecanismo de la facilitación, las especies pioneras son las únicas que pueden colonizar el sitio al comienzo de la sucesión y modificar las condiciones ambientales haciéndolo más adecuado para la colonización de más especies. En el mecanismo de la tolerancia tanto las pioneras como las especies tardías pueden estar coexistiendo al inicio de la sucesión sin afectarse unas a otras y los cambios ocurren por las diferencias en las tasas de crecimiento y la longevidad de las especies. Finalmente el mecanismo de inhibición sugiere que las primeras especies que se establecen monopolizan el espacio e impiden el ingreso de otras especies que pudieran establecerse; el reemplazo se da cuando las especies pioneras mueren o son removidas por algún disturbio, permitiendo que el lugar sea ocupado por una especie tardía.

Por otro lado Pickett y colaboradores (1987) describieron cuatro pasos necesarios para explicar y predecir sucesión: I) La trayectoria: esta hace referencia al patrón temporal en el

que la vegetación cambia. Una trayectoria o vía puede mostrar cambios en la comunidad post-disturbio, el estado del sistema o cualquier otro parámetro de la vegetación. II) La causa: esta hace referencia al agente circunstancial o acción responsable de los patrones de sucesión. III) El mecanismo: definido como las interacciones que contribuyen con el cambio sucesional. IV) El modelo: es una construcción conceptual para explicar las vías de sucesión o predecir el curso de las sucesiones mediante la combinación de diversos mecanismos, especificando la relación entre los mecanismos y las vías de sucesión (Noble y Slatyer, 1980; Arnesto y Pickett 1987). Evidentemente, el proceso sucesional es diferente y de complejidad variable según las características del ecosistema en regeneración, razón por la que es muy difícil tener un modelo general para todos los ecosistemas (Gómez-Pompa y Vásquez-Yanes, 1985).

A pesar de la dificultad para poder predecir modelos sucesionales para todos los tipos de vegetación, existen secuencias básicas que ayudan a predecir el desarrollo de la sucesión secundaria:

- *Etapa inicial:* Es la etapa subsecuente al disturbio, hay evidencias que demuestran que tras la transformación del sitio, las especies colonizadoras están expuestas a una serie de filtros ecológicos, referidos estos como el conjunto de interacciones (bióticas y abióticas) por las que pasan las especies antes de colonizar un sitio. Estas especies en su mayoría suelen ser pioneras, generalistas, con rápidas tasas de reproducción, estrategia de crecimiento de tipo exponencial, un desarrollo rápido de estructuras vegetativas, alta tolerancia a las condiciones ambientales limitantes, tasas de crecimiento independientes de la densidad de la población (denso independientes), ciclos de vida cortos, altas tasas de mortalidad, reproducción temprana a partir de una alta cantidad de semillas pequeñas, escasa capacidad competitiva y con una gran desempeño bajo recursos limitados (Daubenmire, 1972); es decir estrategias de vida tipo R (reproducción). Estas especies detonan el proceso de facilitación, lo cual favorece el establecimiento de otras especies con un conjunto alternativo de estrategias (*e. g.* aquellas que maximizan la incorporación de recursos a la biomasa, las tolerantes a la sombra y las de lento crecimiento) (Finegan, 1992).

- *Segunda etapa:* En esta etapa la dominancia de especies secundarias arbustivas o pioneras de vida corta a través de su sombra eliminan a las especies herbáceas (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985; Guariguata y Ostertag, 2001). Las primeras especies colonizadoras modifican las condiciones ambientales, facilitando el arribo y la colonización por parte de especies menos tolerantes a condiciones limitantes (Guariguata y Ostertag, 2001).

- *Tercera etapa:* Esta etapa está constituida por un conjunto de especies pioneras y tolerantes a la sombra, las cuales pueden desarrollar un bosque maduro o acahuales en donde se incrementa la acumulación de biomasa aérea y se aumenta la productividad primaria neta.

Existen herramientas metodológicas que nos ayudan a abordar los procesos ocurridos en la sucesión ecológica. En general se han diseñado dos modelos metodológicos que pueden ayudar a describir la dirección y procesos sucesionales: a) seguimiento a través de parcelas permanentes y b) el uso de cronosecuencias.

- *Seguimiento a través de un conjunto de parcelas permanentes:* Este enfoque consiste directamente en documentar los cambios a través del monitoreo y dinámica de la vegetación; es decir, tener parcelas en las cuales se mantenga el registro periódico de cambios en composición y estructura a través del tiempo. Aunque este enfoque puede definir con mayor detalle la dinámica sucesional y revelar más información acerca de los procesos ecológicos acumulados; sin embargo, el tiempo y el espacio requerido para su análisis suelen ser muy largos y costosos (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010).

- *El uso de cronosecuencias:* Una cronosecuencia puede ser definida como un conjunto de sitios formados a partir de la misma matriz vegetal o sustrato en el que se diferencian en una escala temporal. Este enfoque es frecuentemente usado para el análisis de diferentes comunidades vegetales en sitios con diferente edad de abandono. En las cronosecuencias se asume que las comunidades muestreadas sólo difieren en la edad y que son representativas de las diferentes etapas de sucesión (Foster y Tilman, 2000). Por ello es necesario que los lugares que se vayan a elegir sean lo más similares posible con relación al suelo, el clima, la topografía y el régimen de disturbio. Esta alternativa permite la identificación de patrones en la sucesión (Foster y Tilman, 2000), y es uno de los métodos

más usados en los estudios de la sucesión vegetal (Chazdon *et al.*, 2007). No obstante, al parecer la principal limitante de esta aproximación es que las cronosecuencias no debe ser utilizada para inferir la dinámica sucesional a corto y medio plazo, y más aún cuando los sitios no están temporalmente relacionados de forma lineal o cuando tienen historias de formación diferentes (Walker *et al.*, 2010).

#### **2.4.-Parámetros para el estudio de la vegetación secundaria mediante el uso de cronosecuencias.**

Durante el proceso de sucesión ocurren cambios importantes en los atributos de las comunidades vegetales. Margalef (1968) y Odum (1969) propusieron tendencias generales para caracterizar los cambios en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas a lo largo de la sucesión. Estos parámetros suelen ser la riqueza, la composición, la estructura y se ha incorporado recientemente los grupos funcionales (Leiva 2009). Estos atributos pueden ser utilizados para contrastar los bosque secundarios y los bosques primarios (DeWalt *et al.*, 2003). A continuación se describen los parámetros comunitarios mayormente estudiados en la sucesión vegetal:

##### **2.4.1.- El incremento en el número de individuos y riqueza.**

Si bien la riqueza y número de individuos son algunos de los atributos comunitarios más recurridos para caracterizar la sucesión, su uso ha generado controversia entre ecólogos. Mucha evidencia empírica sostiene que la riqueza tiende a aumentar a medida que avanza la sucesión (Toledo *et al.*, 2005; Chazdon *et al.* 2007); sin embargo, no existe certeza de que los cambios en la riqueza y el número de individuos sigan un mismo patrón en todos los ecosistemas (Berry *et al.*, 2002).

El que la riqueza y número de especies sigan aumentando a lo largo de la sucesión, dependerá de la disponibilidad de nichos potenciales y de la forma en que organización biológica contrarresten las desventajas del incremento de tamaño y competitividad (Odum, 1996, Cruz, 2002). Esto significa que el mismo proceso de sucesión puede generar potencialmente un mayor número de nichos (recursos y condiciones) que podrán ser luego “colonizados” por otros organismos.

#### **2.4.2.- Cambios estructurales en la vegetación.**

Los cambios más frecuentes ocurridos durante la sucesión están asociados a la estructura vegetal, tales como el incremento en la altura del dosel, la densidad de los árboles, área basal y el incremento de la biomasa. Uno de los cambios a nivel individual, es el rápido incremento del área foliar, el cual a menudo alcanza un pico antes de otros componentes de la estructura del bosque (Brown y Lugo, 1990; Toledo *et al.*, 2005; Chazdon *et al.* 2007). Los bosques tropicales secundarios también se caracterizan a menudo por el aumento en la complejidad de la estructura vegetal (Guariguata *et al.*, 1997; Pena-Claros, 2003; Read y Lawrence, 2003; Saldarriaga *et al.*, 1988).

#### **2.4.3.- Reciclaje de nutrientes**

La producción de hojarasca y su descomposición son procesos fundamentales en el ciclo de nutrientes, ya que representan la principal transferencia de materia orgánica y nutrientes desde la vegetación hacia el suelo (Ramakrishnan, 1992; Reiners *et al.*, 1994; Fearnside y Barbosa, 1998; Guzmán *et al.*, 2013). La hojarasca es una medida de producción primaria neta (PPN) del ecosistema y está relacionada con el incremento de la biomasa (Clark *et al.*, 2001). La producción y acumulación de hojarasca se incrementa rápidamente en los primeros años de sucesión. Al avanzar el proceso de sucesión, los ciclos biogeoquímicos de los nutrientes tienden a disminuir o cerrarse, ya que los sistemas maduros tienen una mayor capacidad de adquirir y mantener los nutrientes que circulan por el sistema. No obstante después de que el dosel está cerrado, no hay una relación clara entre la producción de hojarasca y la edad del bosque (Lugo 1992, Ostertag *et al.* 2008). En las fases tempranas, el menor volumen de vegetación implica una pérdida mayor de nutrientes (por escorrentía y lixiviación). Se dice también que en los ecosistemas jóvenes la mayor parte de los nutrientes se encuentra en el suelo y que en los ecosistemas maduros en la biomasa vegetal y animal.

#### **2.4.4.- Cambios en las formas de vida, grupos funcionales y rasgos de historia de vida asociados a la sucesión ecológica.**

Durante la sucesión, ocurren cambios notables en la composición de las formas de vida, particularmente durante las primeras fases. En los sistemas tropicales húmedos se ha documentado que durante los primeros 5 años después un disturbio (*e.g.* tala o incendios), se

ha documentado el decrecimiento de herbáceas y consecuentemente el incremento de arbustos, árboles y epifitas, esto tan sólo entre los 30 y 36 meses iniciales de regeneración (Zamora 2013). A menudo la dominancia temprana de herbáceas con gran área foliar facilita el establecimiento de especies leñosas tolerantes a la sombra. Considerando solo las formas de vida leñosa en los bosques tropicales húmedos del noreste de Costa Rica, Guariguata *et al.* (1997) encontró que la abundancia de arbustos fue significativamente alta, mientras que la abundancia de palmas de sotobosque fue significativamente baja en etapas jóvenes (15-20 años). Otros estudios han documentado cambios en la fenología y características de las especies leñosas asociados a la sucesión. Por ejemplo, en los bosques tropicales hay una mezcla de plantas con hojas caducas y perennes; sin embargo, en comunidades de temprana sucesión se caracterizan por la dominancia de especies caducifolias, con el incremento gradual de especies perennes en etapas maduras. En cuanto a las características de las especies leñosas se sabe que en bosques húmedos existe una tendencia hacia el incremento de hojas de larga vida en bosques bien establecidos (Reich, 1993). Otra tendencia bien reconocida es el incremento en la densidad leñosa, las cuales aumentan gradualmente desde etapas jóvenes hasta maduras de sucesión (Whitmore, 1998; Muller- Landau, 2004).

Tendencias sucesionales asociadas a los modos de dispersión y reproducción también han sido bien documentadas. Durante los primeros meses de sucesión, la dispersión por agentes ambientales como el viento, suelen ser más abundantes (Opler *et al.*, 1980). Esta disminuye gradualmente a lo largo del tiempo, mientras que el porcentaje de frutos carnosos se incrementa rápidamente. Con 3 años de regeneración, el incremento de especies dispersadas por aves puede estar representada hasta en un 80%, similar a los valores encontrados en bosques maduros húmedos (Guevara y Laborde, 1993).

## **2.5.- Estudios de sucesión secundaria en zonas tropicales**

El abandono de áreas dedicadas a la agricultura y la ganadería en las zonas tropicales, ha permitido el reconocimiento de ciertos patrones de colonización y establecimiento de la vegetación secundaria.

Actualmente hay un grado de consenso en torno a los modelos de sucesión secundaria en los trópicos. Finegan (1996) revisó los avances relacionados en la comprensión de tres aspectos

vitales de la sucesión secundaria: la riqueza forestal, la composición de especies y la dinámica de las poblaciones de las especies leñosas. La primer tendencia se presenta al inicio de la sucesión, en donde al parecer el efecto de filtrado ambiental del sitio condiciona la dispersión de los propágulos, el establecimiento de plántulas, el crecimiento y la supervivencia de las especies vegetales.

Otra tendencia en zonas tropicales bajas, es el hecho de que la mayoría de diásporas de especies leñosas son dispersadas por vertebrados, lo que puede definir la riqueza de los sitios recolonizados (Howe y Smallwood, 1982; Van Roosmalen, 1985). En muchas zonas tropicales, los árboles remanentes facilitan la recolonización de las tierras deforestadas, proporcionando hábitat para los dispersores y a su vez determinando la riqueza de los parches de vegetación. Los árboles remanentes que suelen ofrecen atractivos frutos son mayormente visitados por aves y murciélagos (Guevara y Laborde, 1993; Guevara *et al.*, 1986).

Recientemente Zamora (2013), describió la regeneración ocurrida en plantaciones abandonadas de *Citrus sinensis* en la zona del Uxpanapa, Ver. En este estudio se muestreó 0.1 ha, considerando plantas adultas (>1cm de diámetro a la altura de pecho “DAP”) y en regeneración (<1cm), para seis plantaciones con edades de abandono de 3, 8, 17, 26, 36 y 48 meses. En total se registraron 191 especies (60 familias y 131 géneros). La riqueza florística se incrementó conforme el tiempo de sucesión (hasta 191 *spp*) y dominaron plantas con dispersión zoócora en todas las etapas de abandono. En la mayoría de las etapas sucesionales, las estrategias de establecimiento muestran una dominancia de especies pioneras en comparación con las especies tolerantes. Este estudio determinó que el tipo de dispersión de los naranjales permitió acelerar los procesos de sucesión vegetal.

Por otro lado se ha observado que las condiciones del suelo también juegan un papel importante en la recolonización. Algunos suelos infértiles suelen ser vulnerables a la degradación, el tipo e intensidad del disturbio. Esta degradación afecta tanto a la productividad, así como la riqueza de especies de vegetación secundaria (Guevara y Laborde, 1993; Uhl, 1987). Un estudio que destaca los valores de riqueza y diversidad, en función de la edad de abandono y el uso anterior del suelo, fue el realizado por Uhl *et al.*

(1988). En este estudio se analizó la recuperación vegetal de granjas abandonadas en el Amazonas venezolano (con seis años de sucesión) y pastos en el noreste de Brasil (de hasta ocho años). En este estudio se encontró que el número promedio de especies de árboles en parcelas de 0.01ha fue de tres a seis veces mayor en sitios despejados y quemados, que en las que habían sido solamente deforestadas y enseguida cultivadas (Uhl *et al.*, 1988). Este tipo de estudios confirma el hecho de que el tipo de disturbio y manejo pueden ser un factor determinante en la recuperación y regeneración de la vegetación tropical.

Moraes *et al.* (2002) estudiaron 12 bosques secundarios con edades entre 6 y 25 años. El objetivo fue determinar y evaluar los parámetros florísticos de las especies leñosas tales como la estructura, composición, riqueza y diversidad. Seis de estos bosques tenían la agricultura como uso anterior del suelo, mientras que en los demás eran de origen desconocido. Se instalaron seis parcelas temporales de muestreo de 250 m<sup>2</sup> y cuarenta y cinco de 450 m<sup>2</sup>, procurando un mínimo de 15 árboles por parcela. Los resultados mostraron que la densidad, el área basal, la riqueza y diversidad de especies difirieron en los 12 bosques estudiados, aumentando sus valores conforme incrementaba la edad de los bosques. Los bosques más diversos, ricos, densos y de mayor área basal fueron los de mayor edad (> 16 años). De acuerdo con la importancia de ciertas especies, se pudo establecer tres diferentes grupos florísticos de los bosques; factores como edad y proximidad entre bosques podrían haber sido algunas de las causas de similitud florísticas entre ellos.

Otro ejemplo del uso de una cronosecuencia para describir la estructura y diversidad de la vegetación leñosa, fue realizado por Pena-Claros (2003) en una selva de la Amazonia boliviana. En este trabajo se estudiaron los cambios en la estructura y diversidad de especies en bosques secundarios con rangos de edades de entre 2 a 40 años, así como dos bosques maduros para un total de 14 rodales. Como parte de los resultados se encontró que la altura del dosel y el área basal aumentaron con la edad del rodal, lo que indica que los bosques secundarios pueden recuperar rápidamente la estructura de un bosque maduro, esta afirmación ha tenido numerables ratificaciones (Saldarriaga *et al.* 1988, Gomide *et al.* 1998, Tucker *et al.* 1998, Denslow y Guzman 2000). También se observó un incremento y estabilización en el número de especies conforme aumentó la edad del rodal (entre 25 y 30

años); sin embargo, destacan que el estrato de dosel fue el que tuvo menor diversidad y por consiguiente es el que más tarda en recuperarse. La composición de especies del sotobosque y subdosel se acercaron rápidamente a la composición de los bosques maduros, mientras que la composición del dosel es la que tarda más en recuperarse.

En un bosque tropical húmedo de Costa Rica, Guariguata *et al.* (1997), caracterizaron la estructura y composición florística de las especies leñosas bajo tres categorías de vida (plántulas, árboles jóvenes y adultos). Esto se realizó para dos bosques secundarios de 16 y 18 años de abandono, así como tres bosques maduros. Para cada planta por categoría, se evaluaron las variables área basal y la densidad de tallos. En este estudio encontraron que el área basal de los tallos bajo las cuatro categorías fue similar entre los tipos de bosque; sin embargo, la densidad de tallos de palmas adultas del dosel fueron menores en los bosques secundarios. A pesar de que la riqueza de árboles en bosques secundarios fue baja, se observó un rápido incremento en los atributos estructurales, esto puede ser posible por la influencia de la riqueza de nutrientes de origen volcánico y por la baja intensidad de disturbio.

Aunque estudios como los que se presentaron anteriormente muestran que la riqueza de especies leñosas está afectada por la variabilidad ambiental y biológica, podemos determinar que los bosques tropicales secundarios tienen la capacidad de acumular rápidamente una gran cantidad de especies, incluso en ocasiones siendo mayores que la encontrada en los bosques maduros por unidad de superficie.

## **2.6.- Estudios de sucesión secundaria en México.**

En un bosque seco de Oaxaca Lebrija-Trejos *et al.* (2010) realizaron un estudio mediante un modelo de cronosecuencia (1 a 60 años). Se encontró que la riqueza y estructura mostraba una tendencia direccional a lo largo de la cronosecuencia, esto durante los primeros 10 años; sin embargo, la densidad de los árboles se estabilizó en la fase temprana de sucesión. Las especies pioneras dominaron las etapas tempranas durante los primeros 15 años. Posteriormente estas fueron declinando ante el crecimiento de especies características de un bosque maduro (40-45 años). Se mostró que los patrones de desarrollo estructural de la comunidad se caracterizan por una fase rápida de acumulación estructural, seguida por una

etapa de crecimiento más lenta que abarca el resto de la cronosecuencia. Los patrones comunitarios de sucesión pueden ser claramente determinados por la historia de vida de las especies (Huston & Smith, 1987; Noble & Slatyer, 1980).

Van Breugel *et al.* (2006a), estudiaron en la reserva de la Biosfera de Montes Azules, Chiapas, el reclutamiento y mortalidad de árboles con una altura  $\geq 1,5$  m para ocho parcelas de maíz abandonados. Los autores encontraron que especies tolerantes a la sombra se habían establecidos en la primeros años de la sucesión; sin embargo, estas se presentaron en números bajos. También encontraron que más del 50% de las especies reclutadas pertenecían al gremio de las pioneras. Se encontró que el nivel de recambio de especies se inicia desde muy temprano en la serie sucesional; sin embargo, esto no siempre es un proceso gradual y continuo. También se determinó que la fuerte variabilidad espacial y temporal de la sucesión hacen necesario establecer parcelas permanentes a través de una gama de estados sucesionales (van Breugel *et al.*, 2006b).

Maza-Villalobos *et al.* (2011) bajo una cronosecuencia, analizaron las trayectorias sucesionales durante los primeros doce años de regeneración en pastizales abandonados en Chamela, México. En este estudio se puso a prueba la utilidad de la cronosecuencias para predecir la dinámica de las comunidades de regeneración. También se analizó si la matriz de bosque de los alrededores, la densidad del rodal y la disponibilidad de luz del sotobosque, serian factores que regulaban la dinámica vegetal. Los autores describen un aumento rápido y asintótico para la densidad y establecimiento de especies. También se encontró que las tasas de ganancia de especies aumentaron conforme se encontró una matriz forestal en los alrededores. Por último se determinó que las fuertes lluvias podrían ser responsables de la elevada pérdida y las bajas tasas de ganancia de plantas y especies registradas en la mayoría de los sitios.

González-Iturbe *et al.* (2002) bajo tres etapas sucesionales (10, 15 y 20 años), analizaron la composición y estructura de un bosque deciduo enano que había sido sometido a cultivo del henequén (*Agave fourcroydes*). Se encontró que la riqueza de especies leñosas, así como el índice de diversidad fueron bajos las edades tempranas e intermedias, mientras que la etapa madura fue la que reflejo una mayor riqueza y diversidad. Aunque las etapas sucesionales

tienen una edad cercana entre sí, la similitud florística fue baja. Los autores sugieren que esto se debió a las distintas historias de uso, las cuales favorecieron en cada etapa distintas especies con capacidad de colonizar después de la perturbación.

Chan-Dzul (2010), analizó mediante una cronosecuencia (4-6 años, 14-16 años, 19-21 años y bosque primario) el proceso de recuperación de una selva mediana subperenifolia en la Península de Yucatán, la cual había sufrido un proceso de rosa, tumba y quema. En total se encontraron 113 especies arbóreas con una alta dominancia de la familia Fabaceae, tanto en los bosques sucesionales como en el bosque primario. Los bosques secundarios mostraron una tendencia discreta a la recuperación conforme avanzó la edad de abandono. Los valores de densidad del bosque primario (1,922 ind/ha) fueron rápidamente alcanzados por los bosques de categorías de edad tempranas (4-6 años, 1,350 ind/ha; 14-16, 2,200 ind/ha). El incremento del área basal fue más evidente al diferenciar de manera significativa la categoría de edad de 4-6 años (6.7 m<sup>2</sup>/ha) de las categorías de edad más avanzadas (16.8 y 17.5 m<sup>2</sup>/ha) y a todas estas del bosque primario (más de 27 m<sup>2</sup>/ha). En cuanto a la riqueza y diversidad la cronosecuencia no se diferenció entre sí, y únicamente la categoría de edad de 4-6 años se diferenció consistentemente del bosque primario. Los resultados apoyan la importancia de incluir las abundancias de las especies y no sólo la riqueza, por ser este un factor determinante para diferenciar los bosques sucesionales del bosque primario.

Otro tipo de estudios en zonas tropicales se ha enfocado especialmente a reconocer el papel de los árboles aislados en los procesos de sucesión vegetal. Guevara *et al.* (2005), se enfocaron en estudiar los árboles aislados en potreros que habían quedado posterior a la deforestación ocurrida en la región de los Tuxtlas, Veracruz, México. Los autores encontraron que los árboles aislados son parte de las prácticas agrícolas y pecuarias que los campesinos utilizan para proveer al ganado de sombra y permite un adecuado manejo y rotación de los predios de pastoreo mediante las cercas vivas (Guevara, 1986; Guevara y Laborde, 1993). Con base en un muestreo de 30 potreros activos, los autores encontraron en una superficie total de 173ha un total de 735 árboles aislados, los cuales estuvieron representados por 98 especies de árboles (Guevara *et al.*, 1998). También se encontró que de las 98 especies de árboles aislados, 76 son árboles de la selva y 11 son especies secundarias

arbóreas que ocasionalmente se encuentran en la selva pero más comúnmente forman parte de acahuals viejos. El resto de las especies fueron individuos arbóreos pioneros y colonizadores de claros de la selva (Guevara *et al.*, 1994; Barrera-Láez, 2003). Este estudio demuestra que los árboles aislados favorecen la recuperación de la estructura y composición de especies que crece por debajo. Estos árboles a su vez atraen una gran cantidad de vertebrados frugívoros dispersores de semillas de especies de la selva, manteniendo a estos árboles como núcleos de regeneración y conservación del paisaje tropical (Guevara y Laborde, 1993; Galindo-González *et al.*, 2000).

Ramírez (2013) caracterizó la estructura, distribución, cambio de la cobertura y uso de suelo de comunidades vegetales dominadas por la especie de palma de *Sabal pumos*, en Michoacán. El autor reportó un contingente florístico de 91 especies de árboles, con una mayor presencia de las familias: Leguminosae, Burseraceae y Moraceae. El análisis de agrupamientos permitió reconocer cuatro tipos de vegetación, caracterizados como selva baja caducifolia, selva mediana subperennifolia, palmar con selva baja caducifolia y palmar secundario. La altura del estrato arbóreo osciló entre 8 y 25 metros, siendo el palmar la que mostró una menor altura. El análisis de la vegetación sugiere que la composición, estructura y distribución del palmar de *Sabal pumos*, es resultado de las actividades antrópicas y ambientales.

## **2.7.- Estudios realizados en los palmares de Tlalixcoyan, Veracruz.**

Actualmente los palmares de *S. mexicana* se encuentran altamente amenazados, ya que han sido eliminados por acción antrópica. Sin embargo, en la Planicie Costera del Golfo existen sitios en donde la regeneración ha conformado un mosaico de parches de vegetación secundaria con diferentes grados de regeneración, los cuales semejan a remanentes de palmares en buen estado de conservación (López y Dirzo, 2007). Este paisaje está dominado por parches de vegetación secundaria de distintos tamaños y con diferentes tiempos de abandono, dando un aspecto de islas de vegetación inmersas en una matriz de pastizales dedicados a la ganadería. López y Dirzo (2007) describen la formación de parches o islas, las cuales usualmente crecen alrededor de uno o varios individuos de *S. mexicana* y en menor frecuencia de individuos de *Coccoloba barbadensis*, ambas actuando como especies

facilitadoras. También existen parches de vegetación secundaria con una gran cantidad de palmas colonizadas por árboles del género *Ficus*. La alta producción de frutos de estas dos especies son focos de atracción para aves frugívoras las cuales ayudan a enriquecer estos sitios con semillas provenientes de otras zonas (Laborde *et al*, 2008; Guevara *et al*. 2006).

López y Dirzo (2005), examinaron el reclutamiento de la diversidad florística de los Palmares de *S. mexicana*, de Tlalixcoyan, Veracruz. También examinaron la diversidad de plantas epífitas sobre *S. mexicana* y evaluaron la manera en que esta diversidad se comportaba bajo el impacto humano. Los autores describen que la diversidad de taxa encontrados tiene una afinidad con los bosques tropicales secos y húmedos, e incluso llegan a contener algunos elementos de ambientes desérticos. El contingente florístico reportado fue de 81 especies en 2000 m<sup>2</sup>, destacando una reducción de la diversidad en presencia de evidentes disturbios humanos (en magnitudes de 1.6 a 5 veces menor a la de fragmentos conservados).

Hernández (2010), caracterizó la vegetación asociada a los parches de vegetación secundaria y fragmentos de bosque en buen estado de conservación, así como de una detallada caracterización de propiedades fisicoquímicas del suelo. Como parte de sus resultados de vegetación, registraron 3759 individuos pertenecientes a 58 especies. La autora destaca que la comunidad vegetal en la fase de regeneración tiene una mayor riqueza y es más diversa en los parches de vegetación secundaria que en los fragmentos de conservados. Por el contrario para el contingente adulto solo se observaron diferencia en la diversidad, siendo los fragmentos de bosque primario más diversos que lo parches de vegetación secundaria. Por otro lado, los parámetros fisicoquímicos del suelo mostraron diferencias significativas entre los suelos de potreros, vegetación secundaria y bosques bien conservados, siendo estos últimos los que presentaron mayores concentraciones de carbono, nitrógeno y fosforo (en una magnitud hasta de 7 veces mayor de C y N en los fragmentos de bosque primario que la de los potreros). También en este trabajo se observó que los porcentajes de carbono, nitrógeno y humedad, son los parámetros fisicoquímicos del suelo que correlacionan con la diversidad ( $H'$ ) de adultos, equitatividad de adultos y regeneración.

Los pocos trabajos desarrollados en el palmar de *S. mexicana*, evidencian que aún existe desconocimiento tanto florístico como faunístico de la zona. Aunado a ello, se conoce muy poco acerca de los procesos ecológicos que controlan la regeneración de esta vegetación. El presente trabajo hace énfasis en la caracterización de las comunidades vegetales leñosas asociadas a los palmares, así como en la descripción de las trayectorias sucesionales. Este trabajo ayudará a comprender la manera en que se mantiene esta comunidad a pesar de que los disturbios humanos generados en la zona son cada vez mayores. Para tal meta he planteado las siguientes preguntas:

- ¿Cómo es la estructura, diversidad y dinámica vegetal en cada una de las etapas sucesionales del palmar de *S. mexicana*?
- ¿Cómo cambian estas características a lo largo de las distintas etapas sucesionales?

### **3.-OBJETIVOS**

#### General

- Describir la estructura, riqueza y diversidad vegetal, así como su dinámica sucesional a lo largo de las distintas etapas de sucesión en los palmares de *Sabal mexicana*, municipio de Tlalixcoyan, Veracruz.

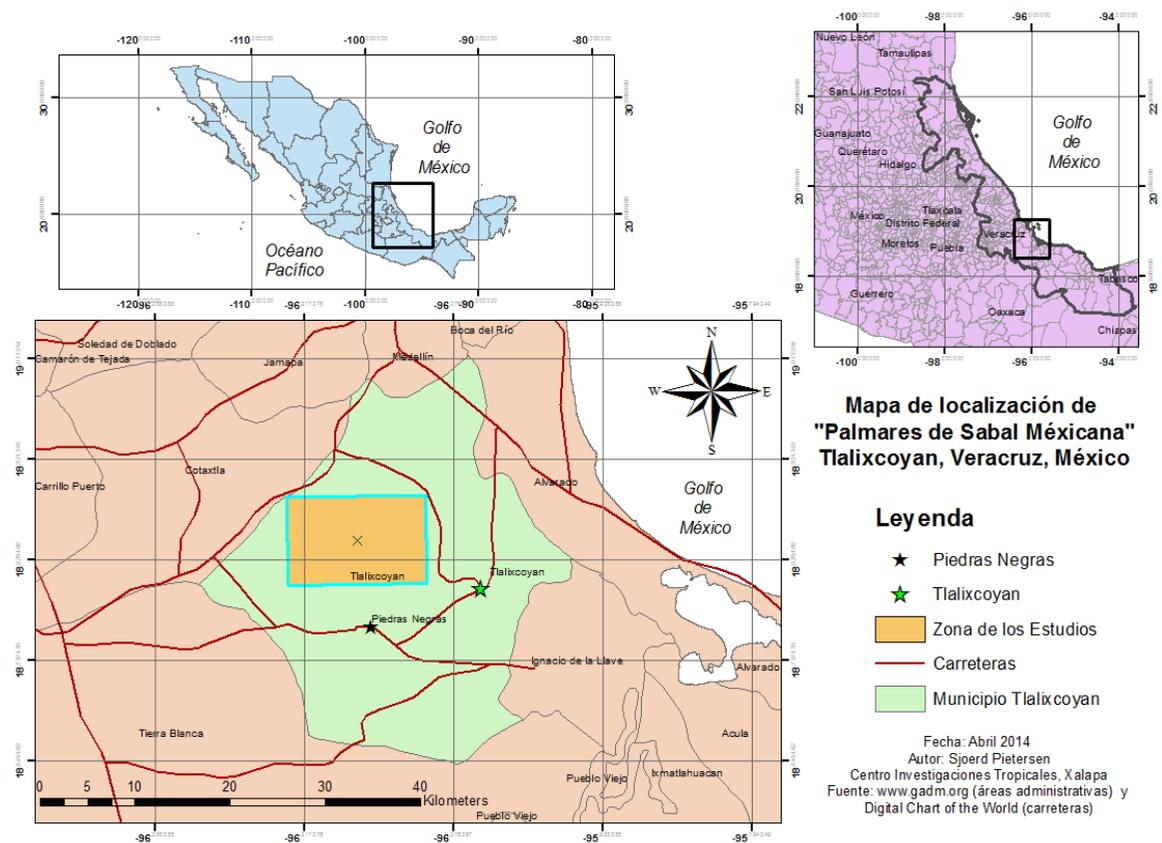
#### Específicos

- Evaluar la estructura, riqueza y diversidad vegetal en cada una de las etapas sucesionales del palmar de *S. mexicana*.
- En función a los cambio de estructura, riqueza y diversidad, describir la dinámica de sucesión vegetal en los palmares de *S. mexicana*

#### 4.- ÁREA DE ESTUDIO.

El estudio fue realizado en el palmar de *S. mexicana*, localizado en los alrededores del poblado de Tlalixcoyan, Veracruz (18°50'N, 93°05'O) (Figura 1). El sitio tiene una elevación promedio sobre el nivel del mar de 10m y un clima cálido con una temperatura media anual de 25.8°C. La época de lluvias se presenta entre los meses de junio y octubre, y la época de sequía se extiende de noviembre a mayo (García, 1988) (Apéndice 2). El palmar está formado principalmente por remanentes de vegetación dominada por la especie de palma de *S. mexicana*, las cuales crecen en suelos sujetos a inundaciones periódicas principalmente en las zonas bajas y de bosques de galería (Miranda y Hernández-X 1963). El suelo en la zona de estudio es de baja fertilidad y corresponde al tipo feozem háplico, tolerantes a excesos de agua (López, 2006; Aguirre *et al.* 2010; Hernández 2010). La vegetación se desarrolla en una franja arenosa, con un pH ligeramente ácido y poca disponibilidad de nutrientes en el suelo, como el fósforo, nitrógeno y carbono, que son elementos limitantes y que modulan el desarrollo vegetal principalmente en las primeras etapas de la sucesión (López, 2006; Hernández, 2010). López y Dirzo (2007) resaltan la ausencia del conocimiento florístico de esta asociación vegetal, pese a la gran diversidad vegetal que integra elementos florísticos de bosques tropicales húmedo y seco, así como otros elementos típicos de zonas áridas.

López y Dirzo (2007), caracterizan al palmar como un paisaje altamente transformado, el cual está principalmente caracterizado por pastizales abiertos, los cuales pasaron en alguna ocasión por actividades de roza, tumba y quema. También podemos encontrar pastizales abandonados que han dado paso a la regeneración de una vegetación secundaria en formas de islas de vegetación (Hernández, 2010). Algunas de estas islas se han formado a través de la protección de árboles aislados que los ganaderos encuentran útiles para proporcionar sombra y alimento para su ganado (López, 2006). Dentro del municipio, aun podemos encontrar acahuals viejos que se han desarrollado por más de 45 años, los cuales posiblemente puedan representar mejor la estructura vegetal original.



**Figura 1:** Ubicación geográfica del sitio de estudio. Municipio de Tlalixcoyan, Veracruz, México.

## 5.- MÉTODO.

### 5.1.- Selección de sitios de muestreo

La aproximación metodológica de este estudio fue mediante el uso de una cronosecuencia sucesional. Para esto se realizaron visitas prospectivas y entrevistas con los dueños de las parcelas, con lo cual se identificó el uso de las parcelas, así como el tiempo de abandono de las islas de vegetación secundaria (las cuales van desde pastizales hasta remanentes de palmar bien conservados).

Con base en esta información se determinaron 5 categorías las cuales fueron asociadas con etapas sucesionales. Las etapas sucesionales fueron caracterizadas de la siguiente manera (Tabla 1).

**Tabla 1:** Caracterización de las etapas sucesionales asociadas a la vegetación del palmar de *S. mexicana*.

Etapa sucesional	Tamaño de las islas o cobertura vegetal	Edad de abandono o descanso
E. inicial	Arbustos aislados	Menor a 6 meses
E. inicial-intermedia	Islas o arbustos aislados entre 1 a 25 m <sup>2</sup>	1 a 4 años
E. intermedia	Islas entre 26 a 100 m <sup>2</sup>	6 a 10 años
E. intermedia-avanzada	Fragmentos entre 101 a 500 m <sup>2</sup>	15 a 25 años
E. avanzada	Fragmentos mayores a 500 m <sup>2</sup>	45 a 50 años

Para cada etapa sucesional se localizaron 12 sitios. Se cuidó que cada sitio estuviera en una matriz de paisaje comparables, así como en el mismo relieve, orientación y tipo de suelo, variación que ha sido relevante para justificar cronosecuencias (Johnson y Miyanishi, 2008; Leiva *et al.* 2009). Debido al restringido número de sitios en estado avanzado de sucesión, se realizó más de un cuadro en estos sitios. A pesar de ello, se tuvo el cuidado de tener al menos 100m lineales de diferencia en cada punto de muestreo.

Para cada etapa sucesional se establecieron 12 cuadros de 10x10m tomando siempre el centro de cada isla (árbol o arbusto en etapas tempranas de sucesión). En total se realizaron 60 cuadros para las 5 etapas sucesionales. Para cada sitio de muestreo se obtuvieron datos adicionales de la isla tales como: la altura máxima, cobertura del dosel, cobertura vegetal dentro del cuadro de muestreo, así como sus respectivas referencias geográficas.

## 5.2.- Análisis de la vegetación

En cada cuadro se realizó el censo de la vegetación leñosa y de las palmas con un diámetro  $\geq$  1cm y una altura  $\geq$  a 30cm. Los individuos que alcanzaron una altura superior o cercana al pecho, la medida del diámetro fue tomada a una altura estándar de 1.30m (por lo general árboles y arbustos adultos). Asimismo, en el caso de los arbustos rastreros y bejucos que enraizaron dentro del cuadro se midieron a la base. Cada una de las especies vegetales fue

colectada, herborizada e identificada mediante claves botánicas y con la colaboración del Dr. Mario Vázquez Torres y Santiago Sinaca Colín. Las copias de los ejemplares fueron depositadas en el herbario del Instituto de Ecología XAL y del Centro de Investigaciones Tropicales CITRO.

### **5.3.- Análisis de datos**

#### **5.3.1.-Caracterización general de la vegetación.**

Como primer paso, se realizó un listado total de las especies registradas en este estudio, así como sus tipos de dispersión, formas de vida y estrategias de establecimiento. Estos datos fueron obtenidos bibliográficamente.

#### **5.3.2.-Esfuerzo de muestreo**

Con los datos obtenidos del levantamiento florístico, se realizó una primera evaluación del esfuerzo de muestreo considerando juntas las 5 etapas sucesionales. Para ello, se hicieron curvas de acumulación de especies a través del software EstimateS versión 9.1, con una previa aleatorización de los datos 10000 veces. Con esta curva se evaluó el potencial déficit de especies, para lo que se utilizaron estimadores no paramétricos (Chao 1 y Chao 2) con sus correspondientes límites de confianza (Chao *et al.* 2009). Posteriormente se realizó el ajuste de datos al modelo de Clench  $E(S) = ax / 1 + bx$  mediante el procedimiento de regresión no lineal. Este modelo asume que la probabilidad de encontrar una nueva especie aumentará (hasta un máximo) conforme se muestre más tiempo en el campo. Esta herramienta predice también la riqueza total de un sitio, mediante el número de especies que fijó una curva asintótica (Chao, 2005; Soberón y Llorente–Bousquets, 1993). Posteriormente se construyeron para cada etapa sucesional su respectiva curva de esfuerzo de muestreo (con el mismo procedimiento de iteración). Cada curva se contrastó de igual manera mediante los estimadores no paramétricos Chao 1 y Chao 2, utilizando el programa Estimate 9.1. (Chao *et al.* 2009).

#### **5.3.3.- Estructura vegetal y riqueza**

Para caracterizar la estructura y riqueza de cada una de las etapas sucesionales, se inició comparando: altura máxima, cobertura del dosel, la riqueza de especies y la distribución de

las frecuencias del área basal. Para determinar si existían diferencias estadísticamente significativas entre los valores de cada métrica entre las etapas sucesionales, se realizaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis. Estos análisis fueron realizados mediante el programa Statistica 8.0.

#### **5.3.4.- Análisis de diversidad alfa ( $\alpha$ )**

Para cada una de las etapas sucesionales, se analizó la riqueza y diversidad de plantas. Para analizar la diversidad alfa de cada etapa sucesional, se calculó el índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ) (promedio ponderado de la representación proporcional de los taxas en un ambiente, la cual depende de la abundancia relativa de la especie), así como la equidad ( $E'$ ). Este análisis se realizó a través del programa Species Diversity and Richness (SDR). Posteriormente contrastamos los valores del índice de diversidad alfa mediante el procedimiento de iteración Bootstrap (Solow, 1993), con lo cual estimamos potenciales diferencias estadísticas entre los valores de diversidad de cada etapa sucesional.

#### **5.3.5.- Índice de valor de importancia.**

La estructura vegetal fue analizada mediante la función del índice de valor de importancia relativa (IVIr), la cual se calculó mediante la suma ponderada de los valores relativos de abundancia, frecuencia y área basal. La abundancia relativa de una especie se calculó dividiendo el número de individuos de la especie entre el número total de individuos, multiplicado por 100. La frecuencia relativa de una especie es el número de sitios en los que se encontró la especie dividido entre el total de sitios en los que se observó cada una de las especies, multiplicado por 100. El área basal de cada especie se calculó a partir de la suma del área basal de todos los individuos de la especie, dividido entre la suma del área basal de todos los individuos de todas las especies, multiplicado por 100. Así el valor acumulado de todas las especies será de 300% (Matteucci & Colma, 1982).

#### **5.3.6.- Diversidad beta ( $\beta$ )**

Para evaluar el nivel de recambio de las especies entre etapas sucesionales, se elaboró una matriz triangular de comparación beta utilizando el índice de Morisita, este índice considera tanto la presencia o ausencia de especies, así como sus respectivas abundancias y maneja

valores entre 0 y 1, siendo los valores más cercanos a uno los que son más similares. Para realizar este análisis se utilizó en programa Estimates versión 9.1. (Colwell, 1997).

### 5.3.7.- Contraste en la composición de especies

Se realizó un análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS), el cual es una técnica multivariada de interdependencia que trata de representar en un espacio geométrico de pocas dimensiones, las proximidades existentes entre un conjunto de objetos (en este caso grupos muestrales). El NMDS es un método de ordenación adecuado para datos que no son normales o que están en una escala discontinua o arbitraria. Este análisis fue realizado mediante el uso del programa estadístico PAST 3 (Hammer *et al.*, 2009), y pretende mostrar potenciales agrupamientos de las etapas sucesionales.

Para conocer si los grupos diferían significativamente (con hipótesis subyacentes) entre las etapas sucesionales en términos de su composición, realizamos un análisis de similitud (ANOSIM) (Gray *et al.*, 1988). El procedimiento utiliza la diferencia entre los valores medios clasificados de Bray-Curtis medidas por la disimilitud en la abundancia y tipos de organismos entre repeticiones entre las muestras ( $r_B$ ) y dentro de las muestras ( $r_w$ ), para dar una prueba estadística.

$$R = \frac{\bar{r}_b - \bar{r}_w}{\frac{1}{4} [n (n - 1)]}$$

$n$ = número total de réplicas sumadas por dos muestras

$R$ = la escala que está entre 1 y -1.

$r_b$ = media del rango entre grupos disimiles

$r_w$ = media del rango dentro de grupos disimiles.

Cuando un valor está cercano a 0 representará a la hipótesis nula, la cual considera que no hay diferencias entre un conjunto de muestras (Clarke 1993). Cuando se presentan valores positivos de  $R$ , podemos decir que hay una diferencia entre las muestras.

Este procedimiento, al ser una prueba estadística que compara pruebas de hipótesis, tiene la desventaja de no precisar cuáles son la especies cuyas abundancias hacen disimiles a los grupos. Para abordar esto utilizamos la prueba SIMPER (Porcentaje de similitud) realizado para identificar la contribución de las especies en las diferencias observadas con el índice de Bray-Curtis.

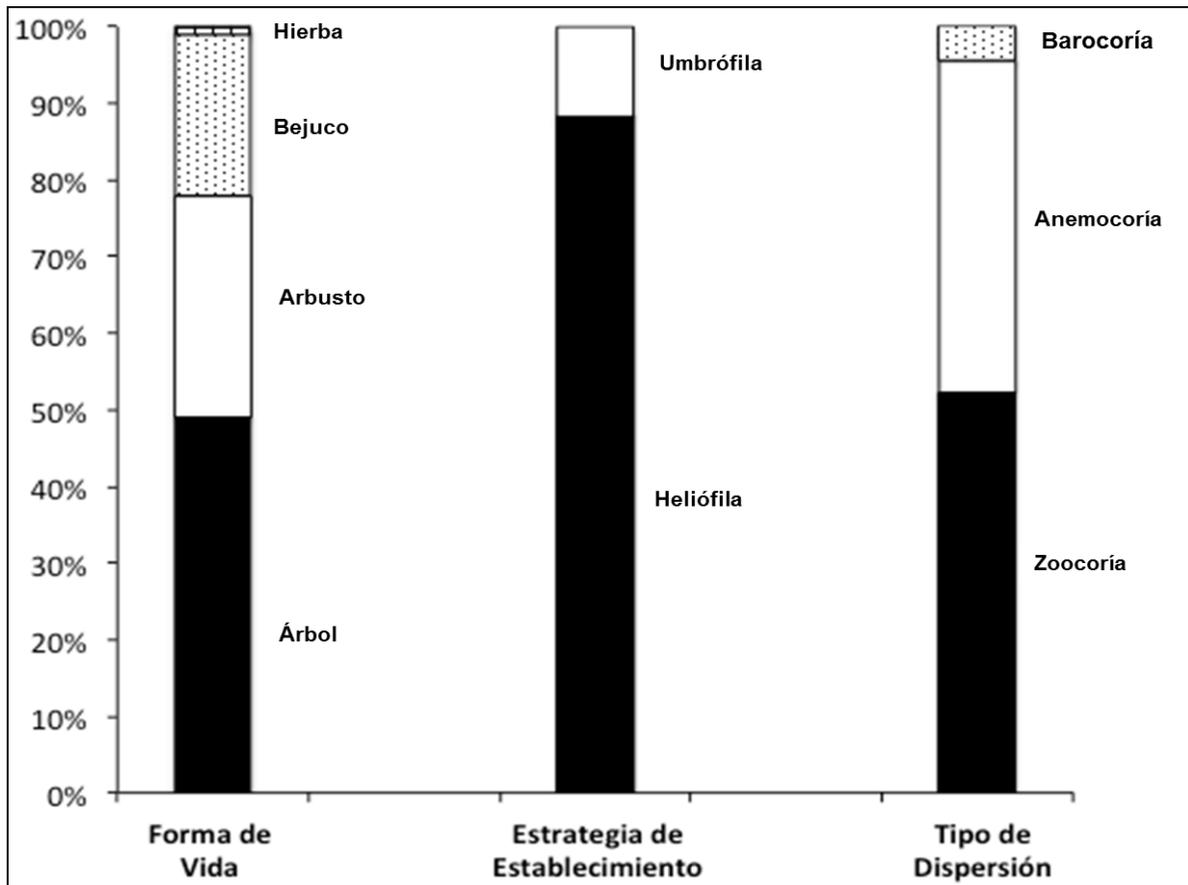
## **6.-RESULTADOS**

### **6.1.-Caracterización florística del Palmar de *Sabal*.**

En este estudio se muestreó un total de 60 parcelas de 100 m<sup>2</sup>, lo cual equivale a un área de 0.6 hectáreas. En esta superficie se registraron 3033 individuos, agrupados en 111 especies, 84 géneros y 44 familias (apéndice 1). De estas 111 especies, 97 fueron identificadas hasta nivel de especies y 14 sólo hasta nivel de género. Las familias mejor representadas fueron la Fabaceae (12 spp.), Moraceae (10 spp.) y Asteraceae (7 spp.). En cuanto a los géneros mejor representados encontramos a *Ficus* (6 spp.) y *Smilax* (4 spp), mientras que *Passiflora*, *Pithecellobium*, *Sideroxylon* y *Solanum* registraron tres especies. Las especies con mayor número de individuos fueron: *Coccoloba barbadensis* (543), *Sabal mexicana* (305), *Randia armata* (285), que en conjunto confieren la fisonomía particular al palmar de *Sabal* de la zona.

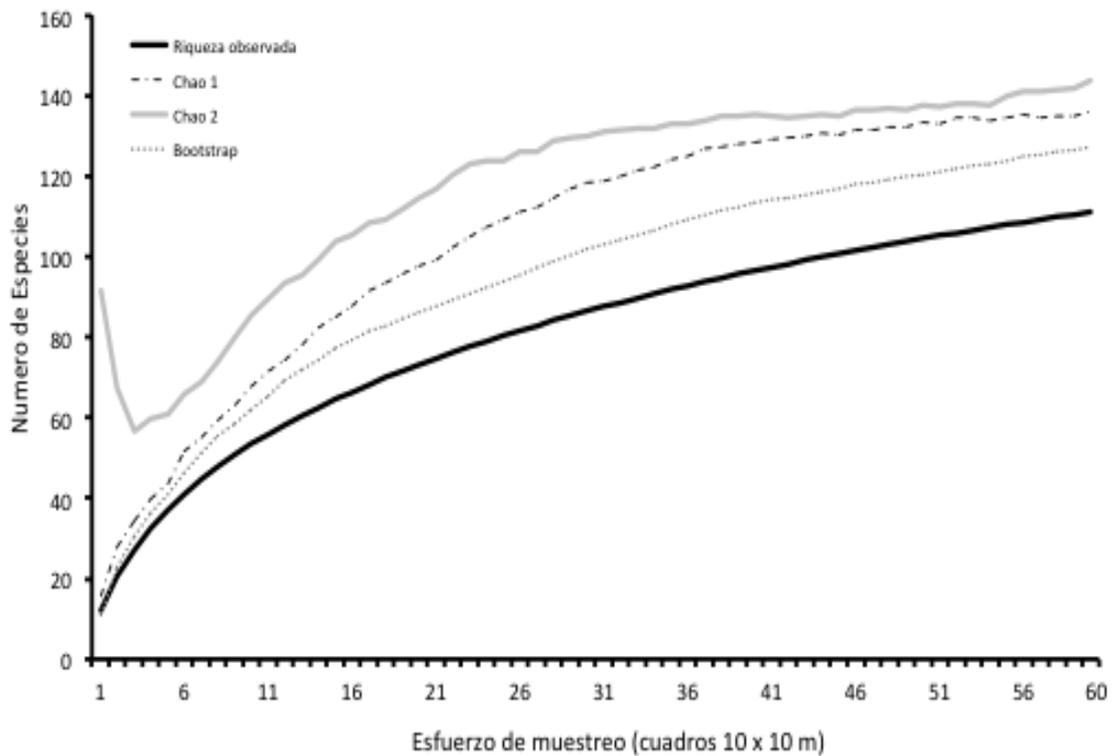
La forma de vida predominante en la zona fueron los árboles, los cuales estuvieron representados por 51 spp., seguidos de los arbustos con 30 spp., bejucos por 23 spp., y solo 6 especies de hierbas. La mayoría de las especies registradas tienen estrategia de establecimiento heliófila, mientras que las especies umbrófilas estuvieron representados en pequeña proporción. Asimismo 58 especies tienen dispersión zoócora, seguidas por las anemócoras con 48 especies y finalmente las barócoras con 5 especies (Figura 2). Para la

zona se registraron dos especies que se encuentran en NOM-059-ECOL-2010: *Zamia loddigesii* en la categoría de “amenazada” y *Zamia furfuracea* como sujeta a “protección especial”.



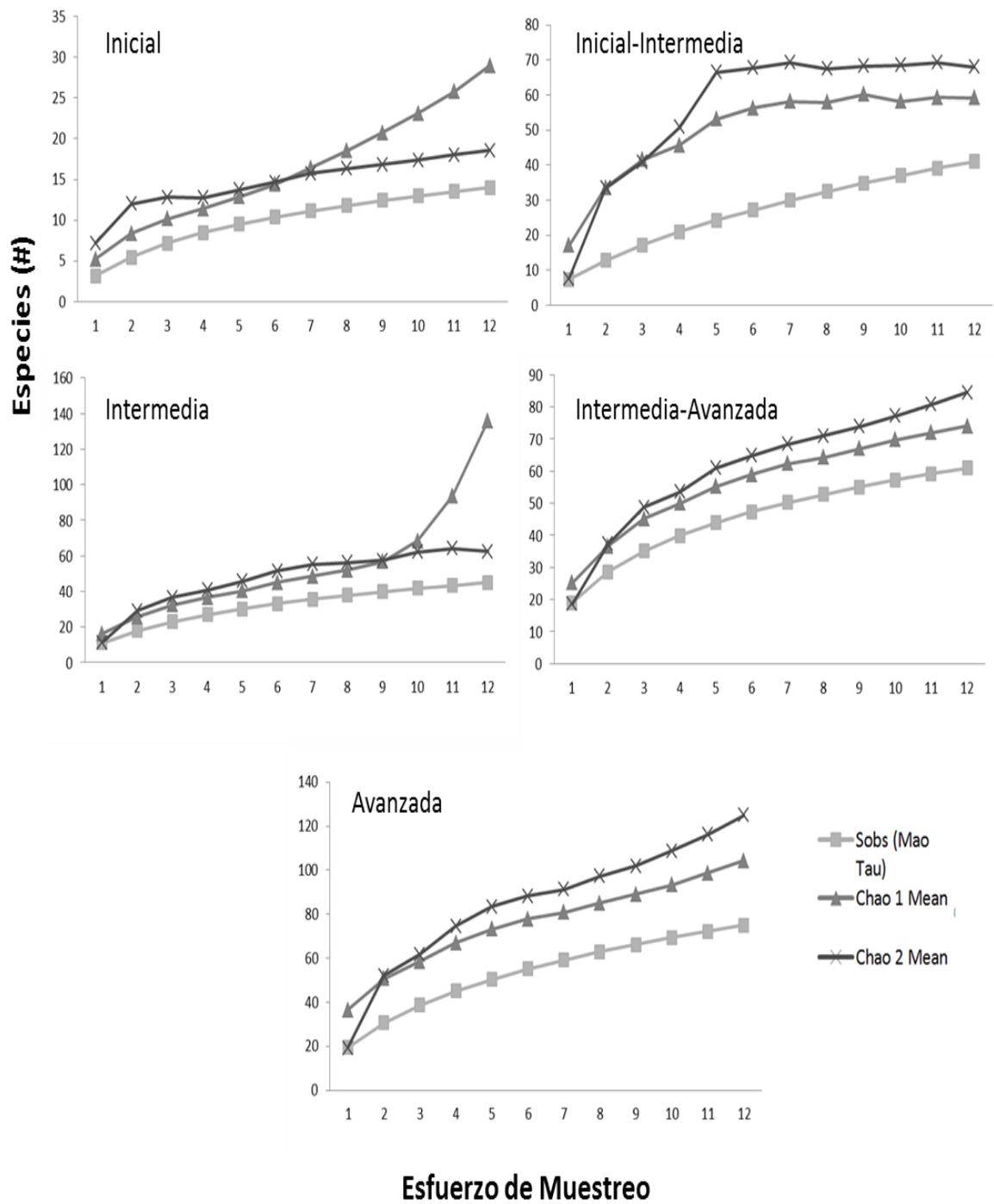
**Figura 2:** Representación porcentual de algunas características de la flora del palmar dominado por *Sabal mexicana*, en ellas se muestran: las formas de vida, estrategia de establecimiento y tipo de dispersión.

Al evaluar el esfuerzo de muestreo para toda la zona (considerando los 60 cuadros), se encontró un déficit de especies del 18, 22 y 12% según los estimadores de Chao 1, Chao 2 y Bootstrap respectivamente; sin embargo, los límites superiores calculados para riqueza son muy cercanos a los límites inferiores para las dos versiones de Chao (Figura 3). El modelo paramétrico de Clench nos predice una asíntota a las 137 especies (es decir 26 más que las registradas). Estos parámetros nos indican que el esfuerzo de muestreo es representativo para la zona.



**Figura 3:** Curva de acumulación para las especies colectadas en 60 cuadros de 10x10 m. Se muestra los valores observados, así como los estimadores Chao 1, Chao 2 y Bootstrap.

Al analizar de manera independiente las curvas de acumulación para cada etapa sucesional, se observa que la mayoría de las curvas muestran una cercanía a la asíntota (figura 4), los valores inferiores y superiores de los estimadores Chao 1 y Chao 2 indican un déficit en el esfuerzo de muestreo para cada etapa (Tabla 2).



**Figura 4:** Curvas de acumulación de las especies observadas para las 5 etapas sucesionales

**Tabla 2:** Especies observadas en cada etapa de sucesión. Se indican los límites inferiores (L.I) y superiores (L.S.) estimados por Chao 1 y Chao 2, así como el porcentaje de eficiencia de muestreo en relación a cada estimador.

Etapa sucesional	Sobs	Spp esperadas		% de eficiencia	
		Chao 1 (L.I-LS)	Chao 2 (L.I-LS)	%Chao 1	%Chao 2
Inicial	14	29(17-82)	19(15-40)	48%	74%
Inicial-intermedia	41	59(46-100)	68(50-116)	69%	61%
intermedia	45	136(78-296)	62(50-98)	33%	73%
Intermedia - avanzada	61	74(65-105)	84(69-128)	82%	72%
Avanzada	75	104(85-1157)	124(95-199)	72%	61%

Encontramos que para Chao-1 se alcanzó el mayor registro de especies en la etapa intermedia-avanzada, mientras que la menor fue para la etapa intermedia. Para Chao-2, la etapa mejor representada fue la inicial y la intermedia, mientras que la menor fue la etapa inicial-intermedia y avanzada.

## 6.2.-Caracterización general de las etapas sucesionales.

En general encontramos diferencias estructurales entre cada una de las etapas de sucesión seleccionadas para este estudio. En la tabla 3 podemos observar un paulatino aumento en los valores de cobertura, riqueza y altura máxima a lo largo de la cronosecuencia.

**Tabla 3:** Valores promedio ( $\pm$ D.E) de cada atributo medido en las etapas sucesionales. Estos valores corresponden a una “n” de 12 para cada etapa. Las letras mostradas como superíndices indican las etapas que son diferentes estadísticamente, con una significancia ( $P < 0.001$ ).

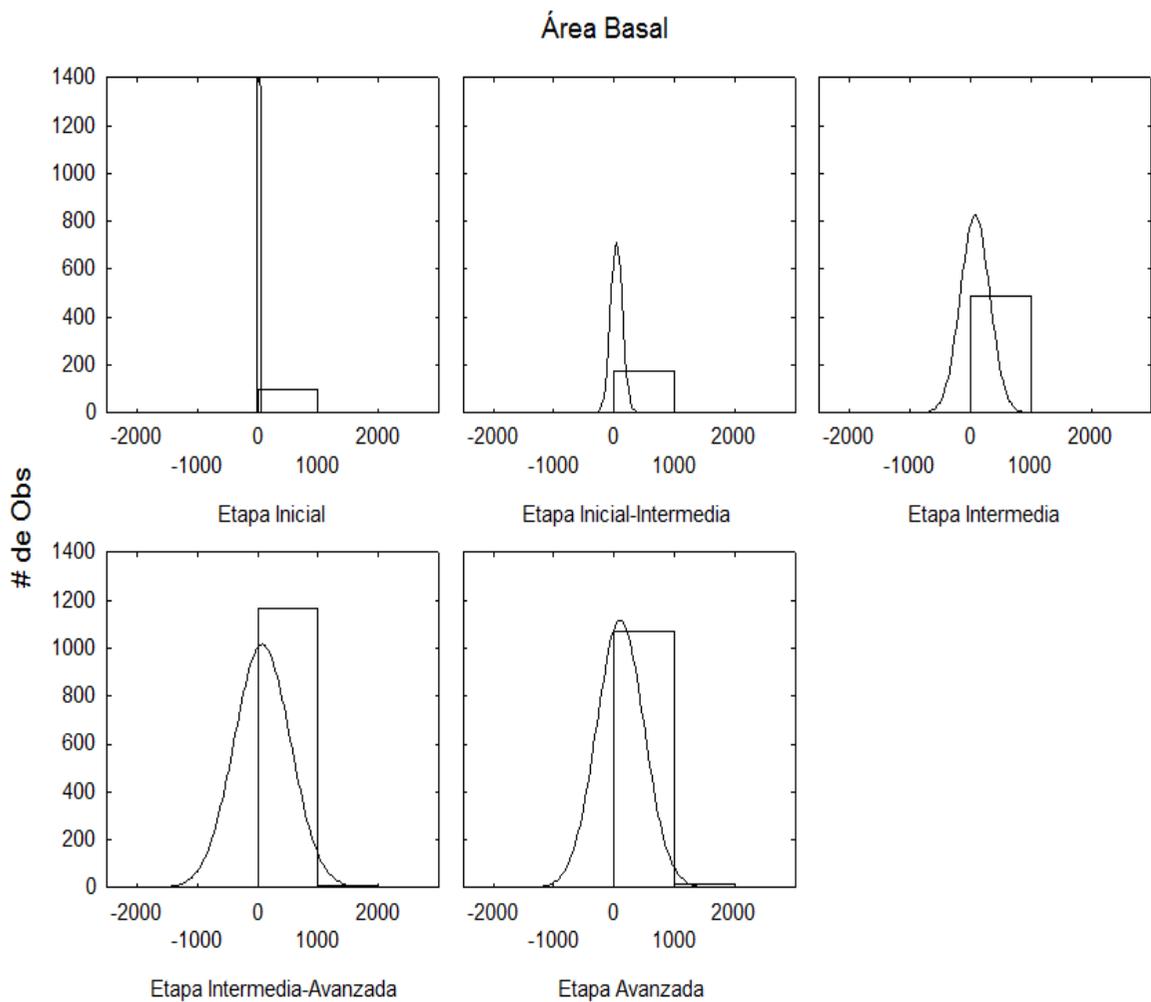
Etapas	Cobertura (%)	Riqueza (# Spp)	Altura máx. (cm)
A) Inicial	0 (0) <sup>CDE</sup>	3.3 (1.4) <sup>CDE</sup>	62.1 (32.1) <sup>CDE</sup>
B) Inicial-intermedia	33.9 (21.9) <sup>E</sup>	7.3 (3.6) <sup>DE</sup>	314.3(162.4) <sup>E</sup>
C) Intermedia	45.7 (17)	11.1 (3.9)	503.5(244.8) <sup>E</sup>
D) Intermedia-avanzada	59.2 (18.4)	19.1 (5.3)	569.4(195)
E) Avanzada	63.8 (16)	19.4 (6.2)	888.3(117.8)

Para la cobertura de dosel, el estadístico de comparación de Kruskal-Wallis fue de ( $H=37.81$ ,  $P < 0.001$ ). El análisis *post-hoc* indicó que los contrastes que mostraron diferencia significativa ( $P < 0.001$ ) fueron cuando comparamos a la etapa avanzada (la cual tuvo los mayores valores de cobertura) contra la etapa inicial y la etapa inicial-intermedia. Otra comparación que mostró diferencia significativa fue entre la etapa intermedia-avanzada y la etapa inicial. Por último la etapa intermedia mostró diferencia significativa con la etapa inicial. El resto de combinaciones no mostraron diferencias estadísticamente significativas.

Para la riqueza, también existieron diferencias significativas entre etapas (Kruskal-Wallis  $H=42.3, P<0.001$ ). El análisis *post-hoc* indicó que los contrastes que mostraron diferencias significativas ( $P<0.001$ ) fueron cuando comparamos a la etapa avanzada (la cual tuvo los valores más altos de riqueza) contra la etapa inicial e inicial-intermedia. Otra comparación que mostró diferencia significativa fue entre la etapa intermedia-avanzada contra la etapa inicial-intermedia y la intermedia. Por último la etapa intermedia mostró diferencia significativa al ser comparada contra la etapa inicial. El resto de las comparaciones no mostraron diferencias estadísticamente significativas.

Por su parte para la altura máxima, el estadístico también mostró diferencias significativas (Kruskal- Wallis  $H=43.54, P<0.001$ ). El análisis *post-hoc* mostró que la etapa inicial presenta la menor altura, siendo estadísticamente diferente con casi todas las etapas, con excepción de la etapa inicial-intermedia. La etapa avanzada también mostró diferencia significativa con la etapa intermedia e inicial. El resto de las comparaciones no mostraron diferencias estadísticamente significativas.

Otra de las características que típicamente cambia en relación al avance de la sucesión es la frecuencia de área basal. Para esta variable encontramos un aumento paulatino en la frecuencia del área basal conforme aumenta la etapa sucesional. Todas las comparaciones resultaron estadísticamente significativas ( $H =102.3, p <0.0001$ ) (Figura 5).



**Figura 5:** Frecuencia que muestra para cada etapa sucesional el número de observaciones asociadas las categorías de área basal. La curva indica el grado de apuntamiento y la distribución normal esperada y la barra indica el número de individuos (frecuencia) asociados al área basal.

### 6.3.-Diversidad alfa $\alpha$

Como se ha señalado, se observa una relación positiva entre la riqueza y abundancia conforme avanza la secuencia sucesional. Esto es congruente con el análisis del índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ), los cuales también mostraron este mismo patrón (Tabla 4).

**Tabla 4:** Resumen del análisis de número de individuos, riqueza, índice de diversidad (Shannon) y equidad de cada etapa sucesional.

<b>Etapa sucesional</b>	<b>N° individuos</b>	<b>Riqueza</b>	<b>Shannon</b>	<b>Equidad</b>
Inicial	96	14	2.13	0.8081
Inicial-Intermedia	175	41	3.14	0.8464
Intermedia	495	45	2.93	0.7705
Intermedia Avanzada	1175	61	2.99	.7279
Avanzada	1092	75	3.31	0.7661

El valor de diversidad mayor fue registrado para la etapa avanzada, mientras que el valor más bajo fue en la etapa inicial. La mayoría de los contrastes mostraron diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) con la excepción de la etapa inicial contra la etapa avanzada ( $P > 0.05$ ,  $\Delta = -1.17$ ). El otro contraste que mostró diferencia significativa fue entre la etapa intermedia vs la etapa intermedia-avanzada ( $P > 0.05$ ,  $\Delta = -0.05$ ).

**Tabla 5:** Contraste entre los índices de diversidad alfa de cada una de las etapas sucesionales. En la diagonal se presenta el valor de H'. Sobre la diagonal la significancia del contraste y por debajo de la diagonal, el valor del estadístico Delta (Solow 1993). S/D si hay diferencias significativas (P<0.05) y N/D no hay diferencias significativas (P>0.05).

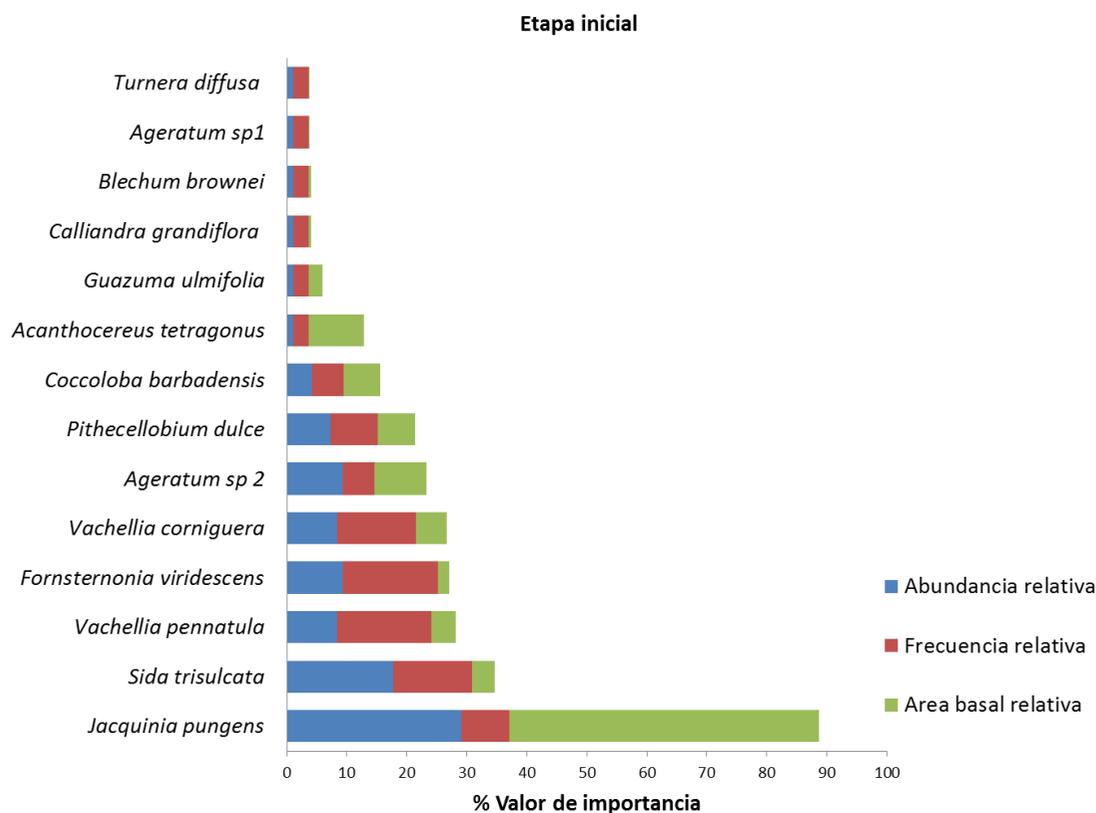
Diversidad alfa	E. inicial	E. inicial intermedia	E. intermedia	E. intermedia-avanza	E. avanzada
E. inicial	2.13	S/D	S/D	S/D	N/D
E. Inicial - intermedia	D=-1.00	3.14	S/D	S/D	S/D
E. intermedia	D=-0.80	D=0.2063	2.93	N/D	S/D
E. Intermedia avanzada	D=-0.85	D=0.1471	D=-0.05	2.99	S/D
E. avanzada	D=-1.17	D=-0.16	D=0.37	D=-0.31	3.31

#### 6.4.-Índice de Valor de Importancia (IVI) entre etapas sucesionales.

##### 6.4.1. Etapa inicial

En la etapa inicial se encontraron 14 especies leñosas. La especie *Jacquinia pungens* fue la que tuvo el mayor IVI, siendo su área basal relativa la que aportó el mayor porcentaje. El segundo lugar está representado por *Sida trisulcata*, la cual tiene una alta contribución al IVI por su alta abundancia relativa. El tercer lugar correspondió a *Vachellia pennulata*, la cual contribuye en mayor proporción por su frecuencia relativa. Otras especies con IVI altos fueron *Fornsteronia viridescens* y *Vachellia cornígera*. Estas 5 especies acaparan dos tercios del IVI total para esta etapa. En esta etapa encontramos especies típicamente

facilitadoras en la zona como: *Pithecellobium dulce*, *Coccoloba barbadensis* y *Acanthocereus tetragonus* (figura 6).



**Figura 6:** Valor de Importancia Relativo para las especies registradas en la etapa inicial.

#### 6.4.2.- Etapa inicial-intermedia

Para esta etapa se registraron 41 especies. Las especies con mayor IVI fueron *C. barbadensis*, *Opuntia spp.* y *S. mexicana* las cuales representan un tercio del total del IVI para esta etapa y sus contribuciones destacan también por sus áreas basales. Otras especies importantes fueron *V. cornigera*, *P. dulce*, *A. tetragonus* (figura 7). En esta etapa 33 especies contribuyen con menos del 5% al IVI.

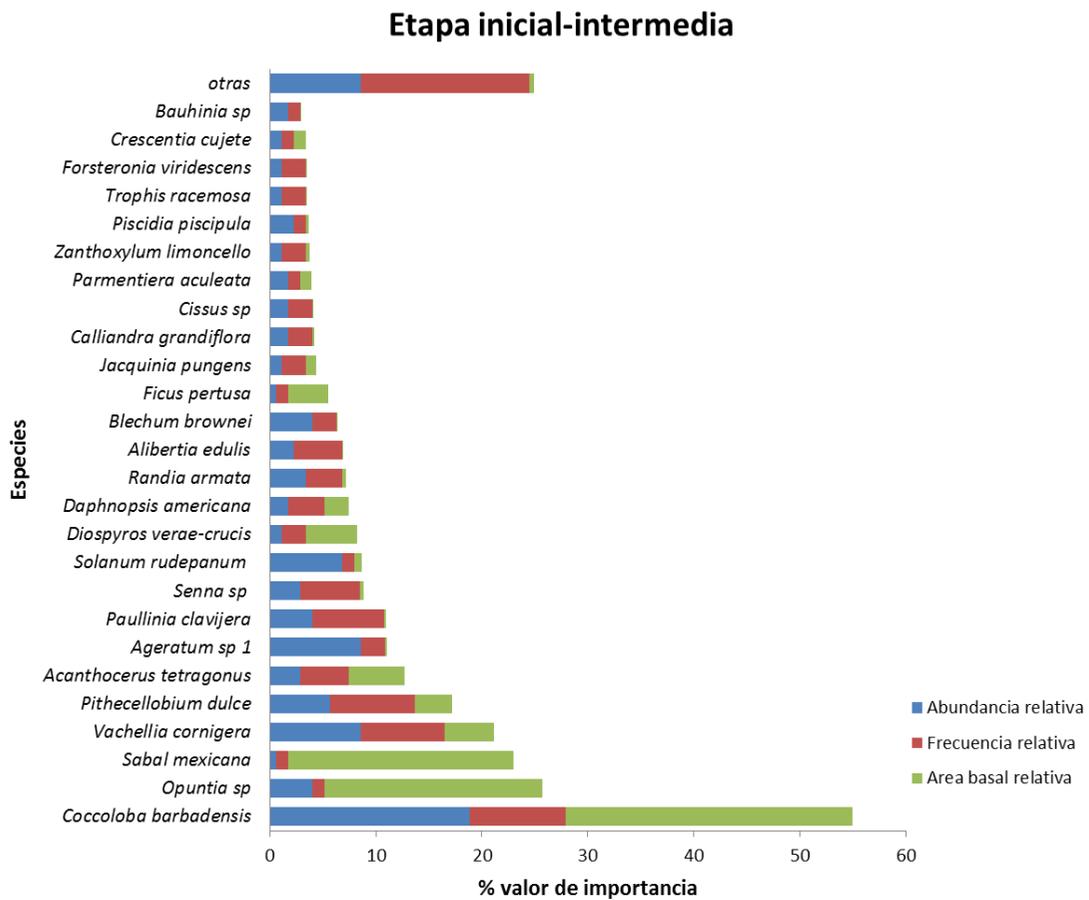
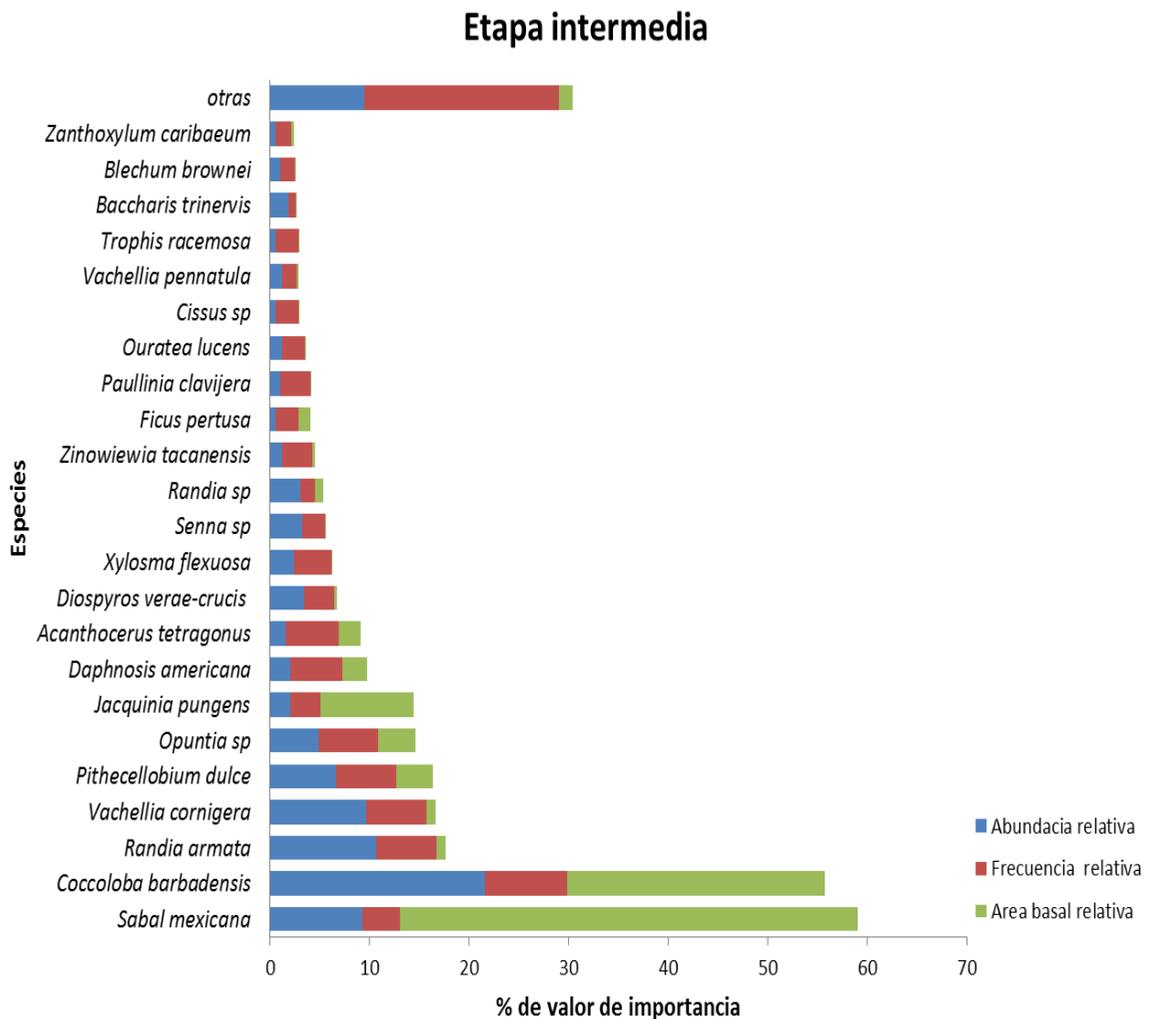


Figura 7: Valor de Importancia Relativo para las especies registradas en la etapa inicial-intermedia.

#### 6.4.3.- Etapa intermedia

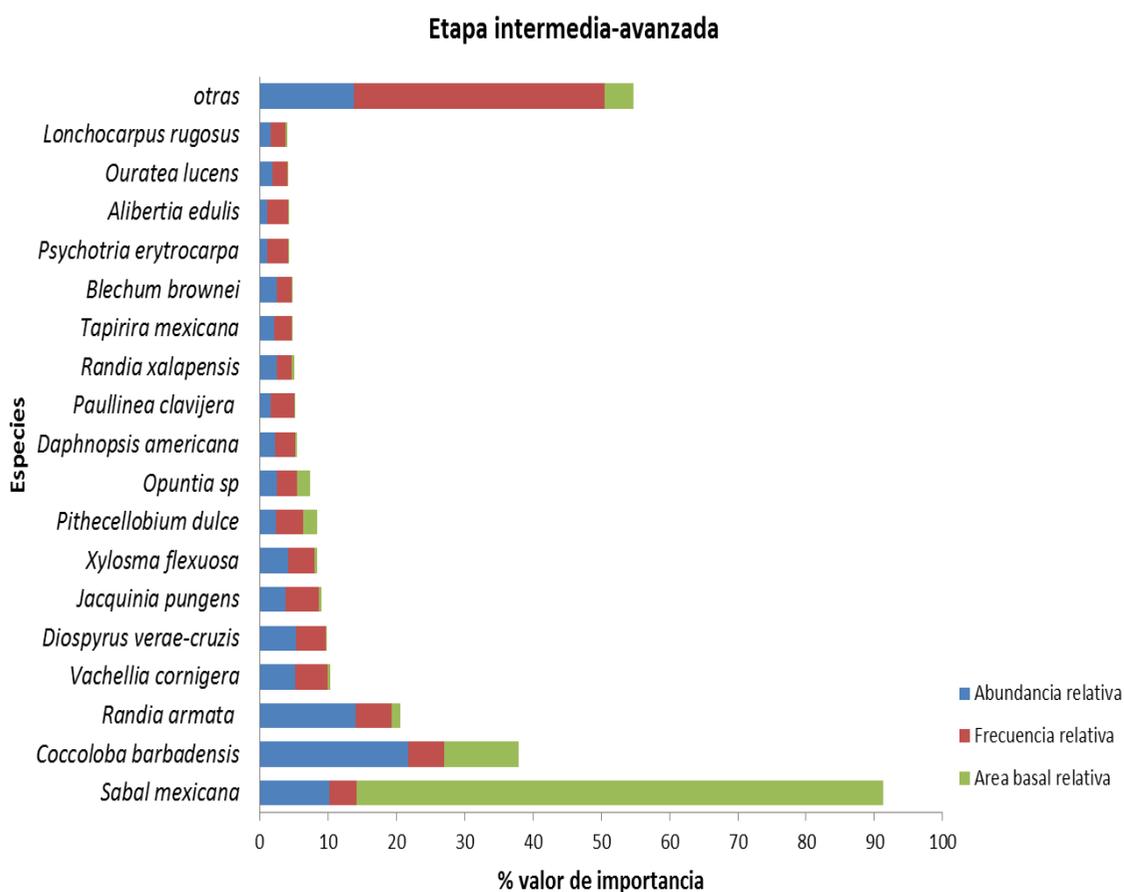
En esta etapa se registraron 45 especies. Las especies más importantes fueron *S. mexicana* y *C. barbadensis*, las cuales contribuyen con más de un tercio del IVI, siendo su área basal las que más aporta. Otras especies importantes fueron *Randia armata*, *V. cornigera*, y *P. dulce* (Figura 8).



**Figura 8:** Valor de Importancia Relativo para las especies registradas en la etapa intermedia.

#### 6.4.4.- Etapa intermedia-avanzada

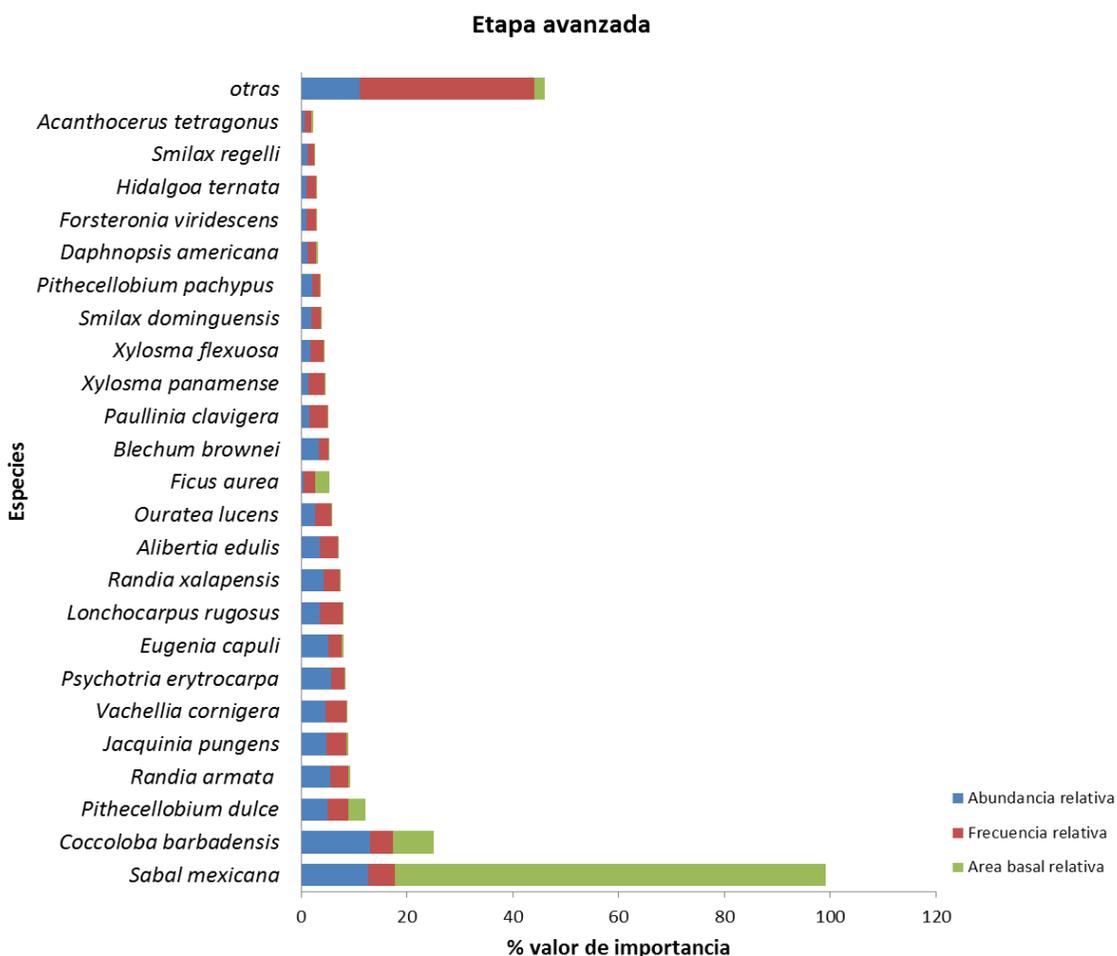
En esta etapa se registraron 61 especies. Una vez más *S. mexicana* es la especie más importante al contribuir casi un tercio del IVI total, este alto valor se explica por su contribución en área basal relativa. La segunda especie corresponde a *C. barbadensis*, quien junto con la anterior especie representan más de la mitad del total del IVI (Figura 9).



**Figura 9:** Valor de Importancia Relativa para las especies registradas en la etapa intermedia-avanzada.

#### 6.4.5.- Etapa avanzada

En esta etapa se registraron 75 especies. *Sabal mexicana*, *C. barbadensis* y *Pithecellobium duce* fueron las especies que contribuyeron mayormente al IVI de esta etapa (figura 10). En esta etapa 72 especies contribuyeron con menos del 10% del IVI.



**Figura 10:** Valor de Importancia Relativo para las especies registradas en la etapa intermedia-avanzada

### 6.5.-Diversidad beta $\beta$

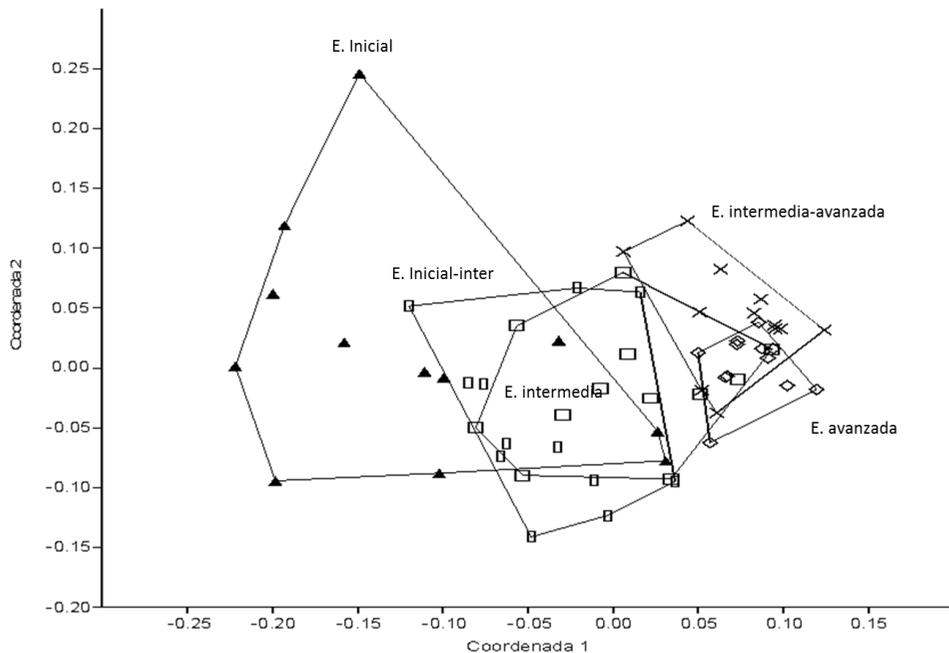
El contraste entre pares del índice de Morisita mostró un mayor número de especies compartidas entre la etapa intermedia y etapa intermedia-avanzada, así como la etapa avanzada y la etapa intermedia-avanzada con 26 especies compartidas y un índice de similitud de 0.909. Los sitios más disimiles fue la etapa inicial con la intermedia-avanzada y avanzada (Tabla 6).

**Tabla 6:** Matriz con los valores de similitud (índice de Morisita). La diagonal muestra el número de especies de cada etapa, por arriba de la diagonal el número de especies compartida entre los pares y por debajo de ella el índice de similitud.

Diversidad $\beta$	E. inicial	E. inicial-intermedia	E. intermedia	E. intermedia-avanzada	E. avanzada
E. inicial	14	11	10	8	9
E. inicial-intermedia	0.231	41	25	29	25
E. intermedia	0.254	0.787	45	32	31
E. intermedia-avanzada	0.218	0.714	0.936	61	46
E. avanzada	0.269	0.606	0.774	0.815	75

### 6.5.1.-Comparación de la composición en cada etapa sucesional.

Al realizar un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) y construir una configuración en tres dimensiones, permitió determinar de manera gráfica la separación entre las etapas sucesionales. Utilizando como matriz de correlación al índice de Bray-Curtis y un nivel de estrés del 0.189, se observa una tendencia a la agrupación en etapas de sucesión. La etapa inicial muestra mayor dispersión, la cual disminuye conforme nos acercamos a etapas sucesionales más avanzadas (figura 12).



**Figura 11:** Análisis Multidimensional No Métrico (NMDS), mediante índice de Bray-Curtis para las unidades de muestreo de cada etapa sucesional. Nivel de estrés (.189).

Para determinar si existen diferencias en la composición y la abundancia relativa entre las etapas sucesionales, se aplicó una prueba de similitud (ANOSIN). Dicho análisis mostró un claro contraste en la composición de las especies a lo largo de la cronosecuencia ( $R_{\text{global}}=0.43$ ,  $P<0.0001$ ). Cada uno de los contrastes de pares mostraron diferencias significativas ( $P<0.0001$ ) es decir, todas las etapas de sucesión difieren entre sí en términos de su composición.

Para determinar cuáles son las especies que contribuyen a la disimilitud entre etapas sucesiones, se realizó un análisis SIMPER, el cual mostró una disimilitud en global del 87%. Veinte especies explican el 75% de la disimilitud total entre las etapas, de las cuales *Coccoloba barbadensis*, *Sabal mexicana*, *Randia armata* contribuyen con el 30% es decir la presencia/abundancia de estas especies logra diferenciar las etapas sucesionales (Tabla 7).

**Tabla 7:** Especies que contribuyen con el 75% de la disimilitud global entre todas las etapas sucesionales (SIMPER general).

Taxon	Disimilitud (promedio)	Contrib. %	Acumulativo %
<i>Coccoloba barbadensis</i>	12.29	14.24	14.24
<i>Sabal mexicana</i>	7.526	8.72	22.96
<i>Randia armata</i>	6.771	7.845	30.81
<i>Vachellia cornigera</i>	5.492	6.364	37.17
<i>Jacquinia pungens</i>	4.125	4.779	41.95
<i>Pithecellobium dulce</i>	3.598	4.169	46.12
<i>Diospyros verae-crucis</i>	2.506	2.903	49.02
<i>Opuntia sp</i>	2.421	2.806	51.83
<i>Blechum brownei</i>	2.329	2.699	54.53
<i>Eugenia capuli</i>	2.036	2.359	56.89
<i>Xylosma flexuosa</i>	2.028	2.35	59.24
<i>Sida trisulcata</i>	1.749	2.027	61.26
<i>Randia xalapensis</i>	1.658	1.921	63.19
<i>Senna sp</i>	1.595	1.849	65.03
<i>Daphnopsis americana</i>	1.564	1.812	66.85
<i>Psychotria erythrocarpa</i>	1.489	1.726	68.57
<i>Forsteronia viridescens</i>	1.473	1.707	70.28
<i>Ouratea lucens</i>	1.454	1.684	71.96
<i>Lonchocarpus rugosus</i>	1.438	1.666	73.63
<i>Alibertia edulis</i>	1.409	1.633	75.26

Al contrastar pares de etapas sucesionales encontramos que la máxima disimilitud fue entre la etapa inicial y el resto de las etapas. Las principales especies que contribuyen en esta disimilitud fueron *C. barbadensis* y *V. cornigera* (Tabla 8).

**Tabla 8:** Matriz que resume el contraste SIMPER entre los pares de etapas sucesionales. Por debajo de la diagonal se muestran las especies que genera el 35% de la disimilitud entre los grupos; por arriba de la diagonal se muestra el porcentaje de similitud entre ellos.

	<b>inicia</b>	<b>inicial-intermedia</b>	<b>intermedia</b>	<b>intermedia-avanzada</b>	<b>avanzada</b>
<b>inicia</b>		91.1	92.51	95.86	95.42
<b>inicial-intermedia</b>	<i>J. pungens</i> <i>C. barbadensis</i> <i>V. cornigera</i> <i>S. trisulcata</i>		83.3	88	91.3
<b>intermedia</b>	<i>C. barbadensis</i> <i>V. cornigera</i> <i>R. armata</i>	<i>C. barbadensis</i> <i>V. cornigera</i> <i>R. armata</i>		74	81
<b>intermedia-avanzada</b>	<i>R. armata</i> <i>C. barbadensis</i>	<i>R. armata</i> <i>C. barbadensis</i>	<i>R. armata</i> <i>C. barbadensis</i> <i>S. mexicana</i>		69.5
<b>avanzada</b>	<i>S. mexicana</i> <i>C. barbadensis</i> <i>V. cornigera</i>	<i>S. mexicana</i> <i>C. barbadensis</i> <i>V. cornigera</i>	<i>S. mexicana</i> <i>C. barbadensis</i> <i>V. cornigera</i> <i>R. armata</i>	<i>C. barbadensis</i> <i>S. mexicana</i> <i>V. cornigera</i>	

## 7.-DISCUSIÓN.

A continuación se discutirán los resultados más relevantes de este trabajo en dos secciones. La primera se centrará en el análisis florístico de este sitio, mostrándolo como un área importante en términos de retención de diversidad vegetal. La segunda sección estará dedicada a la descripción de los patrones sucesionales que están configurando la estructura y fisonomía de la vegetación actual del palmar de *Sabal*. Finalmente, se expondrán algunas reflexiones e implicaciones de los hallazgos de esta tesis en función de la conservación y restauración de esta comunidad vegetal.

### 7.1 Caracterización florística del palmar

Para situar el palmar de *Sabal mexicana* en el contexto de los patrones generales de riqueza en el Neotrópico, se realizó una estimación de las especies potenciales en el sitio, basada en una función lineal que predice el número de especies en relación a valores conocidos de precipitación anual (PTA) (Gentry 1988). Esta expresión está definida por:  $Riqueza = 0.0488(PTA) + 10.2$ . Al sustituir esta función con la precipitación media anual de la zona de estudio (1302.2 mm), la predicción fue de 73 especies con  $DAP \geq 1\text{cm}$ . Si bien esta estimación no puede ser comparada (por diferencias metodológicas) con riqueza total de la zona (111 spp.), sí es útil cuando comparamos la riqueza que hay en cada etapa sucesional, cuyo esfuerzo de muestreo es comparable (aunque ligeramente mayor) al ocupado por Gentry (2 cuadros extras de  $100\text{m}^2$ ). El número predicho por la función de Gentry (73 spp.) es apenas mayor que el número de especies encontradas en la etapa intermedia-avanzada (61 spp.) y es superado por las especies registradas en la etapa avanzada (75 spp.). Estos hallazgos nos señalan que a pesar de los fuertes impactos antrópicos en la zona, aún se sigue manteniendo una importante diversidad vegetal, incluso mayor de la que esperamos en función de la precipitación. Asimismo este análisis sitúa al palmar como un sistema que obedece a los grandes patrones de riqueza vegetal en el Neotrópico.

Como se señaló en la sección de resultados, este estudio registró 111 especies (84 géneros, 44 familias), las cuales son en su mayoría de bosque tropical húmedo (e.g. *Ficus* spp, *Trophis* spp, *Pseudolmedia* spp.) y de bosque tropical seco (e.g. *Jacquinia pungens*, *Tabebuia rosea*, *Erythroxylum areolatum*), así como algunos elementos de características

xerófilas (*Acanthocereus tetragonus*, *Opuntia* spp, *Hylocereus* spp.). Estos hallazgos son compatibles con los muestreos florísticos realizados por López y Dirzo (2007) quienes indican la misma afinidad vegetal.

El presente estudio logró identificar un mayor número de especies en comparación con los estudios previos en la zona (con esfuerzos de muestreo similares). Por ejemplo, Hernández (2010) reportó 58 spp. (en 31 familias), mientras que López y Dirzo (2007) reportan 81 spp. (45 familias). Estas diferencias radican en el hecho de que López y Dirzo (2007) se enfocaron en el contraste de la matriz antropizada contra las zonas conservadas, mientras que Hernández (2010) caracterizó principalmente la vegetación secundaria. A diferencia de lo realizado por estos autores, el presente estudio permitió abarcar gran parte de la variación de las unidades del paisaje, con lo que logramos registrar un mayor número de especies.

A pesar de que este trabajo puede ser un referente de la diversidad vegetal de la zona, los estimadores ocupados predicen un déficit en el registro de la riqueza. Para el caso de la curva general, los modelos predicen alrededor de un 20% más de las especies registradas, esto se ve aún más claro en los valores de Chao 1 y Chao 2. No obstante, estos estimadores son extremadamente sensibles a especies que aparece en una o dos muestras (singletons y doubletons), cuya frecuencia en nuestros registros fue alta (22 y 10 spp. respectivamente) y por lo cual se puede explicar la “carencia” de especies en el muestreo. Si bien, la sensibilidad de los estimadores a especies únicas puede explicar el déficit (tanto totales como por etapa), es importante señalar que el inventario florístico para la zona no debe darse por terminado y que son necesarios más estudios con un enfoque estrictamente florístico. Estos estudios deben considerar muestreos todo el año, con microrelieves contrastantes, así como considerar todas las formas de vida presente en la zona (*e.g.* epífitas), para así tener un listado florístico final para la zona.

En este trabajo las familias mejor representadas fueron la Fabaceae, Moraceae y Asteraceae. En general estas familias, son las que dominan taxonómicamente los bosques que han pasado por algún proceso de antropización como la de roza, tumba y quema (Levy 1991, Cruz 2000, Ceccon *et al.* 2002, Levy *et al.* 2006) y sitios tropicales algún tipo de manejo (González-Iturbe *et al.* 2002; Romero-Duque *et al.* 2007). Algunos autores (Gillespies *et al.*

2000, Godínez-Ibarra y López-Mata 2002; Gonzáles-Iturbe *et al.* 2002) han señalado que la presencia y dominancia de la familia Fabaceae en algunas de las categorías de edad y bosque primario, puede favorecerse por su gran capacidad de reproducirse a partir de rebrotes, así como una gran capacidad de fijar nitrógeno lo cual es compatible con nuestros hallazgos. También la presencia de esta familia puede estar influenciada por la resistencia de las semillas al fuego (Miller y Kauffman 1998). Otro punto interesante es la predominancia de especies heliófilas con estructuras para resistir el ramoneo por el ganado y estrés hídrico (*e.g. Vachellia cornígera, Jacquinia pungens, Randia spp.*), tales como espinas y hojas esclerófilas lo cual favorece su establecimiento y desarrollo, en zonas con una alta actividad ganadera y manejo por fuego.

Finalmente se encontró que la zona es depositaria de dos especies de Zamiaceae valoradas por la NOM-059-ECOL- 2010 como especies en protección, siendo este un factor más para considerar la importancia del sitio en términos de resguardo de especies vegetales.

## **7.2 Estructura y patrones sucesionales.**

En general, nuestros resultados indicaron que la selección de categorías sucesionales (cronosecuencia) fueron correctas, ya que muchos de los parámetros estructurales mostraron un aumento gradual conforme avanzaba la edad de la categoría sucesional. En general, los cambios más frecuentes ocurridos durante la sucesión están asociados al incremento en la altura del dosel, la densidad de los árboles, área basal y el incremento de la biomasa; es decir, por el incremento de la complejidad de la estructura vegetal (Guariguata *et al.*, 1997; Pena-Claros, 2003; Read y Lawrence, 2003; Saldarriaga *et al.*, 1988). Estos hallazgos muestran un alto potencial de recuperación de los atributos estructurales de la vegetación en un periodo de 15 a 25 años, esto es comparable a otros sistemas como bosques tropicales caducifolios, los cuales reportan una recuperación estructural en un periodo de 12 a 20 años (Lebrija-Trejos *et al.* 2008, Chazdon *et al.* 2011).

En términos de cobertura de dosel, se muestra un incremento que va desde 1% en las etapas iniciales, hasta un 59 y 63.8% en la etapa intermedia-avanzada y avanzada respectivamente. Este aumento en la cobertura del dosel es de gran importancia, ya que permite el establecimiento de especies tolerantes a la sombra y de lento crecimiento, típicas de zonas

de vegetación madura (Belsky *et al.* 1993, Veenendaak *et al.* 1996; Chazdon *et al.* 2007), lo cual explica el aumento de especies como *Psychotria erythrocarpa*, *Nectandra salicifolia*, *Pseudolmedia* sp., *Ouratea lucens* en la intermedia-avanzada y avanzada.

Otro parámetro cuyo incremento fue positivo en relación a la cronosecuencia fue la altura máxima. Esta alcanzó arriba de los 9m en la etapa avanzada, este valor no difirió de la etapa intermedia-avanzada, lo cual nos indica un efecto de estabilización a los 25 años aproximadamente. Asimismo, este es un valor cercano al promedio de dosel de los bosques tropicales caducifolios (Trejo y Dirzo 2002).

Finalmente y como una variable comúnmente asociada al proceso de sucesión, encontramos un aumento en el área basal conforme avanza la etapa sucesional. En las etapas últimas (etapa intermedia-avanzada y avanzada) se registró un mayor número de individuos con áreas basales por arriba de 1600cm<sup>2</sup>, es decir por arriba de los 45cm de diámetro a la altura del pecho. Esta tendencia ha sido reportada en bosques secos tropicales (González-Iturbe *et al.* 2002) y en bosques abandonados con edades de 35 años (Turner *et al.* 2001).

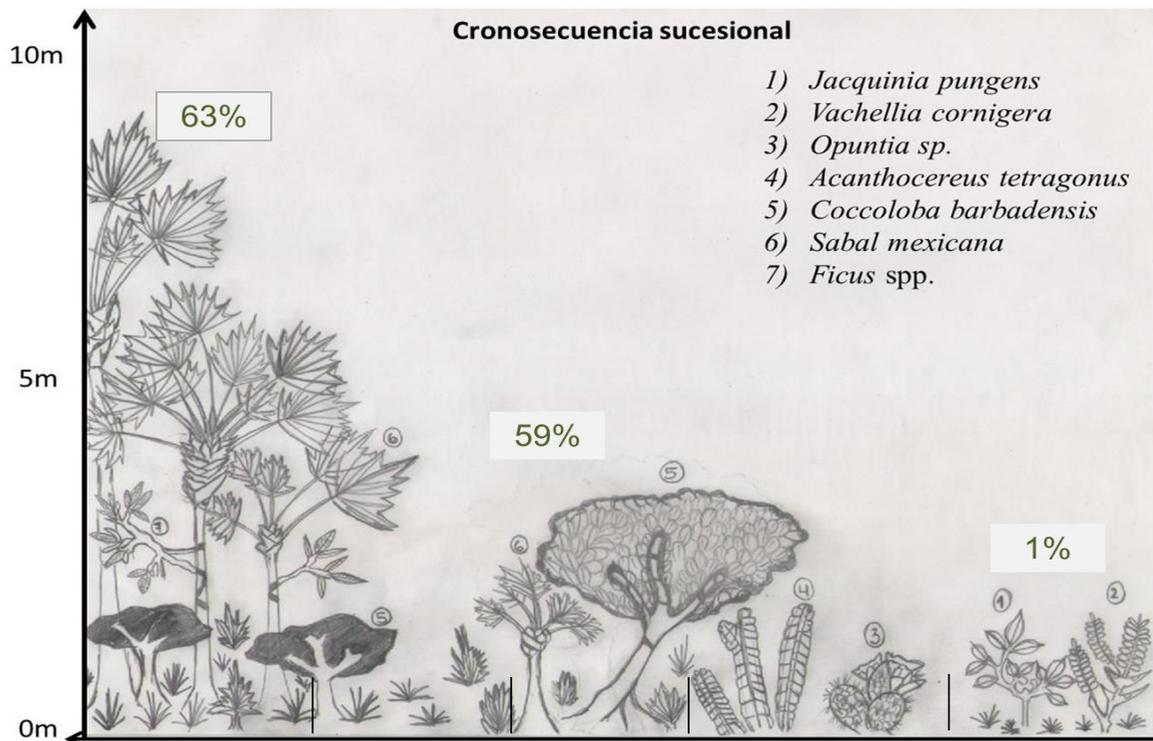
Los cambios de la estructura vienen acompañados de modificaciones en la composición, riqueza y diversidad de especies que conforman cada etapa de sucesión. Esto puede ser fácilmente mostrado a partir de los análisis de valores de importancia, los cuales están representados únicamente por especies heliófilas; por ejemplo, la fase inicial está dominada por una especie resistente al ramoneo y tolerancia al estrés hídrico (*Jacquinia pungens*), seguida de los arbustos (*Sida trisulcata* y *Vachellia pennatula*). Estas especies en pleno pastizal, empiezan a generar microambientes favorables para la llegada de otras especies, las cuales pueden ser facilitadoras y dominantes de las siguientes etapas sucesionales (*e.g.* *Coccoloba barbadenses*) (Camargo-Ricalde *et al.* 2004). El efecto facilitador de *Vachellia pennatula* ha sido reportado en otros estudios como el de Romero-Duque *et al.* (2007) quienes observaron que bajo la cobertura de plantas del género *Mimosa* en bosques secundarios, se desarrolló una mayor cantidad de especies leñosas. La otra especie facilitadora fue *Jacquinia pungens*, la cual también ha sido descrita como una especie que se caracteriza por su alto nivel de tolerancia a condiciones hídricas estresantes y facilitadora de otras especies sobretodo en selvas secas (Denslow 1987).

En la etapa inicial-intermedia, la aparición de especies como *Coccoloba barbadensis* y *Sabal mexicana*, empiezan a configurar el proceso de sucesión, sobre todo por su persistencia y formación de cobertura. Esta etapa también se ve acompañadas de otras especies resistentes al ramoneo y de naturaleza xerófila como *Opuntia* sp. y *Acanthocereus tetragonus* (además de *J. pungens* y *V. cornigera*). Es notorio que este tipo de especies se vuelven un componente funcional importante, debido a la presión ejercida por la actividad ganadera de la zona y las altas temperaturas y suelos poco drenados del pastizal. También en esta etapa, tenemos el primer registro de árboles del género *Ficus* asociados a las palmas de *Sabal mexicana*. Para la etapa intermedia el incremento de especies es notable, a pesar de que sigue siendo dominada tanto *Coccoloba barbadensis* como *Sabal mexicana*. Esta dominancia de *Coccoloba barbadensis* y *Sabal mexicana* puede ser análoga a lo ocurrido en sistemas sucesionales de bosque tropical caducifolio, los cuales han encontrado también especies de tolerancia intermedia que se distribuyen a casi todo lo largo de la sucesión (e.g. *Coccoloba liebmanii*, *Jacquinia pungens* y *Zapoteca formosa*) las cuales configuran y facilitan gran parte de los procesos de recuperación estructural (Denslow 1987).

Encontramos que en la etapa intermedia-avanzada la importancia de *Sabal mexicana* crece en función de su área basal, secundada por *Coccoloba barbadensis* la cual contribuye en términos de su abundancia. Finalmente la etapa avanzada es también dominada por *Sabal mexicana* (sobre todo por su área basal), superando casi 5 veces la contribución del valor de importancia de *Coccoloba barbadensis* (segunda más importante en la zona). A pesar de ello, la estructura que configuran estas dos especies favorecen el establecimiento de especies umbrófilas típicas de zonas primaria (e.g. *Casearia tacanensis*, *Pseudolmedia* sp y *Nectandra salicifolia*). El incremento y establecimiento de especies umbrófilas en zonas avanzadas de sucesión son similares con lo encontrado por López (2013) quien describe un incremento y establecimiento de especies umbrófilas en bosques secundarios que tiene 60 años de abandono, las cuales tuvieron afinidad a selvas medianas y altas.

En resumen, la sucesión vegetal empieza con especies facilitadoras y resistentes a las condiciones de los pastizales (ramoneo, fuego y estrés hídrico), las cuales a su vez promueven la llegada de *Coccoloba* y *Sabal*, las cuales deben su éxito a la resistencia al

fuego y herbicidas. Estas al fructificar promueven la llegada de más especies; así mismo por la asociación de las palmas de *Sabal* con especies del genero *Ficus* (ver más adelante), se aceleran los procesos de enriquecimiento de las etapas sucesionales (Figura 13).



**Figura 12:** Ilustración de las etapas sucesionales, basada en las principales especies. Se muestra el porcentaje de cobertura de dosel y la altura máxima.

Al analizar las estrategias de dispersión de la especies de la zona, observamos que la mayoría son de dispersión zoócora y anemócora. En general se ha reportado que las especies anemócoras dominan las etapas iniciales de sucesión, mientras que las zoócoras son características de etapas mayormente desarrolladas (Opler *et al.* 1980; Guevara y Laborde, 1993; Alfaro *et al.* 2001). Sin embargo desde la primera etapa encontramos la presencia de especies zoócoras (*J. pungens*, *C. barbadensis*, *P. dulce*, *A. tetragonus*) las cuales poseen, como ya se señaló, preferencias heliófilas. Una hipótesis subyacente a este análisis es que,

debido a la presencia de especies zoócoras en etapas iniciales el proceso de sucesión se acelera debido arribo de vectores de propágulos (Zamora 2013).

A lo largo de la cronosecuencia encontramos que la mayoría de las especies pertenecen al grupo de las heliófilas de vida larga. Esto es similar a lo descrito por Finegan (1992) quien documenta esta misma tendencia para bosques secundarios, en los cuales las especies umbrófilas empiezan a registrarse en etapas avanzadas de sucesión. Estos hallazgos son compatibles con nuestro estudio.

Esta relatoría que describe un profundo cambio en términos de los valores de importancia a lo largo de la cronosecuencia, es compatible con los resultados obtenidos para las métricas de diversidad y composición entre etapas sucesionales, las cuales también indican un aumento en la diversidad y número de individuos (Tabla 4). Esto fue congruente con el análisis de índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ), los cuales mostraron este mismo patrón, siendo mayor en la etapa sucesional avanzada y reduciendo su valor hacia la etapa inicial. Estos resultados son comparables con los encontrados por Hernández (2010) quien reporto un mayor valor de Shannon ( $H'$ ) para el bosque primario comparado con los parches de vegetación secundaria.

El recambio de especies entre las etapas de sucesión se mostró claramente en el análisis diversidad beta, el cual mostró afinidades que coinciden en etapas de sucesión subsecuentes. Este análisis identificó una afinidad de la etapa inicial, distancia que se va haciendo más pequeña conforme avanza el estado de sucesión, es decir se muestra un recambio gradual en las especies de cada etapas sucesional, producto del enriquecimiento de especies y aumento en la complejidad estructural de la etapa (Guariguata y Ostertag 2001, Sánchez *et al.* 2007). Así mismo, las pruebas de composición del NMDS muestran una agrupación diferencial entre las etapas, la cual se vuelve menos dispersa mientras avanza la madurez de las etapas sucesionales; es decir, disminuye la variación en la composición de especies de las etapas cercanas; esta distinción entre etapas sucesionales fue ratificada por el análisis ANOSIM. Estas tendencias fueron compatibles con lo encontrado por Hernández (2010), quien a pesar de que no realizó un estudio de cronosecuencia, logró mediante la misma técnica de conglomeración separar los parches de vegetación secundaria de los fragmentos

conservados, sin embargo el presente estudio ofrece un mayor nivel de resolución a este respecto. Finalmente, la prueba SIMPER nos reveló que a nivel global las especies que contribuyen mayormente a la diferencias en global entre etapas son *Coccoloba barbadensis* y *Sabal mexicana*. Estas mismas especies explican las diferencias desde las etapas intermedias hasta avanzadas debido al aumento gradual de la abundancia relativa de estas especies.

En general estos resultados sugieren a *Coccoloba barbadensis* como una especie clave en la modulación del proceso sucesional del palmar de *Sabal*. Esta especie tiene picos de fructificación y es muy visitada por aves dispersoras, además desarrolla un dosel cerrado el cual cambia drásticamente las condiciones microclimáticas y de acceso a nutrientes de los sitios donde se establece. Esto aunando a su alta resistencia a la desecación y ramoneo por ganado, y a que su germinación esta favorecida por el fuego (Hernández 2010) le confiere la habilidad de establecerse y prosperar en este tipo de ambientes. Su potencial uso en el planteamiento de estrategias de restauración y recuperación de funciones en la zona puede ser tema de futuras investigaciones.

La otra especie configuradora del palmar es *Sabal mexicana*, quien también poseen varias peculiaridades: su alta resistencia al fuego, ramoneo, suelos poco drenados y su alta producción de frutos atractivos para vertebrados (Zona 1990). Asimismo, su arquitectura permite la anidación de varias especies de aves frugívoras (e.g. *Melanerper* spp.) así como servir como forofitos de una alta diversidad de flora epífita y hemiepífita (Aguirre et al. 2010) muchas de ellas con síndrome de dispersión zoócora (e.g. *Hylocereus* sp. y *Ficus* spp.). Estas características biológicas, se suman a su importancia socio-económica, ya que es una palma útil para la construcción y suele ser mantenida en zonas antrópicas.

Una observación importante de la historia natural del sitio es la presencia de *Sabal* y *Ficus*, el cual tiene el potencial de jugar un papel importante en la dinámica sucesional de la comunidad estudiada, sobre todo cuando esta asociación se encuentra en palmas remanentes dentro de la matriz ganadera. En este estudio se registró esta asociación a partir de la segunda etapa sucesional (1 individuos, aunque con alta área basal), el cual está establecido en una palma remanente. La frecuencia de aparición de *Ficus* aumenta en función de la etapa

sucesional, llegándose a encontrar hasta 14 individuos y 6 especies en 0.12 ha. Este género ha sido frecuentemente referido como clave para los ecosistemas tropicales (Terborgh 1986), así como importante para los procesos de regeneración (Guevara y Laborde 1993, Galindo-González et. al. 2000). Estos árboles se establecen tomando como forofito a las palmas de *Sabal mexicana* y debido a su constante oferta de siconos (Milton et al. 1982), que son dispersados por aves y murciélagos. Esto, junto con la presencia de *Sabal* y *Coccoloba* explica presencia de plantas zoócoras, las cuales representan más del 50% de total de las especies y del acelerado reclutamiento de especies (Zamora 2013). Esta asociación entre *Sabal* y *Ficus* es común como elementos aislados en los pastizales, en donde se reporta que el 46% de las palmas están asociadas con *Ficus* (Lopez y Dirzo *en revisión*) aumentando la probabilidad de llegada de semillas y detonando procesos de sucesión.



**Figura 13:** El género *Ficus* y su asociación con las palmas de *Sabal*, son un componente importante en la configuración del paisaje de la zona y juega un importante papel a nivel de reclutamiento de especies y proceso sucesional.

A pesar de que este estudio se ha basado en un área con una fisonomía particular; existen áreas que tienen patrones similares de sucesión. Un ejemplo ocurre en la zona del pantanal de Brasil, en donde existen áreas dominadas por palmas (*Attalea phalerata*) asociadas a plantas del género *Ficus* (especialmente *Ficus pertusa*) (Alho, 2008). Esta zona es altamente diversa y tiene una configuración de islas (localmente llamadas domos), la cual asemeja en

términos fisionómicos al palmar de *Sabal mexicana*.

Alho (2008) señala que mucha de la dinámica de sucesión en presencia de palmas puede estar asociada a las condiciones causadas por el microrelieve, las cuales ocasiona diferencias en los patrones de inundación, siendo este último el factor el que determina la configuración vegetal de la zona. Este mismo patrón puede ser encontrado en zonas como los llanos de Venezuela, en donde la asociación de la palma *Copernicia tectorum* con varias especies de *Ficus* y las constantes inundaciones, son factores que configuran la vegetación del sitio. Si bien es cierto que en el palmar de *Sabal mexicana* ocurren inundaciones periódicas (y posiblemente en algunas zonas se module la sucesión), este no es el caso de nuestras unidades de estudio, ya que al parecer el fuego y el manejo ganadero local dirigen directamente las características de las especies al inicio del gradiente sucesional, el cual como ya lo hemos mencionado dependen de especies que soportan condiciones ambientales (temperatura, compactación de suelo) y procesos antropogénicos.

### **7.3.-Consideraciones finales**

En resumen los resultados de este estudio evidencian numerosas particularidades florísticas y una interesante dinámica de sucesión. Entre las particularidades de la zona destacan: a) la riqueza de especies (111 especies), que es incluso mayor que la riqueza de muchas zonas tropicales secas (c.f. Trejo y Dirzo 2002), b) la alta presencia de especies heliófilas, con adaptaciones anti-forrajeo y dispersión zoócora, las cuales promueven el establecimiento de otras especies y enriquecimiento progresivo a través de las etapas sucesionales; c) la particular fisonomía otorgada por la alta densidad de *Coccoloba barbadensis* y *Sabal mexicana*, la cual sirve de forofito de al menos seis especies de *Ficus*.

Es destacable que la zona de estudio, a pesar de estar fuertemente afectado, puede mantener su propia dinámica y una alta capacidad de retener riqueza florística; es decir exhibe una resiliencia ecológica. A pesar de ello es importante desarrollar estrategias que permitan asegurar la persistencia de esta asociación vegetal, la cual como se ha mencionado tiene una configuración particular. Una de las estrategias para promover esta dinámica natural, es el mantenimiento de *Coccoloba barbadensis* y de palmas con *Ficus* dentro de las matrices de pastizales. Estas especies tienen la ventaja ser compatibles con los usos y costumbres

locales, ya que son aprovechadas para la extracción de hojas y al mismo tiempo generar núcleos de sucesión. Esta estrategia es viable debido a que es referida por los habitantes locales, pero no del todo extendida.

Como reflexión final del trabajo, se deben revalorar las áreas que aparentemente no tienen importancia biológica, ya que muchas veces estas mantienen una alta diversidad y sobre todo son sitios importantes para el estudio de procesos ecológicos.

## 8.-CONCLUSIONES

- En 6000 m<sup>2</sup> registramos 3033 individuos, agrupados en 111 especies, 84 géneros y 44 familias en 0.6ha. Las familias mejor representadas fueron la Fabaceae (12 spp.), Moraceae (10 spp.) y Asteraceae (7 spp.). En cuanto a los géneros mejor representados encontramos a *Ficus* (6 spp.) y *Smilax* (4 spp.).
- Las especies mayormente representadas (en número de individuos) en la zona fueron: *Sabal mexicana*, *Coccoloba barbadensis*, *Randia armata* y *Ficus* spp., que en conjunto confieren la fisonomía particular al palmar de *Sabal* de la zona.
- Las etapas sucesionales están dominadas por especies heliófilas perennes de bosque húmedo y bosque seco, con síndrome de dispersión zoocórica. A partir de la etapa inicial-intermedia las especies más importantes son *Sabal mexicana* y *Coccoloba barbadensis*.
- Los atributos de estructura (altura máxima, cobertura de dosel, área basal), así como de riqueza y diversidad mostraron una relación positiva con el avance en la sucesión.
- La composición de las etapas sucesionales son distinguibles entre sí. Las etapas iniciales son variables y empiezan a estabilizarse en etapas avanzadas sobre todo por el aumento en el número de individuos de *Sabal mexicana*, *Coccoloba barbadensis*, lo cual está asociado al enriquecimiento por la llegada de especies zoócoras.
- Los datos sugieren que la sucesión vegetal empieza con especies resistentes a las condiciones de los pastizales (ramoneo, fuego y chapeo), las cuales a su vez promueven la llegada de *Coccoloba* y *Sabal*, especies que deben su éxito a la resistencia al fuego, chapeo, ramoneo y herbicidas. *Coccoloba* y *Sabal* al proliferar facilitan la propagación de ellas mismas y a su vez la llegada de más especies; así mismo, por la asociación entre palmas de *Sabal* con especies del género *Ficus*.
- Estudios sobre la dinámica sucesional en ambientes antropizados deben ser mayormente promovidos, ya que pueden dar pautas sobre la implementación de estrategias en favor de la recuperación del capital natural.

## 9.-APÉNDICES.

**Apéndice 1-** Listado florístico del palmar de *Sabal mexicana* al sur de Veracruz. Listado basado en las clasificaciones taxonómicas del Missouri Botanical Garden.

Especie	Familia	Forma de vida	Fenología	Tipo de Dispersión	Estrategia de Establecimiento
<i>Blechum brownei</i> Juss.	Acanthaceae	Hierba	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Achatocarpus nigricans</i> Triana	Achatocarpaceae	Árbol	Caducifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Celosia</i> sp.	Amaranthaceae	Hierba	Caducifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Tapirira mexicana</i> Marchand	Anacardiaceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Annona glabra</i> L.	Annonaceae	Árbol	Perennifolia	Anemocoría	umbrofila
<i>Allamanda cathartica</i> L.	Apocynaceae	Bejuco	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Forsteronia viridescens</i> S.F. Blake	Apocynaceae	Bejuco	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Matelea pilosa</i> (Benth.) Woodson	Apocynaceae	Bejuco	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Sarcostemma elegans</i> Decne.	Apocynaceae	Hierba	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Tabernaemontana alba</i> Mill.	Apocynaceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	umbrofila
<i>Thevetia peruviana</i> K. Schum.	Apocynaceae	Arbusto	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Sabal mexicana</i> Mart.	Arecaceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Ageratum</i> sp 1	Asteraceae	Hierba	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Ageratum</i> sp 2	Asteraceae	Hierba	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Baccharis trinervis</i> Pers.	Asteraceae	Arbusto	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Baltimora recta</i> L.	Asteraceae	Hierba	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Hidalgoa ternata</i> La Llave	Asteraceae	Bejuco	Perennifolia	Anemocoría	umbrofila
<i>Mikania cordifolia</i> (L. f.) Willd.	Asteraceae	Bejuco	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Mikania odoratissima</i> Urb.	Asteraceae	Arbusto	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Arrabidaea</i> sp.	Bignoniaceae	Bejuco	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla

<i>Crescentia cujete</i> L.	Bignoniaceae	Árbol	Perennifolia	Barocoría	Heliofíla
<i>Parmentiera aculeata</i> (Kunth) Seem	Bignoniaceae	Árbol	Perennifolia	Barocoría	Heliofíla
<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC.	Bignoniaceae	Árbol	Caducifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	Boraginaceae	Árbol	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Cordia stellifera</i> I.M. Johnst	Boraginaceae	Árbol	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg	Burseraceae	Árbol	Caducifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Acanthocereus tetragonus</i> (L.) Hummelinck	Cactaceae	Arbusto	N/A	Zoocoría	Heliofíla
<i>Opuntia</i> sp.	Cactaceae	Arbusto	N/A	Zoocoría	Heliofíla
<i>Hylocereus undatus</i> (Haw.) Britton & Rose	Cactaceae	Epífitas	N/A	Zoocoría	Heliofíla
<i>Capparis acutifolia</i> Sweet.	Capparaceae	Arbusto	Caducifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Crossopetalum parviflorum</i> (Hemsl.) Lundel	Celastraceae	Arbusto	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Hippocratea</i> sp.	Celastraceae	Bejuco	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Maytenus trichotomus</i> Turcz.	Celastraceae	Arbusto	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Zinowiewia tacanensis</i> Lundell	Celastraceae	Arbusto	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Zinowiewia</i> sp.	Celastraceae	Arbusto	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Rourea glabra</i> Kunth	Connaraceae	Bejuco	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Rourea schippii</i> Standl.	Connaraceae	Bejuco	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Ipomoea variabilis</i> (Schltdl. & Cham.) Choisy	Convolvulaceae	Bejuco	Caducifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Davilla kunthii</i> A. St.-Hil.	Dilleniaceae	Bejuco	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Perrottetia</i> sp	Dipentodontaceae	Arbusto	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Diospyros verae-crucis</i> (Standl.) Standl.	Ebenaceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Erythroxylum areolatum</i> L.	Erythroxylaceae	Arbusto	Perennifolia	Anemocoría	umbrofíla

---

<i>Adelia barbinervis</i> Schltld. & Cham.	Euphorbiaceae	Árbol	Caducifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Croton suberosus</i> Kunth	Euphorbiaceae	Árbol	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Abrus precatorius</i> L.	Fabaceae	Bejuco	Caducifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Bauhinia</i> sp	Fabaceae	Árbol	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Calliandra grandiflora</i> (L'Hér.) Benth.	Fabaceae	Arbusto	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Dalbergia brownei</i> (Jacq.) Schinz	Fabaceae	Árbol	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Lonchocarpus rugosus</i> Benth.	Fabaceae	Árbol	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth	Fabaceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Pithecellobium hymenaeifolium</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Benth.	Fabaceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Pithecellobium pachypus</i> Pittier	Fabaceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Piscidia piscipula</i> (L.) Sarg.	Fabaceae	Árbol	Caducifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Vachellia cornigera</i> (L.) Seigler & Ebinger	Fabaceae	Árbol	Caducifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Vachellia pennatula</i> (Schltld. & Cham.) Seigler & Ebinger	Fabaceae	Arbusto	Caducifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Senna</i> sp	Fabaceae	Arbusto	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees	Lauraceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	umbrofíla
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Malvaceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Malvaviscus arboreus</i> Cav.	Malvaceae	Arbusto	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Sida trisulcata</i> Jacq.	Malvaceae	Arbusto	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Trichilia</i> sp	Meliaceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Ficus aurea</i> Nutt.	Moraceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Ficus lundellii</i> Standl.	Moraceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Ficus obtusifolia</i> Kunth	Moraceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla

---

---

<i>Ficus pertusa</i> L. f.	Moraceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Ficus americana</i> Aubl.	Moraceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Ficus trigonata</i> L.	Moraceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D. Don ex Steud.	Moraceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau	Moraceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Trophis racemosa</i> (L.) Urb.	Moraceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Pseudolmedia</i> sp	Moraceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	umbrofila
<i>Eugenia capuli</i> (Schltdl. & Cham.) Hook. & Arn.	Myrtaceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	umbrofila
<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg	Myrtaceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Neea stenophylla</i> Standl.	Nyctaginaceae	Árbol	Caducifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Pisonia aculeata</i> L.	Nyctaginaceae	Árbol	Caducifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Ouratea lucens</i> (Kunth) Engl.	Ochnaceae	Árbol	Perennifolia	Anemocoría	umbrofila
<i>Passiflora rubra</i> L.	Passifloraceae	Bejuco	Caducifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Passiflora serratifolia</i> L.	Passifloraceae	Bejuco	Caducifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Passiflora sexflora</i> Juss.	Passifloraceae	Bejuco	Caducifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Turnera diffusa</i> Willd.	Passifloraceae	Arbusto	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Coccoloba barbadensis</i> Jacq.	Polygonaceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Jacquinia pungens</i> A. Gray	Primulaceae	Arbusto	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Condalia velutina</i> I.M. Johnst.	Rhamnaceae	Arbusto	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Randia</i> sp.	Rubiaceae	Arbusto	Caducifolia	Zoocoría	umbrofila
<i>Alibertia edulis</i> (Rich.) A. Rich. ex DC.	Rubiaceae	Bejuco	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Chiococca alba</i> (L.) Hitchc.	Rubiaceae	Bejuco	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Psychotria erythrocarpa</i> Schltdl.	Rubiaceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	umbrofila

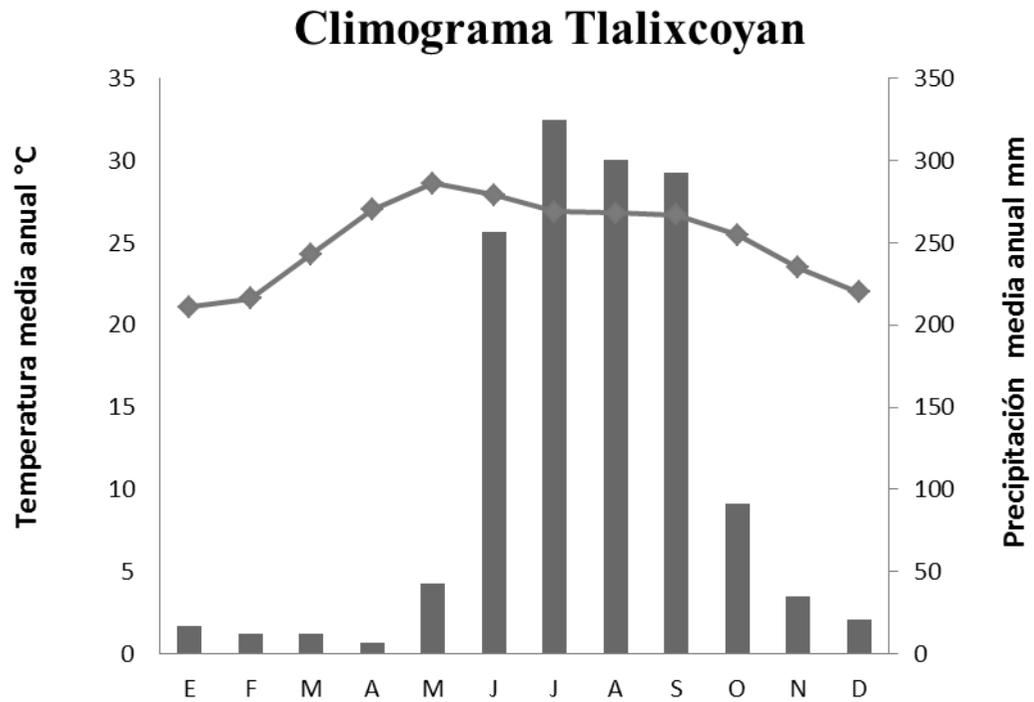
---

---

<i>Randia monantha</i> Benth.	Rubiaceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Randia armata</i> (Sw.) DC	Rubiaceae	Árbol	Caducifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.	Rutaceae	Árbol	Caducifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Zanthoxylum limoncello</i> Planch. & Oerst.	Rutaceae	Árbol	Caducifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Xylosma panamensis</i> Turcz.	Salicaceae	Arbusto	Caducifolia	Zoocoría	umbrofila
<i>Casearia tacanensis</i> Lundell	Salicaceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	umbrofila
<i>Pleuranthodendron lindenii</i> (Turcz.) Sleumer	Salicaceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	umbrofila
<i>Xylosma flexuosa</i> (Kunth) Hemsl.	Salicaceae	Árbol	Caducifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Paullinia clavigera</i> Schldtl.	Sapindaceae	Bejuco	Caducifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Sideroxylon lanuginosum</i> Michx.	Sapotaceae	Arbusto	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Sideroxylon palmeri</i> (Rose) T.D. Penn.	Sapotaceae	Arbusto	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Sideroxylon tenax</i> L.	Sapotaceae	Arbusto	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Smilax moranensis</i> M. Martens & Galeotti	Smilacaceae	Bejuco	Caducifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Smilax aristolochiaefolia</i> Mill.	Smilacaceae	Bejuco	Caducifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Smilax domingensis</i> Willd.	Smilacaceae	Bejuco	Caducifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Smilax vanilliodora</i> F.W. Apt	Smilacaceae	Bejuco	Caducifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Solanum rudepanum</i> Dunal	Solanaceae	Arbusto	Caducifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Solanum tampicense</i> Dunal	Solanaceae	Árbol	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Cestrum</i> sp.	Solanaceae	Arbusto	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Solanum nigrum</i> L.	Solanaceae	Arbusto	Perennifolia	Zoocoría	Heliofíla
<i>Daphnopsis americana</i> (Mill.) J.R. Johnst.	Thymelaeaceae	Árbol	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Cissus</i> sp	Vitaceae	Bejuco	Perennifolia	Anemocoría	Heliofíla
<i>Zamia furfuracea</i> Aiton	Zamiaceae	Arbusto	Perennifolia	Barocoría	Heliofíla

---

**Apéndice 2.-** Datos climatológicos de temperatura y precipitación de Tlalixcoyan, Ver. La temperatura y precipitación corresponden al periodo (1951-2010)( CONAGUA, 2014).



## 10.-BIBLIOGRAFIA.

- Aguirre A., Guevara R., García M. y López J. (2010). Fate of epiphytes on phorophytes with different architectural characteristics along the perturbation gradient of *Sabal mexicana* forests in Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 21(1), 6-15.
- Alho C.J.R. (2008). Biodiversity of the pantanal: response to seasonal flooding regime and to environmental degradation. *Brazilian Journal of Biology* 68: 957-966.
- Amici V., Santi E., Filibeck G., Diekmann M., Geri F., Landi S. y Chiarucci A. (2013). Influence of secondary forest succession on plant diversity patterns in a Mediterranean landscape. *Journal of Biogeography*, 40(12), 2335-2347.
- Anderson C.S. y Meikle D.B. (2006). Annual changes in structural complexity of understory vegetation and relative abundance of *Peromyscus leucopus* in fragmented habitats. *Acta Theriologica*, 51(1), 43-51.
- Assessment Millennium Ecosystem. "Ecosystems and human well-being: Wetland and water." Synthesis. Available online: [http://www.millenniumassessment.org/proxy/Document 358](http://www.millenniumassessment.org/proxy/Document%20358) (2005).
- Berry P.E. (2002). Diversidad y endemismo en los bosques neotropicales de bajura. Ecología de Bosques Neotropicales. Libro Universitario Regional, Cartago, 83-96.
- Brown S. y Lugo A.E. (1990). Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology*, 6(1), 1-32.
- Ceccon E., Olmsted I., Vázquez-Yañes C., Campos-Alvez J. (2002). Vegetación y propiedades del suelo en dos bosques tropicales secos de diferente estado regeneracional en Yucatán. *Agrociencia* 36: 621-631.
- Clark D.A., Brown S., Kicklighter D.W., Cambers J.Q., Thomlinson J.R., Ni J. y Holland E.A. (2001). Net primary production in tropical forests: an evaluation and synthesis of existing field data. *Ecol. Appl.* 11:371-389.
- Clements F.E. (1916). Plant succession: an analysis of the development of vegetation (No. 242). Carnegie Institution of Washington.
- Comisión Nacional de Agua (2014). Servicio Meteorológico Nacional.
- Colwell R. (1997). EstimateS: Robert K. Colwell.
- Connell J.H. y Slatyer R.O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111:1119-1144.
- Criscuoli I., Alberti G., Baronti S., Favilli F., Martínez C., Calzolari C., ...y Miglietta F. (2014). Carbon Sequestration and Fertility after Centennial Time Scale Incorporation of Charcoal into Soil. *PloS one*, 9(3), e91114.

- Cruz M. (2000). Estructura y aprovechamiento de vegetación secundaria en X'ch'el Sur y Anexos, ejido de la zona maya de Quintana Roo., Instituto Tecnológico de Chetumal, Chetumal, Quintana Roo. pp 175.
- Challenger A. y Soberón J. (2008). Los ecosistemas terrestres. *Capital natural de México, 1*, 87-108.
- Chan-Dzul A. M. (2010). Diversidad florística y funcional a través de una cronosecuencia de la selva mediana subperennifolia en la zona de influencia de la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México. *Agroforestería en las Américas* (CATIE).
- Chapin F.S., Walker B.H., Hobbs R.J., Hooper D.U., Lawton J.H., Sala O.E. y Tilman D. (1997). Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science, 277*(5325), 500-504.
- Chazdon R.L., Letcher S.G., Van Breugel M., Martínez-Ramos M., Bongers F. y Finegan B. (2007). Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 362*(1478), 273-289.
- Chokkalingam U.N.N.A. y De Jong W. (2001). Secondary forest: a working definition and typology. *International forestry review, 3*(1), 19-26.
- Clements F.E. (1916). Plant succession: An analysis of the development of vegetation. Carnegie Institute. Publicación número 42. Washington, DC., USA.
- Daubenmire R. (1972). Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. *The Journal of Ecology, 147*-170.
- Denslow J.S. y Guzman S.G (2000). Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *Journal of Vegetation Science, 11*(2), 201-212.
- Denslow J.S. (1987). Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics, 18*: 431-451.
- DeWalt S.J., Maliakal S.K, y Denslow J.S. (2003). Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management, 182*(1), 139-151.
- Dirzo R., Aguirre A. y López J.C. (2009). Diversidad florística de las selvas húmedas en paisajes antropizados. *Investigación ambiental, 1*(1), 17-22.
- Ellis E.C. y Ramankutty N. (2008). Putting people in the map: anthropogenic biomes of the world. *Frontiers in Ecology and the Environment, 6*(8), 439-447.
- Ewel J.J. (1977). Differences between wet and dry successional tropical ecosystems. *Geo-Eco-Trop. 1*: 103-117.
- FAO. (2009). State of the world's forest 2009. Food and Agriculture organization (FAO). Nations.

- Fearnside P.M. y Barbosa R.I. (1998). Soil carbon changes from conversion of forest to pasture in Brazilian Amazonia. *Forest ecology and management*, 108(1), 147-166.
- Ferretti M., Marchetto A., Arisci S., Bussotti F., Calderisi M., Carnicelli S., Matteucci G. (2014). On the tracks of Nitrogen deposition effects on temperate forests at their southern European range an observational study from Italy. *Glob Chang Biol*.
- Finegan B. (1992). El potencial de manejo de los bosques húmedos secundarios neotropicales de las tierras bajas: CATIE Turrialba.
- Finegan B. (1996). Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(3), 119-124.
- Foster B.L. y Tilman D. (2000). Dynamic and static views of succession: testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology*, 146(1), 1-10.
- Galindo L.C. y Martínez E. (2002). La vegetación de Calakmul, Campeche, México: clasificación, descripción y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*.
- García E. (1988). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). México: Instituto de Geografía UNAM.
- Gleason H.A. (1926). The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 7-26.
- Gómez-Pompa A. y Vázquez-Yanes C. (1974). *Studies on the secondary succession of tropical lowlands: the life cycle of secondary species*. Paper presented at the Proceedings of the First International Congress of Ecology. The Hague: International Association of Ecology.
- Gómez-Pompa, A, y Vázquez-Yanes, C. (1985). Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*, 2, 1-25.
- González-Iturbe J.A., Olmsted I. y Tun-Dzul F. (2002). Tropical dry forest recovery after long term Henequen plantation in northern Yucatan, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 167(1), 67-82.
- Gray J.S., Aschan M., Carr M.R., Clarke K.R., Green R.H., Pearson T.H., Warwick R.M. (1988). Analysis of community attributes of the benthic macrofauna of Frierfjord/Langesundfjord and in a mesocosm experiment. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, 46(1), 151-165.
- Guariguata M.R., Chazdon R.L., Denslow J.S., Dupuy J.M. y Anderson L. (1997). Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology*, 132(1), 107-120.
- Guariguata M.R. y Ostertag R. (2001). Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148(1), 185-206.

- Guevara S. y Laborde J. (1993). Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. pp. 319-338.
- Guevara S., Laborde J. y Sánchez-Ríos G. (2004). La fragmentación. *Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra*, 111-134.
- Guevara S., Laborde J. y Sánchez-Ríos, G. (2005). Los árboles que la selva dejó atrás. *Interciencia*, 30(10), 595-601.
- Guevara S., Purata S. y Van der Maarel E. (1986). The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio*, 66(2), 77-84.
- Gillespie T.W. (1999). Life history characteristics and rarity of woody plants in tropical dry forest fragment of Central America. *Journal of Tropical Ecology*. 15: 637-649.
- Godínez-Ibarra O., López-Mata. 2002. Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de selva mediana subperennifolia. *Anales del Instituto de Biología. Serie Botánica* 73 (2): 283-314.
- Hernández-Sefanoni J.L. y Dupuy J.M. (2008). Effects of landscape patterns on species density and abundance of trees in a tropical subdeciduous forest of the Yucatan Peninsula. *Forest Ecology and Management*, 255(11), 3797-3805.
- Hernandez D. (2010). Caracterización del potencial de regeneración de la vegetación del palmar de *Sabal mexicana* y su correlación con algunos factores edáficos. (Tesis de Maestría.), Xalapa, Veracruz, México., 101.
- Herrera B. y Campos J.J. (1997). Avances en la investigación sobre la calidad de sitio en bosques secundarios tropicales. *Revista Forestal Centroamericana* 8 (4), 380-393.
- Hooper E.R., Legendre P. y Condit R. (2004). Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested, abandoned land in Panama. *Ecology*, 85(12), 3313-3326.
- Howe H.F. y Smallwood J.(1982). Ecology of seed dispersal. *Annual review of Ecology and Systematics*, 201-228.
- Huston M. y Smith T. (1987). Plant succession: life history and competition. *American Naturalist*, 168-198.
- Johnson, E.A. y Miyanishi, K. (2008). Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters*, 11(5), 419-431.
- Kalacska M., Sanchez-Azofeifa G.A., Calvo-Alvarado J.C., Quesada M., Rivard B. y Janzen D.H. (2004). Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 200(1-3), 227-247.
- Kurokawa H., Yoshida T., Nakamura T., Lai J. y Nakashizuka T. (2003). The age of tropical rain-forest canopy species, Borneo ironwood (*Eusideroxylon zwageri*), determined by <sup>14</sup>C dating. *Journal of Tropical Ecology*, 19(01).

- Lamprecht H. (1990). Silvicultura en los trópicos: los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas; posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH
- Laurance W.F. y Bierregaard, R. O. (1997). Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press.
- Lebrija-Trejos E., Meave J.A., Poorter L., Pérez-García E.A. y Bongers F. (2010). Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12(4), 267-275.
- Leiva J.A., Rocha O.J., Mata R., y Gutiérrez-Soto M.V. (2009). Cronología de la regeneración del bosque tropical seco en Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica: II. La vegetación en relación con el suelo. *Revista de Biología Tropical*, 57(3), 817-836.
- Levy T.S., Hernández X.E., García M.E. y Castillo M.A. 1991. Sucesión secundaria bajo roza-tumba quema en Yucatán. *Agrociencia* 1(3): 7-24.
- Levy T.S.I., Aguirre R. J. R., García P.J.D., Martínez Ramos M. (2006). Aspectos florísticos de Lacanhá Chansayab, Selva Lacandona, Chiapas. *Acta Botánica Mexicana* 77: 69-98.
- Lopez J.C. y Dirzo R. (2007). Floristic diversity of sabal palmetto woodland: an endemic and endangered vegetation type from Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 16(3), 807-825.
- López L.D (2013). Sucesión ecológica en una selva mediana después de un uso ganadero. Tesis de Maestría Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Posgrado en Ciencias Biológicas. pp 128.
- Lugo A.E. (1992). Comparison of tropical tree plantations with secondary forests of similar age. *Ecol. Monogr.* 62: 1-41.
- Margalef R. (1963). On certain unifying principles in ecology. *American Naturalist*, 357-374.
- Margalef R. 1968. Perspectives in ecological theory. University of Chicago Press, Chicago.
- Martínez-Ramos M. y García-Orth X. (2007). Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 80, 69-84.
- Matteucci S.D. y Colma A. (1982). Metodología para el estudio de la vegetación. *Serie de biología* (Vol. 22): OEA.
- Milton K., Windsor D.M., Morrison D.W. y Estribi M.A. (1982). Fruiting phenologies of two Neotropical *Ficus* species. *Ecology*, 63, 752-762.
- Miller P.M., Kauffman J.B. 1998b. Seedling and sprout response to slash and burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 30(4): 538-546.
- Miranda F. y Xolocotzi E.H. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación: Colegio de Postgraduados, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos.

- Moraes Ch., Finegan B., Kanninen M., Delgado L. y Segura M. (2002). Composición florística y estructura de bosques secundarios en el municipio de San Carlos, Nicaragua. *Revista Forestal Centroamericana*, 38, 44-50.
- Mori A. S., Osono T., Uchida M. y Kanda H. (2008). Changes in the structure and heterogeneity of vegetation and microsite environments with the chronosequence of primary succession on a glacier foreland in Ellesmere Island, high arctic Canada. *Ecological Research*, 23(2), 363-370.
- Morin P. J. (2011). *Community ecology*: John Wiley y Sons.
- Muguerza N., Diez I., Santolaria A. y Gorostiaga J.M. (2011). Structural Changes in Subtidal Vegetation of the Basque Coast: A Consequence of Climate Change? *European Journal of Phycology*, 46, 57-58.
- Noble Ian R. y Slatyer R.O. (1980). The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances *Succession* (pp. 5-21).
- Ochoa-Gaona S. y Hernández V. F., De Jong B.H.J., Gurri G.F.D. 2007. Pérdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación del sistema agrícola de tozotumba-quema: un estudio de caso en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 81, 65-80.
- Odum E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*. 164: 262-70.
- Opler P.A., Baker H.G. y Frankie G. W. (1980). Plant reproductive characteristics during secondary succession in neotropical lowland forest ecosystems. *Biotropica*, 40-46.
- Ostertag R., Marin-Spiotta E., Silver W.L y Schulten J.(2008). Litterfall and decomposition in relation to soil carbon pools along a secondary forest chronosequence in Puerto Rico. *Ecosystems* 11: 701-714.
- Pena-Claros M. (2003). Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica*, 35(4), 450-461.
- Pickett S.T.A., Collins S.L. y Armesto J. (1987). A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio*, 69(1-3), 109-114.
- Pickett S.T. y McDonnell M.J. (1989). Changing perspectives in community dynamics: a theory of successional forces. *Trends in ecology and evolution*, 4(8), 241-245.
- Pickett S.T. y White P.S. (1985). Patch dynamics: a synthesis.
- Prach K.I. y Walker L.R. (2011). Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(3), 119-123.
- Quesada M., Sanchez-Azofeifa G., Arturo A.A., Mariana S., Kathryn E., Avila-Cabadilla L., Calvo-Alvarado J., Sanchez-Montoya G. (2009). Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, 258(6), 1014-1024.

- Ramakrishnan P.S. (1992). Shifting agriculture and sustainable development: an interdisciplinary study from northeastern India. Partenón.Park Ridge, NJ, EEUU. 424 pp.
- Read L. y Lawrence D. (2003). Recovery of biomass following shifting cultivation in dry tropical forests of the Yucatan. *Ecological Applications*, 13(1), 85-97.
- Reich P. (1993). Reconciling Apparent Discrepancies Among Studies Relating Life Span, Structure and Function of Leaves in Contrasting Plant Life Forms and Climates:The Blind Men and the Elephant Retold'. *Functional Ecology*, 721-725.
- Reiners W.A, Bowman A.F, Parsons W.F.J., Keller M. (1994). Tropical rain forest conversion to pasture: change in vegetation and soil properties. *Ecol. Applic.* 4: 363-377.
- Ribeiro L.F. y Tabarelli M. (2002). A structural gradient in cerrado vegetation of Brazil: changes in woody plant density, species richness, life history and plant composition. *Journal of Tropical Ecology*, 18, 775-794.
- Riipinen M.P., Davy-Bowker J. y Dobson, M. (2009). Comparison of structural and functional stream assessment methods to detect changes in riparian vegetation and water pH. *Freshwater Biology*, 54(10), 2127-2138.
- Romero-Duque L.P., Jaramillo V.J., Pérez-Jiménez A. 2007. Structure and diversity of secondary tropical dry forest in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest Ecology and Management* 253: 38-47.
- Rzedowski J. (1981). *La vegetacion de México*: Editorial Limusa.
- Sánchez-Azofeifa G.A., Quesada M., Rodríguez J.P., Nassar J.M., Stoner K.E., Castillo A., Kalacska M.E.R. (2005). Research Priorities for Neotropical Dry Forests1. *Biotropica*, 37(4), 477-485.
- Sánchez-Colón, S., M. Arturo, I. Cruz-Leyva y A. Velázquez. 2008. Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas. En R. Dirzo, R. Gonzalez y I. March (eds.), Capital natural de México, Vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Saldarriaga J.G., Well D.C, Tharp M.L y. UHL. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the Upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *J. Ecology*. 76: 938-958.
- Solow A.R. (1993). A simple test for change in community structure. *Journal of Animal Ecology*, 191-193.
- Terborgh, J. 1986. Key stone plant resources in the tropical forest. In: Soule M. (ed.), Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity. Sinauer, Sunderland, MA, pp. 330-344.
- Toledo M., Salick J., Liselle B. y Jørgensen P. (2005). Composición florística y usos de bosques secundarios en la provincia de Guarayos, Santa Cruz, Bolivia. *Revista Bolivariana de Ecología y Conservación*, 18, 1-16.

- Tuittila E.S., Juutinen S., Frolking S., Valiranta M., Laine A.M., Miettinen A., Merila P. (2013). Wetland chronosequence as a model of peatland development: Vegetation succession, peat and carbon accumulation. *Holocene*, 23(1), 25-35.
- Tucker J.M., Brondizio, E.S. y Moran F. (1998). Secondary succession in the Eastern Amazon: Structural characterization and determinants of regrowth rates. In M. Guariguata and B. Finegan (Eds.). *Ecology and management of tropical secondary forest: Science, people, and policy*, pp. 49–67.
- Gomide G.L., Sanquetta A.C.R. y Da silva J.N.M. (1998). Dynamics of a tropical secondary forest in Amapa. Brazil. In M. Guariguata and B. Finegan (Eds.). *Ecology and management of tropical secondary forest: Science, people, and policy*, pp. 99–108. CATIE/CIFOR, proceedings of a conference held at CATIE, Costa Rica, 10–17 November 1997.
- Guzmán A.J., Venegas T.J., Seseña R.A., y Alvarez, S.A.M. (2013). Modelos de crecimiento y producción de biomasa de los pinares de Andalucía. In *Congresos Forestales*.
- Uhl C. (1987). Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *The Journal of Ecology*, 377-407.
- Uhl C., Buschbacher R. y Serrao E.A.S. (1988). Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology*.
- Vaccaro S., Arturi M.F., Goya J.F., Frangi J. y Piccolo G. (2003). Almacenaje de carbono en estadios de la sucesión secundaria en la provincia de Misiones, Argentina. *Interciencia*, 28(9), 521-527.
- Van Breugel M., Martínez-Ramos M. y Bongers F. (2006a). Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 22(6), 663-674.
- Van Breugel M., Martínez-Ramos M. y Bongers F. (2006b). Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 22(06), 663.
- Van Roosmalen M.G.M. (1985). Fruits of the Guianan Flora. *Institute of Systematic Botany, Utrecht University, Netherlands*.
- Vankat J.L. y Carson W.P. (1991). Floristics of a Chronosequence Corresponding to Old Field Deciduous Forest Succession in Southwestern Ohio.3. Post-Disturbance Vegetation. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 118(4), 385-391.
- Vitousek P. M., Mooney H.A., Lubchenco J. y Melillo J.M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277(5325), 494-499.
- Vitousek P.M. y Sanford Jr R.L. (1986). Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual review of Ecology and Systematics*, 17(1), 137-167.
- Walker L.R., Wardle D.A., Bardgett R.D., y Clarkson B.D. (2010). The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology*, 98(4), 725-736.

- Whitmore, T. C. (1989). Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, 70(3), 536-538.
- Wright S. (2005). Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(10), 553-560.
- Zamora C.P.G. (2013). Caracterización de la vegetación secundaria a través de una cronosecuencia en plantaciones de cítricos abandonados en la región de Uxpanapa, Veracruz. Tesis licenciatura. Facultad de biología, Xalapa, Veracruz. pp 83.
- Zhang J., Zhao H., Zhang T., Zhao X. y Drake S. (2005). Community succession along a chronosequence of vegetation restoration on sand dunes in Horqin Sandy Land. *Journal of Arid Environments*, 62(4), 555-566.
- Zona S. (1990). A monograph of *Sabal* (Arecaceae: Coryp-hoideae). *Aliso* 12:583- 666.

## Curriculum vitae

**Nombre:** Mauricio Arturo Juárez Fragoso  
**Edad:** 24 años  
**Fecha de Nacimiento:** 14 de Agosto de 1989  
**Lugar de Nacimiento:** Xalapa, Veracruz  
**C.U.R.P.** JUFM890814HVZRRR06  
**No. Cartilla Servicio Militar:** C-9459499  
**Domicilio:** Francisco Vázquez # 601  
**Colonia:** Obrero Campesina  
**Código Postal:** 91020  
**Ciudad:** Xalapa, Veracruz  
**Teléfono:** 228-14-77-12  
**Celular:** 044-2281-22-92-97  
**E-mail:** monkey\_1489@hotmail.com  
**Número de CVU:** 465860  
**Número de cedula profesional:** 7801232

### FORMACIÓN PROFESIONAL:

(2007-2011) **Licenciatura en Biología.** Universidad Veracruzana. Circuito Gonzalo Aguirre Beltrán. Zona Universitaria, Xalapa, Veracruz.

**Nombre de la Tesis:** Evaluación de *Rhamnus capraeifolia* (una especie de dispersión zoocórica), como herramienta para la Restauración Ecológica del Bosque Mesófilo de Montaña "La Martinica" Veracruz, México. Diciembre 2011.

**Asesor:** Dr. Juan Carlos López Acosta.

### BECAS PARA FORMACIÓN PROFESIONAL:

(2007, 2008, 2009) Beca de gobierno PRONABES.

(2011-2012) Beca de ayudante de investigador otorgada por el Sistema Nacional de Investigadores (SIN).

(2012-2014) Becario del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) para realizar los estudios de Maestría en Ecología Tropical, Centro de Investigaciones Tropicales (CITRO), Universidad Veracruzana.

(2013) Obtención de una beca parcial para asistir al curso "Sistemática de Plantas Tropicales" organizado por la Organización de Estudios Tropicales. Costa Rica

### **CURSOS/TALLERES DE CAPACITACIÓN:**

(2008) Asistente del curso: Tópicos selectos de botánica: énfasis en la vegetación y flora de Veracruz, México. Impartido en la facultad de Biología UV por el Dr. Miguel de Jesús Cházaro Basáñez.

(2013) Asistente en el curso internacional: Sistemática de Plantas Tropicales, realizado por la Organización para los Estudios Tropicales (OET) Costa Rica.

(2014) Curso de análisis de la diversidad, realizado en el Instituto Nacional de Ecología (INECOL) bajo la coordinación del Dr. Federico Escobar Sarria.

### **EXPERIENCIA PROFESIONAL:**

Experiencia en muestreos, análisis y captura de datos botánicos en proyectos coordinados por el CITRO.

Colector y preparador de ejemplares botánicos y entomológicos del CITRO.

Ayudante en campo por parte del equipo de restauración ecológica del CITRO.

Ayudante del investigador del Dr. Juan Carlos López Acosta, investigador titular del Centro de Investigaciones Tropicales.

### **EXPERIENCIA EN INVESTIGACIÓN:**

Muestreos, determinación y análisis botánico del proyecto: Evaluación de la distribución, tamaño poblacional y vulnerabilidad de especies amenazadas (jaguar, tapir, primates, murciélagos y aves) para determinar áreas y estrategias de conservación prioritaria en la región Uxpanapa, Veracruz, México” coordinado por el CITRO.

Muestreos, determinación y análisis botánico del Bosque Mesófilo la Martinica, Banderilla, Veracruz.

Muestreos botánicos en la zona de la Cuenca del Río Pixquiac, Veracruz.

Determinación de ejemplares botánicos de la Zona de Banderilla, Ver. Y el Valle del Uxpanapa, Ver.

## **PUBLICACIÓN DE ARTÍCULOS DE DIVULGACIÓN.**

**Juárez-Fragoso M. A.**, López J.C. Y Velázquez N. (2014). En peligro, palmares que nos visten y calzan. Ciencia y Luz. Dirección de comunicación de la ciencia Universidad Veracruzana.

## **DISTINCIONES PROFESIONALES:**

(2011) Reconocimiento por haber obtenido promedio de 9.45 durante el semestre Agosto 2010-Enero 2011.

(2011) Otorgamiento de Mención honorífica por el comité tutorial de la licenciatura con calificación de 10.

## **ACTIVIDADES PROFESIONALES:**

Colaboración en análisis, muestreos de campo y capturista de los datos botánicos pertenecientes al estudio nombrado "Evaluación de la distribución, tamaño poblacional y vulnerabilidad de especies amenazadas (jaguar, tapir, primates, murciélagos y aves) para determinar áreas y estrategias de conservación prioritaria en la región Uxpanapa, Veracruz, México" coordinado por el Centro de Investigaciones Tropicales.

Apoyo en otras actividades ordinarias del Centro de Investigaciones Tropicales (CITRO) dedicadas a la investigación y educación.

Preparación de ejemplares botánicos y entomológicos del CITRO.

Ayudante de investigación por parte del Sistema nacional de investigadores (SIN).

## **PARTICIPACIÓN EN TALLERES, CONGRESOS Y SIMPOSIO NACIONALES E INTERNACIONALES**

Asistente en el III congreso Mexicano de ecología realizado del 3 al 7 de abril 2011 en Boca del río Veracruz.

Instructor del curso: Inventarios de mamíferos y análisis de diversidad. XI Congreso Nacional de Mastozoología. Impartido en el Centro de Investigaciones Tropicales y coordinado por el Dr. Juan Manuel Pech Canché 2012.

Presentación del cartel: **Juárez-Fragoso M.A.**, López Acosta J.C. Translocación de *Rhamnus capraeifolia*, una planta zoocóra como estrategia de restauración ecológica. IV Congreso Mexicano de Ecología. Villahermosa Tabasco del 18 al 22 de marzo 2013.

Ponente en el 6<sup>th</sup> congreso internacional de Canopy Conference: Vascular Epiphyte Diversity in a Chronosequence of Abandoned Orange Plantations. Implications for the Conservation of plant diversity. Oaxaca, México 2012.

Agradeciendo la atención prestada, reciba un cordial saludo.

Atentamente:

Xalapa, Veracruz, Agosto de 2014

**Biólogo Mauricio Arturo Juárez Fragoso**