



UNIVERSIDAD MICHOACANA SAN NICOLÁS DE HIDALGO

**DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO
PROGRAMA INSTITUCIONAL DE MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

ECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN

**“COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y ESTRUCTURA FILOGENÉTICA DE PLANTAS
LEÑOSAS EN PARCELAS AGROPECUARIAS CON DIFERENTES EDADES DE
ABANDONO EN UN BOSQUE TROPICAL SUBCADUCIFOLIO EN AQUILA,
MICHOACÁN”**

TESIS

**COMO REQUISITO PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

QUE PRESENTA:

ALTAGRACIA GUERRERO MARMOLEJO

DIRECTOR DE TESIS:

DR. JUAN CARLOS MONTERO CASTRO

CO-DIRECTORA DE TESIS:

DRA. SUSANA MAZA VILLALOBOS MÉNDEZ

MORELIA MICHOACÁN, MARZO, 2017



ÍNDICE

RESUMEN	1
SUMMARY	2
INTRODUCCIÓN GENERAL	3
ÁREA DE ESTUDIO	6
Bosque tropical subcaducifolio	6
CAPÍTULO I. ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN FLORÍSTICA DE LAS LEÑOSAS EN PARCELAS AGROPECUARIAS CON DIFERENTES EDADES DE ABANDONO EN UN BOSQUE TROPICAL SUBCADUCIFOLIO EN AQUILA, MICHOACÁN.....	10
1.1 RESUMEN	10
1.2 SUMMARY	11
1.3 INTRODUCCIÓN.....	12
1.3.1 Campos agropecuarios.....	16
1.3.2 Cronosecuencias	17
1.4 OBJETIVOS.....	18
1.4.1 Objetivos específicos.....	18
1.5 HIPÓTESIS	18
1.5.1 Hipótesis (objetivo 1)	18
1.5.2 Hipótesis (objetivo 2)	19
1.6 MATERIALES Y MÉTODOS.....	20
1.6.1 Diseño experimental en campo.....	20
1.6.2 Determinación taxonómica	20
1.6.3 Variables ambientales	21
1.6.3.1 Cobertura del dosel	21
1.6.3.2 Temperatura y precipitación	21
1.6.3.3 Altura, pendiente y orientación	21
1.6.3.4 Estructura del paisaje	22
1.6.4 Análisis estadísticos	22

1.6.4. 1	Curvas de rarefacción	22
1.6.4.2	Estructura y composición florística.....	22
1.6.4.3	Riqueza específica	23
1.6.4.4	Curvas rango abundancia y equidad	23
1.6.4.5	Índice de valor de importancia	23
1.6.4.6	Similitud florística.....	23
1.6.4.7	Regresión lineal	24
1.6.4.8	Análisis de correspondencias canónicas.....	24
1.6.4.9	Correlación variables ambientales vs composición florística	24
1.6.4.10	Estructura del paisaje	25
1.7	RESULTADOS	26
1. 7. 1	Número de individuos	26
1.7.2	Esfuerzo de muestreo.....	27
1.7.2.1	Curvas de rarefacción	27
1.7.2.2	Estimador Chao 1.....	28
1.7.3	Estructura y composición florística.....	30
1.7.4	Área basal	31
1.7.5	Diámetro a la altura del pecho (DAP)	31
1.7.6	Altura de los individuos censados.....	33
1.7.7	Cobertura del dosel	35
1.7.8	Riqueza y composición florística.....	35
1.7.9	Diversidad específica.....	37
1.7.10	Forma de crecimiento.....	37
1.7.11	Origen de las plantas censadas (semilla, rebrote)	38
1.7.12	Curvas rango abundancia	39
1.7.13	Índice de valor de importancia	43
1.7.14	Similitud florística.....	45
1.7.15	Correlación entre la edad de abandono y la estructura y composición florística	46
1.7. 16	Variables ambientales	48
1.7.17	Estructura del paisaje	49
1.8	DISCUSIÓN.....	50
1.9	CONCLUSIONES.....	57

1.10 LITERATURA CITADA.....	58
CAPÍTULO II. ESTRUCTURA FILOGENÉTICA DE LEÑOSAS EN PARCELAS AGROPECUARIAS CON DIFERENTES EDADES DE ABANDONO EN UN BOSQUE TROPICAL SUBCADUCIFOLIO EN AQUILA, MICHOACÁN	
2.1 RESUMEN.....	66
2.2 SUMMARY.....	66
2.3 INTRODUCCIÓN.....	68
2.4 OBJETIVO GENERAL	73
2.4.1 Objetivos específicos.....	73
2.5 HIPÓTESIS	73
2.6 MATERIALES Y MÉTODOS.....	74
2.6.1 Diseño experimental en campo	74
2.6.2 Análisis de la estructura y composición filogenética.....	74
2.6.2.1 Árbol regional	74
2.6.2.2 Índice de relaciones netas	74
2.6.2.3 ANOVA y regresión lineal	75
2.6.2.4 Diversidad alfa filogenética (PD)	75
2.6.2.5 Diversidad beta filogenética.....	75
2.7 RESULTADOS	76
2.7.1 Estructura filogenética	76
2.7.2 Índice de relaciones netas	78
2.7.3 Diversidad alfa filogenética	81
2.7.4 Diversidad beta filogenética	82
2.8 DISCUSIÓN.....	83
2.9 CONCLUSIONES.....	88
2.10 LITERATURA CITADA.....	89
DISCUSIÓN GENERAL	96
CONCLUSIONES GENERALES.....	99
LITERATURA ADICIONAL.....	100
Anexos.....	106
Anexo 1: Formato de entrevista	106

Anexo 2: Formulas diversidad alfa y beta	107
índice de Shannon Wiener	107
índice de diversidad beta global	107
Índice de valor de importancia	107
Índice de Pielou	108
Anexo 3. Listado florístico de la zona de estudio	109
Anexo 4. Índice de relaciones netas por línea Gentry	114

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de ubicación de las parcelas muestreadas	6
Figura 1. Porcentaje de los diferentes tipos de vegetación en el municipio	9
Figura 2. Porcentaje de los diferentes usos de la tierra en el municipio.	9
Figura 3. Porcentaje de los diferentes tipos de agricultura en el municipio.	9
Figura 1. Representación gráfica de las comunidades vegetales pertenecientes a las categorías sucesionales a través del gradiente sucesional.....	19
Figura 1. Proporción y número de individuos registrados en el bosque secundario y bosque maduro.....	26
Figura 2. Curvas de rarefacción	27
Figura 3. Curvas de refacción obtenidas mediante el estimador Chao 1	29
Figura 4. Densidad promedio de plantas por categoría sucesional	30
Figura 5. Densidad promedio de tallos por categoría sucesional	30
Figura 6. Área basal promedio por categoría sucesional	31
Figura 7: Porcentaje de tallos.....	32
Figura 8. Diámetro a la altura del pecho (DAP) promedio por categoría sucesional.....	33
Figura 9. Rangos de altura de los individuos por categoría sucesional.	34
Figura 10. Altura promedio de los individuos por categoría sucesional.....	34
Figura 11. Cobertura del dosel por categoría sucesional.....	35
Figura 12. Proporción de familias, géneros y especies por tipo de vegetación	36
Figura 13. Familias, géneros y especies por categoría sucesional.....	36
Figura 14. Diversidad específica por edad sucesional (índice de Shannon exponencial). 37	
Figura 15. Forma de crecimiento (árbol, arbusto, liana) de las especies por categoría sucesional	38

Figura 16. Origen (semilla, rebrote)	38
Figura 17. Curvas rango-abundancia de las especies por sitio	40
Figura 18. Curvas rango-abundancia de las especies por categoría sucesional	41
Figura 19. Índice de valor de importancia de las especies por categoría sucesional.....	44
Figura 20. Análisis clúster del recambio de especies espacial	45
Figura 21. Análisis de regresión lineal entre la densidad de especies y la edad sucesional	46
Figura 22. Análisis de regresión lineal entre la diversidad de especies de Shannon exponencial y la edad sucesional.....	47
Figura 23. Análisis de regresión lineal entre la cobertura del dosel y la edad sucesional .	47
Figura 24. Análisis de correspondencias canónicas de las variables ambientales	48
Figura 25. Análisis de correspondencias canónicas de los tipos de vegetación,	49
Figura 26. Mapa de los diferentes tipos de vegetación de la zona de estudio (estructura del paisaje).....	50
Figura 1. Distribución de las especies por edad sucesional dentro del árbol filogenético regional	77
Figura 2. Índice de relaciones netas (NRI) de las especies por categoría sucesional	79
Figura 3. Diversidad filogenética (DP) promedio por edad sucesional	81
Figura 4. Análisis de correlación entre la diversidad alfa filogenética y la riqueza de especies taxonómica.....	82

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Abreviaturas y nombre científico de las especies.	42
Tabla 2. Valores de diversidad beta (Chao-Sorensen).....	45
Tabla 1. Valores del índice de relaciones netas (NRI) por categoría sucesional	80
Tabla 2. Valores del índice de relaciones netas (NRI) por sitio	80
Tabla 3. Análisis de diversidad beta filogenética (índice Phylosor)	82
Tabla1. Listado florístico de la zona de estudio.....	109
Tabla 1. Análisis del índice de relaciones netas (NRI) por línea Gentry	114

RESUMEN

Los bosques secundarios cobran cada vez mayor importancia al convertirse en los principales proveedores de servicios y productos ecosistémicos del planeta, además de que son el laboratorio ideal para probar teorías ecológicas, al reflejar los procesos y factores que intervienen el ensamblaje de las especies dentro de las comunidades. Actualmente, la mayoría de los estudios realizados en bosques secundarios se enfocan principalmente en la estructura y composición florística de bosques tropicales lluviosos y secos, existiendo escasa información para los bosques tropicales subcaducifolios. Además, en muy pocos estudios se ha evaluado la estructura filogenética de las comunidades a través del gradiente sucesional. Por lo que el presente trabajo de investigación tuvo como objetivo: determinar la estructura y composición florística y filogenética de parcelas agropecuarias con diferentes edades sucesionales, derivadas de un bosque tropical subcaducifolio en el municipio de Aquila, Michoacán. Los muestreos se realizaron en un bosque maduro y en nueve parcelas agropecuarias con edades de abandono de cuatro, ocho y 12 años; en las cuales se aplicó el método de muestreo Gentry; posteriormente se estimó la diversidad alfa y beta taxonómica; se realizaron curvas de rango abundancia para cada categoría sucesional; se realizaron análisis de regresión lineal para determinar si la edad de abandono influye en la estructura y composición florística a lo largo del gradiente sucesional y se realizaron ANOVAS para evaluar la diferencia en estructura y composición florísticas entre categorías sucesionales. Para el análisis filogenético; se reconstruyó un súper-árbol regional para estimar la estructura filogenética de las comunidades vegetales tomando en cuenta el índice de parentesco neto (NRI), se estimó además, la diversidad alfa (PD) y beta filogenética. Como resultados se obtuvo un total de 2200 individuos censados, pertenecientes a 125 especies, 98 géneros y 41 familias, encontrando que la riqueza de especies y la diversidad alfa incrementan con la edad sucesional, las parcelas con mayor similitud florística son las de ocho y 12 años, la categoría sucesional de cuatro años presentó una menor riqueza florística respecto al resto de las categorías. El análisis de la estructura filogenética indica que tanto los factores abióticos, como las interacciones bióticas, tienen una débil actuación en el ensamblaje de las especies dentro de las comunidades, mostrando un patrón filogenético al azar a lo largo del gradiente sucesional, el cual podría estar siendo influenciado también, por factores neutros o estocásticos. Estos ambientes mostraron una alta correlación positiva entre la diversidad alfa y beta filogenética con la riqueza y el recambio de especies taxonómico.

Palabras clave: Flora, Diversidad, Bosque secundario, Sucesión secundaria

SUMMARY

Secondary forests are becoming increasingly important, as they become the main ecosystem services and products suppliers, as well as being the ideal laboratory to test ecological theories, by reflecting the processes and factors involved in the assembly of species within the communities. Currently, most studies in secondary forests focus mainly on the floristic structure and composition of tropical rain forest and dry forests, with little information available for tropical sub-deciduous forests. In addition, very few studies have evaluated the phylogenetic structure of communities through the successional gradient. Therefore, the present research work had as objective: To determine the floristic and phylogenetic, structure and composition of agricultural plots with different successional ages derived from a tropical sub-deciduous forest in the municipality of Aquila, Michoacán. Sampling was carried out in a mature forest and in nine abandoned agricultural plots, with periods of secondary succession of four, eight and 12 years; in which the Gentry sampling method was applied. Later alpha and beta taxonomic diversity was estimate; Abundance range curves were performed for each successional category. Linear regression analyzes were performed to determine whether abandon age influenced the floristic structure and composition along the successional gradient and ANOVA was used to evaluate the difference in floristic structure and composition between successional categories. To determine the phylogenetic structure, the Phylomatic program was use to reconstruct a regional super-tree, we estimated the phylogenetic structure of each plant community, taking into account the net kinship index (NRI); we also estimated alpha diversity (PD) and phylogenetic beta. In the results; a total of 2200 individuals were register, belonging to 125 species, 98 genera and 41 families. It was found that species richness and alpha diversity increased with the successional age. The plots with greater floristic similarity are those of eight and twelve years, the successional category of four years presented less floristic richness than others categories. The analysis of the phylogenetic structure indicates that both abiotic factors and biotic interactions have a poor performance in the assembly of the species within the communities, showing a phylogenetic pattern that could be influenced too, by neutral or stochastic factors, in addition to showing a high correlation between alpha and beta phylogenetic diversity with the richness and the exchange of taxonomic species.

Key words: Flora, Diversity, Secondary forest, Secondary succession

INTRODUCCIÓN GENERAL

Actividades humanas como la agricultura y la ganadería han transformado un gran porcentaje de los ecosistemas naturales del planeta en vegetación secundaria (Caamal y Armendáriz 2002). Según la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación (FAO), a nivel mundial entre los años 2010-2015, los bosques naturales disminuyeron 6.6 millones de hectáreas por año debido a las altas tasas de deforestación. Actualmente 65% de los bosques corresponde a bosques secundarios y el 35 % restante se considera como bosque primario o natural, debido a que en los últimos 25 años se han perdido 129 millones ha de bosque (FAO 2015). Para América Latina la FAO (2010), registró una pérdida neta de 88 millones de ha de bosque entre los años 1990-2010. Según este reporte la principal causa de la deforestación fue la conversión de bosques a tierras de pastoreo y cultivo, reduciéndose la superficie forestal de la región a menos del 50% del total original. En el caso de México, del 2005 al 2010, se perdieron 775 mil hectáreas de bosques y selvas (FRA 2010, SEMARNAT 2013). Estas cifras de transformación y pérdida continúan creciendo en México y América Latina, conduciendo al reemplazo de los ecosistemas nativos por mosaicos integrados por tierras de cultivo, potreros, vegetación secundaria y fragmentos de vegetación primaria (Gálvez 2002, van-Breugel *et al.* 2013).

Debido a las altas tasas de deforestación que están afectando a los bosques primarios en el planeta, los bosques secundarios cobran cada vez mayor importancia, convirtiéndose en uno de los principales proveedores de productos y servicios ecosistémicos como: almacenamiento de carbono, mantenimiento de la biodiversidad, fertilidad de los suelos, provisión de productos maderables (Chan-Dzul 2010), recuperación de sitios degradados (Guardia 2004), e incluso el mantenimiento de la conectividad entre los fragmentos de bosque maduro (Ochoa *et al.* 2007). Además, los bosques secundarios representan el laboratorio ideal para probar teorías ecológicas, acerca del ensamblaje de las especies dentro de las comunidades durante los procesos sucesionales (Finegan 1996, Rees *et al.* 2001, Norden *et al.* 2012).

A pesar de que existe una gran cantidad de trabajos que estudian los mecanismos de los procesos sucesionales en bosques tropicales, la mayoría de estos se enfocan principalmente en bosques tropicales lluviosos o perennes (Bazzaz y Pickett 1980, Martínez-Ramos 1994, Guariguata *et al.* 1997, Finegan 1996, van-Breugel *et al.* 2006, 2007, Martínez-Ramos *et al.* 2007, 2012), en bosques tropicales secos o caducifolios (Brienen *et al.* 2009, Mc Donald *et al.* 2010, Lebrija-Trejos *et al.* 2008, 2009, 2010, Maza-

Villalobos *et al.*, 2011, Almazán *et al.* 2012), en contraste, existe escasa información para otros ecosistemas como los bosques tropicales subcaducifolios (Toledo *et al.* 2006, Palacios *et al.* 2014). Por otro lado, aunque las medidas de diversidad de especies tradicionalmente utilizadas son un punto de partida lógico para el estudio de la biodiversidad, actualmente se considera que estos índices de diversidad de especies por sí solos, proveen información limitada a aspectos meramente taxonómicos (Webb *et al.* 2002, McGill *et al.* 2006, Cavender-Bares *et al.* 2009, Swenson 2011b, Swenson *et al.* 2011). En reconocimiento de las limitaciones en el entendimiento ecológico de las comunidades, al centrarse únicamente en la diversidad taxonómica de las especies, actualmente se están incorporando aspectos de la diversidad filogenética y funcional de las comunidades, que permitan tener una mayor comprensión e inferencia sobre los procesos subyacentes de éstas, así como los mecanismos que están involucrados en la conformación de las mismas (Swenson *et al.* 2012b).

Una forma de inferir qué mecanismos son los que están determinando el ensamblaje de las especies dentro de una comunidad ecológica, es a través del conocimiento del arreglo, patrón o estructura filogenética que presentan las especies dentro de la comunidad (Webb *et al.* 2002), lo cual nos permite determinar si son los filtros abióticos, bióticos o los procesos evolutivos, estocásticos o neutros, quienes están influyendo en el ensamblaje de las especies dentro de las comunidades, estas inferencias sólo son válidas si las especies poseen atributos funcionales evolutivamente conservados (Webb *et al.* 2002, Emerson Gillespie 2008, Kraft y Ackerly 2010). En este sentido y para los bosques tropicales, existen contados trabajos que integran estudios ecológicos de las comunidades vegetales durante la sucesión con análisis filogenéticos (Letcher *et al.* 2009, 2010, 2011, 2015).

La información filogenética, en conjunto con lo meramente florístico, resulta de mucho valor para entender el ensamblaje de estas comunidades, lo cual, además de ser conocimiento básico, puede ayudar a elegir las acciones adecuadas de manejo, conservación y restauración de las comunidades ecológicas desde una perspectiva más amplia y completa.

Por lo anterior, el presente proyecto de investigación tiene como objetivo analizar la estructura, composición florística y filogenética de comunidades vegetales con diferentes edades sucesionales derivadas de actividades agropecuarias, en un bosque tropical subcaducifolio, con la finalidad de detectar los patrones florísticos y filogenéticos

durante la sucesión secundaria de estos ecosistemas e inferir los mecanismos relacionados con el ensamblaje de las especies.

Para cumplir con los objetivos de este trabajo de investigación, la presente tesis está compuesta por los siguientes capítulos: **Capítulo I.** Estructura y composición florística de las plantas leñosas en parcelas agropecuarias con diferentes edades de abandono en un bosque tropical subcaducifolio en Aquila, Michoacán. **Capítulo II.** Estructura filogenética de las plantas leñosas en parcelas agropecuarias con diferentes edades de abandono en un bosque tropical subcaducifolio en Aquila, Michoacán. En estos dos capítulos se describen los patrones de la estructura florística y filogenética, de las comunidades vegetales a través de un gradiente sucesional, donde los patrones de estructura y riqueza florística muestran una rápida recuperación asemejándose al bosque maduro desde edades muy tempranas (12 años) y una estructura filogenética al azar, misma que no parece estar correlacionada con la edad de abandono de las parcelas agropecuarias.

ÁREA DE ESTUDIO

La zona de estudio se localiza en un bosque tropical subcaducifolio al suroeste del estado de Michoacán, al noroeste del municipio de Aquila y al suroeste del municipio de Chinicuila ($18^{\circ} 42' 48.52''$ N y $103^{\circ} 28' 41.05''$ W; figura 1).

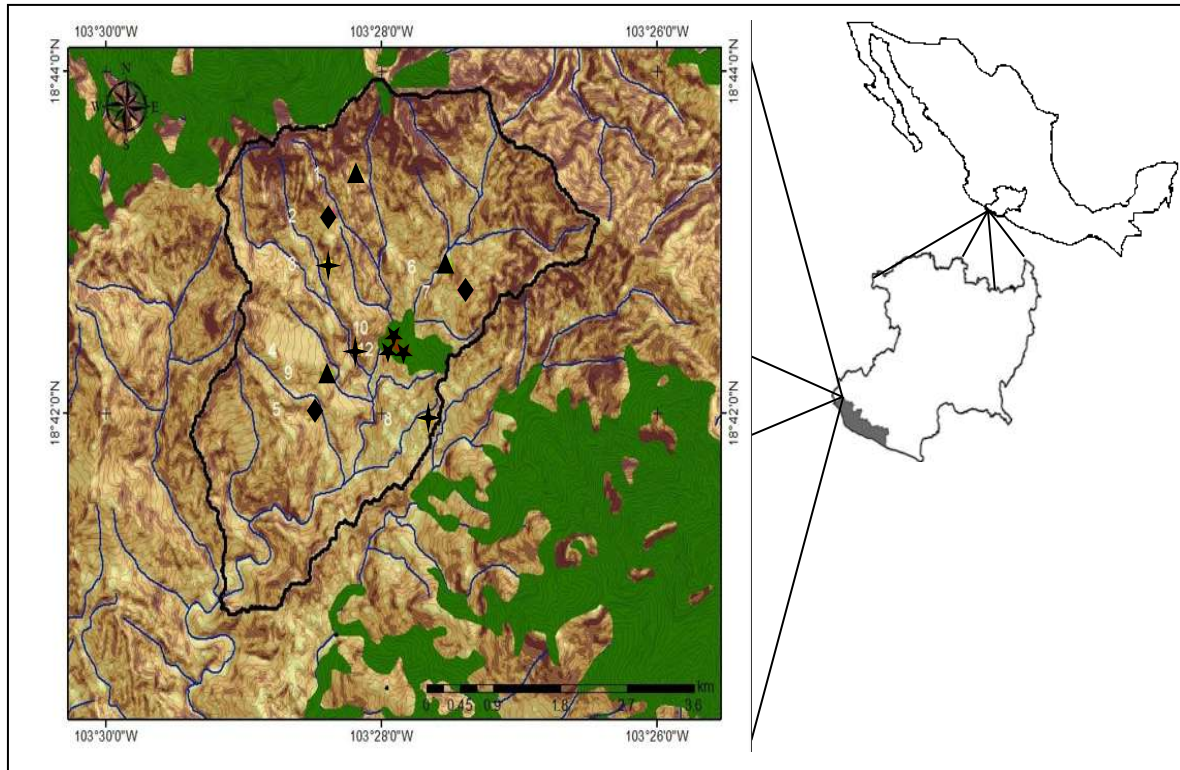


Figura 1. Mapa de ubicación de los sitios muestreados en un bosque tropical subcaducifolio en el municipio de Aquila, Michoacán. Los polígonos verdes representan los remanentes de vegetación primaria en la zona, las líneas azules indican las corrientes de agua, las líneas café muestran las curvas de nivel cada 50 metros y las siguientes figuras representan; ✦ los sitios de cuatro años ♦ los sitios de ocho años ▲ los sitios de 12 años ★ el bosque maduro.

Bosque tropical subcaducifolio

El presente trabajo de investigación se llevó a cabo en un bosque tropical subcaducifolio del municipio de Aquila en el estado de Michoacán, este tipo de vegetación es predominante en la región y ocupa la mayor parte de la cobertura vegetal de la zona de estudio. De acuerdo con Rzedowski (1978), estos ecosistemas presentan un tipo de vegetación con características intermedias en fisionomía y requerimientos climáticos entre el bosque tropical perennifolio y el bosque tropical caducifolio. La mitad de los árboles

deja caer sus hojas durante la temporada de sequía y otros sólo se defolian por un periodo de tiempo corto, por lo que presenta componentes verdes todo el año; se encuentra a altitudes que van de 0 a 1300 msnm, con temperaturas de los 0 a los 28°C y con una precipitación media anual de 1000 a 1600 mm, a lo largo del año presenta una temporada de sequía con cinco a siete meses de duración. Los principales tipos de clima siguiendo la clasificación de Koeppen (1948), modificado por Enriqueta García (1987) para México, son: Aw (clima caliente subhúmedo con lluvias en verano), Am (clima caliente húmedo con lluvias en verano) y en algunas localidades se presentan el tipo Cw (climas templados subhúmedos con lluvias en verano). Específicamente el municipio de Aquila presenta un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano de humedad media, cálido subhúmedo con lluvias en verano de menor humedad y semicálido subhúmedo con lluvias en verano, una humedad con rangos de temperatura que van de 18 – 28°C y rangos de precipitación entre 800 y 1,300 mm (INEGI 2009).

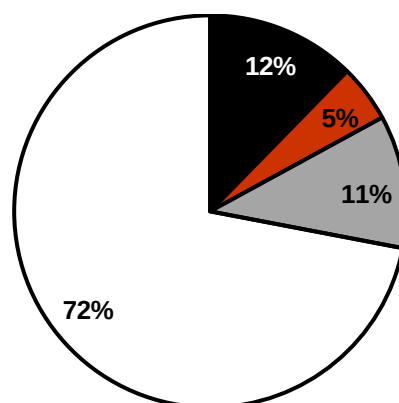
De acuerdo con Rzedowski (1978), el bosque tropical subcaducifolio contiene una considerable riqueza de especies vegetales y animales, una marcada proporción de endemismos y un alto porcentaje de la flora del país debido a las características tan diversas de los sitios en donde se desarrolla (Zepeda *et al.* 1999). La vegetación en estos ambientes es densa y cerrada y su fisionomía en la época de lluvias es comparable con el bosque tropical perennifolio. Su altura oscila entre los 15 y 40 m, donde pueden distinguirse dos estratos arbóreos. Los diámetros de las especies van de los 30 a 80 cm aunque algunas especies pueden sobrepasar estas medidas. El estrato arbóreo inferior mide de 8 a 15 m de alto alcanzando más del 15% de la cobertura vegetal total, en este estrato la porción de plantas perennifolias es mayor a la que se encuentra en el dosel superior. Las comunidades vegetales de estos bosques rara vez pasan de cinco especies dominantes.

De acuerdo con Guerrero (2014), en la zona de estudio, la altura de los árboles y arbustos pertenecientes al bosque tropical subcaducifolio oscila entre los 3 y 50 m, donde pueden distinguirse tres estratos arbóreos. Los diámetros de las especies van de 1.5 a 100 cm. El estrato arbóreo inferior mide de 3 a 10 m de alto, el estrato intermedio va de los 20 a los 25 metros, mientras que el estrato superior está conformado por unos pocos individuos que van de los 30 a los 40 metros o más, mismos que poseen los diámetros más grandes. Según este autor las comunidades vegetales de estos bosques rara vez pasan de tres especies dominantes.

Este tipo de vegetación ocupa una superficie de 4% del territorio nacional mexicano (Rzedowski 1978). En el estado de Michoacán, ocupa principalmente lugares cercanos a arroyos o cañadas (Duellman 1965). En el municipio de Aquila, Michoacán, la presencia de elementos florísticos representativos de vegetación primaria, pertenecientes al bosque tropical subcaducifolio han sido restringidas a pequeñas áreas adyacentes al cauce de arroyos y ríos (Guerrero 1985). Estos sitios albergan una alta diversidad alfa y beta, siendo las familias dominantes Leguminosae, Rubiaceae y Euphorbiaceae, y los géneros mejor representados son *Piper*, *Senna*, *Cordia*, *Bursera* y *Ficus* (Guerrero 2014).

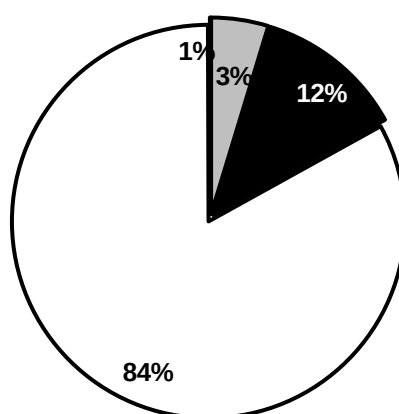
De acuerdo con la descripción de INEGI (2009), los principales tipos de vegetación del municipio de Aquila son: pastizal ganadero, cultivos, bosques y selvas (figura 1), el 23% del territorio ocupado por selvas pertenece al bosque tropical subcaducifolio (selva media subperenifolia; Miranda y Hernández X.1963); cabe mencionar que los porcentajes pertenecientes a los bosques y selvas no representan sitios totalmente conservados, estos incluyen vegetación con algún tipo de disturbio humano.

Las principales actividades en este municipio son minería, pesca, agricultura de subsistencia (preponderante), poca agricultura comercial y ganadería extensiva (Alcalá *et al.* 2003). El uso del suelo apto para agricultura ocupa 16.5% del territorio y se divide en; uso potencial de la tierra para agricultura mecanizada continua, para agricultura de tracción animal estacional, para agricultura manual estacional y tierras no aptas para la agricultura (figura 2). El uso de la tierra para actividades pecuarias en el territorio es el siguiente; desarrollo de praderas, aprovechamiento de la vegetación natural diferente del pastizal (e.g., extracción de leña y madera), aprovechamiento de la vegetación natural únicamente por el ganado caprino y las tierras no aptas para uso pecuario ocupan un porcentaje muy pequeño (figura 3; INEGI 2009). Debido a que las actividades agropecuarias y mineras en el municipio de Aquila, han influido en las características de la vegetación local, la presencia de elementos florísticos representativos de la vegetación primaria, está siendo restringida a pequeñas áreas adyacentes al cauce de arroyos y ríos (Guerrero 1985) en donde el acceso para dichas actividades es limitado.



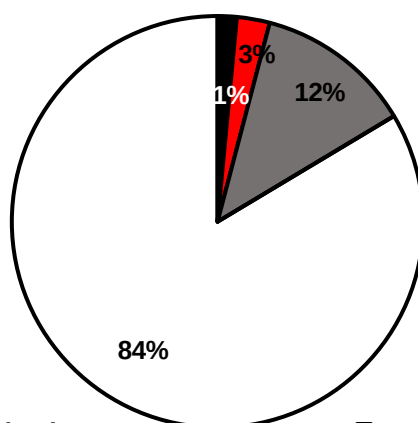
■ Pastizal ■ Cultivos ■ Bosques ■ Selva

Figura 1. Porcentaje de los diferentes tipos de vegetación en el municipio de Aquila, Michoacán.



■ Agricultura ■ Aprovechamiento
 ■ No aptas para agricultura ■ No aptas para uso pecuario

Figura 2. Porcentaje de los diferentes usos de la tierra en el municipio de Aquila, Michoacán.



■ Agricultura mecanizada ■ Agricultura traccion animal
 ■ Agricultura manual estacional ■ No aptas para agricultura

Figura 3. Porcentaje de los diferentes tipos de agricultura en el municipio de Aquila, Michoacán.

CAPÍTULO I. ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN FLORÍSTICA DE LAS LEÑOSAS EN PARCELAS AGROPECUARIAS CON DIFERENTES EDADES DE ABANDONO EN UN BOSQUE TROPICAL SUBCADUCIFOLIO EN AQUILA, MICHOACÁN.

1.1 RESUMEN

Se estableció una cronosecuencia en parcelas agropecuarias con categorías sucesionales de cuatro, ocho y 12 años de abandono y un bosque maduro, derivadas de un bosque tropical subcaducifolio, pertenecientes al municipio de Aquila, Michoacán (cada categoría sucesional contó con tres replicas). Esto, se realizó con el objetivo de describir los patrones de la estructura y composición florística, de las especies leñosas a través de un gradiente sucesional y determinar si variables como la precipitación, temperatura, apertura del dosel, altitud, orientación, pendiente del terreno y la distancia a fuentes cercanas de propágulos, tiene alguna influencia en la estructura y composición florística de las diferentes categorías sucesionales. Como resultado se obtuvo un total de 2200 individuos censados, pertenecientes a 125 especies, agrupados en 90 géneros y 41 familias. Los atributos de estructura como: altura, área basal, densidad de individuos y tallos, así como la proporción de árboles, arbustos y lianas, no difieren estadísticamente entre las categorías sucesionales, pero atributos como la cobertura del dosel, riqueza y composición florística, si difieren entre categorías, así como las especies dominantes y las especies con mayor índice de valor de importancia. Sin embargo, el análisis cluster de similitud espacial, no mostró agrupamientos entre sitios acordes a las edades sucesionales, indicando que otros factores no relacionados con la edad de abandono, podría estar incidiendo en el proceso de recambio de especies temporal. De las diferentes variables ambientales evaluadas en el análisis de correspondencias canónicas, sólo la cobertura del dosel, la orientación de la ladera y la temperatura media anual inciden sobre los bosques maduros, pero no así sobre las diferentes edades sucesionales. Se propone que factores como el pastoreo después del abandono de la parcela, el sistema agrícola rosa tumba y quema, la regeneración de los individuos por rebrote y las fuentes externas de propágulos están incidiendo en la dirección de la sucesión en estos ambientes.

1.2 SUMMARY

A chronosequence was established in agricultural plots with successive categories of four, eight and 12 years of abandonment and a mature forest, derived from a tropical subcaducifolio forest, belonging to the municipality of Aguila, Michoacán (each successional category had three replicates). This was done with the objective of describing the patterns of floristic structure and composition of the woody species through a successional gradient and to determine if variables such as precipitation, temperature, canopy opening, altitude, orientation, terrain slope and the distance to nearby sources of propagules has some influence on the structure and floristic composition of the different successional categories. As a result, 2200 individuals were count, belonging to 125 species, grouped into 90 genera and 41 families. Structural attributes such as: height, basal area, individual and stem density, as well as the proportion of trees, shrubs and lianas, do not differ statistically between successional categories, but attributes such as canopy cover, richness and floristic composition, if differ between categories, as well as dominant species, and species with the highest of importance value index. However, cluster analysis of spatial similarity did not show clustering between sites consistent with successional ages, indicating that other factors not related to the age of abandonment could be affecting the process of temporal species replacement. Of the different environmental variables evaluated in the analysis of canonical correspondences, only canopy cover, slope orientation and average annual temperature emphasizing mature forests, but not so over different successional ages. It is proposed that factors such as grazing after the abandonment of the plot, the tomb, slash and burnt system, regeneration of individuals by regrowth and external sources of propagules are affecting the direction of succession in these environments.

1.3 INTRODUCCIÓN

Desde hace décadas comenzamos a vivir en la época de la vegetación “secundaria”, forma en que se conoce a la vegetación que se desarrolla, mediante la sucesión, después de que la vegetación original ha sido significativamente alterada o eliminada por eventos naturales o por el ser humano (Gómez-Pompa *et al.* 1972). De manera general, la sucesión se refiere al reemplazamiento de especies a través del tiempo, mediante una serie de cambios en la estructura y composición de la comunidad ecológica después de un disturbio antropogénico (e.g., la agricultura y la ganadería) o por causas naturales (e.g., erupciones volcánicas; Meiners y Pickett 2011); La sucesión puede culminar en un tipo de vegetación similar al estado original o en estados alternativos al existente antes del disturbio o no (Drury *et al.* 1973, Begon *et al.* 1996). Existen dos tipos de sucesión, la primaria y la secundaria. La sucesión primaria es el proceso de desarrollo en superficies estériles, donde disturbios severos (e. g., erupción de volcanes, destrucción por glaciares, derrumbes) han removido todas las fuentes de regeneración (e.g., semillas, esporas, raíces, plantas, tocones), dejando el sustrato libre de materia orgánica disponible para la colonización de las especies (Walker 1999). La sucesión secundaria ocurre en sitios donde la vegetación natural fue perturbada, ya sea por actividades humanas o por fenómenos naturales, dejando remanentes de fuentes de regeneración, como: banco de semillas, vegetación en pie, sistemas radicales, tocones y otras partes de la planta que pueden ayudar a la regeneración de la vegetación del lugar (Zipperer 2011).

Después de que ocurre un disturbio en un sitio, la disponibilidad de recursos y las condiciones ambientales cambian, esto puede propiciar el inicio de procesos sucesionales, a través de los cuales aparecen nuevas especies, trayendo como resultado cambios en la estructura y composición florística de las comunidades a través del tiempo (Gleason 1917). La sucesión puede tomar diversas direcciones debido a la variación de los factores bióticos y abióticos que inciden en este proceso. Dentro de los factores bióticos se encuentran: i) las **fuentes de propágulos *in situ*** (e.g. vegetación remanente, rebrotes, raíces, banco de semillas, lluvia de semillas) y *ex situ* (e.g. lluvia de semillas que proviene de otros sitios mediante dispersión por viento o zoodispersión); ii) las **interacciones bióticas** como competencia inter e intraespecífica, depredación, facilitación, entre otras. Dentro de los factores abióticos, se encuentran: i) la **disponibilidad de recursos** (e.g. agua, suelo, nutrientes, luz) y ii) las **condiciones ambientales** (e.g., temperatura, radiación, propiedades físicas del suelo; Begon 2006). A

lo largo del gradiente sucesional, pueden ocurrir diferentes etapas o estadios sucesionales (Gómez-Pompa y Vázquez-Yañez 1985), en las cuales la estructura y composición florística de la comunidad difiere, dependiendo de los factores medioambientales que influyan en cada etapa (bióticos o abióticos).

De acuerdo con Diamond (1975), las especies no se ensamblan al azar dentro de las comunidades sucesionales, en los procesos de ensamblaje intervienen patrones históricos de especiación y migración, dispersión, factores ambientales abióticos e interacciones bióticas, sin que ninguno de estos procesos se excluya mutuamente. Para lo cual, existe una serie de reglas que gobiernan la estructura y composición de las comunidades durante la sucesión, estas reglas son denominadas “reglas de ensamblaje”, las cuales son definidas como cualquier proceso ecológico que selecciona las especies del conjunto regional y determina así la composición de especies de la comunidad local. Estos procesos selectivos son conocidos también como filtros que actúan imponiendo reglas sobre el ensamblaje de comunidades, dentro de estos filtros se encuentran los abióticos (recursos y condiciones ambientales) y bióticos (interacciones planta-planta; Van der Maarel 2005). El enfoque de las reglas de ensamblaje investiga los mecanismos que estructuran a las comunidades biológicas, la coocurrencia reducida, la limitación del nicho y la similitud limitante entre especies, prediciendo que especies pueden coexistir y determinan además, la presencia, frecuencia y riqueza de las especies, o grupos de especies dentro de una comunidad, lo cual será determinado también, por la respuesta de las plantas a los factores abióticos y bióticos (Götzenberger et al. 2011). Durante las etapas sucesionales, tanto los factores bióticos como abióticos de un sitio varían de acuerdo a las características del disturbio (e.g., tipo, intensidad, magnitud, frecuencia; Pickett y McDonnell 1993), y es esta variación, junto con la heterogeneidad del paisaje (Ricklefs 1987), las interacciones de éstas con el ambiente, las que, determinan la integración de las especies dentro de las comunidades, así como su trayectoria sucesional (Diamond 1975).

De manera general se sabe que los patrones en la estructura y composición florística varían a través del gradiente sucesional. Por ejemplo, para los trópicos húmedos se sabe que en campos recién abandonados y después de haber sido usados para actividades agrícolas, las especies que componen estas comunidades son, en su mayoría, especies adaptadas a condiciones de alto estrés hídrico, baja disponibilidad de agua, alta disponibilidad de luz y altos niveles de radiación (Guariguata y Ostertag 2001). Conforme la sucesión avanza la presencia de especies con requerimientos de sombra,

mayor humedad y menor temperatura es evidente (Guariguata y Ostertag 2001, Chazdon 2008). Es posible que el recambio de especies de una etapa a otra esté mediado por el proceso de facilitación (Connell y Slatyer 1977). El cual establece que, como resultado del establecimiento de especies previas, las condiciones y recursos ambientales cambian favoreciendo así el ingreso de nuevas especies adaptadas a estos nuevos ambientes. Cuando estas nuevas especies se establecen, y de acuerdo a Connell y Slatyer (1977), pueden ocurrir dos mecanismos: las diferentes especies permanecen en la misma comunidad (tolerancia) o bien alguna de ellas es eliminada por la otra mediante exclusión competitiva. Es importante mencionar que cualquiera de estos tres mecanismos (facilitación, tolerancia y exclusión competitiva) pueden presentarse en una comunidad de manera recurrente y sin orden alguno (Pausas y Verdú 2010).

Otra postura, totalmente opuesta a la visión general, anteriormente planteada, es la de la Teoría Neutral de Hubbell (2001), la cual de manera general, propone que ni las características ambientales (factores bióticos y abióticos), ni las de las especies determinan la presencia de éstas en una comunidad. Esto quiere decir que todas las especies son ecológicamente equivalentes y por lo tanto tienen la misma probabilidad de pertenecer a cualquier comunidad siendo regidas principalmente, por factores estocásticos (e.g., límites de dispersión y deriva ecológica).

De manera general y tomando en cuenta las investigaciones en los bosques tropicales, se sabe que en las primeras fases sucesionales los sitios serán colonizados por especies pioneras, las cuales se caracterizan por estar adaptadas a ambientes estresantes con alta disponibilidad de luz y radiación, suelos pobres en nutrientes, así como a fuertes condiciones de estrés hídrico (Guariguata y Ostertag 2000, 2001, Finegan 1996). Como resultado de la presencia de estas especies, las condiciones ambientales y la disponibilidad de recursos cambian y esto propicia el ingreso de nuevas especies, con el tiempo estas especies reemplazarán a las iniciales o pioneras, las cuales son conocidas de manera general como especies de vegetación secundaria (Connell y Slatyer 1977, Egler 1952, Guariguata y Ostertag 2001), modificando de esta forma la estructura y composición florística de las comunidades a través del gradiente sucesional. Finalmente, cuando las condiciones ambientales y la disponibilidad de recursos de una comunidad son constantes se habla de una comunidad madura o conservada, con una estructura y composición florística característica de bosques maduros. A las especies que conforman estas comunidades se les conoce como especies de vegetación primaria (Guariguata y Ostertag 2000). Si bien esta es una descripción simplista del proceso sucesional de las

especies, es importante considerar que existen más etapas y formas que puede tomar la sucesión (e.g., sucesión retrogresiva, estacionaria y progresiva; Clements 1916, Egler 1952, Peltzer *et al.* 2010). En el caso de una sucesión es progresiva, la asociación de especies cambiará con el tiempo, como resultado del reemplazo sucesional (Gleason 1939, Gómez-Pompa y Vázquez Yañes 1971), promoviendo el incremento de la diversidad y la biomasa de las especies (Cooper 1926, Odum 1969), provocando cambios en la estructura y composición florística de la comunidad, asemejándose al bosque maduro en edades sucesionales avanzadas (Cooper 1926).

Durante los procesos sucesionales en los bosques tropicales perturbados, algunos de los cambios más notables ocurren en la estructura y composición florística (e.g., aumento en la altura y cobertura del dosel, densidad de árboles, área basal y en la composición de especies). Estos cambios permiten a los bosques tropicales recuperarse después de disturbios naturales (e.g., huracanes, incendios) o antropogénicos (e.g., actividades agropecuarias; Brown y Lugo 1990, Guariguata y Ostertag 2001, Chazdon 2003, Finegan y Nasi 2004). La tasa de cambio sucesional (i.e., la relación entre el tiempo y el grado de cambio en el que ocurren los procesos sucesionales), tras la perturbación, está determinada además de los factores bióticos y abióticos del sitio, por la historia y la estructura del paisaje, el grupo de especies regionales, por la historia de vida y las formas de dispersión de las especies (Pickett *et al.* 1987, Brown 1990, Denslow 1980, Whitmore y Burslem 1998, Chazdon 2008).

De forma general se sabe que los bosques secundarios tropicales, a menudo muestran una rápida convergencia estructural con los bosques maduros conforme la sucesión avanza (Marques *et al.* 1988, Guariguata *et al.* 1997, Ferreira y Prance 1999 Aide *et al.* 2000, Denslow y Guzmán 2000, Kennard 2002, Peña-Claros 2001). En estos sitios las comunidades de sucesión temprana (i.e., cinco a diez años de edad), se caracterizan por una mayor densidad de fustes, áreas basales pequeñas, una menor altura del dosel (Saldarriaga *et al.* 1988, Aide *et al.* 1996, Denslow y Guzmán 2000 en Guariguata *et al.* 2001) y poca diversidad de especies arbóreas, en comparación con el bosque maduro (Meiners y Pickett 2011). A medida que avanza la sucesión, la riqueza de especies aumenta, así como la uniformidad en los tamaños de vegetación. Las condiciones de poca luz, facilitan la llegada de especies tolerantes a la sombra, que posteriormente formarán parte del dosel (Nicotra *et al.* 1999). Es posible que en etapas de sucesión secundaria con la misma edad de abandono y en ambientes similares, la estructura y composición florística difiera considerablemente entre ellas, debido a que las

tasas reales de sucesión varían en respuesta a factores que no están forzosamente relacionados con la edad sucesional como las características edáficas, el uso previo de la tierra, la configuración del paisaje e incluso condiciones ambientales tanto bióticas como abióticas de cada sitio (Arroyo-Mora *et al.* 2005).

Actualmente existen escasos estudios sobre la estructura y composición florística durante la sucesión secundaria en los bosques tropicales subcaducifolios. Un ejemplo de los pocos estudios existentes, es el realizado por López (2013) quien registró el recambio de las especies dominantes conforme la edad sucesional avanza, reportando que la diversidad florística aumenta y la estructura de la comunidad se asemeja más al bosque maduro en edades sucesionales avanzadas.

1.3.1 Campos agropecuarios

Las prácticas agrícolas causan perturbaciones considerables en los ecosistemas debido a que la vegetación natural de un sitio es removida para establecer un sistema distinto al que había antes de la perturbación (Guariguata y Kattan 2002, Chazdon 2008, Romero 2011). Uno de los métodos utilizados en esta práctica es el sistema agrícola de roza-tumba-quema (r.t.q.), el cual adquiere gran relevancia debido a que altera de forma menos intensa los ecosistemas (Lara *et al.* 2012), comparado con la perturbación que ocasiona el uso de maquinaria de los sistemas de agricultura moderna (Tscharntke *et al.* 2005).

En parcelas agropecuarias con perturbaciones intensas (e.g., uso prolongado del sitio y periodos de descanso breves), donde la disponibilidad de propágulos es baja o nula y las condiciones ambientales (bióticas y abióticas) son estresantes para el establecimiento de especies de estadios sucesionales avanzados, el desarrollo regenerativo y sucesional de la comunidad se verá fuertemente limitado (Chazdon *et al.* 2007). Bajo este escenario de perturbación, los propágulos tendrían que llegar al sitio de fuentes externas (Egler 1952, Wijdevan y Kuzee 2000, Benítez-Malvido *et al.* 2001), ocasionando que el regreso de la vegetación original tome un largo período de tiempo (Connell y Slatyer 1977, Egler 1952). En comparación con sitios menos perturbados y con presencia de propágulos, donde el tiempo de recuperación es relativamente más rápido. Por otro lado, las interacciones bióticas de sitios fuertemente perturbados, como la elevada herbívora, la baja dispersión de semillas por animales (Guariguata y Ostertag 2000) y la fuerte competencia por pastos y herbáceas (Peltzer *et al.* 2001) pueden ser

importantes barreras que impidan la regeneración natural y el establecimiento de especies en estos campos (Rejmanék 1990, van-Breugel 2007; Maza-Villalobos *et al.* 2011, 2012).

Además de los factores ambientales bióticos y abióticos que influyen a nivel local en los procesos de regeneración y sucesión secundaria de una comunidad, existen otros factores a nivel paisaje, como la historia y la estructura del paisaje, el grupo regional de especies (incluyendo las no nativas), que en conjunto representan las fuentes externas de propágulos (Pickett *et al.* 1987, Chazdon *et al.* 2003, van-Breugel 2007; Maza-Villalobos *et al.* 2011a). Es posible que un sitio degradado pero rodeado de una matriz de vegetación secundaria tenga mayores tasas de regeneración y sucesión secundaria que un sitio degradado pero rodeado de campos agropecuarios, ya que en el primer caso la disponibilidad de propágulos y las interacciones bióticas implícitas en la dispersión de éstos (i.e., zoocoria) son mayores que en una matriz agropecuaria.

Otro factor determinante a considerar en los procesos regenerativos y sucesionales, es la historia de vida de las especies (i.e., serie de características importantes del ciclo de vida de un organismo, como sus estrategias de supervivencia y reproducción; Lincoln *et al.* 1982,), la tolerancia y adaptaciones fisiológicas de las especies ante los cambios del medio ambiente (Díaz *et al.* 2013). Dado que dependiendo de estas características, una especie podrá colonizar y sobrevivir en determinados ambientes, debido a que durante la sucesión los patrones generales del reemplazamiento de especies resultan de las correlaciones existentes entre la historia de vida de las especies y las características ambientales del sitio. Lo cual ocasiona que las comunidades varíen a lo largo del gradiente sucesional en una misma comunidad vegetal (Huston *et al.* 1986).

1.3.2 Cronosecuencias

Entre los métodos utilizados para estudiar el proceso de sucesión se encuentra el uso de cronosecuencias. En este método se sustituye el tiempo de desarrollo por el espacio, es decir que se utiliza una serie de sitios con un rango de edades de desarrollo (que pueden ser llamados: etapas o estadios sucesionales), que en lo único que difieren es justo en la edad, pues los supuestos de este método son que la historia de uso del suelo (e.g., ganadería, agricultura, número de incendios, densidad de ganado, tipo de cultivo), así como las características ambientales del sitio (e.g., pendiente, exposición, tipo de suelo) son las mismas; de esta manera se asume que los procesos sucesionales inician en condiciones similares (e.g., condiciones ambientales, suelo, historia de uso del

suelo, etc.). Este método sólo permite inferir los cambios en la estructura y composición florística en las comunidades de forma indirecta a través de los patrones desplegados en el gradiente sucesional (Romero 2011, van-Breugel *et al.* 2007, Maza-Villalobos *et al.* 2012).

Para cumplir con el objetivo principal del capítulo I del presente trabajo de investigación (describir la estructura y composición florística de parcelas agropecuarias con diferentes edades de abandono, pertenecientes a un bosque tropical subcaducifolio) se empleó una cronosecuencia con un rango sucesional de cuatro a 12 años de abandono, así como un bosque maduro o primario, derivados de un bosque tropical subcaducifolio.

1.4 OBJETIVOS

Conocer cómo son los atributos estructurales y de composición florística de las especies leñosas en parcelas agropecuarias con diferentes edades de abandono, derivadas de un bosque tropical caducifolio para determinar la trayectoria sucesional de estas comunidades.

1.4.1 Objetivos específicos

1. Describir los patrones de estructura y composición florística de las comunidades de especies leñosas lo largo un gradiente sucesional en campos agropecuarios abandonados.
2. Analizar el efecto de las variables ambientales y los tipos de vegetación circundante sobre la estructura y composición florística de las diferentes parcelas agropecuarias.

1.5 HIPÓTESIS

A continuación se presentan las hipótesis y predicciones en orden y para cada uno de los objetivos particulares anteriormente planteados:

1.5.1 Hipótesis (objetivo 1)

Considerando que las condiciones ambientales y la disponibilidad de recursos varían con el desarrollo sucesional y bajo el supuesto que estas características ambientales determinan el recambio de especies, se espera que la estructura y

composición florística de las comunidades estudiadas muestre cambios a lo largo del gradiente sucesional evaluado a través de una cronosecuencia (figura 1).

1.5.2 Hipótesis (objetivo 2)

Debido a la importancia del recurso lumínico e hídrico y el papel de la matriz circundante como fuente de propágulos para el establecimiento de las comunidades vegetales y el desarrollo sucesional de éstas, se espera que dichos factores ambientales muestren efecto en los patrones de estructura y composición florística de las comunidades sucesionales estudiadas.

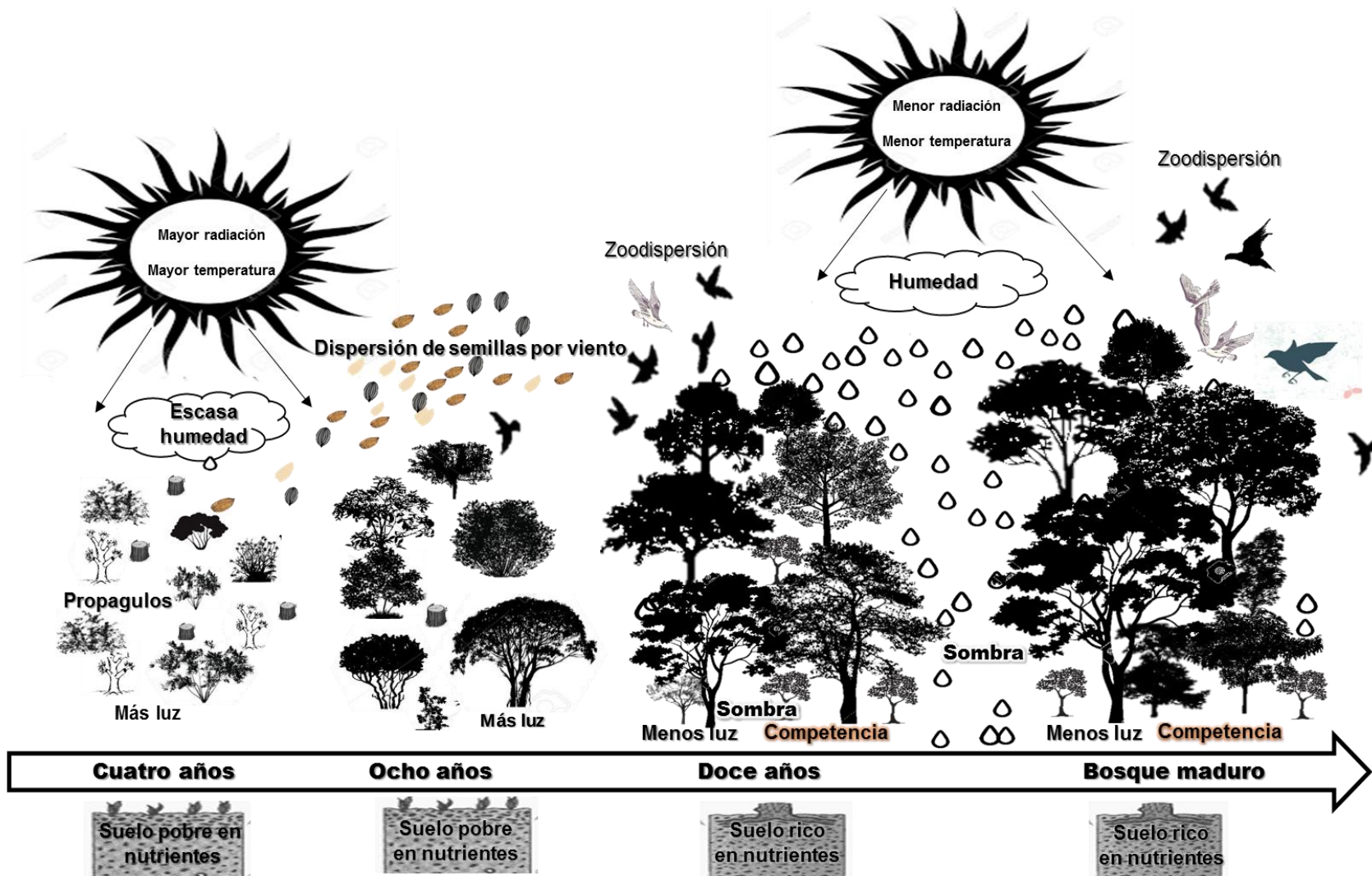


Figura 1. Representación gráfica de las comunidades vegetales pertenecientes a las parcelas agropecuarias y el bosque maduro, donde podemos observar los cambios en estructura y composición florística y con ello la modificación de los factores ambientales bióticos y abióticos a lo largo del gradiente sucesional.

1.6 MATERIALES Y MÉTODOS

1.6.1 Diseño experimental en campo

Se seleccionaron los sitios que conformaron las categorías de la cronosecuencia, por medio de entrevistas a cinco propietarios de varios terrenos entre los que se encuentran los sitios muestreados, a través de las cuales se conoció la historia de uso, el tiempo de abandono y el sistema de tratamiento de diferentes parcelas dedicadas a la agricultura y ganadería (Anexo 1). Después de analizar las entrevistas, se eligieron nueve parcelas agropecuarias abandonadas, tratadas con el sistema de roza-tumba y quema, con un periodo de sucesión secundaria reciente (cuatro años de abandono), intermedio (ocho) y avanzado (12). Cada edad sucesional contó con tres réplicas; estas edades sucesionales fueron seleccionadas debido a que son las edades más frecuentes de parcelas agrícolas abandonadas en la zona de estudio, además de que poseen historias de uso similares. En esta misma área se seleccionaron tres parcelas dentro de un bosque maduro conservado (bosque primario). Todas las parcelas fueron georreferenciadas en sus vértices.

En cada una de las 12 parcelas se realizó un muestreo tipo Gentry (1982) con modificaciones, que consistió en colocar 10 líneas paralelas de 50 x 2 m (0.1 ha) separadas por una distancia de 20 m, cada línea fue colocada de forma paralela a la pendiente. Se censaron sólo los individuos encontrados dentro del área de cada línea (100 m²), se registraron todos los árboles, arbustos y lianas con diámetros a la altura del pecho (DAP a 1.30 cm de altura), $\Rightarrow$ 1.5 cm. A todos los individuos censados se les tomaron datos de: altura total (desde la base del suelo hasta la altura de la copa, excepto las lianas) usando como referencia una garrocha de 5 m; el número de tallos provenientes de un mismo individuo; la forma de crecimiento (árbol, arbusto, liana). Se tomó registro de todos los individuos que presentaron vestigios de tocones, los cuales fueron considerados como provenientes de rebrotes, mientras que los individuos que no mostraron indicios de que hayan provenido de rebrotes se consideraron como provenientes de semillas, esto con la finalidad de determinar el posible origen de las plantas que colonizan las parcelas (semilla o rebrote).

1.6.2 Determinación taxonómica

Se colectaron ejemplares de todas las especies registradas y se procesaron para su determinación taxonómica por medio de claves botánicas, fotografías de herbario, listados florísticos de la región y consulta de herbarios de la Universidad Autónoma de

México (MEXU) e Instituto de Ecología , A. C., Centro Regional del Bajío (IEB). En la medida de lo posible todas las especies fueron identificadas hasta el menor nivel taxonómico. Los ejemplares fueron herborizados, etiquetados, registrados y serán depositados en los herbarios de consulta.

1.6.3 Variables ambientales

A continuación se describen las variables ambientales consideradas en el presente estudio y la metodología utilizada para obtenerlas.

1.6.3.1 Cobertura del dosel

Para estimar la cobertura del dosel se tomaron cinco mediciones por línea o transecto (50 mediciones por Gentry), por medio de un densitómetro forestal convexo, se realizaron lecturas con 10 metros de distancia una de la otra sobre cada transecto. Cada lectura de densitómetro consistió en cuatro lecturas, cada una dirigida a una de las cuatro direcciones cardinales (N, E, S, O). El promedio obtenido de las lecturas se multiplicó por la constante o factor 1.04 (propia del instrumento), la diferencia de este valor de 100, representa la densidad de dosel del bosque (cobertura de dosel).

1.6.3.2 Temperatura y precipitación

Por medio del Moscow Forestry Sciences Laboratory del U. S. Forest Service (<https://forest.moscowfsl.wsu.edu/>), quien realiza la interpolación de datos climáticos de estaciones meteorológicas, se obtuvieron las siguientes variables ambientales; precipitación media anual (map) y temperatura media anual (mat). Se consideraron estas variables debido a que en las regiones tropicales la temperatura y la precipitación son consideradas como variables determinantes en los procesos sucesionales, al influir en la estructura y composición florística de las comunidades a través del gradiente sucesional (Gentry, 1988, Leigh *et al.* 2004)

1.6.3.3 Altura, pendiente y orientación

Debido a que la pendiente influye en el transporte de nutrientes, agua y própagulos (Auslander *et al.* 2003), ésta fue medida en cada uno de los sitios mediante un clinómetro Haglöff EC II. De igual forma se sabe que la orientación de la pendiente influye en el nivel de radiación y luz solar que reciben las plantas influyendo en el desarrollo de las mismas (Nettesheim *et al.* 2015), por lo anterior, se obtuvieron los datos de la orientación en

grados con respecto del terreno para cada uno de los sitios utilizando una brújula (los valores van de 0° orientación norte a 365° orientación noroeste). Se tomaron en campo también datos de la altura al nivel del mar (altura) por medio de un GPS Garmin Etrex 10, la altura al nivel de mar influye en la riqueza y distribución de las especies misma que puede variar a diferentes rangos altitudinales.

1.6.3.4 Estructura del paisaje

Por medio del mapa virtual Google Earth se analizaron de forma visual y con base en el conocimiento de los pobladores del lugar, los tipos de vegetación que se localizan cerca de los sitios de muestreo y que pueden estar influyendo en la composición florística de las parcelas muestreadas. Por medio de la regla de Google Earth, se tomaron medidas en metros de las parcelas agropecuarias y el bosque maduro a los diferentes tipos de vegetación de la zona los cuales son; bosque tropical subcaducifolio conservado (btsc), bosque tropical subcaducifolio perturbado (btscp), vegetación riparia (vr), pastizal (pz), bosque de encino (be), bosque tropical subcaducifolio (btc). Estas medidas se utilizaron como variables ambientales para evaluar si la composición de la matriz circundante está influyendo en la composición florística de las categorías sucesionales evaluadas.

1.6.4 Análisis estadísticos

1.6.4. 1 Curvas de rarefacción

Para conocer los alcances de nuestro esfuerzo de muestreo (30 líneas Gentry por edad sucesional) se realizaron curvas de rarefacción de especies haciendo extrapolaciones a 130 líneas Gentry, así como un procedimiento no paramétrico con el estimador Chao 1. En ambos casos se utilizó el programa estadístico EstimateS 9.

1.6.4.2 Estructura y composición florística

Para evaluar la existencia de diferencias en estructura y composición florística (i. e., densidad de especies, diversidad específica, densidad de individuos y de tallos, área basal, altura, DAP y cobertura del dosel) entre categorías sucesionales se realizaron análisis de varianza (ANOVA) mediante el programa estadístico JMP 6.

Para establecer los rangos de altura de los individuos en cada etapa sucesional se utilizó la regla de Sturges (1926).

1.6.4.3 Riqueza específica

Con la información obtenida en campo y los listados florísticos generados para cada comunidad, se caracterizó la estructura y composición florística para cada edad sucesional y el bosque maduro. Mediante la riqueza de especies (i.e., densidad de especies totales registradas) se estimó también la diversidad específica (diversidad de especies en un sitio) por medio del exponencial del índice de Shannon. Se utilizó el exponencial de este índice porque además de mostrar de una forma más clara las diferencias de riqueza específica entre sitios, considera a todas las especies por igual en cada población, no favoreciendo desproporcionalmente a las especies raras ni a las especies abundantes (Jost 2006; formula en anexo 2).

1.6.4.4 Curvas rango abundancia y equidad

Para conocer como están estructuradas las especies leñosas dentro de las comunidades se realizaron curvas de rango-abundancia (Magurran 2004), y para determinar la equidad en la riqueza de las especies dentro de las comunidades, se utilizó el índice de Pielou (1969), el cual mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada (formula en anexo 2).

1.6.4.5 Índice de valor de importancia

Para conocer las especies con mayor importancia ecológica en cada categoría sucesional, se estimó el índice de valor de importancia (IVI) utilizando datos de dominancia relativa (la dominancia de una especie referida a la dominancia de todas las especies por edad sucesional), densidad relativa (densidad de cada especie referida a la densidad de todas las especies del área por edad sucesional) y frecuencia relativa de cada especie (la frecuencia de una especie con referencia a la frecuencia total de todas las especies; formula en anexo 2).

1.6.4.6 Similitud florística

Para conocer la magnitud del recambio de especies temporal, espacial y la diversidad beta global se estimó la disimilitud florística entre categorías sucesionales y el recambio de especies entre los sitios muestreados incluido el bosque maduro, se analizó la diversidad beta espacial entre todos los sitios muestreados utilizando el índice modificado Chao-Sorensen, el cual mide la disimilitud florística basándose en el número de especies rarificado por una misma cantidad de individuos para todos los sitios (Chao *et*

al. 2005; formula en anexo 2), la diversidad beta global se estimó por medio del índice de Sorensen (Magurrary McGill 2011; formula en anexo 2), usando el paquete betapart del programa R (Baselga y Orme 2012), este análisis se hizo también para cada tipo de vegetación.

1.6.4.7 Regresión lineal

Para determinar si la edad de abandono influye en la estructura y composición florística de las parcelas agropecuarias, se realizaron análisis de regresión lineal de la edad sucesional contra la densidad de individuos, la densidad de tallos, el área basal, la cobertura del dosel, la riqueza de especies, y la diversidad obtenida por medio del índice exponencial Shannon respectivamente, se hizo además un análisis de regresión lineal de las categorías sucesionales contra la diversidad beta global, todos estos análisis se realizaron utilizando el programa estadístico JMP 6.

1.6.4.8 Análisis de correspondencias canónicas

Para determinar si las variables ambientales están influyendo en la estructura y composición florística en las diferentes categorías sucesionales, se realizó un análisis de correspondencias canónicas (CCA) con las variables ambientales; “mat” temperatura promedio, “map” precipitación media anual, “orien” orientación en grados, “elev” altura sobre el nivel del mar, “pend” pendiente en grados, “dosel” apertura del dosel y los datos de abundancia de las especies pertenecientes a todos los sitios incluidos en el estudio. Los datos climáticos fueron transformados por el logaritmo natural, en cambio los datos de abundancia no fueron transformados siguiendo la recomendación de Borcard *et al.* (2011), quien sugiere evitar la transformación de las abundancias en el CCA, especialmente con transformaciones de raíz cuadrada porque esto no preservaría las características de las distancias Ji cuadrada que utiliza el CCA y la interpretación del análisis se distorsionaría. Se comprobó la significancia con 999 permutaciones.

1.6.4.9 Correlación variables ambientales vs composición florística

Para determinar si existe correlación entre las variables ambientales y la composición florística de cada sitio, se realizó una prueba de Mantel, de este modo puede evaluarse si la distancia en el espacio determinado por las especies está correlacionada con la distancia en el espacio geográfico, o con las variables ambientales. En este caso al igual que para el análisis CCA se usaron las variables ambientales; “mat” temperatura

promedio, “map” precipitación media anual, “orien” orientación en grados, “elev” altura sobre el nivel del mar, “pend” pendiente en grados y “dosel” apertura del dosel y las coordenadas geográficas de cada sitio.

1.6.4.10 Estructura del paisaje

Para determinar si los tipos de vegetación circundante a las parcelas está influyendo en la estructura y composición florística, en las diferentes categorías sucesionales y el bosque maduro se realizó un análisis de correspondencias canónicas (CCA), donde las variables utilizadas fueron la distancia en metros a los diferentes tipos de vegetación que se identificaron en la zona de estudio, las cuales son: (btsc), bosque tropical subcaducifolio perturbado (btscp), vegetación riparia (vr), pastizal (pz), bosque de encino (be), bosque tropical subcaducifolio (btc). Los análisis CCA y las pruebas Mantel se realizaron usando la paquetería Vegan (Permute, lattice, mgcv, nlme, BiodiversityR, tcltk, devtools, gavinssimpson/ggvegan, ggvegan, ggplot2) del programa estadístico R.3.2.

1.7 RESULTADOS

1. 7. 1 Número de individuos

Se censó un total de 2200 individuos, pertenecientes a 125 morfoespecies (especie que se distingue del resto sólo por su morfología), la mayoría (123, 98%) fueron identificadas hasta nivel de especie, las cuales pertenecen a 41 familias y 97 géneros. De los individuos censados, el 80% se registraron en los sitios de vegetación secundaria y un 20% en el bosque maduro o primario (figura 1). El número de individuos del bosque secundario casi cuadruplica al número de individuos pertenecientes al bosque maduro, lo cual se debe a que el esfuerzo de muestreo fue mayor en el bosque secundario (90 líneas Gentry realizadas en bosque secundario comparado con 30 líneas Gentry realizadas en el bosque maduro).

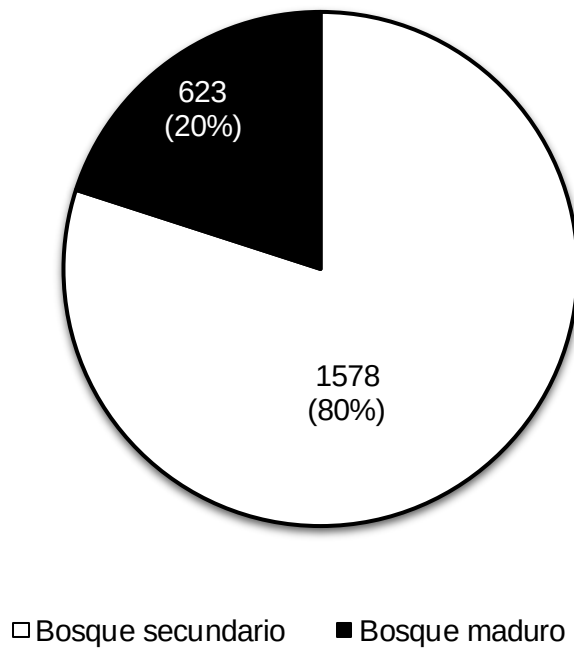


Figura 1. Proporción y número de individuos registrados en el bosque secundario (edades sucesionales cuatro, ocho y 12 años) y en el bosque maduro o primario.

1.7.2 Esfuerzo de muestreo

1.7.2.1 Curvas de rarefacción

Las curvas de rarefacción extrapoladas a una intensidad de muestreo de 130 líneas Gentry para cada categoría sucesional, nos muestran que el esfuerzo de muestreo fue significativo para el bosque maduro (en el cual se censó 87% del total de especies pertenecientes esta categoría de la cronosecuencia) y la edad sucesional más joven (cuatro años) para la cual se registraron 75% de las especies, indicando que la mayoría de las especies representantes de estas dos comunidades fueron registradas mostrando una línea tendiente a ser asintótica en el gráfico. Mientras que para las edades sucesionales de ocho y doce años se obtuvo un 64% y 58% respectivamente, del total de especies que potencialmente colonizan estas edades sucesionales, presentándose en ambas categorías sucesionales curvas que están aún lejos de alcanzar la asíntota, lo cual indica que para estas edades sucesionales muchas de las especies quedaron fuera del muestreo (figura 2).

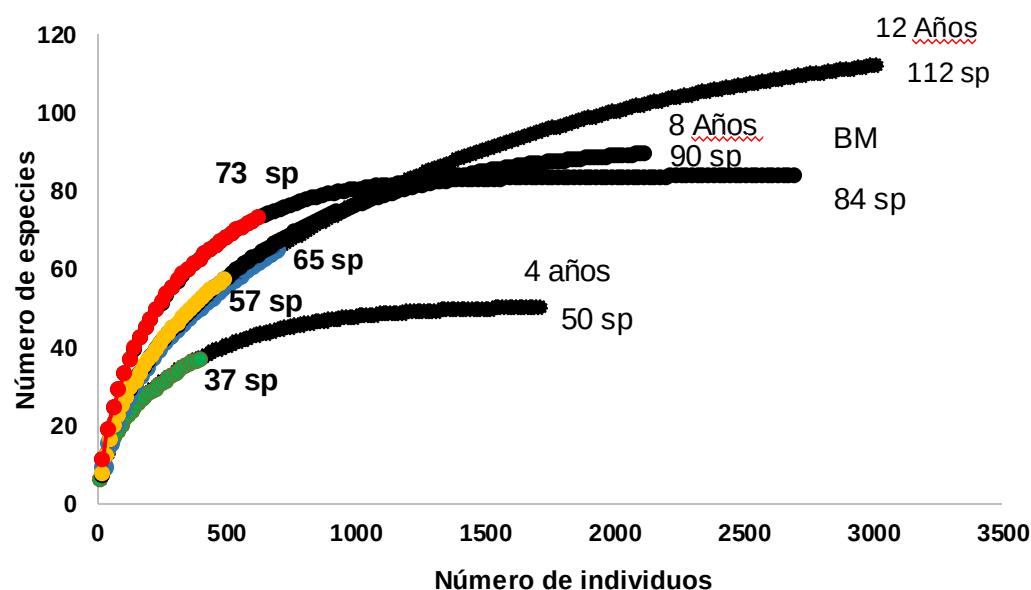


Figura 2. Curvas de rarefacción extrapoladas a 130 líneas Gentry por medio del programa EstimateS 9, las cuales muestran el total de especies censadas y esperadas. En color verde se muestra la edad sucesional de cuatro años; en amarillo la de ocho años; en azul la de doce años; en color rojo el bosque maduro y las líneas negras representan las especies esperadas para cada categoría sucesional (los números al final de cada línea de color indican la cantidad de especies censadas y los números al final de cada línea negra indican la cantidad de especies esperadas).

1.7.2.2 Estimador Chao 1

Un escenario equivalente al encontrado en el análisis de refacción, es el que arroja el estimador Chao 1, mostrando curvas tendientes a la asíntota y muy similares a las producidas por los valores obtenidos para las edades sucesionales de cuatro años y bosque maduro, en cambio para las edades sucesionales de ocho y doce años el estimador Chao 1 dista mucho de asemejarse a los datos obtenidos y de alcanzar la asíntota. Según este estimador para nuestro esfuerzo de muestreo (30 líneas Gentry), se debieron censar 45 especies para la edad sucesional de cuatro años (se censaron 37 especies, 82% del esperado), 93 especies para la de 8 años (se censaron 57, 61% del esperado), 104 especies para la edad sucesional de 12 años (se registraron 65 especies solo 62% del total esperado) y 81 especies para el bosque maduro (70 especies registradas, 83% del esperado; figura 3).

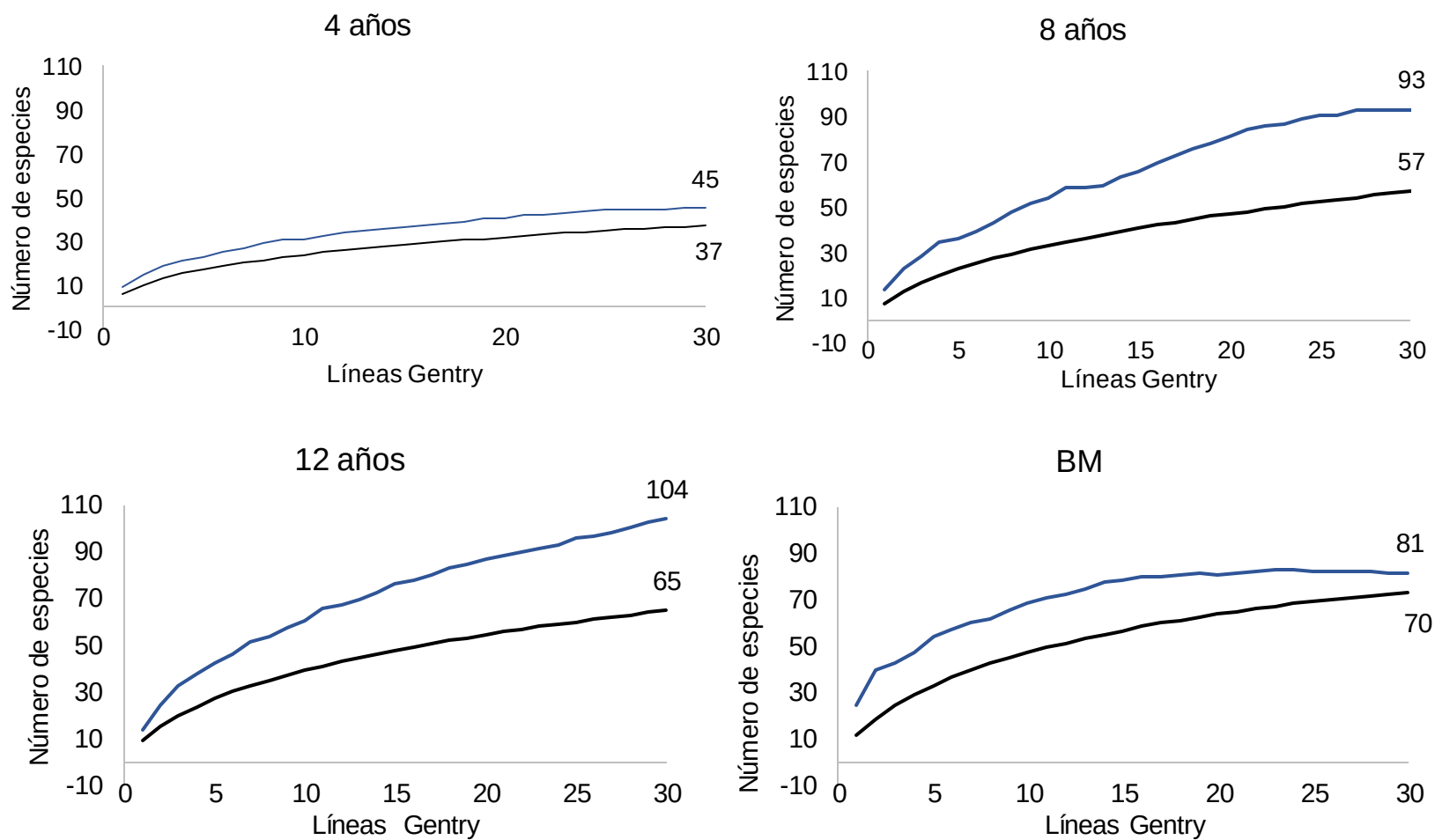


Figura 3. Curvas de refacción obtenidas mediante el estimador Chao 1, las líneas en color azul muestran las especies esperadas en el muestreo por el estimador y las líneas en color negro muestran las especies obtenidas en el muestreo (al final de cada línea se muestran los números de especies obtenidas y las especies esperadas)

1.7.3 Estructura y composición florística

La densidad promedio de individuos, al igual que la densidad promedio de tallos, no mostraron diferencias estadísticamente significativas entre categorías sucesionales (figuras 4 y 5). Sin embargo, es importante señalar, que para ambas variables, la variación más grande se observó en los sitios de 12 años y la menor en los más recientes (cuatro años).

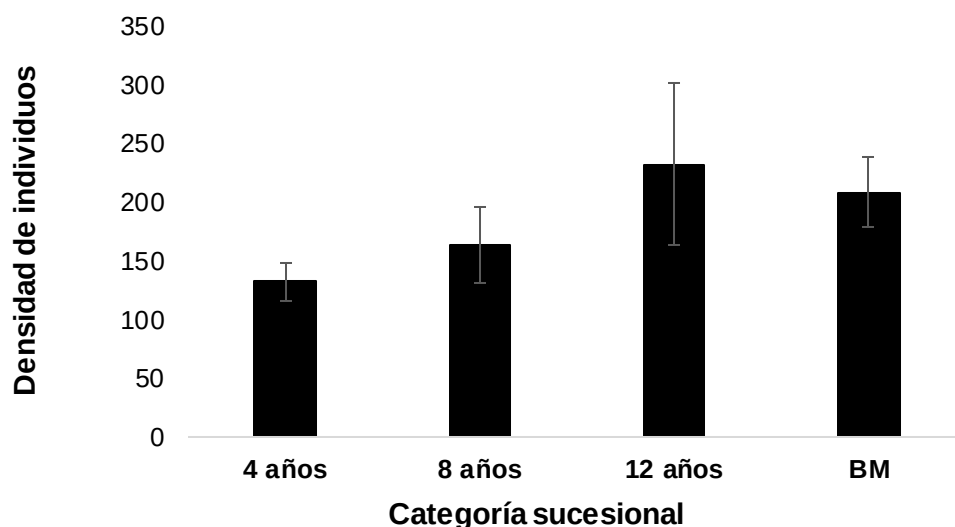


Figura 4. Densidad promedio de plantas por categoría sucesional. La línea vertical sobre las barras representa un error estándar ($F: 1.4329^{gl: 11}$, $p: 0.3034$, $\alpha: 0.05$).

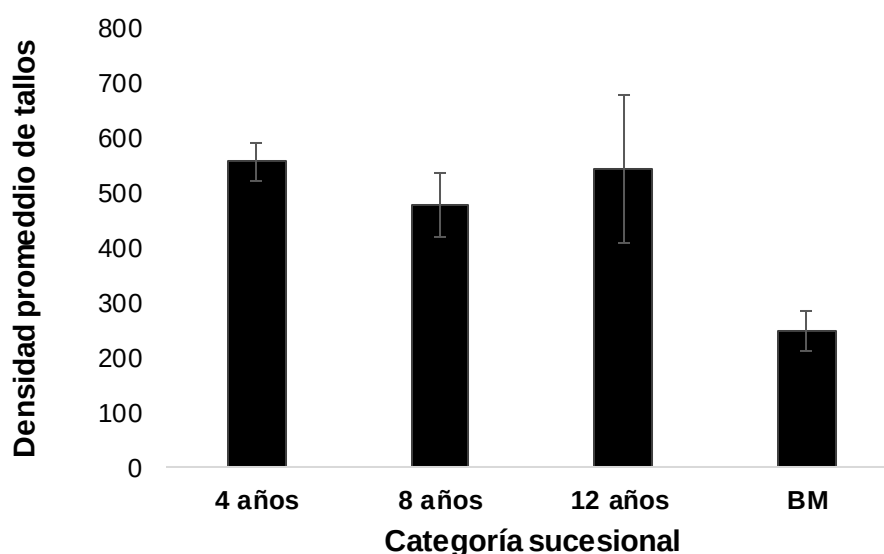


Figura 5. Densidad promedio de tallos en las diferentes categorías sucesionales. Las líneas negras en los extremos de las barras representan un error estándar ($F: 3.37^{gl: 11}$, $p: 0.0752$, $\alpha: 0.05$).

1.7.4 Área basal

El área basal promedio no mostró diferencias significativas entre categorías sucesionales, a pesar de ello, los valores más altos se observaron en el bosque maduro seguido por la edad sucesional de doce años y los valores más bajos los presentó la edad sucesional más joven (cuatro años; figura 6).

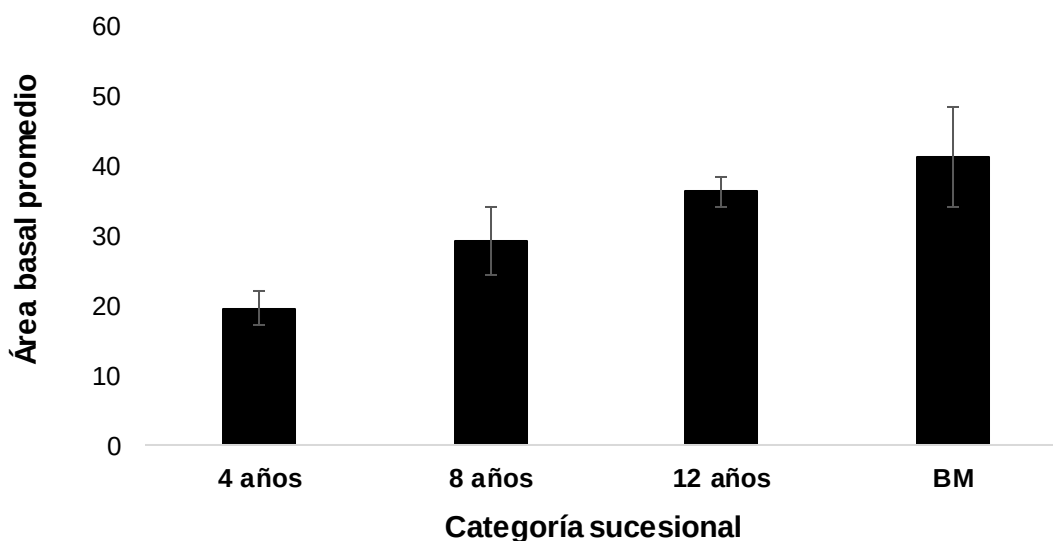


Figura 6. Área basal promedio por categoría sucesional, las líneas negras en los extremos de las barras indican un error estándar ($F:0.8837^{gl:11}$, $p: 0.303$, $\alpha: 0.05$)

1.7.5 Diámetro a la altura del pecho (DAP)

Las edades sucesionales mostraron un alto porcentaje de tallos con DAP igual o menor a 5 centímetros, mientras que el porcentaje de tallos mayor a cinco centímetros mostró un ligero incremento a través del gradiente sucesional, mostrando una mayor homogeneidad en tamaños del DAP en el bosque maduro (Figura 7). Mientras que el DAP promedio de los individuos mostró diferencias significativas entre edades tempranas (cuatro y ocho años) y avanzadas (12 años), a pesar de ello las edades sucesionales distan mucho de alcanzar el DAP promedio que presentan los individuos pertenecientes al bosque maduro (figura 8).

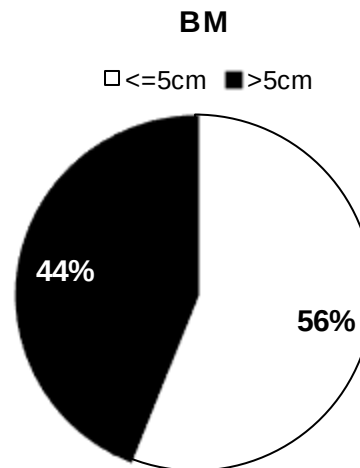
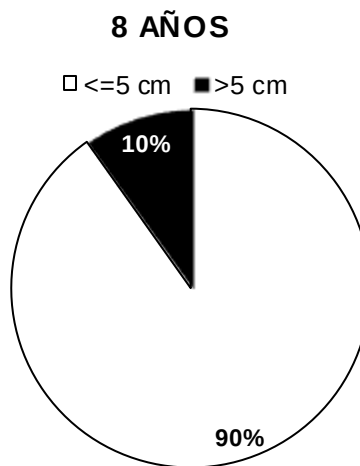
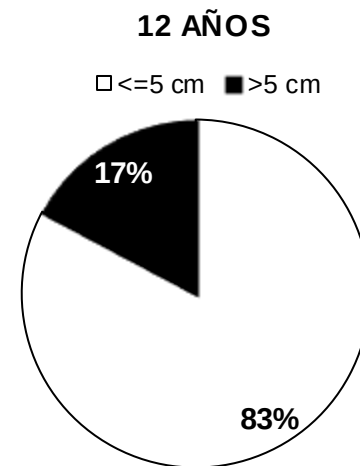
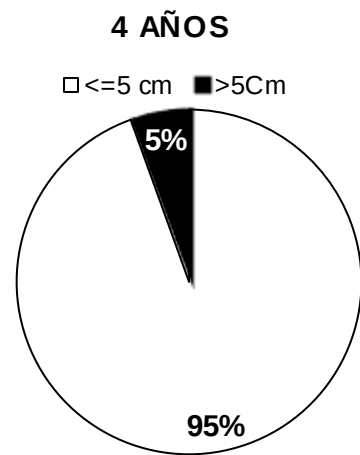


Figura 7: Porcentajes de tallos con diámetro a la altura del pecho (DAP) igual o menor a 5 centímetros y DAP mayor a 5 cm por categoría sucesional.

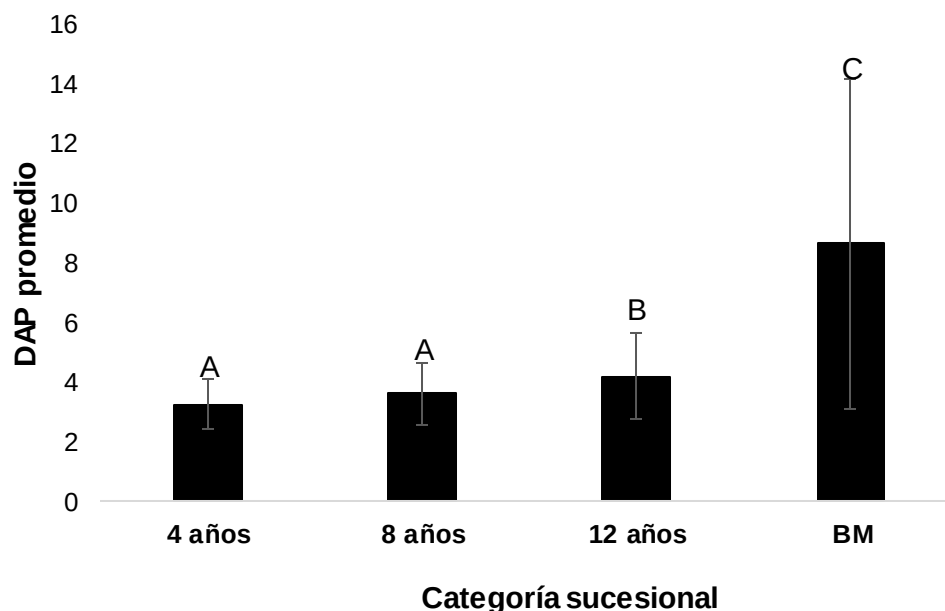


Figura 8. Diámetro a la altura del pecho (DAP) promedio por categoría sucesional, las líneas negras en los extremos de las barras indican un error estándar. Las letras iguales indican los sitios que no muestran diferencias significativas y las letras diferentes muestran los sitios estadísticamente diferentes ($F: 345.7696^{91:5461}$, $P: 0.0001$, $\alpha: 0.05$).

1.7.6 Altura de los individuos censados

La altura de las plantas mostró rangos muy similares entre categorías sucesionales, principalmente en las categorías pertenecientes al bosque secundario mostrando un ligero incremento en los tamaños de los individuos conforme aumenta la edad sucesional donde, en la categoría sucesional de cuatro años, la mayoría de los individuos presenta una altura entre 1.5 y dos metros, los individuos más grandes miden cinco metros, pudiéndose diferenciar únicamente cuatro rangos de tamaño en las especies arbóreas. Para la edad sucesional de ocho años, se diferenciaron cinco rangos, donde la mayoría de los individuos mide tres metros y los más altos miden seis metros. Para la edad sucesional de 12 años se diferenciaron siete rangos de tamaño en los individuos, donde algunos alcanzan los ocho metros de altura. En cuanto al bosque maduro, este, presentó la mayor cantidad de tamaños en los individuos donde los más altos alcanzan los 30 metros de altura (figura 9). Mientras que La altura promedio para cada categoría sucesional mostró diferencias significativas entre el bosque maduro y las diferentes edades sucesionales (figura 10).

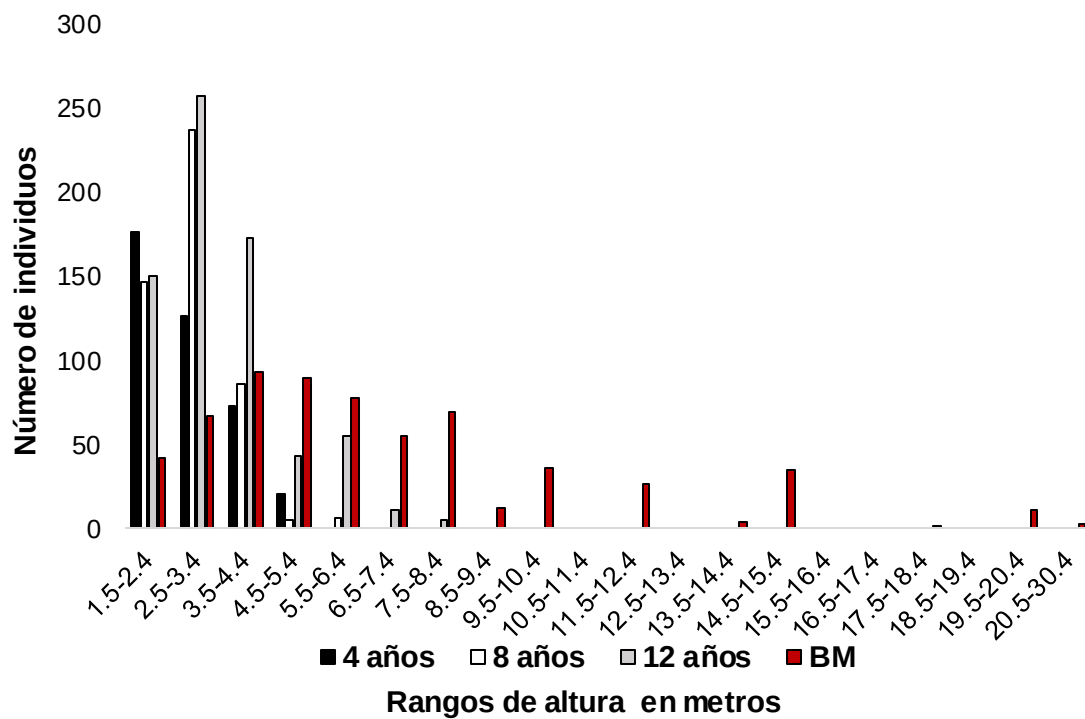


Figura 9. Rangos de tamaño en metros de los individuos censados por categoría sucesional.

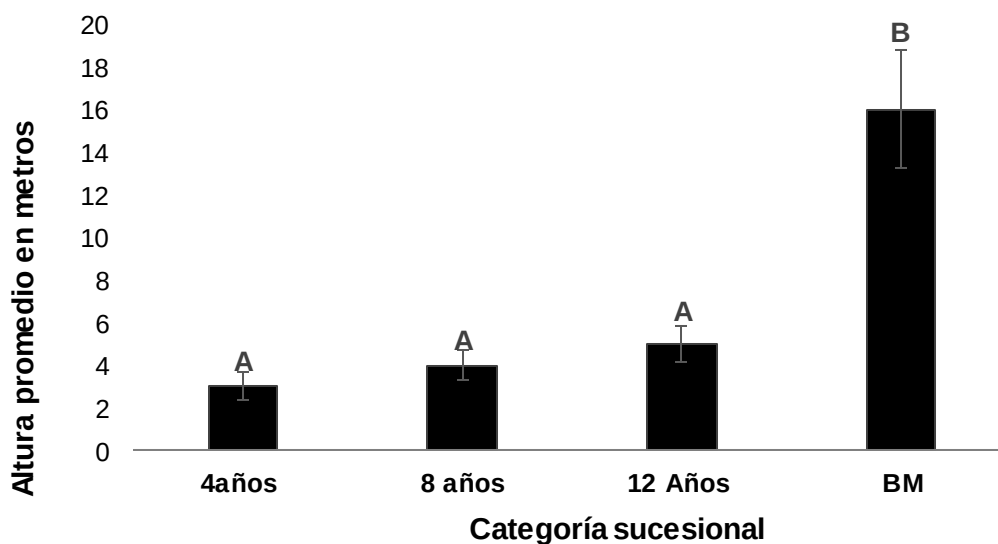


Figura 10. Altura promedio en metros de los individuos por categoría sucesional, las líneas negras en los extremos de las barras representan un error estándar, las letras iguales indican los sitios que no presentan diferencias significativas y las letras diferentes indican los sitios que difieren significativamente entre sí (F: 4.9165, gl: 28, p: 0.0019, α : 0.05).

1.7.7 Cobertura del dosel

La cobertura del dosel mostró diferencias significativas entre categorías sucesionales. La cobertura del dosel mínima fue observada en la categoría inicial, seguida por la categoría de ocho años quien presentó una mayor variabilidad y la categoría sucesional de 12 años, finalmente el bosque maduro presentó los valores más altos en la cobertura del dosel y una menor variabilidad (figura 11).

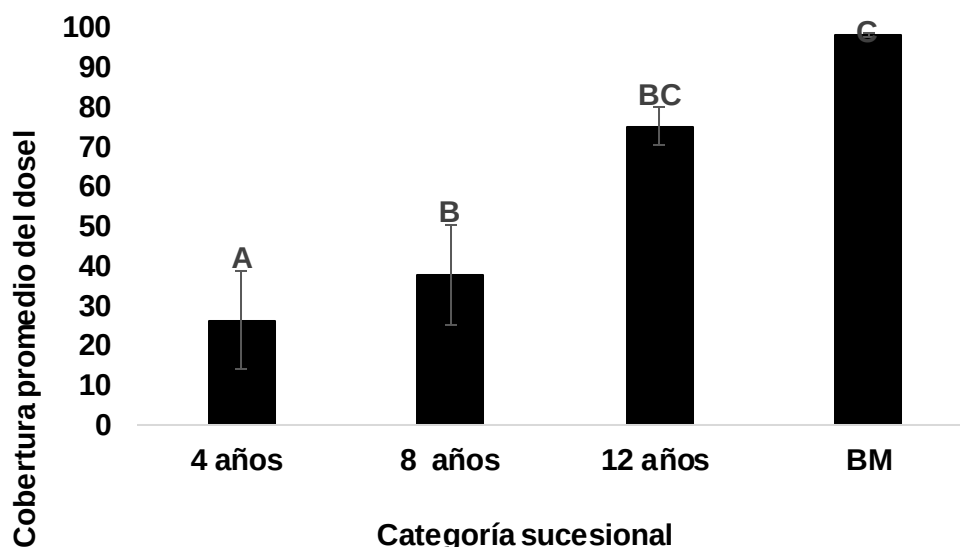


Figura 11. Cobertura del dosel por categoría sucesional, las líneas negras en los extremos de las barras indican un error estándar, las letras iguales indican la semejanza entre sitios y las letras diferentes indican los sitios que difieren significativamente ($F: 3.3313$ ^{gl: 11}, $p: 0.0018$, $\alpha: 0.05$).

1.7.8 Riqueza y composición florística

La diferencia en número de géneros, especies y familias registradas en el bosque secundario y el bosque maduro no es notoria (figura 12). Mientras que por categoría sucesional, la edad de cuatro años presentó una menor cantidad de familias, géneros y especies que el bosque maduro. Las edades sucesionales de ocho y doce años se asemejan significativamente al bosque maduro en abundancia de familias ($F: 6.6850$ ^{gl: 11}, $p: 0.0143$, $\alpha: 0.05$), géneros ($F: 5.3352$ ^{gl: 11}, $p: 0.0260$, $\alpha: 0.05$) y especies ($F: 4.7652$ ^{gl: 11}, $p: 0.0344$, $\alpha: 0.05$; figura 13).

La familia dominante para todas las categorías sucesionales fue Fabaceae y la segunda familia dominante fue Asteraceae en las edades sucesionales de cuatro y doce años, Boraginaceae para la categoría sucesional de ocho años y Euphorbiaceae para el bosque maduro. De los géneros más representativos para cada edad sucesional

solamente las categorías de cuatro y ocho años coinciden con la presencia de *Annona*. En la categoría sucesional de doce años *Lonchocarpus*, *Lysiloma*, *Psidium*, *Acacia* y *Piper*, para el bosque maduro se presenta *Lonchocarpus* con cuatro especies como el género dominante.

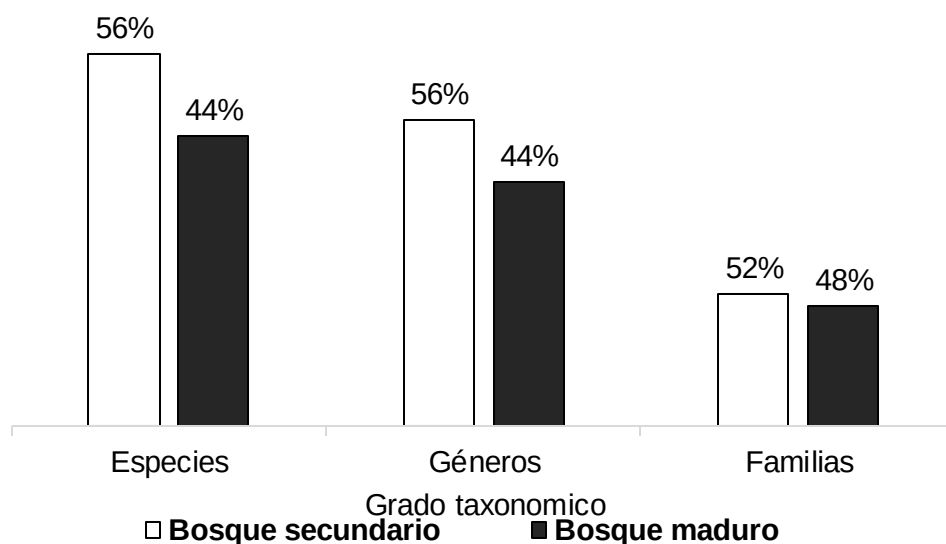


Figura 12. Proporción de las familias, géneros y especies registrados en cada tipo de vegetación, en la parte superior de las barras se presenta el porcentaje obtenido por tipo de vegetación.

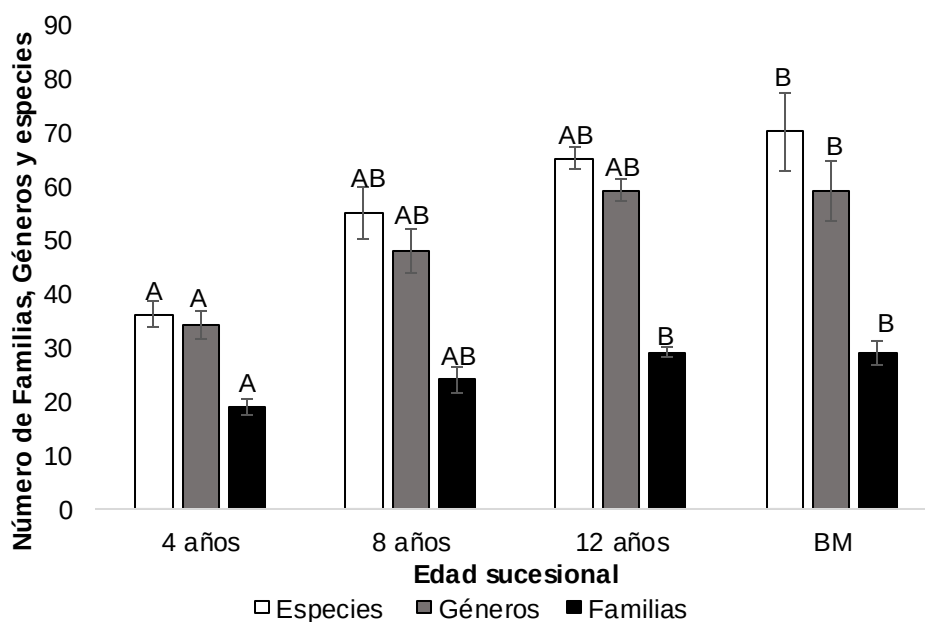


Figura 13. Familias, géneros y especies por categoría sucesional, las barras indican un error estándar. Las letras iguales indican las categorías que no presentan diferencias significativas, mientras que las categorías que difieren presentan letras diferentes, lo anterior dentro de las barras del mismo color.

1.7.9 Diversidad específica

La diversidad específica estimada por medio del índice de Shannon Exponencial, mostró diferencias significativas entre el bosque maduro y las edades sucesionales de cuatro y ocho años y una semejanza con la edad sucesional de 12 años (figura 14).

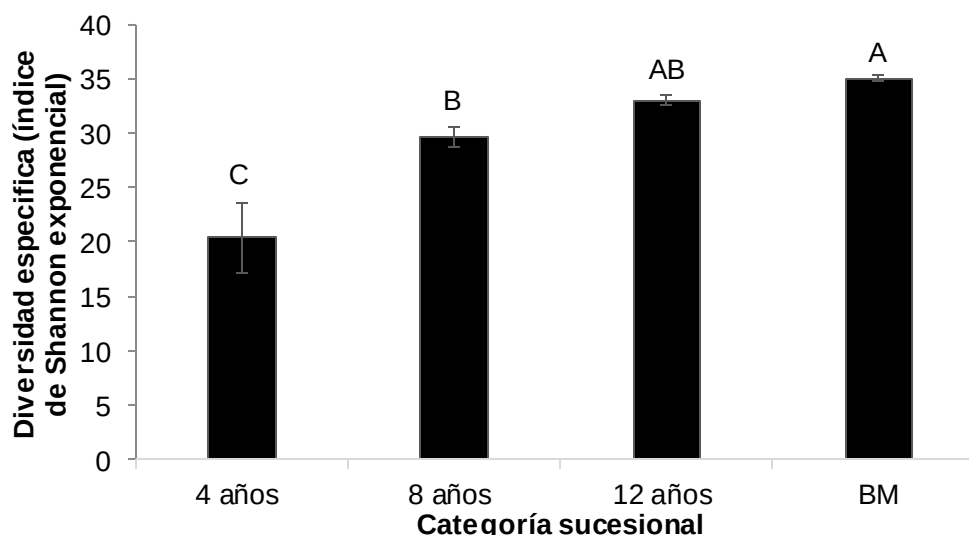


Figura 14. Diversidad específica por categoría sucesional obtenida por medio del índice de Shannon exponencial. Las líneas en los extremos de las barras representan un error estándar (las letras iguales indican categorías sucesionales que no difieren significativamente, letras diferentes indican diferencias significativas entre categorías sucesionales ($F: 23.6065$ ^{gl: 11}, $p: 0.0003$, $\alpha: 0.05$))

1.7.10 Forma de crecimiento

Respecto a la forma de crecimiento, el número de árboles es superior al de arbustos en la zona de estudio, aunque por edad sucesional no se encontraron diferencias significativas estadísticamente entre árboles y arbustos (edad de cuatro años $T: 3.1821$ ^{gl: 1}, $p: 0.1490$, $\alpha: 0.05$; ocho años, $T: 3.8614$ ^{gl: 1}, $p: 0.1209$, $\alpha: 0.05$; doce años $T: 2.6771$ ^{gl: 1}, $p: 0.1771$, $\alpha: 0.05$). En cambio, en el bosque maduro si se corroboró estadísticamente una mayor proporción de árboles que de arbustos ($T: 49.5440$ ^{gl: 1}, $p: 0.0021$, $\alpha: 0.05$). Se puede observar también, que la edad sucesional de cuatro años mostró una menor cantidad de árboles que el bosque maduro ($F: 4.4023$ ^{gl: 11}, $p: 0.0416$, $\alpha: 0.05$), en cambio el número de arbustos no mostró diferencias significativas entre categorías sucesionales ($F: 1.0762$ ^{gl: 11}, $p: 0.4123$, $\alpha: 0.05$), de la misma forma la abundancia de las lianas no mostró diferencias significativas entre categorías sucesionales ($F: 0.2727$ ^{gl: 11}, $p: 0.8435$, $\alpha: 0.05$; figura 15).

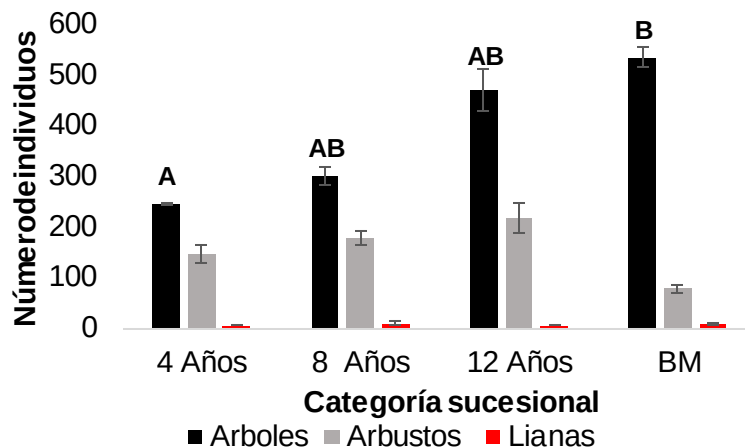


Figura 15. Forma de crecimiento (árbol, arbusto, liana) de las especies leñosas muestreadas en las diferentes categorías sucesionales. Las líneas negras en los extremos de las barras indican un error estándar. Las letras iguales indican las categorías que no presentan diferencias significativas, mientras que las letras diferentes indican categorías que difieren de forma significativa.

1.7.11 Origen de las plantas censadas (semilla, rebrote)

Por otro lado, el origen de los individuos (semilla o rebrote) presentó, en la edad sucesional más joven (cuatro años), la misma cantidad de plantas provenientes de rebrotes que de semillas ($T: 0.0116^{gl:1}$, $p: 0.9193$, $\alpha: 0.05$), mientras que en las edades sucesionales de ocho ($T: 20.0687^{gl:1}$, $p: 0.0110$, $\alpha: 0.05$) y doce años ($T: 12.4223^{gl:1}$, $P: 0.0244$, $\alpha: 0.05$) la proporción de individuos provenientes de semillas es mayor. Entre edades sucesionales la proporción de rebrotes no difiere significativamente ($F: 1.3469^{gl:8}$, $p: 0.3287$, $\alpha: 0.05$). Para el bosque maduro no se obtuvieron registros de plantas provenientes de rebrote (figura 16)

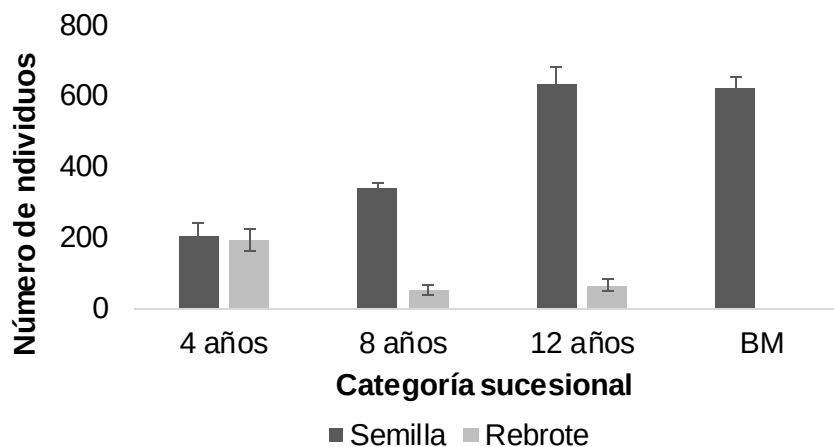


Figura 16. Origen (semilla, rebrote) de las especies arbóreas y arbustivas muestreadas en las diferentes categorías sucesionales. Las líneas negras en los extremos de las barras indican un error estándar.

1.7.12 Curvas rango abundancia

De manera general, las curvas de rango abundancia muestran pocas especies dominantes y muchas especies raras. Además se observan pendientes muy pronunciadas en la curva en edades sucesionales tempranas, mismas que se van suavizando conforme la sucesión avanza (Figura 17). Podemos observar también, que los sitios pertenecientes a la edad sucesional de cuatro años son dominados por tres diferentes especies, las cuales son; *Psidium sartorianum* en el sitio uno, *Casearia corymbosa* en el sitio dos y *Annona reticulata* en el sitio tres (Figura 17a). Los sitios pertenecientes a la categoría sucesional de ocho años muestran solamente dos especies dominantes; *Casearia corymbosa* en el sitio uno y *Uhdea bipinnatifida* en los sitios dos y tres (figura 17b). La edad sucesional de doce años también presentó dos especies dominantes para los tres sitios pertenecientes a esta categoría, con *Psidium sartorianum* en el sitio uno y *Casearia corymbosa* en los sitios dos y tres (figura 17c). Mientras que en el bosque maduro dominan *Psidium sartorianum* en el sitio uno y *Tabebuia rosea* en los sitios dos y tres (figura 17d). En cuanto a la dominancia en las categorías sucesionales, las especies dominantes difieren por categoría, donde la edad sucesional de cuatro años muestra a *Casearia corymbosa* como la especie dominante y *Tabebuia rosea* para el bosque maduro, en las edades sucesionales de cuatro y doce años domina la misma especie, *Uhdea bipinnatifida* (figura 18).

El análisis de equidad de las especies en las comunidades realizado por medio del índice de Pielou, mostró valores altos de equidad en la composición de especies en todas las categorías sucesionales (cuatro años: 0.7853612, ocho años: 0.753793, doce años: 0.7314289, bosque maduro: 0.764527), mismos que no difieren significativamente entre comunidades sucesionales y bosque maduro (F indica los ^{gl: 11}.7543, p: 0.5502).

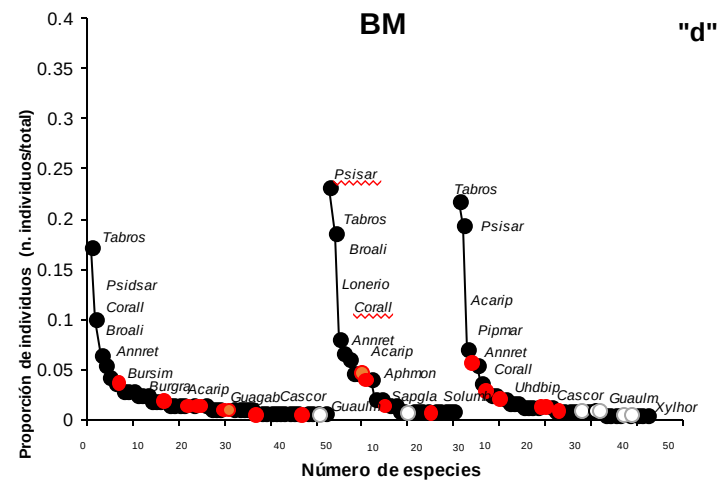
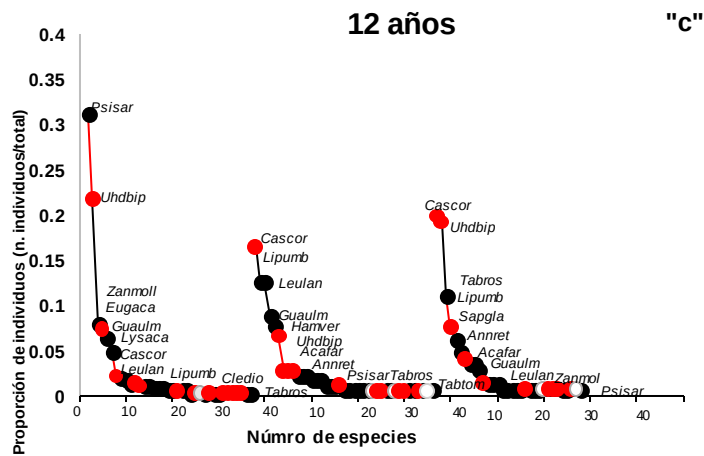
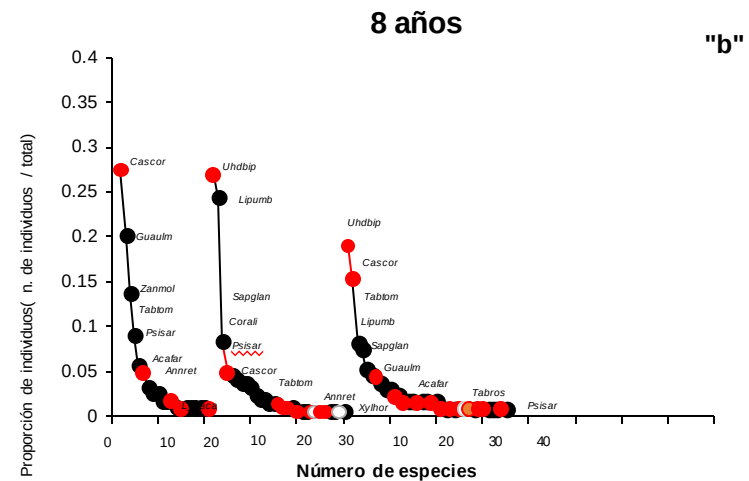
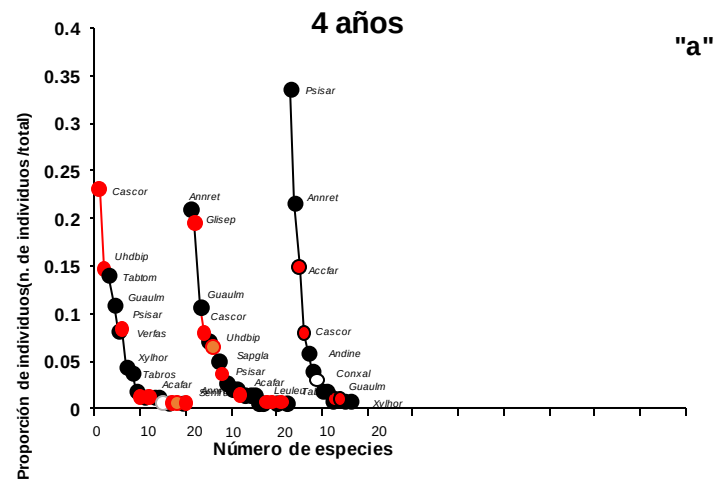


Figura 17. Curvas de rango-abundancia de las especies por categoría sucesional, los círculos en color negro representan a las especies arbóreas, los círculos rojos a las arbustivas y los blancos a las lianas (el nombre científico completo y abreviado de las especies se aprecia en la tabla 1)

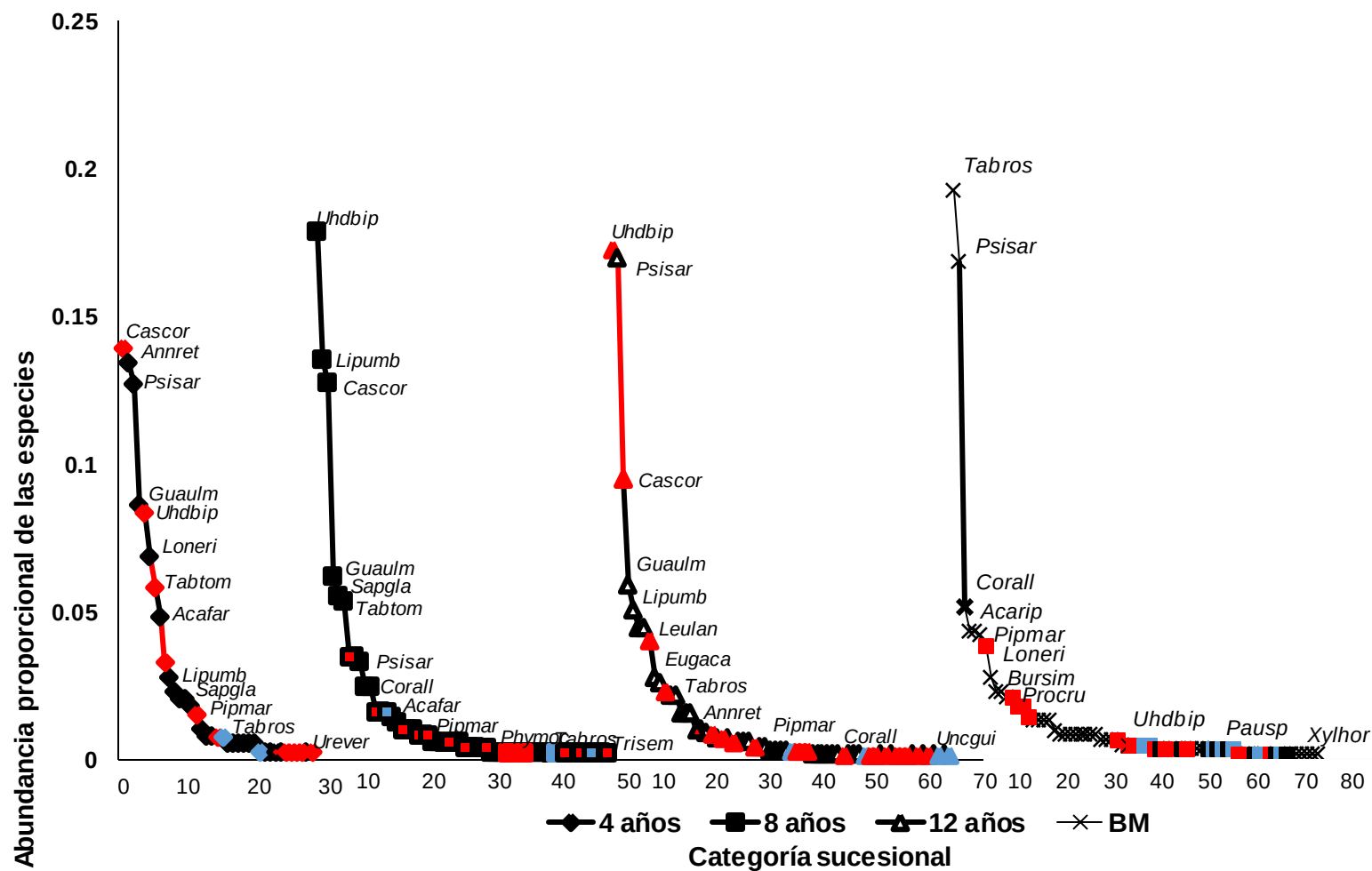


Figura 18. Curva rango-abundancia de las especies por categoría sucesional, donde las figuras en color negro representan a las especies arbóreas, las rojas a las arbustivas y las azules a las lianas. Cada figura indica el valor proporcional de una especie, considerando los datos de las tres réplicas por cada categoría sucesional. En el eje X se muestra el número de especies por categoría sucesional (el nombre científico completo y abreviado de las especies se aprecia en la tabla 1).

Tabla 1. Abreviaturas y nombre científico de las especies que aparecen en los gráficos de rango abundancia en las figuras 17 y 18.

Nombre científico	Abreviatura
<i>Acacia farnesiana</i>	Acafar
<i>Acacia riparia</i>	Acarip
<i>Andira inermis</i>	Andine
<i>Annona reticulata</i>	Annret
<i>Aphananthe monoica</i>	Aphmon
<i>Brosimum alicastrum</i>	Broali
<i>Bursera grandifolia</i>	Burgra
<i>Casearia corymbosa</i>	Cascor
<i>Clematis dioica</i>	Cledio
<i>Conostegia xalapensis</i>	Conxal
<i>Cordia alliodora</i>	Corall
<i>Eugenia acapulcensis</i>	Eugaca
<i>Gliricidia sepium</i>	Glisep
<i>Guarea glabra</i>	Guagla
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Guaulm
<i>Hamelia versicolor</i>	Hamver
<i>Leucaena lanceolata</i>	Leulan
<i>Leucaena leucocephala</i>	Leuleu
<i>Lippia umbellata</i>	Lipumb
<i>Lysiloma acapulcense</i>	Lysaca
<i>Piper marginatum</i>	Pipmar
<i>Psidium guajava</i>	Psigua
<i>Psidium sartorianum</i>	Psisar
<i>Sapium glandulosum</i>	Sapgla
<i>Senna fruticosa</i>	Senfru
<i>Solanum umbellatum</i>	Solumb
<i>Tabebuia rosea</i>	Tabros
<i>Tabernaemontana tomentosa</i>	Tabtom
<i>Uhdea bipinnatifida</i>	Uhd bip
<i>Verbesina fastigiata</i>	Verfas
<i>Xylosma horrida</i>	Xylhor
<i>Zanthoxylum mollissimum</i>	Zanmol

1.7.13 Índice de valor de importancia

En cuanto al índice de valor de importancia (IVI) de las especies, se obtuvo que *Annona reticulata*, *Guazuma ulmifolia*, *Psidium sartorianum* y *Tabebuia rosea* son las especies con mayor IVI para las edades sucesionales de cuatro, ocho, doce años y el bosque maduro respectivamente. En el caso de *Psidium sartorianum* también presentó el tercer lugar en IVI en la edad sucesional de cuatro años y en las edades sucesionales de ocho y doce años el segundo y tercer lugar lo ocupan *Uhdea bipinnatifida* y *Casearia corymbosa* (figura 19).

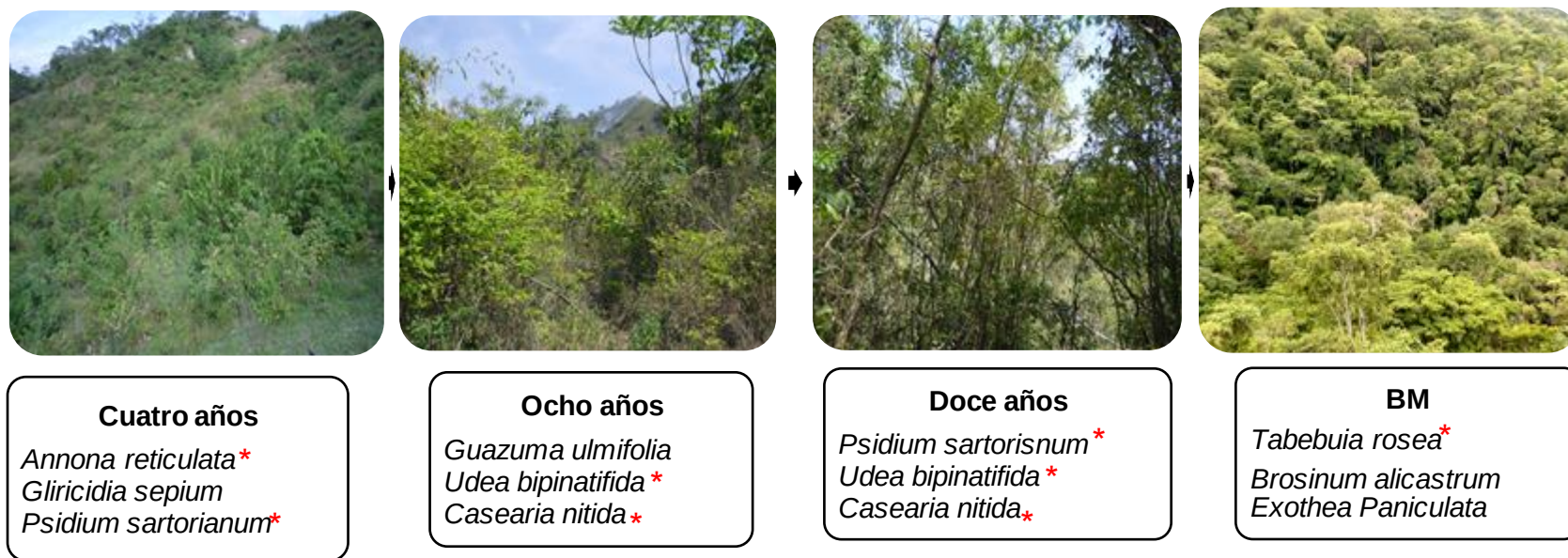


Figura 19. Las imágenes muestran la fisonomía de la vegetación representativa de las categorías sucesionales, listando las tres especies con el índice de valor de importancia más alto para cada categoría. Los asteriscos en rojo señalan a las especies que también son dominantes en las diferentes categorías sucesionales.

1.7.14 Similitud florística

Para el recambio de especies temporal, el análisis de distancia florística mostró, de acuerdo con el índice de disimilitud Chao-Sorensen, una menor disimilitud entre las edades sucesionales de ocho y doce y una mayor disimilitud entre el bosque maduro y la edad sucesional de cuatro años (Tabla 2). El análisis cluster para determinar el recambio espacial de especies mostró agrupación en los sitios pertenecientes al bosque maduro, mientras que las parcelas pertenecientes al bosque secundario no mostraron agrupaciones definidas por edad sucesional (figura 20). Por su parte el análisis de diversidad beta global mostró un recambio florístico bajo entre sitios pertenecientes al bosque maduro (0.5), elevado entre sitios de vegetación secundaria (0.77) y alto en todos los sitios muestreados (0.83236)

Tabla 2. Valores de diversidad beta Chao- Sorensen, donde los valores cercanos a cero indican similitud y los valores cercanos a uno indican disimilitud.

Chao-Sorensen				
	4 años	8 años	12 años	BM
4 años	0	0.097	0.16	0.25
8 años		0	0.017	0.18
12 años			0	0.19
BM				0

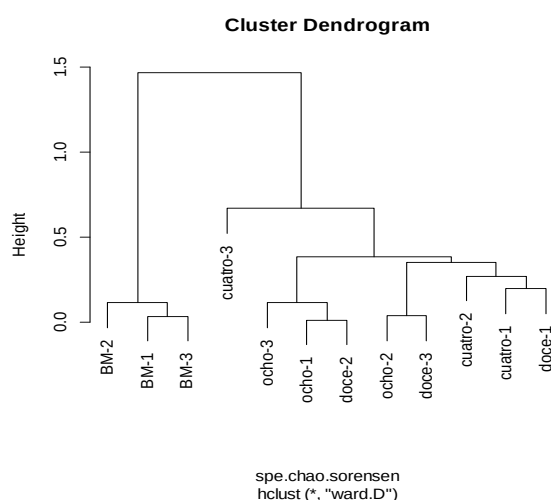


Figura 20. Análisis clúster del recambio de especies espacial, en el cual se incluyen todos los sitios pertenecientes a las diferentes categorías sucesionales. Para el cual se utilizó el índice de Chao-Sorensen y el algoritmo Ward.

1.7.15 Correlación entre la edad de abandono y la estructura y composición florística

El análisis de regresión lineal mostró que la edad de abandono de las parcelas explica la densidad de especies (figura 21), la diversidad específica (figura 22) y la cobertura del dosel (figura 23) de las comunidades sucesionales. Pero no explica la densidad de individuos (R^2 : 0.2901, p : 0.134), el área basal (R^2 : 0.0638, p : 0.5117), y la densidad de tallos (R^2 : 0.0021, p : 0.1346) ya que los valores de regresión para estas variables no son estadísticamente significativos.

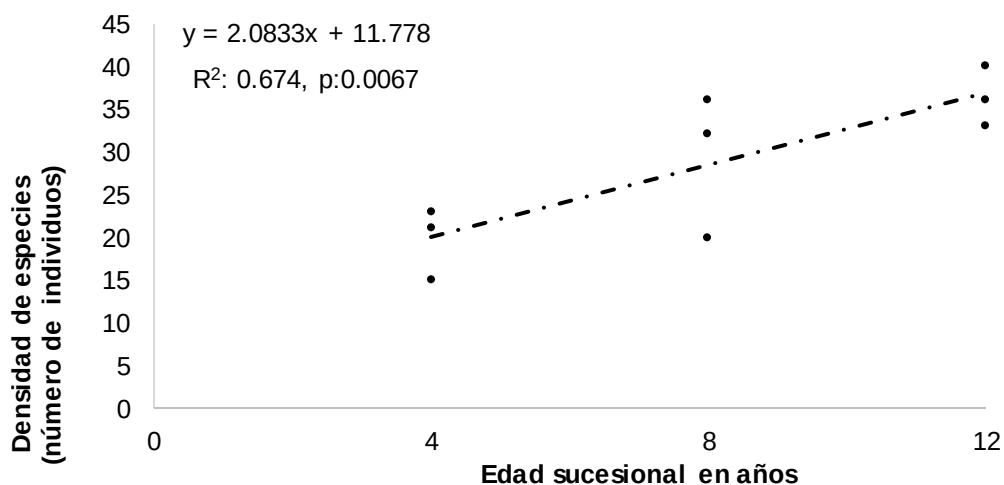


Figura 21. Análisis de regresión lineal entre la densidad de especies y la edad sucesional. Cada punto representa el valor total de la densidad de especies registradas en cada sitio.

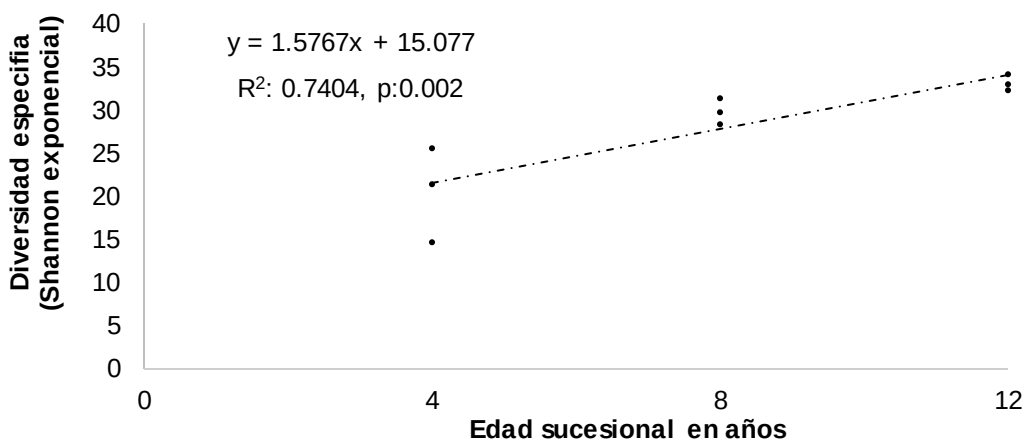


Figura 22. Análisis de regresión lineal entre la diversidad de especies del exponencial de Shannon y la edad sucesional. Cada punto representa el valor total del exponencial de Shannon obtenido para cada sitio muestreado.

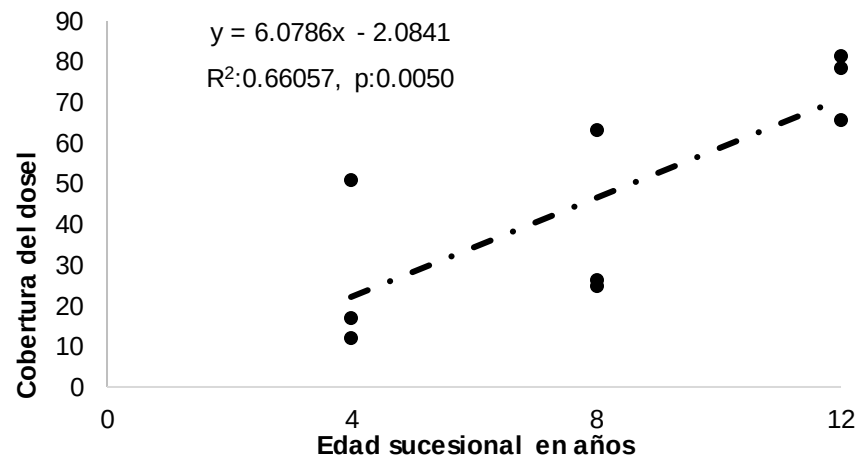


Figura 23. Análisis de regresión lineal entre la cobertura del dosel y la edad sucesional. Cada punto representa el valor total de la cobertura del dosel obtenido para cada sitio muestreado.

1.7.16 Variables ambientales

El análisis de correspondencias canónicas muestra una influencia significativa de las variables ambientales principalmente de la cobertura del dosel, la orientación y la temperatura hacia la composición de especies dentro de los sitios muestreados, principalmente en el bosque maduro ($p: 0.018$; figura 24). Mientras que la distancia a los diferentes tipos de vegetación no parece influir de forma significativa en la composición florística de las comunidades ($p: 0.261$; figura 25). Por su parte el análisis mantel muestra una correlación entre las distancias de las especies con las variables ambientales ($R: 0.3566$, $p: 0.002$), pero no mostró una correlación significativa entre la distancia geográfica con las variables ambientales ($R: 0.1478$, $p: 0.084$) y las distancias de las especies ($R: 0.1459$, $p: 0.129$).

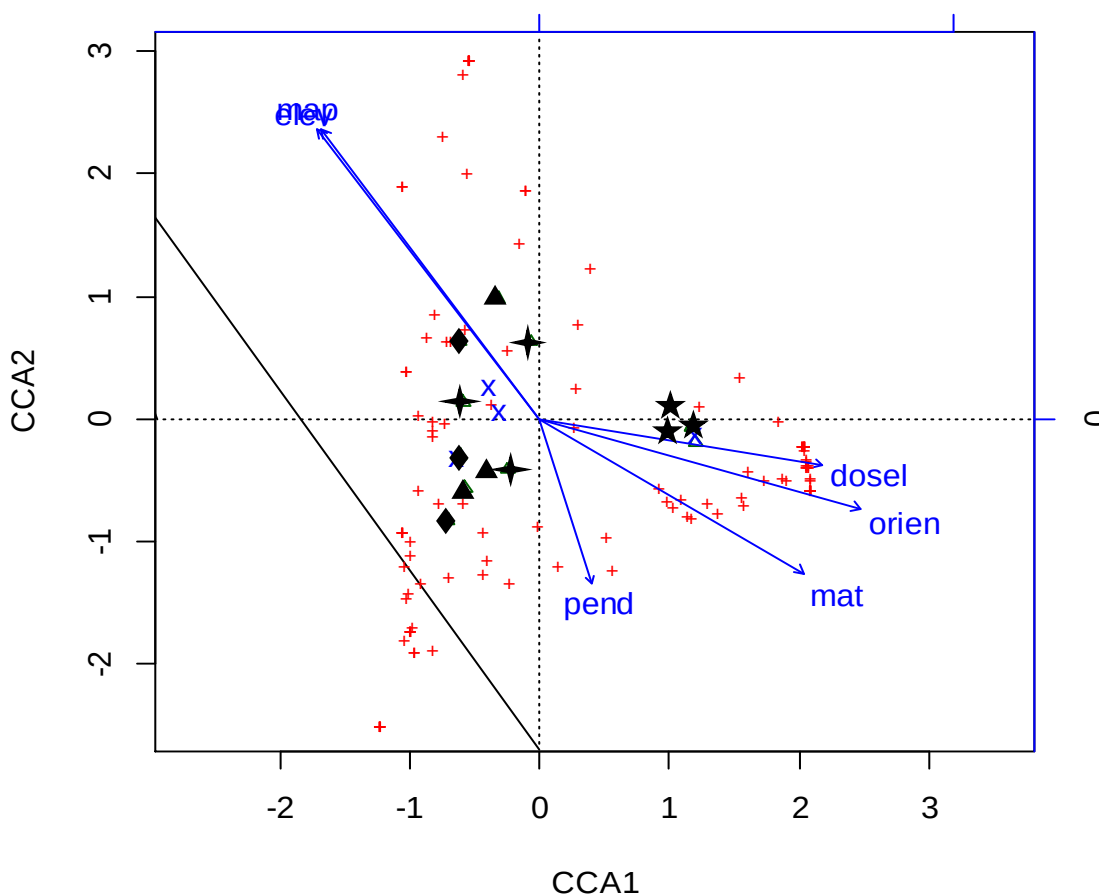


Figura 24. Análisis de correspondencias canónicas; las flechas azules representan las variables ambientales donde; "mat" temperatura promedio, "map" precipitación media anual, "orien" orientación en grados, "elev" altura sobre el nivel del mar, "pend" pendiente en grados y "dosel" apertura del dosel Las siguientes figuras representan; las parcelas de cuatro años $+$, as parcelas de ocho años x , las parcelas de 12 años $\blacktriangle$ y el bosque maduro $\star$ ($p: 0.018$).

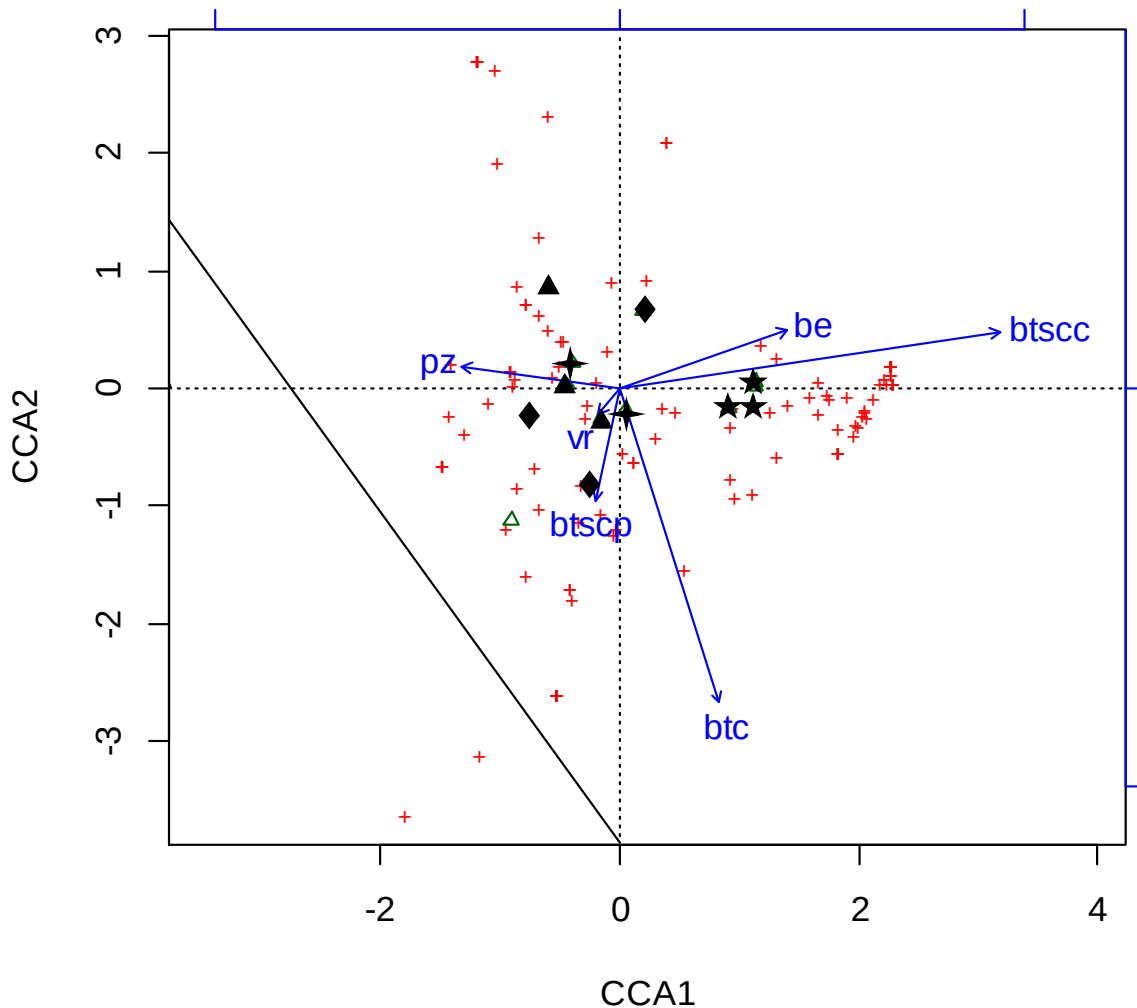


Figura 25. Análisis de correspondencias canónicas; las flechas azules representan las variables o distancias de los sitios muestrados a otros tipos de vegetación, donde; “btsc” es bosque tropical subcaducifolio, “btscp” bosque tropical subcaducifolio perturbado, “btscs” bosque tropical subcaducifolio conservado, “btc” bosque tropical caducifolio, “be” bosque de encino, “vr” vegetación riparia, “bs” bosque secundario. Las siguientes figuras representan; las parcelas de cuatro años ▲, las parcelas de ocho años ◆, las parcelas de 12 años ▲ y el bosque maduro ★ (p: 0.261).

1.7.17 Estructura del paisaje

La estructura del paisaje de la zona de estudio está conformada por diversos tipos de vegetación, siendo la vegetación secundaria la que ocupa una mayor parte de la región, seguida por el bosque tropical subcaducifolio y el bosque de encino. Todos los sitios muestrados se localizan cerca de áreas ripariás, rodeados por vegetación secundaria y la mayoría de ellos se encuentra cerca de un bosque de encino (figura 26).

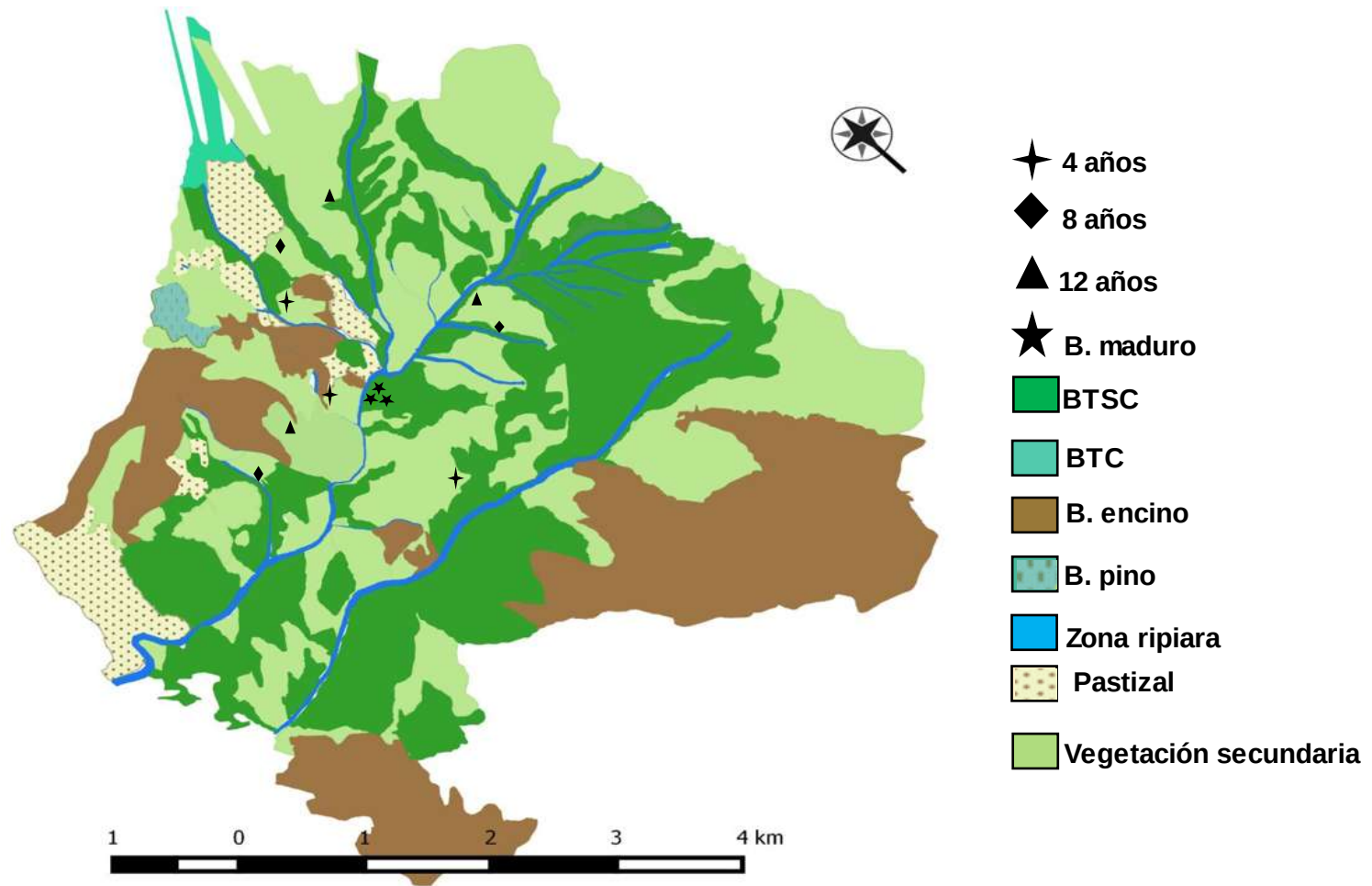


Figura 26. Mapa de los diferentes tipos de vegetación presentes en la zona de estudio (estructura del paisaje), donde BTSC indica el bosque tropical subcaducifolio y BTC indica el bosque tropical caducifolio.

1.8 DISCUSIÓN

Las comunidades vegetales pertenecientes a parcelas agropecuarias, con diferentes edades de abandono de la zona de estudio, derivadas de bosques tropicales subcaducifolios, mostraron una estructura florística consistente con las características de los bosques secundarios, donde los árboles grandes son raros, el área basal de cada individuo es pequeña, la altura promedio de los individuos es baja, como indican Boubli *et al.* (2011). Al parecer los cambios florísticos estructurales como la densidad de individuos, densidad de tallos y el área basal ocurren desde los primeros cuatro años después del disturbio, por lo que los cambios que ocurren en estos factores a partir de esta edad sucesional no son significativos, asemejándose a la estructura del bosque maduro. De los cambios estructurales analizados, únicamente la altura y la cobertura del dosel cambian a través de los gradientes sucesional, asemejándose también al bosque maduro en edades avanzadas (12 años). Mostrando una rápida recuperación en la estructura florística de la comunidad desde edades muy tempranas, como ha sido reportado en estudios realizados en estructura y composición florística de plantas leñosas en bosques secundarios tropicales secos y húmedos, los cuales muestran una rápida convergencia estructural con los bosques maduros (Saldarriaga *et al.* 1988, Guariguata *et al.* 1997, Ferreira y Prance 1999, Aide *et al.* 2000, Denslow y Guzmán 2000, Kennard 2002, Peña-Claros 2001, Walker y Moral 2003).

Al respecto Denslow y Guzmán (2000) consideran que el hecho de que la densidad de individuos, la densidad de tallos y el área basal no difirieran entre categorías sucesionales, es un indicador que desde edades tempranas los sitios están totalmente colonizados por individuos que poseen muchos tallos, contribuyendo a que exista un área basal considerable desde edades sucesionales iniciales. De la misma forma la estructura y composición florística se modifica rápidamente desde inicios de la sucesión pudiendo alcanzar rápidamente un nivel similar al del bosque maduro (Corlett 1992, Clark 1996, Finegan 1996, Chazdon *et al.* 2007), permitiendo una rápida recuperación en la estructura y riqueza florística del bosque perturbado (Marques *et al.* 2014). Estudios de especies leñosas realizados en bosques tropicales húmedos, comúnmente han reportado que los estadios jóvenes (de entre 11 y 25 años de abandono) se caracterizan por mayores densidades arbóreas, áreas basales más bajas y alturas de las copas más cortas comparado con los bosques viejos (Saldarriaga *et al.* 1988, Aidé *et al.* 1995, Denslow y Guzmán 2000, Márquez *et al.* 2014), similar a los resultados obtenidos en este trabajo, aunque en el presente estudio el área basal no difiere entre sitios jóvenes y el bosque

maduro. De la misma forma, para el bosque tropical seco de Chamela, Magaña (2005) encontró que el crecimiento y la densidad de tallos de herbáceas, trepadoras y plántulas de árboles y arbustos (<100 cm altura), aumentó rápidamente con la edad sucesional, de modo que las parcelas forestales secundarias de cuatro y ocho años de abandono poseen una densidad de tallos, similar a la que presentan las edades sucesionales más avanzadas (12 años) e incluso el bosque maduro.

Como era de esperarse, en nuestro estudio la altura de los individuos incrementó con la edad sucesional, siendo las edades sucesionales avanzadas y el bosque maduro, donde se encontró un rango más grande de tamaños en los individuos que en las edades sucesionales más jóvenes, donde la mayoría de los individuos presentaban homogeneidad en cuanto a tamaños. De manera similar la cobertura del dosel en las edades sucesionales tempranas fue muy baja, incluso algunos sitios presentaron registros de cero, la cual aumentó a lo largo del gradiente sucesional, de tal forma que en las localidades de doce años, la cobertura del dosel se presentó bastante cerrada pero aún no se asemejaba a la cobertura que presenta el bosque maduro.

En el caso de la forma de crecimiento de los individuos (árbol, arbusto o liana), las lianas fueron escasas y con abundancias similares en las cuatro categorías sucesionales, esto difiere con lo que reportó Capers (2005) para bosques tropicales húmedos, donde tanto lianas como arbustos son más abundantes en edades sucesionales tempranas, que en el bosque maduro, lo anterior puede ser resultado de la disminución de luz en el bosque maduro. En nuestro caso, la proporción de árboles y arbustos cambia a lo largo del gradiente sucesional (aunque estos cambios no son estadísticamente significativos) tendiente a una mayor proporción de árboles en estados avanzados de la sucesión.

La familia más representativa, tanto para el bosque secundario como para el maduro es Fabaceae, la cual tuvo una mayor cantidad de representantes en las diferentes edades sucesionales (24% en promedio por edad sucesional) que en el bosque maduro (18%). Esta familia es reportada también como dominante para especies leñosas en un estudio realizado con en vegetación secundaria a través de un gradiente sucesional en el Cupatitzio, Michoacán (Valdez 2012). En el presente trabajo, el número de géneros dominantes aumenta por edad de abandono conforme avanza la sucesión, de tres en la edad sucesional de cuatro años, a cinco en el estadio de ocho y 12 años, y siete en el bosque maduro. Lo cual indica un aumento en la composición de especies dentro de la comunidad en edades sucesionales avanzadas, asemejándose a la riqueza de especies del bosque maduro.

En cuanto a la riqueza y composición florística, cada edad sucesional presentó una composición de géneros, familias y especies diferente, lo cual muestra un elevado recambio de especies conforme la sucesión avanza (Guariguata y Ostertag 2001, Chazdon 2008). Lo mismo aplica si nos centramos en las tres especies con el mayor índice de valor de importancia, mismas que difieren entre edades sucesionales, únicamente las categorías de ocho y doce años comparten dos especies importantes (*Uhdea bipinnatifida* y *Casearia corimbosa*). Esto es un indicador de que la composición florística varía a través del gradiente sucesional, independientemente de la riqueza de especies en cada categoría sucesional. Las especies *Uhdea bipinnatifida*, *Psidium sartorianum* y *Tabebuia rosea*, aparte de que mostraron los índices de valor de importancia más altos para las etapas sucesionales, también mostraron dominancia en las diferentes categorías sucesionales. Se observó, que a medida que la sucesión avanza, la riqueza de especies de las edades sucesionales avanzadas (12 años) tiende a semejarse a la riqueza de especies del bosque maduro, tal y como se indica en la mayoría de los estudios de sucesión realizados para bosques secos y húmedos (ver: Brown y Lugo 1990, Guariguata y Ostertag 2001, Chazdon *et al.* 2007). Se ha observado que algunos bosques tropicales secundarios pueden acumular tantas especies como los bosques maduros en menos de 80 años, esto puede ocurrir siempre y cuando el suelo no haya sido notablemente perturbado por los métodos de siembra utilizados (Finegan 1996).

También se han registrado casos similares al aquí reportado en bosques tropicales secos, donde se evaluaron individuos con un DAP de 1 cm en terrenos con edades de abandono de 1 a 40 años, los cuales mostraron que la densidad de individuos en las comunidades de árboles se estabiliza en menos de 15 años (Lebrija-Trejos *et al.* 2008).

De acuerdo con Guariguata y Ostertag (2002), en los bosques húmedos cuando la tierra se ha utilizado con una intensidad moderada y las fuentes de semillas llegan de lugares cercanos, la riqueza de especies se recupera de forma rápida, mostrando en pocas décadas similitud con el bosque maduro. En nuestro caso, al igual que en el caso del banco de semillas en los primeros 12 años de abandono en pastizales de un bosque seco en Chamela, Jalisco, donde se analizaron las semillas de especies leñosas, Maza-Villalobos *et al.* (2011b) reportaron que la matriz de vegetación circundante no pareció influir de forma significativa en los atributos de riqueza y composición de especies en las diferentes categorías sucesionales.

En las edades sucesionales jóvenes (cuatro y ocho años) se registraron pocas especies (y consecuentemente baja diversidad florística), además estas categorías

presentaron más especies dominantes que la edad sucesional de doce años y el bosque maduro, las especies dominantes de las categorías sucesionales tempranas declinaron en abundancia en edades sucesionales tardías y viceversa, un ejemplo de ello son las especies *Tabebuia rosea* y *Psidium sartorianum*, las cuales presentaron rangos muy altos de dominancia en el bosque maduro, pero también estuvieron presentes las edades sucesionales con una pequeña cantidad de individuos, estos patrones se han observado también en varios estudios con especies dominantes a lo largo del gradiente sucesional en bosques húmedos (Saldarriaga *et al.* 1988, Guariguata y Ostertag 2001, DeWalt *et al.* 2003, Capers *et al.* 2005). La mayor riqueza y uniformidad de especies se encontró en los sitios de edad sucesional más avanzada (12 años). Pero a pesar de que esta edad sucesional presentó una alta riqueza de especies, es todavía menor a la riqueza que presenta el bosque maduro, además de que difieren aun en composición florística. Un patrón similar fue observado en algunos bosques tropicales lluviosos en Chiapas, México y Costa Rica, en donde a pesar de que los bosques secundarios de 10 años, alcanzan los valores de riqueza de especies de los bosques maduros, la composición de especies aún es muy diferente (Chazdon *et al.* 2007).

En los bosques tropicales húmedos, se ha observado que la riqueza de especies y la diversidad específica (índice de Shannon) incrementan rápidamente desde los primeros años de sucesión secundaria, tomando pocas décadas después del abandono para alcanzar valores comparables a los del bosque maduro (Finegan 1996, Guariguata y Ostertag 2001, DeWalt *et al.* 2003). A pesar de ello, estos sitios de vegetación secundaria están dominados por taxones diferentes a los presentes en el bosque maduro (Finegan 1996), estas diferencias en la composición florística de la comunidad pueden permanecer durante mucho tiempo, posiblemente durante siglos (Finegan 1996, Chazdon 2007, Capers *et al.* 2005), o incluso, puede que nunca se recupere la composición florística que poseía el bosque primario antes del disturbio (Corlett 1992, Clark 1996, Finegan 1996, Chazdon *et al.* 2007). En nuestro caso, al igual que lo reportado por DeWalt *et al.* (2003), Guariguata y Ostertag (2001), para bosques húmedos, la composición florística de las especies vegetales de las categorías sucesionales secundarias no se aproximó a la composición florística que presenta el bosque primario tan rápidamente como lo hicieron los aspectos de estructura y riqueza de especies, ya que solamente 27 especies de las 65 presentes en el estadio de 12 años están presentes en el bosque maduro. Por lo que debemos tener en cuenta que, el hecho de que un bosque se recupere en número de especies, no implica que éste regrese a condiciones idénticas a las que poseía antes de

ser abandonado, éste, podría o no tener la misma composición de especies (Guariguata y Ostertag 2001).

Respecto a la forma de regeneración u origen de los individuos, por rebrote o semilla, se pudo observar en localidades sucesionales tempranas (cuatro años), una contribución importante a la regeneración por medio de rebrotes, los cuales no se observaron en la misma proporción en edades sucesionales más avanzadas (el bosque maduro no presentó vestigios de especies regeneradas por rebrote). En varios trabajos, los rebrotes han sido citados como una forma importante de iniciación de la regeneración en los bosques tropicales secos y húmedos (Kammesheidt 1998, Kalacska *et al.* 2004, Marques *et al.* 2014), y pueden conducir al desarrollo de la cubierta vegetal inicial durante las primeras fases sucesionales del bosque (Schmidt-Vogt 2001). En la zona de estudio, después del abandono de la tierra, durante un período inicial resurgieron múltiples tallos de los tocones remanentes, pero al parecer en las edades más avanzadas del proceso sucesional, los individuos provenientes de rebrotes fueron reemplazados por otros con tallos individuales originados quizá por semillas (similar a lo reportado para bosques secos y húmedos por Kammesheidt 1998 y Marques *et al.* 2014). Otros estudios realizados en bosques secos asumen que los rebrotes cobran gran importancia en la regeneración de los bosques secundarios (Murphy y Lugo 1986, Kennard *et al.* 2002, McLaren y McDonald 2003), ya que estas estructuras permiten la supervivencia de individuos después de una alteración en el bosque maduro (Swaine 1992, Miller y Kauffman 1998, Marod *et al.* 2002, Maza-Villalobos *et al.* 2011), disminuyendo el impacto de factores adversos como la falta de fuentes de semillas, zoodispersores, bancos de semillas, microhábitats adecuados para la germinación de semillas, así como depredación de semillas, herbivoría de plántulas y competencia contra malezas (Chazdon *et al.* 2007). En observaciones realizadas en bosques semidecíduos de Paraguay y Venezuela, Kammesheidt (1998) encontró, al igual que en nuestro trabajo, que en bosques secundarios jóvenes el número de individuos regenerados por rebrote era similar a los regenerados por semilla. Por lo que es posible que parte de la rápida regeneración encontrada en las parcelas agropecuarias de la zona de estudio, esté en función de la presencia de rebrotes, lo cual es consecuencia de la forma tradicional de tratar la tierra en la zona, mediante el sistema de rosa-tumba-quema. Dicho método no afecta de forma radical las fuentes de propágulos internos (Lara *et al.* 2012), lo cual favorece de forma indirecta la sucesión por fuentes externas, mismas que modifican de forma positiva las condiciones bióticas y abióticas del sitio facilitando el rápido recambio de especies. Ya

que se sabe que el poder regenerativo de los bosques tropicales es alto, si las fuentes de propágulos son cercanas y la intensidad del uso pasado de la tierra no ha sido tan severo (Guariguata y Ostertag 2001).

La presencia notable de rebrotes en la edad sucesional de cuatro años puede estar influyendo en que, en esta categoría sucesional se presenten más elementos comunes en la composición florística del bosque maduro, que al resto de las edades sucesionales muestreadas, esto debido, quizá, a que los rebrotes provienen de remanentes pertenecientes a especies de vegetación primaria. La edad sucesional de cuatro años comparte 19 especies de las 36 que posee (53%) con el bosque maduro; mientras que la categoría sucesional de ocho años comparte 20 especies de las 55 que posee (36%), y la categoría de doce años comparte 27 de las 65 especies que contiene (42%). La edad sucesional de cuatro años no solo comparte casi la mitad de sus especies con el bosque maduro, también las abundancias de estas especies son muy similares a las abundancias que presentan estas especies en el bosque maduro. Aunque las categorías de ocho y doce años comparten una cantidad considerable de especies con el bosque maduro, las abundancias difieren entre sitios. Esta similitud florística entre categorías sucesionales iniciales y el bosque maduro puede ser consecuencia de los remanentes que sobreviven al clareo (Finegan 1996, Chazdon 2003, Peña-Claros 2001, Chazdon et al. 2007), dicha similitud disminuye en edades sucesionales más avanzadas (ocho y doce años), debido a la colonización de especies pioneras ausentes en el bosque maduro y en edades sucesionales jóvenes, lo cual puede ocasionar diferencias en la composición de especies entre el bosque maduro y edades sucesionales avanzadas.

Por otro lado, pareciera que la presencia de ganado en las parcelas, después de que ha concluido el periodo de cosecha, no ha afectado la rápida recuperación de las mismas. Otro factor que podría estar incidiendo en la rápida recuperación de la riqueza de especies, es la dispersión de propágulos desde las fuentes cercanas y el uso de fertilizantes en los cultivos, los cuales podrían estar provocando el rápido incremento en la densidad de tallos y área basal de algunas especies (Guariguata *et al.* 2002, Purschke *et al.* 2013). Quizá también los remanentes de vegetación presentes en las cañadas de la región estén aportando una considerable cantidad de semillas jugando un papel importante en la regeneración de estos sitios.

Las variables ambientales, principalmente la cobertura del dosel, la orientación de la pendiente y la temperatura, explican la estructura y composición florística del bosque maduro. Mientras que la estructura y composición florística de algunos sitios de

vegetación secundaria, con diferentes edades de abandono, son explicados por variables ambientales como la elevación. Este último patrón es similar al patrón observado en un bosque húmedo en Colombia, donde evaluaron diversidad y composición florística en bosques sucesionales dedicados a la ganadería, encontrando una alta correlación entre la composición florística y variables ambientales como la altitud y la pendiente (Yepes *et al.* 2007).

1.9 CONCLUSIONES

A pesar de que la cronosecuencia analizada en el presente estudio abarca edades sucesionales muy cortas o tempranas (cuatro a doce años), y que los procesos sucesionales pueden tomar cientos de años, para que los bosques secundarios recuperen la estructura y composición florística de un bosque primario, estos ambientes mostraron una rápida recuperación en términos de estructura y riqueza de especies, desde edades sucesionales muy cortas (menos de cuatro años). Presentando muy pocos cambios a través del gradiente sucesional mostrando similitud en riqueza de especies en edades sucesionales más avanzadas (doce años) con el bosque maduro. Estos patrones en estructura y composición florística están siendo influenciados de forma significativa, en diferentes categorías sucesionales, por variables ambientales como la altitud y la precipitación y en el bosque maduro por la cobertura del dosel, la orientación y la temperatura. Además de que la agricultura migratoria y el calendario que utilizan los campesinos de la región, para realizar las diferentes actividades agropecuarias pueden estar favoreciendo la rápida recuperación que muestran estos ambientes. Consideramos de suma importancia continuar con los estudios en los bosques tropicales subcaducifolios, debido a que son ambientes de gran relevancia dado que contienen un alto porcentaje de la flora del país y una gran cantidad de endemismos, los cuales ocurren debido a las características particulares de estos sitios. Por lo que, a pesar de que la presente contribución aporta información muy importante acerca de los patrones sucesionales en los bosques tropicales subcaducifolios, el conocimiento acerca de estos ambientes sigue siendo insuficiente al momento de tomar decisiones acerca de las acciones de manejo y conservación de estos bosques.

1.10 LITERATURA CITADA

- Aide, T. M., Zimmerman, J.K., Pascarella, J.B., Rivera, L. y Marcano, H. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: Implications for restoration ecology. *Restoration Ecology*. V. 8. 328–338
- Arroyo-Mora, J. P., Sanchez-Azofeifa, G. A., Rivard, B., Calvo, J.C. y Janzen, D. H. 2005. Dynamics in landscape structure and composition for the Chorotega region, Costa Rica from 1960 to 2000. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. V. 106. 27–39.
- Auslander, M., Nevob, E., Inbara, M. 2003. The effects of slope orientation on plant growth, developmental instability and susceptibility to herbivores. *Journal of Arid Environments*. V. 55. 405–416
- Baselga, A. y Orme D. L. 2012. Betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*. 3. 808–812. doi: 10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x
- Begon, M., Harper, J. L. y Townsend, C. R. 1996. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 3rd ed. Blackwell Science. Oxford, UK. 1068.
- Begon, M., Townsend, C. R., harper, J. I. 2006. *Ecology from Individuals to Ecosystems*. BLACKWELL. 4th ed. Australia. 759.
- Benitez-Malvido, J. 2001. Regeneration in tropical rain forest fragments. Pages 136–145 in R. O. Bierregaard, T. E. Lovejoy, and R. Mesquita, editors. *Lessons from Amazonia: the ecology and management of a fragmented forest*. Yale University Press. New Haven. Connecticut.
- Borcard, D., Gillet, F. y Legendre, P. 2011. *Numerical Ecology with R. Use R! series*. Springer. NY.
- Boubli, J.P., Santos, C. F.R y Strier, K.B. 2011. Structure and floristic composition of one of the last forest fragments containing the critically endangered northern Muriqui (*Brachyteles hypoxanthus*, primates). *Ecotropica*. V. 17.53–69
- van-Breugel, M. 2007. Dynamics of secondary forests. PhD thesis, Wageningen University, Wageningen, The Netherlands. *Ecology & Resource Conservation*. ISBN: 978-90-8504-693-6. 252
- van-Breugel, M., Hall, J. S., Craven, D., Bailon, M., Hernandez, A., Abbene, M. y Breugel-van, P. 2013. Succession of Ephemeral Secondary Forests and Their Limited Role

- for the Conservation of Floristic Diversity in a Human-Modified Tropical Landscape. *Plos One*. V.8. N. 12. 13
- van-Breugel, M., Martínez, R.M. y Bongers, F. 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology*. V. 22. 13
- Brown, S. y Lugo. A. 1990. Tropical Secondary Forest. *Journal of Tropical Ecology*. V. 6. N. 1. 1-32.
- Capers, R. S., Chazdon, R.L., Brenes, A. R. y Vilchez, A. B. 2005. Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. *Journal of Ecology*. V. 93. 1071–1084.
- Chao, A., Chazdon, R. L., Colwell, R. K y Shen, T. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters*. V. 8. 12.
- Chazdon, R. L., Careaga, S., Webb, C. y Vargas, O. 2003. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecological Monographs*. V. 73. 331–348
- Chazdon, R.L. 2008. Chance and Determinism in Tropical Forest Succession. *Tropical Forest Community Ecology*. Chapter 23. Blackwell Publishing Ltd. USA. 27
- Chazdon, R.L., Letcher, S.G y van-Breugel, M. 2007. Rates of change in tree communities of secondary tropical forests following major disturbances. *Proceedings of the Royal Society of London*. P. 362. 273–289
- Clark, D.B. 1996. Abolishing virginity. *Journal of Tropical Ecology*. V. 12. 735–739.
- Clements, F. E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington. Washington, DC.
- Connell, H.J. Slatyer, O.R. 1977. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *The American Naturalist*. V. 111. N. 982. 27
- Cooper, W. S. 1926. The fundamentals of vegetational change. *Ecology*. V.7. N. 4. 391-413
- Corlett. R.T. 1992. The ecological transformation of Singapore, 1819–1990. *Journal of Biogeography*. V. 19. 411–420
- Denslow, J.S. 1980. Patterns of plant species diversity during Succession under Different Disturbance Regimes. *Oecologia (Berl.)*. V. 46. 18-21.

- Denslow, J.S., Guzman, S., 2000. Variation in stand structure, light, and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence. *Panama J. Veg. Sci.* 11, 201–212
- 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*. V 182. N. 139–151
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. En Cody, M. L. y Diamond, J. M. *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA. 342-444
- Díaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J. H.C., Mace, G. M., Donoghue, M. J., Ewers, R. M., Jordano, P y Pearse, W. D. 2013. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution*. V. 3. N. 9. 2958–2975. Doi: 10.1002/ece3.601
- Drury, W. H y Nisbet, I.C.T. 1973. Succession. *Journal of the Arnold Arboretum*. V. 54. N. 331. 68
- Egler, F.E. 1952. Vegetation science concepts I. initial floristic composition. A factor in old-field vegetation development. *American Museum of Natural History*. V. 24
- Ferreira, L.V. y Prance, G.T. 1999. Ecosystem recovery in terra firme forests after cutting and burning: a comparison on species richness, floristic composition and forest structure in the Jaú National Park, Amazonia. *Botanical Journal of the Linnean Society*. V. 130. 97–110
- Finegan, B., Nasi, R. 2004. The biodiversity and conservation potential of shifting cultivation landscapes. In: Schroth G, da Fonseca G.A.B, Harvey C.A, Gascon C, Vasconcelos H.L, Isaac A.N, editors. *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Island Press; Washington. Pp. 153–197.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in Neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Tree*. V. 11. N. 3.6
- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 75. Pp. 1–34
- Gentry, H. S. 1982. *Agaves of Continental North America*. The University of Arizona Press. Arizona, U. S. A. Pp. 670.
- Gleason, H. A. 1917. The Structure and Development of the Plant Association. *Torrey Botanical Society*. V. 44. N. 10. 463-481

- Gleason, A. H. 1939. The individualistic concept of the plant association. *American Midland Naturalist*. V2. N 1.. 20
- Gómez-Pompa, A. y C. Vázquez-Yañez. 1976. Estudios sobre sucesión secundaria en los trópicos cálidos-húmedos: el ciclo de vida de las especies secundarias. In *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*, GómezPompa *et al.* (eds.). CECSA, México, D. F. Pp. 579-593
- Gómez-Pompa, A. y Vázquez-Yañez, C. 1985. "Estudios sobre la regeneración de Selvas en regiones cálido-húmedas de México". En: Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. Alhambra Mexicana, S.A. de C.V. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. N. 2. Pp. 1-25.
- Gómez-Pompa, A., T. Whitmore y M. Hadley. 1991. *Rain Forest Regeneration and Management*. Parthenon Publishing Group y UNESCO. Pp.457
- Gómez-Pompa, A., Vázquez, Y. C. y Guevara. S. 1972. The tropical rain forest: a nonrenewable resource. *Science*. N. 177. 762-765.
- Guariguata, M. R., Chazdon, R. L., Denslow, J. S., Dupuy, J. M. y Anderson, L. 1997. Structure and floristic of secondary and old growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology*. V. 132. 14
- Guariguata, M. y Ostertag, R. 2000. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*. N.148. 22
- Guariguata, M.R. y Kattan, G.H. 2002. *Ecología de bosques neotropicales*. Editorial Tecnológica. Catalogo. Costa Rica. Pp. 31
- Guariguata, M.R. y Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*. V. 148. N.1. 185-206.
- Hubbell, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press. Pp. 28
- Huston, M. y Smith, T. 1987. Plant succession: Life history and competition. *American naturalist*. V. 130. N. 2. 30
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos*. V. 113. 363–374.
- Kalacska, M., Sánchez, A. G.A., Calvo, A. J.C., Quesada, M., Rivarda, B y Janzend, D.H. 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management*. V. 200. 227–247

- Kammesheidt, L. 1998. The role of tree sprouts in the restorations of stand structure and species diversity in tropical moist forest after slash-and-burn agriculture in Eastern Paraguay. *Plant Ecology*. V. 139.155–165.
- Kennard, D.K. 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*. V. 18. 53–66
- Lara, P. E., Caso, B. L. y Aliphat, F. M. 2012. El sistema milpa roza, tumba y quema de los maya itzá de San Andrés y San José, Petén Guatemala. Universidad Autónoma Indígena de México El Fuerte. México. *Ra Ximhai*. V. 8. N. 2. 71-92
- Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez. G. E. A. y Meave, J. A. 2008. Successional Change and Resilience of a Very Dry Tropical Deciduous Forest Following Shifting Agriculture. *Biotropica*. V.40. N. 4.9
- Leigh, E.G., Davidar, Dick, C.W., Puyravaud, J.P., Terborgh, J., Ter Steege, H., Wright, S.J. 2004. Why do some tropical forests have so many species of trees?. *Biotropica*. 36. 447–473
- Lincoln, R. J., Boxshall, G. A y Clark, P. F. 1982. *A Dictionary of Ecology, Evolution and Systematics*. Cambridge University Press; y the *Harper Collins Dictionary of Biology* by W. G. Hale and J.P. Margham, Harper Perennial.
- López, J. L. N. 2013. Sucesión ecológica en una selva mediana después de un uso ganadero. Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Mérida, Yucatán, México. Pp. 128.
- Magaña, R. B. 2005. Patrones sucesionales de composición y estructura de la comunidad regenerativa del bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco. Tesis licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán. Pp. 86.
- Magurran, A. E. y McGill, B. J. 2011. *Biological Diversity: Frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press. P. 368.
- Magurran, A. E. 2004 *Measuring biological diversity*. Oxford: Blackwell Science.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*. V. 27. 209–220.
- Marod, D., Kutintara, U., Tanaka, H. y Nakashizuka, T. 2002. The effects of drought and fire on seed and seedling dynamics in a tropical seasonal forest in Thailand. *Plant Ecol*. V.161. 41–57. Doi: 10.1023/A: 1020372401313

- Marques, M. C. M., Zwiener, V.P., Ramos, F. M., Borgo, M. y Marques, R. 2014. Forest structure and species composition along a successional gradient of Lowland Atlantic Forest in Southern Brazil. *Biota Neotropica*. V. 14. N. 3. 1–11
- Maza-Villalobos M. S., M.C. Lemus-Herrera, and M. Martínez-Ramos. 2011b. Successional trends in soil seed banks of abandoned pastures of a Neotropical dry region. *Journal of Tropical Ecology*, 27: 35-49. 6.
- Maza-Villalobos, M. S. 2012. Patrones, procesos y mecanismos de la comunidad regenerativa de un bosque tropical caducifolio en un gradiente sucesional. Tesis de Doctorado. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México. Morelia, Michoacán. Pp. 148.
- McDonald, M. A., McLaren, K. P. y Newton, A. C. 2010. What are the mechanisms of regeneration post-disturbance in tropical dry forest? *Environmental Evidence*. V. 13.
- Meiners, S. J. y Pickett, S. 2011. Succession. Eastern Illinois University. Biological Sciences. 8.
- Miller, P. M. y Kauffman, J. B. 1998. Effects of slash and burn agriculture on species abundances and composition of a tropical deciduous forest. *Forest Ecol. Manage.* V.103. 191–201. Doi: 10.1016/S0378-1127(97)00180-1
- Moscow Forestry Sciences Laboratory. <https://forest.moscowfsi.wsu.edu/>.
- Murphy, P.G. y Lugo, A.E. (1986) Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*. V.17.89–96.
- Nettesheim, F. C., Conto. T., Pereira. M. G y Machado, L. D. 2015. Contribution of Topography and Incident Solar Radiation to Variation OF Soil and Plant Litter AT an Area with Heterogeneous Terrain. *R. Bras. Ci.* V. N.39. 750-762. DOI: 10.1590/01000683rbcs20140459
- Nicotra, A. B., Chazdon, R.L. e Iriarte, S. V. B. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology*. V. 80. 1908-1926.
- Odum, E.P. 1969. The Strategy of Ecosystem Development. *Science, Niw Series*. V. 164. N. 3877. 262-270.
- Pausas, J.G. y Verdú, M. 2010. The Jungle of Methods for Evaluating Phenotypic and Phylogenetic Structure of Communities. *BioScience*. V. 60. N. 8. 614-625. DOI: <https://doi.org/10.1525/bio.2010.60.8.7>
- Peltzer, D. A., Wardle, D.A. Allison, V. J., Baisden, T. W., Bardgett, R. D., Chadwick, O. A., Leo, M., Condon, L. M., parfitt, R. L., Porder, S., Richardson, S. J., Turner. B.

- L., Vitousek, P. M., Walker, J y Walker, L. R. 2010. Understanding ecosystem retrogression. *Ecological Monographs*. V. 80. N. 4. Doi: 10.1890/09-1552.1
- Peña-Claros M. 2001. Secondary forest succession: processes affecting the regeneration of Bolivian tree species. Tesis doctoral. Universidad de Utrecht, Utrecht. Pp 170.
- Peña-Claros, M. 2003. Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica*. V. 35. 450–461.
- Pickett, S. T. A. 1989. Space for time substitution as an alternative to long-term studies. Pp. 71–88. In: Likens, G. E. (ed.), *Long-term studies in ecology*. Wiley, Chichester.
- Pickett, S. T. A. y McDonnell, M. J. 1993. Humans as Components of Ecosystems: A Synthesis. In *Humans as Components of Ecosystems: Subtle Human Effects and the Ecology of Populated Areas*. Edited by M. J. McDonnell y S. T. A. Pickett. Springer-Verlag: New York. Pp. 364.
- Pickett, S. T. A., Collins, S. L. y Armesto, J. J. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetation*. V. 69. 109–114.
- Pickett, S.T.A. y Bazzaz, F.A. 1987. Organization of an assemblage of early successional species on a soil moisture gradient. *Ecology*. 59. 1248–1255
- Pielou, E.C. 1969. *An Introduction to Mathematical Ecology*. Wiley-Interscience John Wiley y Sons. Pp. 285.
- Purschke, O., Schmid, B. C., Sykes, M.T., Poschlod, P., Michalski, S. G., Durka, W., Kühn, I., Winter, M., Prentice, H. C. 2013. Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: Insights into assembly processes. *J. Ecol.* V. 101. 857–866.
- Rejmanék, M. 1990. Old and New Fields of Old-Field Ecology. In J. Osbornov, M. Kovarova,
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*. V. 235. 167-171.
- Romero, P. I. E. 2011. Sucesión secundaria en un bosque Tropical Caducifolio: evaluación al quinto año del establecimiento de una cronosecuencia. Tesis de Licenciatura. Facultad de ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México DF. Pp. 96.
- Rzedowski, J., 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México. DF. Pp. 432
- Saldarriaga. J.G., West. D.C., Tharp. M.L. y Uhl. C. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal Ecology*. V.76.938–958.

- Schmidt-Vogt, D. 2001. Secondary forests in swidden agriculture in the highlands of Thailand. *Journal of Tropical Forest Science*. V. 13. 748–767.
- Swaine, M. D. 1992. Characteristics of dry forests in West Africa and the influence of fire. *J. Vegetation Sci.* V. 3. 365–374. (Doi: 10.2307/3235762).
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Dewenter, S. I. y Thies, C. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters*. V.8: 18.
- Valdez, C.H. 2012. Composición, estructura y diversidad de las comunidades vegetales con diferentes estadios sucesionales del Cupatitzio. Tesis de maestría. Facultad de Biología. Universidad Michoacana San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán. Pp 84.
- Van der Maarel. E. 2005. *Vegetación Ecology*. Blackwell Science Ltd. 411
- Walker, L. R. 1999. Patterns and processes in primary succession. *Ecosystems of Disturbed Ground* (ed. LR Walker). Cambridge University press. Elsevier, New York. Pp. 585–611
- Walker, L. R. y Moral, R. 2003. *Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation*. Cambridge University Press USA. ISBN 0 521 80076 5 – ISBN 0 521 52954 9. Pp.20
- Whitmore, T. C. y Burslem, D. F. R. P. 1998. Large scale disturbances in tropical rain forest. In: Newbery, D.McC. Prins, H.H.T. y Brown, N.D. (eds.) *Dynamics of tropical communities*. Blackwell, Oxford. Pp. 549-565.
- Wijdeven, S. M. J. y Kuzee, M. E. E. 2000. Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restoration Ecology*. V. 8. 414-424.
- Yepes, Q. A. P., Sandra L. Jaramillo, R. A. L., del Valle, A J. I., Orrego, S. S. A.2007. Diversity and floristic composition of successional Andean forests of the Porce region, Colombia. *Actual Biol.* N.29. V. 86. 107-117.
- Zipperer, w. c. 2010. The process of natural succession in urban areas. In Douglas, I., Goode. D., Houck. M. y Wang. R. (eds) *The Routlege Handbook of Urban Ecology*. London: Routlege. Pp. 688.

CAPÍTULO II. ESTRUCTURA FILOGENÉTICA DE LEÑOSAS EN PARCELAS AGROPECUARIAS CON DIFERENTES EDADES DE ABANDONO EN UN BOSQUE TROPICAL SUBCADUCIFOLIO EN AQUILA, MICHOACÁN

2.1 RESUMEN

Los análisis de la estructura filogenética en las comunidades vegetales se han convertido en una valiosa herramienta que es utilizada, junto con información ecológica, para tratar de entender los procesos que estructuran las comunidades biológicas, principalmente para determinar si son los factores medioambientales bióticos o abióticos los que están influyendo en el ensamblaje de las especies dentro de las comunidades sucesionales, o si son factores neutros o estocásticos, quienes determinan la composición de especies dentro de las mismas. Además de inferir si existe algún patrón filogenético en las especies dentro de las comunidades, a través del gradiente sucesional (e.g. agrupación en etapas iniciales y sobredispersión en categorías sucesionales avanzadas). El presente estudio de investigación se realizó en un bosque tropical subcaducifolio en Aquila, Michoacán, México, con el objetivo de conocer los patrones filogenéticos que están influyendo en el ensamblaje de las especies en estos ambientes. Se analizaron tres diferentes edades sucesionales y un bosque maduro, por medio del índice de relaciones netas (NRI) y se estimó la diversidad alfa (PD) y beta filogenética. El patrón filogenético no fue diferente de cero, por lo que este tipo de vegetación presenta una estructura filogenética al azar, sin mostrar diferencias en el patrón filogenético a través del gradiente sucesional. Lo cual nos permite inferir que el ensamblaje de las especies está siendo regido principalmente, por factores estocásticos o neutros, lo cual puede estar ocurriendo debido a la compleja estructura del paisaje de estos ambientes y a que comparten características florísticas y medioambientales tanto del bosque seco, como del bosque húmedo. Mientras que la diversidad alfa y beta filogenética mostró una correlación positiva con la riqueza y el recambio de especies taxonómico, lo que nos permite intuir que existe conservadurismo en los rasgos evolutivos de las especies.

2.2 SUMMARY

Analyzes of the phylogenetic structure of plant communities have become a valuable tool that is used, along with ecological information, to try to understand the processes that structure biological communities, mainly to determine whether biotic or abiotic environmental factors are those influencing the assemblage of species within successional

communities, or, if they are neutral or stochastic factors, those who determine the composition of species within them. In addition to inferring if there is any phylogenetic pattern in the species within the communities through the succession gradient (e.g., clustering in initial stages and over-dispersion in advanced successional categories). The present study was carry out in a tropical sub-tropical forest in Aquila, Michoacán, Mexico, with the objective of knowing the phylogenetic patterns that are influencing the assembly of the species in these environments. Three different successional ages and a mature forest were analyze through the net relatedness index (NRI), and we estimated alpha diversity (PD) and phylogenetic beta. The phylogenetic pattern was not different from zero, reason why this type of vegetation presents / displays a phylogenetic structure to random, without showing differences in the phylogenetic pattern through the successional gradient. This allows us to infer that the assemblage of species is mainly govern by stochastic or neutral factors, which may be occurring due to the complex landscape of these environments as they share floristic and environmental characteristics of dry forest and of the moist forest. While the alpha and beta phylogenetic diversity, showed a positive correlation with the richness and the exchange of taxonomic species, which allows us to intuit that there is conservatism in the evolutionary traits of the species.

2.3 INTRODUCCIÓN

Desde hace décadas los ecólogos han tratado de describir los factores y procesos que influyen en composición y distribución de las especies dentro de las comunidades, abordando los mecanismos subyacentes a estos patrones de coexistencia desde varias disciplinas, entre ellas la ecología y la evolución (Pinelli 2011). Por lo cual en los últimos años el conocimiento de la estructura filogenética de las comunidades ecológicas, se ha convertido en una herramienta crucial para dilucidar los posibles fenómenos que determinan el ensamblaje de las especies dentro de las comunidades (Donoghue y Ackerly 1996). Debido a que los enfoques filogenéticos ofrecen herramientas poderosas para responder preguntas fundamentales sobre la manera en que los organismos se relacionan con su ambiente y cómo los filtros abióticos y bióticos, los procesos evolutivos y los factores neutros influyen en el ensamblaje de las especies, para formar nuevas comunidades ecológicas (Emerson y Gillespie 2008). Ya que las comunidades no son solamente el resultado de los procesos ecológicos actuales, sino también son el resultado de los continuos procesos evolutivos del pasado, y el uso de las filogenias proporciona una visión más profunda de los procesos ecológicos que dan estructura a la composición de las comunidades (Webb 2000), permitiéndonos evaluar las relaciones evolutivas en la coexistencia contemporánea de las especies (Silva *et al.* 2009). Por medio de la combinación de datos filogenéticos y ecológicos podemos determinar que procesos están influyendo en la distribución y co-ocurrencia de las especies en determinada comunidad y que factores son los que están dirigiendo el ensamblaje y la estructura de las especies dentro de las comunidades, si son los factores basados en el nicho (filtros medioambientales abióticos o bióticos), o si son los procesos neutrales (Hubbell 2001, Webb *et al.* 2002, Ackerly 2009).

De acuerdo con la teoría de las reglas de ensamblaje propuesta por Diamond (1975), las comunidades ecológicas no están ensambladas al azar, el ensamblaje de las especies está determinado por los recursos y condiciones medioambientales bióticos y por factores abióticos como la competencia por dichos recursos. Estos factores actúan como filtros que restringen el número de especies del conjunto regional que forman las comunidades locales. La teoría de las reglas de ensamblaje nos ayuda a describir, predecir y explicar los patrones de cambio observados en las comunidades (Diamond, 1975, Poggio 2012) a través del gradiente sucesional.

Entre diferentes etapas sucesionales varía la estructura y composición florística, principalmente entre etapas iniciales y tardías, debido a que las especies que colonizan la comunidad en etapas sucesionales tempranas serán regidas por los filtros ambientales abióticos (e.g. mayor temperatura, mayor radiación, menor humedad, la intensidad del uso en la parcela, dispersión por viento) y la disponibilidad de recursos (e.g. suelos pobres en nutrientes, menor disponibilidad de agua, etc.). Estas primeras especies colonizadoras podrán agruparse de acuerdo con su respuesta funcional ante las restricciones impuestas por el ambiente abiótico y en menor proporción por factores bióticos como la competencia (Connell y Slatyer 1977, Odum 1969, Pickett *et al.* 1989, Chazdon 2008, Poggio 2012) y a la vez modificarán los factores ambientales abióticos del sitio (Chazdon 2008). Los individuos que fueron capaces de colonizar el lugar y sobrevivir a los filtros abióticos, posteriormente serán seleccionados por los filtros bióticos para formar parte de la comunidad en estadios sucesionales más avanzados, en estos estadios, los filtros medioambientales bióticos, mediados por la co-ocurrencia de las especies (e.g. la competencia inter e intraespecífica), son los principales factores determinantes de la composición de especies dentro de las comunidades (Walker y Chapin 1987, Webb *et al.* 2002, Chazdon 2008, Cavender-Bares y Reich 2012). Entonces, en etapas sucesionales avanzadas sobreviven únicamente las especies con rasgos fisiológicos y morfológicos que se adapten a las condiciones existentes en el sitio y que tienen la capacidad de co-existir en el mismo lugar sin competir por los recursos (Diamond 1975).

Sin embargo, la Teoría Neutral de Hubbell (2001), propone que no son los factores ambientales bióticos y abióticos, quienes determinan la presencia de determinadas especies dentro de una comunidad, debido a que todas las especies tienen la misma probabilidad de pertenecer a cualquier comunidad, siendo regidas principalmente, por factores estocásticos (e.g., límites de dispersión y deriva ecológica).

La estructura filogenética puede tomar tres formas básicas; agrupada, sobre-dispersa y al azar (Webb 2000). En la estructura filogenética agrupada, el filtro abiótico tiende a favorecer a las especies que presentan las mismas adaptaciones y requerimientos fisiológicos. Si en las especies los rasgos asociados con el nicho, exhiben conservadurismo filogenético (i.e., rasgos funcionales son conservados en la evolución de los linajes de especies), las características entre especies cercanamente relacionadas serán muy similares (Ackerly 2003, Reich *et al.* 2003, Silva y Batalha 2009), lo que implicaría que estas especies sean similares también ecológicamente (Emerson y Gillespie 2008). Se ha demostrado que las especies relacionadas filogenéticamente de

forma cercana, comparten limitaciones fisiológicas similares (nichos; Cavender-Bares *et al.* 2006, Futuyma 2010, Wiens *et al.* 2010, Cadotte *et al.* 2012). El ensamble de una comunidad con un patrón filogenético agrupado, donde predominan especies con conservadurismo filogenético, podría ser resultado de un filtrado ambiental abiótico en la misma (Webb 2002).

Por otro lado, si la comunidad se compone por especies que utilizan diferentes recursos, es decir ocupan diferentes nichos y éstas conservan sus rasgos evolutivos, ésta, podría ser consecuencia de la eliminación de las especies por competencia dentro de la comunidad. Este proceso es conocido como principio de exclusión competitiva, el cual establece que las especies que tienen características y requerimientos fisiológicos similares, no pueden coexistir de forma indefinida debido a la fuerte competencia entre éstas y donde alguno de los competidores supera al que tiene menos ventajas (Ackerly 2009). En este caso, las especies emparentadas, si no ha habido divergencia en los rasgos fisiológicos de las mismas (i.e. proceso evolutivo en el que dos especies emparentadas estrechamente evolucionan cambiando una estructura ancestral común en formas diferentes para cumplir diferentes funciones) mostrarán bajos niveles de co-ocurrencia en la comunidad, lo cual ha sido llamado sobredispersión filogenética (Webb *et al.* 2002). Este patrón es definido por Emerson y Gillespie (2008), como aquel donde las especies que co-ocurren en una escala espacial local están más lejanamente emparentadas entre sí, de lo que se esperaría en un muestreo al azar dentro de un grupo regional grande. El patrón sobredisperso, también puede ser consecuencia de una evolución convergente, en comunidades que presenten especies alejadas filogenéticamente (no emparentadas), que posean rasgos adaptativos ecológicamente similares (Emerson y Gillespie 2008). En el caso de que los rasgos funcionales de las especies hayan evolucionado de manera divergente, en especies estrechamente relacionadas tenderían a ser funcionalmente diferentes, por lo que se esperaría que el filtrado medioambiental biótico favorezca la co-ocurrencia de las especies cercanamente relacionadas (Webb *et al.* 2002). En este caso, las especies emparentadas no se eliminan por competencia, dando como resultado comunidades de ensamblajes agrupados filogenéticamente (Webb *et al.* 2002).

Tanto los filtros abióticos (recursos y condiciones ambientales), como los bióticos (exclusión competitiva), pueden operar simultáneamente dentro de las comunidades, teniendo cada filtro mayor influencia en diferentes escalas espaciales (Cavender-Bares *et al.* 2006, Valiente y Verdú 2007). La escala espacial puede influir en la estructura

filogenética de las especies, los patrones de agrupación filogenética pueden ser consistentes con los filtros abióticos en escalas espaciales grandes (a nivel regional), donde las especies no compiten por los recursos, en cambio la sobredispersión puede ocurrir, por la incidencia de filtros bióticos, en escalas espaciales pequeñas (e.g. micrositios), donde la semejanza en requerimientos de las especies sería la limitante para coexistir (Cavender-Bares *et al.* 2006). El patrón de sobredispersión ha sido encontrado a escalas espaciales pequeñas en comunidades locales que incluyen un único linaje filogenético (Losos *et al.* 2003, Cavender-Bares *et al.* 2006, Silva y Batalha 2009), debido a que la competencia entre las especies es mayor en estas escalas limitando la co-ocurrencia de parientes cercanos (Slingsby y Verboom 2006, Silva y Batalha 2009).

Para inferir qué proceso está influyendo en la estructura filogenética de las especies dentro de las comunidades, las reglas de ensamblaje, o los procesos neutrales, se parte de un modelo nulo, el cual especifica una distribución estadística o asignación al azar de las especies dentro de las comunidades, independiente de los filtros bióticos y abióticos (Gotelli y Ulrich 2011). Existe una gran diversidad de modelos nulos para evaluar la estructura filogenética de las comunidades. El modelo más indicado para evitar el error tipo I (rechazar la hipótesis nula siendo verdadera) y el error tipo II (aceptar la hipótesis nula, siendo esta falsa) es el SIM2 en el cual todas las especies y los sitios son equiprobables (e. g., tienen igual probabilidad), siendo este el modelo más apropiado para analizar la lista de especies de las muestras, sobre todo cuando se comparan muestras estandarizadas (Gotelli 2000).

Actualmente existe escasa información ecológica y filogenética, acerca del desarrollo sucesional de los bosques tropicales en México. Por lo cual, el presente trabajo de investigación tiene como objetivo evaluar los factores que están influyendo en la estructura y composición filogenética de plantas leñosas en diferentes edades sucesionales en un bosque tropical subcaducifolio del municipio de Aquila, Michoacán, para con ello responder las siguientes preguntas de investigación: ¿Qué patrones presenta la estructura y composición filogenética de comunidades vegetales a través de un gradiente sucesional de cuatro años, ocho, doce años y un bosque maduro pertenecientes a un bosque tropical subcaducifolio? ¿Cambian los patrones de estructura y composición filogenética a través del gradiente sucesional, asemejándose en edades avanzadas a los patrones filogenéticos del bosque maduro? El conocimiento generado por estudios de la estructura filogenética, asociados con análisis de composición florística de las comunidades vegetales tiene un gran potencial para mejorar el conocimiento de la

biodiversidad y las políticas de conservación (Hendry 2010), ya que las comunidades donde existe mayor dispersión filogenética, y por lo tanto mayor diversidad filogenética en las especies, muestran más estabilidad, porque no utilizan recursos compartidos o se están beneficiando de las interacciones de facilitación, en comparación con las comunidades donde las relaciones filogenéticas son más agrupadas (Cadotte et al. 2012). Por lo que, la información generada en el presente estudio, permitirá comprender y predecir cambios en la diversidad y dinámica de las comunidades vegetales, misma que puede ser utilizada con fines de manejo y restauración de la flora en una época de rápido cambio global (Cavender-Bares 2009).

2.4 OBJETIVO GENERAL

Discernir la presencia de filtros bióticos, abióticos o procesos neutros en el ensamblaje de las especies leñosas dentro de las comunidades a través de un gradiente sucesional en un bosque tropical subcaducifolio, en el municipio de Aquila, Michoacán.

2.4.1 Objetivos específicos

1. Determinar la estructura filogenética de las comunidades de especies leñosas en los diferentes sitios estudiados.
2. Discernir los mecanismos implicados en el ensamblaje de las especies leñosas dentro de las comunidades sucesionales y el bosque maduro.

2.5 HIPÓTESIS

Las condiciones ambientales abióticas en las edades sucesionales tempranas, favorecidas por el estrés del reciente disturbio, permitirán que se manifiesten los factores abióticos (filtrado medioambiental abiótico), favoreciendo la co-ocurrencia de especies cercanamente relacionadas con características y requerimientos fisiológicos similares (agrupación filogenética). Este patrón disminuirá conforme la sucesión avanza, debido a la llegada de nuevas especies que cambiarán las condiciones ambientales estresantes y permitirán la llegada de especies de sucesión tardía, las cuales competirán por los cada vez más limitados recursos, eliminando a las especies emparentadas o con requerimientos similares (filtro medioambiental biótico o exclusión competitiva), llegando a un patrón sobredisperso (sin parentesco) en edades sucesionales avanzadas, asemejándose a la estructura filogenética del bosque maduro.

2.6 MATERIALES Y MÉTODOS

2.6.1 Diseño experimental en campo

El estudio se realizó usando como método una cronosecuencia de cuatro, ocho y 12 años después de la última actividad agrícola (i.e., cultivo de maíz) y un bosque maduro. El procedimiento por medio del cual se seleccionaron las parcelas mencionadas se describe de forma detallada en el apartado de “diseño experimental en campo” de materiales y métodos del Capítulo I de este escrito.

2.6.2 Análisis de la estructura y composición filogenética

2.6.2.1 Árbol regional

Por medio del programa Phylomatic (Webb y Donoghue 2005), tomando como base el superárbol de las angiospermas R20080417 (disponible en: www.phylodiversity.net) y las edades de los nodos estimados por Wikström *et al.* (2001), para medir las distancias entre las ramas (tiempo de divergencia de las especies), se construyó un superárbol regional que incluyó a todas las especies leñosas obtenidas en el muestreo y las potenciales especies leñosas colonizadoras de la zona de estudio (bosque tropical subcaducifolio), con base en los listados florísticos de la región realizados por Guerrero (1985), Ramírez (2012) y Guerrero (2014), integrando un total de 243 especies. Utilizando el programa R.3.2 se mapearon las especies pertenecientes a las diferentes categorías sucesionales en el árbol, para conocer su ubicación en el árbol filogenético regional.

2.6.2.2 Índice de relaciones netas

Para evaluar qué procesos están influyendo (bióticos, abióticos o neutros), en la estructura filogenética de las especies dentro de las comunidades se usaron las abundancias de las especies para estimar el NRI, utilizando el parámetro “talla del efecto estandarizado de las distancias medias pareadas” MPD del programa Picante (Kembel 20), cuyos valores son equivalentes al valor negativo del índice de relaciones netas. Cuando los valores de este índice son negativos indican sobredispersión, valores positivos indican agrupamiento y el cero indica distribución al azar. Se utilizó el modelo nulo “Taxa. Labels” equivalente al modelo nulo SIM2, en el cual todas las especies y los sitios son equiprobables (i.e. las especies tienen igual probabilidad de pertenecer a cualquier comunidad y cualquier sitio es igualmente probable de ser colonizado), en otras palabras, todos los reordenamientos de la matriz de datos, son igualmente probables.

2.6.2.3 ANOVA y regresión lineal

Se analizó si la edad de abandono de las parcelas explica la estructura filogenética de las comunidades mediante una regresión lineal, posteriormente se evaluaron las diferencias filogenéticas entre los sitios con diferentes edades sucesionales y el bosque maduro por medio de un ANOVA.

2.6.2.4 Diversidad alfa filogenética (PD)

Para conocer la diversidad alfa filogenética de las categorías sucesionales se utilizó el índice PD (Faith 1992) y para determinar si existe correlación entre la diversidad alfa filogenética y la riqueza taxonómica se realizó un análisis de correlación de Pearson (1948).

2.6.2.5 Diversidad beta filogenética

Para determinar el recambio evolutivo de especies entre sitios, se estimó la diversidad beta filogenética (PDB) o similitud evolutiva de las especies entre comunidades por medio del análisis de Phylosor (Bryant *et al.* 2008). Para conocer la correlación entre el recambio evolutivo y taxonómico de las especies entre sitios se realizó una prueba de Mantel, utilizando las distancias filogenéticas y taxonómicas de las especies

A excepción del ANOVA que se realizó en el programa JMP, el resto de los análisis se realizaron con la paquetería Picante en el programa R.3.3.2.

2.7 RESULTADOS

2.7.1 Estructura filogenética

El mapeo de las especies pertenecientes a las diferentes categorías sucesionales dentro del árbol regional muestra tanto especies emparentadas o pertenecientes a un mismo clado, como especies dentro de clados más distantes y clados con sólo una especie, patrón característico de una estructura filogenética al azar (figuras 1).

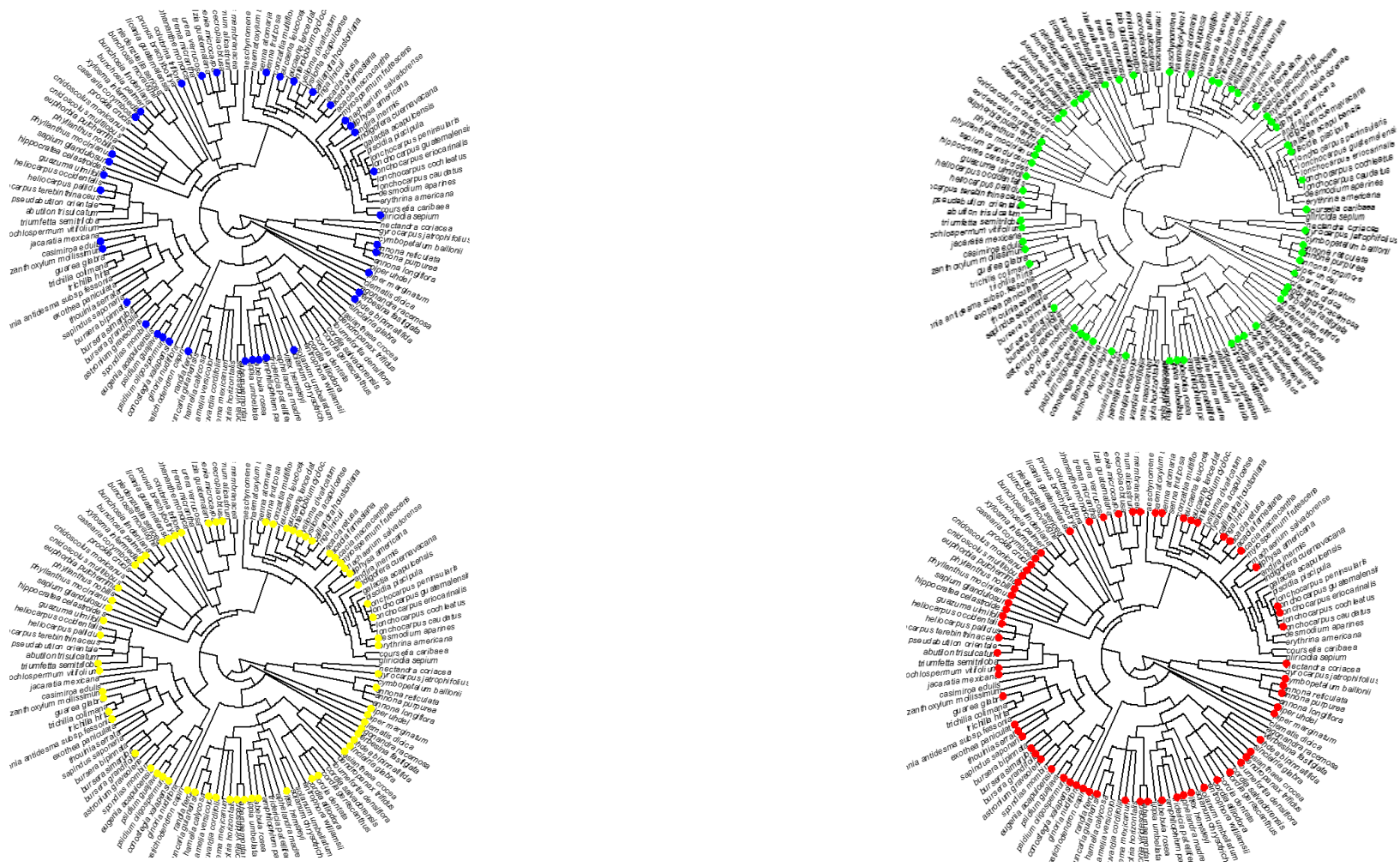


Figura 1. Distribución de las especies por categoría sucesional dentro del árbol filogenético regional (121 especies), donde la figura que presenta círculos en color azul representa a las especies pertenecientes a la edad sucesional de cuatro años, la figura con círculos verdes a las especies de la categoría de ocho años, la figura con círculos amarillos a la categoría sucesional de doce años y la figura con círculos rojos a las especies del bosque maduro.

2.7.2 Índice de relaciones netas

El índice de relaciones netas en las tres escalas espaciales analizadas; regional (por edad sucesional; tabla 1), local (por sitio o replica; tabla 2) y micrositio (por transecto o línea Gentry; anexo 4), muestra una tendencia hacia la sobredispersión filogenética en las categorías sucesionales de cuatro años y el bosque maduro, mientras que las categorías de ocho y doce años presentan una tendencia al agrupamiento filogenético, estas tendencias no fueron estadísticamente significativas. En los análisis realizados por micrositio se pudieron observar patrones significativos tanto de agrupamiento en las categorías de cuatro años y bosque maduro, así como de agrupamiento y sobredispersión en las edades sucesionales de ocho y doce años, donde la mayoría de las líneas presentó patrones filogenéticos al azar (ver anexo 4). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la estructura filogenética entre categorías sucesionales cuando se analizaron los valores por sitio, pero cuando se evaluaron los valores filogenéticos obtenidos por micrositio se observaron diferencias significativas, principalmente entre las categorías sucesionales de ocho, doce años y el bosque maduro ($F:4.8523$, $p: 0.0329$; figura 3). Por otro lado, se observó que la edad sucesional no está influyendo de forma significativa en la estructura filogenética de las especies a través del gradiente sucesional ($R^2=0.1567$, $p=0.3894$).

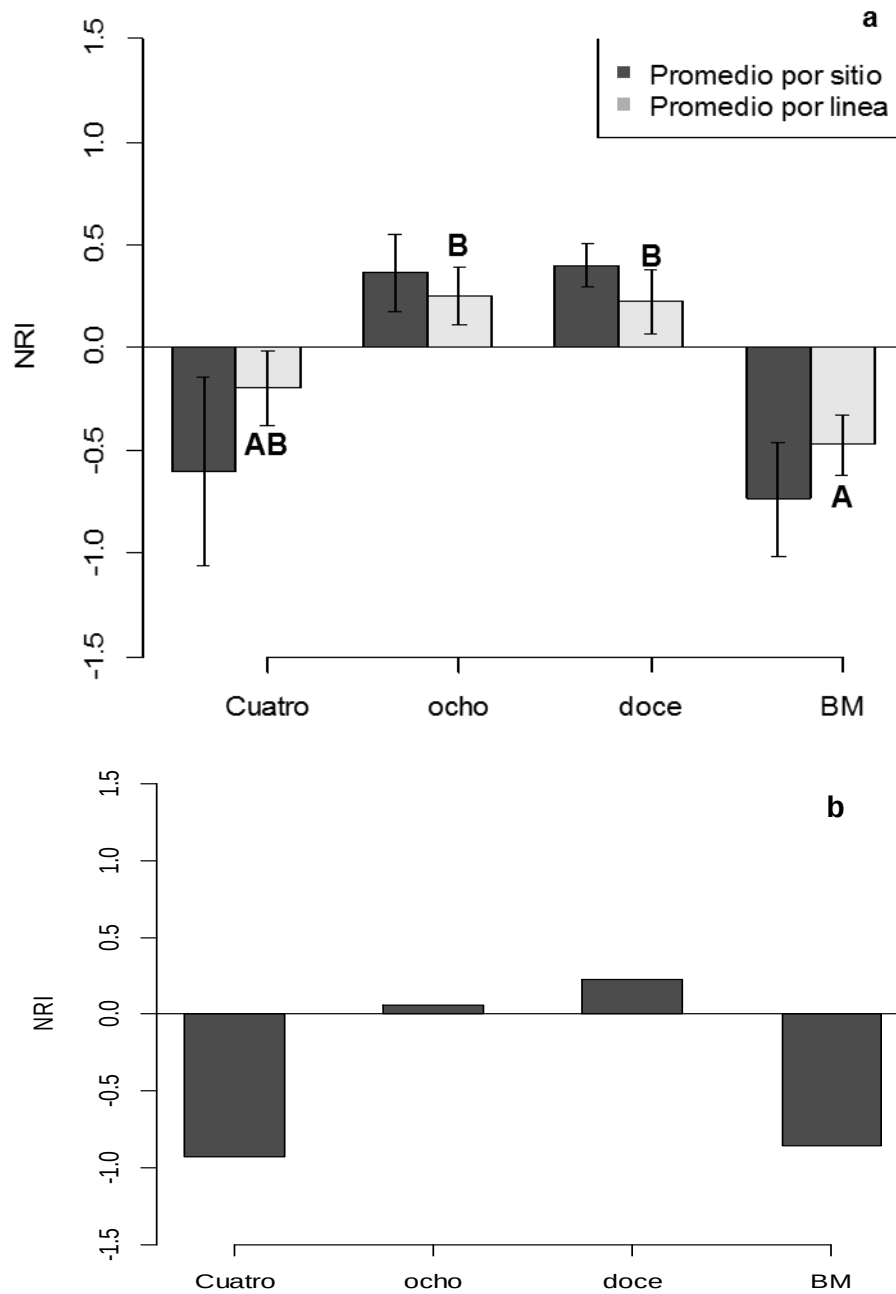


Figura 2. La figura “a” muestra el índice de relaciones netas (NRI) de las abundancias de las especies para cada escala espacial; local (promedio por sitio) y micrositio (promedio de líneas Gentry). Las líneas negras sobre las barras indican un error estándar. Las letras iguales indican las categorías que no difieren significativamente, las letras diferentes indican diferencias significativas entre categorías sucesionales. La figura “b” muestra el índice de relaciones netas regional (por categoría sucesional), este gráfico no presenta barras de error porque no se cuenta con replicas a nivel regional.

Tabla 1. Valores del índice de relaciones netas (NRI) por categoría sucesional, donde valores negativos indican sobredispersión y valores positivos indican agrupamiento (ninguno de estos valores es estadísticamente significativo).

Edad sucesional	NRI	Probabilidad
Cuatro	-0.993	0.831
ocho	0.027	0.512
Doce	0.265	0.428
BM	-0.813	0.786

Tabla 2. Valores del índice de relaciones netas (NRI) por sitio, donde valores negativos indican sobredispersión y valores positivos indican agrupamiento (ninguno de estos valores es estadísticamente significativo).

Sitio	NRI	Probabilidad
cuatro-1	0.156	0.480
cuatro-2	-1.414	0.909
cuatro-3	-0.636	0.758
ocho-1	0.709	0.224
ocho-2	0.127	0.476
ocho-3	0.236	0.444
doce-1	0.590	0.268
doce-2	0.382	0.376
doce-3	0.180	0.466
BM-1	-0.999	0.821
BM-2	-0.251	0.633
BM-3	-1.148	0.838

2.7.3 Diversidad alfa filogenética

La diversidad alfa filogenética (PD) incrementó a través del gradiente sucesional, presentando valores mayores en el bosque maduro que en las edades sucesionales (F: 4.8082^{gl:11} P: 0. 0.0337; figura 4). Mostrando además una alta correlación positiva con la riqueza taxonómica de especies (R=0.9758817, p: 0.0001; figura 3).

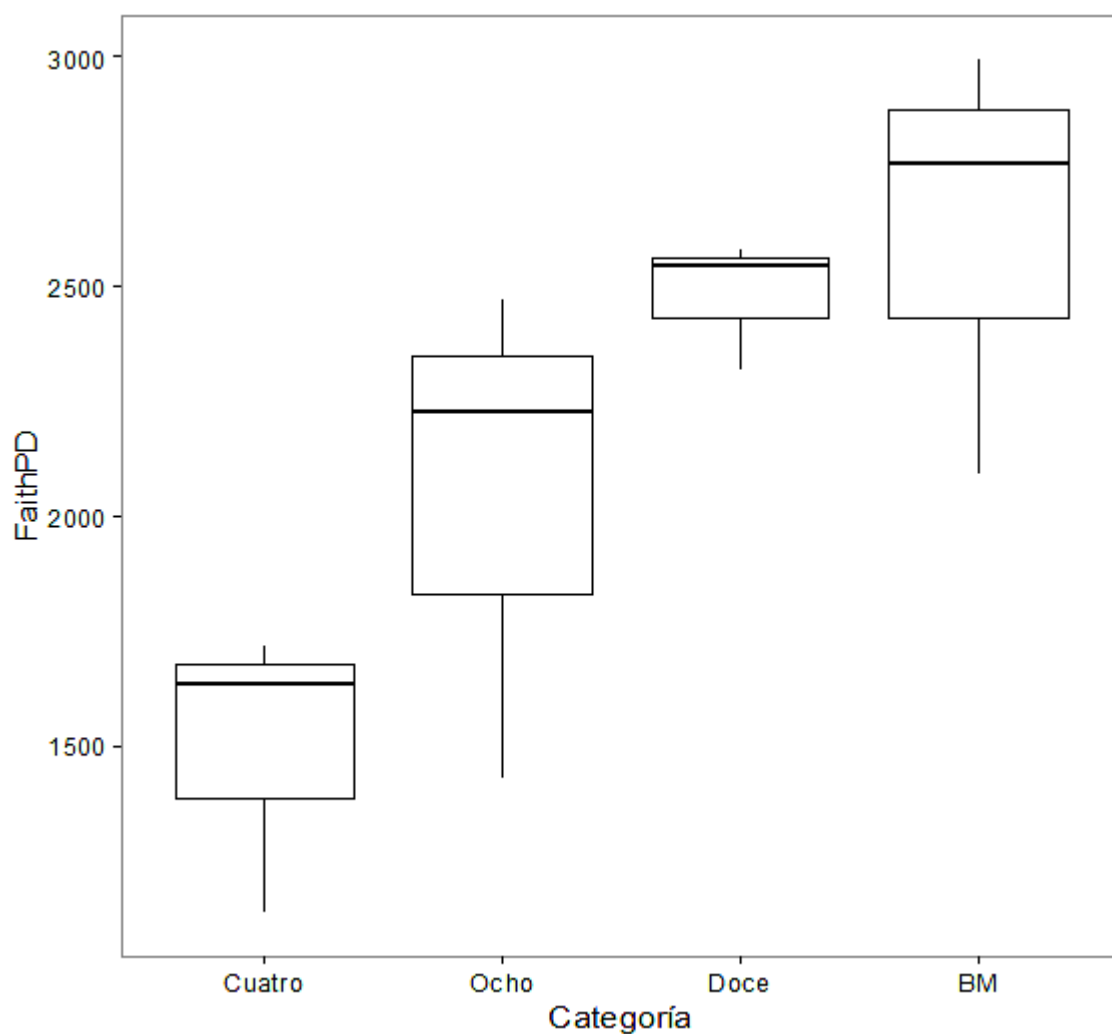


Figura 3. Diversidad filogenética (PD) promedio por edad sucesional (cuatro, ocho y doce años) y el bosque maduro (BM). Las líneas negras representan el máximo y el mínimo, las cajas indican los cuartiles. Las letras iguales indican categorías sucesionales que no difieren significativamente, las letras diferentes indican las categorías sucesionales que difieren significativamente entre sí.

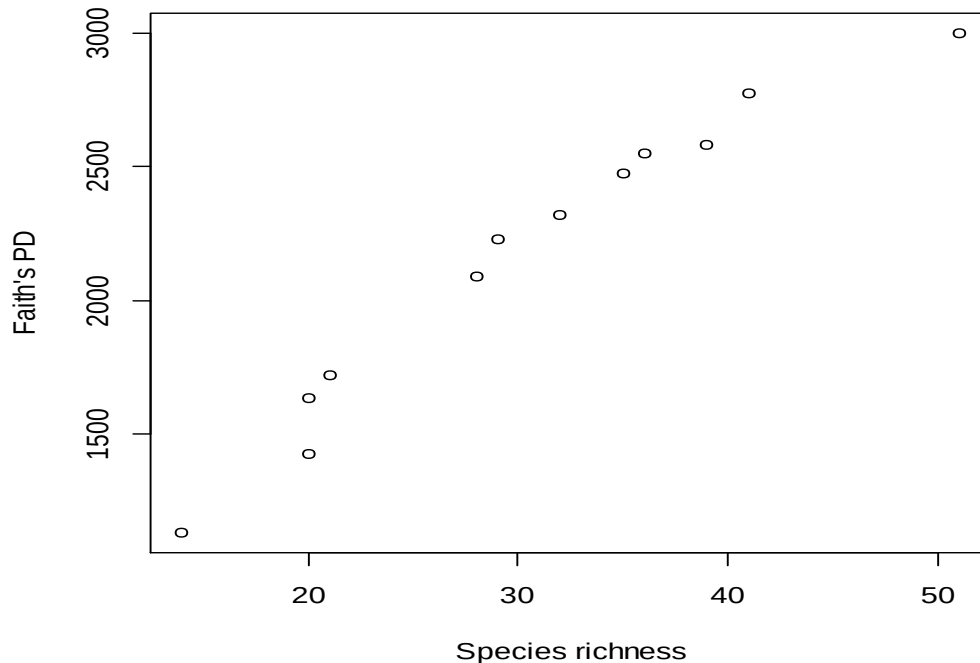


Figura 4. Análisis de correlación entre la diversidad alfa filogenética (PD) y la riqueza de especies taxonómica.

2.7.4 Diversidad beta filogenética

El análisis clúster filogenético muestra una menor similitud en la estructura filogenética del bosque maduro con el estadio sucesional de cuatro años, que con el resto de las categorías sucesionales, así como una mayor similitud entre las edades sucesionales de ocho y doce años (Tabla 3).

Tabla 3. Análisis de diversidad beta filogenética estimada por medio del índice Phylosor, donde se muestra una menor similitud filogenética entre el bosque maduro (BM) y el estadio sucesional de cuatro años (Cuatro).

	Cuatro	Ocho	Doce
Ocho	0.733		
Doce	0.659	0.787	
BM	0.588	0.602	0.627

Por su parte la prueba de mantel muestra una alta correlación entre las distancias filogenéticas con las distancias taxonómicas de las especies en cada sitio muestreado (R: 0.6885, p: 0.001).

2.8 DISCUSIÓN

Los patrones de la estructura filogenética encontrados en el presente estudio fueron diferentes a los esperados a lo largo del gradiente sucesional, debido a que no se encontró una relación entre la estructura filogenética y las categorías sucesionales. En trabajos realizados en gradientes sucesionales en otros tipos de vegetación, como bosques húmedos (Letcher *et al.* 2011, Ding 2012, Norden *et al.* 2012, Whitfeld *et al.* 2012, Muscarella *et al.* 2015) y bosque subtropicales (Kembel y Hubbell 2006, Toyama *et al.* 2015, Kusumoto *et al.* 2016), los patrones observados fueron claramente diferentes entre categorías sucesionales iniciales y avanzadas, con patrones filogenéticos bien definidos diferentes del azar, mostrando agrupación filogenética en edades sesionales tempranas, patrones regidos por factores bióticos, y patrones de sobre-dispersión en edades avanzadas y bosque maduro, probablemente regidos por factores abióticos. En las localidades estudiadas existen tendencias, no significativas estadísticamente, a la sobredispersión en edades sucesionales iniciales y el bosque maduro y agrupación en las edades sucesionales de ocho y doce años. Por lo que es posible que factores adicionales a los filtros medioambientales bióticos y abióticos estén incidiendo en el ensamblaje de las especies dentro de estas comunidades durante la sucesión. Estas tendencias podrían estar ocurriendo debido a la sobrevivencia de especies pioneras en la comunidad, después del proceso de rosa tumba y quema mediante rebrotes y semillas. Existen teorías que indican que la estructura filogenética de las comunidades puede depender de los efectos de las primeras especies colonizadoras de los sitios (Butterfield *et al.* 2013), debido a que estas especies facilitan la llegada de otras especies de sucesión secundaria, lo cual puede estar ocasionando también que exista una mezcla de especies de diferentes etapas sucesionales, pertenecientes a diferentes familias, provocando una estructura filogenética al azar en las etapas sucesionales (Verdú *et al.* 2009).

La estructura filogenética al azar en todos los sitios podría estar relacionada también, con las perturbaciones humanas tanto en bosques secundarios como en el bosque maduro (Mo *et al.* 2013), y la herbivoría (Schuldt *et al.* 2013), pues a pesar de que el bosque maduro aparentemente no ha sido deforestado, no está totalmente libre (al igual que el bosque secundario) de la presencia de ganado que se alimenta de los frutos y plántulas de especies forrajeras como *Brosimum alicastrum* y *Guazuma ulmifolia*.

En una revisión de trabajos filogenéticos realizados con diferentes comunidades de organismos a diferentes niveles tróficos y escalas espaciales (Vamosi *et al.* 2008), y en trabajos realizados en diferentes comunidades de plantas (bosques lluviosos en Costa

Rica, México, Brasil, Guinea, Australia y China, bosques subtropicales, bosques secundarios en México y Costa Rica, biomas mediterráneos en España y biomas templados en Canadá, USA, Italia y Alemania, comunidades acuáticas en España, tundra y biomas alpinos en China) con algún grado de disturbio Zhang *et al.* (2014) encontraron en menor proporción los patrones filogenéticos al azar, en comparación con los patrones de sobredispersión y agrupamiento (Vamosi *et al.* 2009). Lo cual coincide con la teoría de que la distribución de los individuos dentro de las comunidades de plantas raramente es al azar (Harms *et al.* 2001, Götzenberger *et al.* 2012, Zhang *et al.* 2014).

Dentro de los pocos estudios en los que se ha encontrado un patrón al azar en la estructura filogenética de la comunidad, se encuentran el realizado por Mo *et al.* (2013), en un bosque tropical lluvioso al suroeste de China, quien realizó un análisis filogenético de las comunidades arbóreas a través de un gradiente sucesional con categorías de 15 a 200 años, encontrando agrupación filogenética en edades sucesionales tempranas, sobredispersión en las edades sucesionales avanzadas, mientras que el bosque maduro de 200 años presentó un patrón filogenético al azar. Los autores atribuyen este patrón azaroso a la influencia tanto de factores bióticos como abióticos en el ensamblaje de las especies y a perturbaciones antropogénicas recurrentes en el bosque maduro. De la misma forma, en un análisis de la estructura filogenética en comunidades arbóreas pertenecientes a un bosque tropical lluvioso en Camerún, Manel *et al.* (2014), obtuvieron un patrón filogenético al azar, tanto a escala regional como en transectos, por lo cual, ellos descartan la actuación de las reglas de ensamblaje en la estructura filogenética de las especies dentro de la comunidad y la asocian a las reglas de ensamblaje-dispersión, las cuales predominan debido a la heterogeneidad del hábitat.

Para los bosques tropicales subcaducifolios no se encontraron estudios en los que se analicen los patrones filogenéticos de las especies, por lo cual el presente trabajo de investigación podría ser el primero realizado en este tipo de vegetación. El patrón filogenético con valores estadísticamente no significativos en la estructura filogenética (NRI), tanto en las edades sucesionales como en el bosque maduro encontrado en el presente estudio, puede ocurrir debido a varios factores, entre ellos, las características particulares del bosque tropical subcaducifolios, como el tipo de clima que presenta el cual facilita la coexistencia de un mayor número de individuos de diversas especies en la misma asociación (Zepeda *et al.* 1999). Especialmente en la zona de estudio, donde la vegetación se localiza entre cañadas y laderas con fuertes pendientes formando micrositios, ocasionando una mezcla de vegetación riparia o de zonas húmedas y

vegetación adaptada a ambientes secos en las laderas, donde las comunidades que lo conforman son complejas y variables en su estructura, las cuales pueden estar conformadas por muchas interacciones medioambientales abióticas y bióticas, donde las especies no compiten por los mismos recursos o pueden competir y cooperar de forma simultánea (Perry 1995), o éstas se distribuyen diferencialmente con respecto a las variables de hábitat a escala local y regional, como lo hacen muchas especies de árboles tropicales (Harms *et al.* 2001).

El mapeo de las especies por edad sucesional, dentro del árbol filogenético, mostró patrones característicos de los patrones filogenéticos azarosos, en los cuales existen tanto especies cercanamente emparentadas, como especies de linajes más alejados, este patrón sugiere la presencia tanto de especies que producen señales de agrupamiento, como de especies que producen señales de sobre-dispersión, lo que podría estar indicando que los filtros bióticos y abióticos tienen una actuación muy débil en el ensamble de las especies dentro de esta comunidad (Mo *et al.* 2013, Manel *et al.* 2014), esta actuación pudo ser observada en el análisis por micrositio (líneas Gentry) donde, a una escala espacial pequeña (diferente a lo registrado en un bosque de *Quercus* en USA a escalas espaciales pequeñas por Cavender-Bares *et al.* 2006), unos pocos transectos mostraron patrones filogenéticos tanto agrupados como sobredispersos estadísticamente significativos, el resto de las líneas mostró patrones al azar. Estos patrones al azar podrían estar siendo regidos por procesos históricos de especiación y migración (Zhang 2014), los cuales podrían estar incidiendo de una forma más determinante en la estructura filogenética de la vegetación en las diferentes categorías sucesionales estudiadas. Es ampliamente reconocido que factores estocásticos como la migración al azar, pueden estar asociados a la forma en que se estructuran las especies dentro de las comunidades (Mi *et al.* 2016, Kraft y Ackerly 2010).

A diferencia de trabajos realizados con especies arbóreas en otros tipos de vegetación, en los cuales se presentó una estructura filogenética al azar y la diversidad filogenética no está positivamente correlacionada con la diversidad taxonómica, como en bosques boreales de Canadá (Zhang 2014), bosques subalpinos (Butterfield *et al.* 2013) y un bosque tropical lluvioso en Camerún (Manel 2014), en el presente trabajo la diversidad filogenética alfa si esta positivamente correlacionada con la riqueza de especies taxonómica, misma que incrementa conforme avanza la sucesión, lo cual puede estar ocurriendo debido a que las especies conservan sus rasgos evolutivos o fenotipos, que rigen la tolerancia ambiental de las plantas y las relaciones de nicho se conservan

filogenéticamente (Webb 2002, Coyle *et al.* 2014). De la misma forma, el recambio evolutivo de especies dentro de las comunidades (diversidad beta filogenética), esta correlacionada con el recambio de especies taxonómico en todas las categorías sucesionales. Por lo que, a pesar de presentar una estructura filogenética al azar, estos sitios presentan una diversidad taxonómica y filogenética considerable (principalmente el bosque maduro), así como un recambio de especies evolutivo y taxonómico significativo mientras avanza la sucesión.

No tenemos la información suficiente para precisar con certeza cuáles son los factores que están determinando el ensamblaje de las especies leñosas dentro de estas comunidades, debido a que existen muchos mecanismos que podrían determinar la distribución de las especies en determinados ambientes (Pickett y Bazzaz, 1978, Goldberg 1985, Wesser y Armbruster 1991, Thomson *et al.* 1996, Harms *et al.* 2001), entre los que se encuentran los patrones históricos de dispersión (incluida la dispersión de semillas e inmigración; Primack y Miao 1992, Losos 1995, Muller-Landau *et al.* 2002), condiciones físicas del sitio previas a la colonización (Hubbell y Foster 1986^a, Harms *et al.* 2001), causas antropogénicas (Clark *et al.* 1995, Harms *et al.* 2001), la influencia de competidores, depredadores u otros enemigos biológicos (Connell 1961, Paine 1966), la especialización del hábitat y la asimetría competitiva relacionada con el hábitat (Hubbell y Foster 1986a, Harms *et al.* 2001, van-Breugel 2007). Predecir las causas del ensamblaje de las especies dentro de las comunidades es complicado cuando no se conocen los rasgos de las mismas, por lo que la integración de información acerca de la caracterización detallada de los rasgos fisiológicos y morfológicos (Hillebrand y Matthiessen, 2009) relevantes de las especies sobre preferencias del hábitat y las interacciones bióticas, son necesarias para comprender y predecir los grupos funcionales que componen estas comunidades (Hardy y Senterre 2007, Mouillot *et al.* 2013, Yang *et al.* 2014, Zhang 2014). De igual forma conocer las variables ambientales por micro-sitio (e.g. tipos de suelo, nutrientes, ph, radiación), analizar de forma más detallada el impacto de las actividades agropecuarias y la herbívora podría ser de gran utilidad para entender el ensamblaje de las especies dentro de estas comunidades, además de utilizar una combinación de cronosecuencias con estudios a largo plazo para conocer, con mayor precisión, la dinámica de las especies dentro de la comunidad. También se considera de gran relevancia realizar trabajos de investigación, tanto filogenéticos como taxonómicos, en bosques tropicales subcaducifolios de otras regiones, para poder comparar los patrones en la estructura filogenética y así determinar si todos los bosques tropicales

subcaducifolios presentan patrones al azar, o solamente los pertenecientes a la zona de estudio.

2.9 CONCLUSIONES

El ensamblaje de las especies dentro de las comunidades pertenecientes a los bosques tropicales subcaducifolios del municipio de Aquila, Michoacán, puede estar siendo regido por procesos y factores estocásticos, tales como la aleatoriedad, los patrones históricos, así como procesos de dispersión, aunados con los factores abióticos y bióticos, quienes actúan de forma débil. Esto puede estar ocurriendo debido a la heterogeneidad medioambiental de estos sitios, lo cual influye en que la estructura filogenética de las especies se comporte de forma azarosa, diferente a los patrones encontrados a través del gradiente sucesional en otros estudios realizados en bosques tropicales y subtropicales. Por lo cual es necesario continuar con los estudios en estos ambientes, en los cuales se evalúen factores como la historia de vida de las especies, la biogeografía, procesos estocásticos (e. g, límites de dispersión, la deriva ecológica) y los patrones filogenéticos de los rasgos funcionales de las especies, para poder determinar con mayor precisión, cuales son los principales factores que están determinado el ensamblaje de las especies dentro de estas comunidades y así poder implementar las técnicas adecuadas para su manejo y conservación.

2.10 LITERATURA CITADA

- Ackerly, D. D. 2003. Community assembly, niche conservatism and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*. V. 164. N. 5. P. 19
- Ackerly, D. D. 2009. Phylogenetic Methods in Ecology. *Encyclopedia of Life Sciences*.9
- van- Breugel, M. 2007. Dynamics of secondary forests. PhD thesis, Wageningen University, Wageningen, The Netherlands. Ecology & Resource Conservation. ISBN: 978-90-8504-693-6. 252
- Bryant, J.B., Lamanna, C., Morlon, H., Kerkhoff, A.J., Enquist, B.J. y Green, J. L. 2008. Microbes on mountainsides: Contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Science*. V. 105. 11506–11511. Doi: [10.1073/pnas.0801920105](https://doi.org/10.1073/pnas.0801920105)
- Butterfield, B. J., Cavieres, L. A., Callaway, R. M., Cook, B. J., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Michalet, R., Pugnaire, F. I., Schöb, C., Xiao, S., Zaitchek, B., Anthelme, F., Björk, R. G., Dickinson, K., Gavilán, R., Kanka, R., Maalouf, J. P., Noroozi, J., Parajuli, R., Phoenix, G. K., Reid, A., Ridenour, W., Rixen, C., Wipf, S., Zhao, L., Brooker, R. W. 2013. Alpine cushion plants inhibit the loss of phylogenetic diversity in severe environments. *Ecology Letters*.9. doi: 10.1111/ele.12070
- Cadotte, M. W., Dinnage, R y Tilman, D. 2012. Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. *Ecology*. N. 93. V. 8. 223–233
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D. D., Baum, D. A. y Bazzaz, F. A. 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *Am. Nat.* V. 163.. 823–843
- Cavender-Bares, J., Keen, A. y Miles, B. 2006. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*. V. 87.109–122
- Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V. A. y Kembel, S. W. 2009. The merging of community ecology y phylogenetic biology. *Ecology Letters*. V. 12. 693–715.
- Cavender-Bares, J. y Reich, P.B. 2012. Shocks to the system: community assembly of the oak savanna in a 40-year fire frequency experiment. *Ecology*. V. 93, S52–S69.
- Clark, D.A., Clark, D.B., Sandoval, R. y Castro, M.V. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology*, **76**, 2581–2594
- Connell, H.J. Slatyer, O.R. 1977. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *The American Naturalist*. V. 111. N. 982. 27

- Connell, J. H. 1961. The Influence of Interspecific Competition and Other Factors on the Distribution of the Barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*. 42. 710-23
- Coyle, Y. R. Halliday, F.W., Lopez, B. E., Palmquist, K. A., Peter, A., Wilfahrt, P.A. y Hurlbert, A. H. 2014. Using trait and phylogenetic diversity to evaluate the generality of the stress-dominance hypothesis in eastern North American tree communities. *Ecography*. V. 37. 814–826. Doi: 10.1111/ecog.00473
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. En Cody, M. L. y Diamond, J. M. editors. *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA. Pp. 342-444
- Ding, Y. 2012. Recovery of woody plant diversity in tropical rain forests in southern China after logging and shifting cultivation. *Biol. Conserv.* Doi: 10.1016/j.biocon.2011.11.009, in press
- Donoghue, M. J. y Ackerly, D. D. 1996. Phylogenetic uncertainties and sensitivity analyses in comparative biology. *The Royal Society. U.S.A.* Pp. 10.
- Emerson, B. C. y Gillespie, G. R. 2008. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Ecology and Evolution*. V. 23. N.11.14
- Faith, D. P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biol. Conserv.* V. 61.1–10
- Futuyma, D. J. 2010. Evolutionary constraint and ecological consequences. *Evolution*. V. 64. N. 7. 20
- Goldberg, D.E. 1985. Effects of soil pH, competition, and seed predation on the distributions of two tree species. *Ecology*. N. 66. 503–511
- Gotelli, N.J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*. V. 81. N.9. 2606–2621
- Gotelli, N.J., Ulrich, W. 2011. Statistical Challenges in null model analysis. *Oikos*. 10. Doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.20301.x
- Götzenberger, L., de Bello, F., Brathen, K.A., Davison, J, Dubuis, A., Guisan, A., Leps, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K. y Zobel, M. 2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*. V. 87. Doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x. 111–127
- Guerrero, C. B. 1985. Reconocimiento botánico de Aquila Michoacán, México. Tesis de licenciatura. Escuela de Biología. Universidad Michoacana San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán. Pp. 93

- Guerrero, M. A. 2014. Análisis de la diversidad arbórea de las cañadas del Cerro de la Aguja, Michoacán. Tesis de licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán. Pp. 83
- Hardy, O. J. y Senterre, B. 2007. Characterizing the phylogenetic structure of communities by additive partitioning of phylogenetic diversity. *Journal of Ecology*. V. 95. 493–506. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2007.01222.x
- Harms, K. E., Condit, R., Hubbell, S. P y Foster, R. B. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*. V. 89. 13
- Hendry, A.P., Lohmann, L. G., Conti, E., Cracraft, G., Crandall, K. A, Faith, D P., Häuser, C., Joly, C.A., Kogure, K., Larigauderie, A., Magallón, S., Moritz, C., Tillier, S., Zardoya, R., Prieur, R. A. H, Walther, B. A., Yahara, T y Donoghue, M.J. 2010. Biology in biodiversity science, conservation, and policy: a call to action. *Evolution*. N. 64. V. 5.1517–1528
- Hillebrand, H. y Matthiessen, B. 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters*. V. 12. 1405–1419
- Hubbell, S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press. Pp. 28
- Hubbell, S.P. y Foster, R.B. 1986a. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. *Community Ecology* (eds J. Diamond y T.J. Case), Pp. 314– 329. Harper & Row, New York, USA. Pp.329.
- Kembel, W. S. y Hubbell, P. S. 2006. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*. V.87. N.7.86-99.
- Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., Blomberg, S. P., Webb, C. O. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*. V. 26. 1463–1464.
- Kusumoto, B., Baba, A., Fujii, S., Fukasawa, H., Honda, M., Miyagi, Y., Nanki, D., Osako, T., Shinohara, H., Shiono, T. y Kubota, Y. 2016. Dispersal process driving subtropical forest reassembly: evidence from functional and phylogenetic analysis. *Ecol Res*. V.31. 645–654. DOI 10.1007/s11284-016-1373-8.
- Kraft, N.J.B. y Ackerly, D.D. 2010. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, 80, 401–422.
- Letcher, S. G., Lasky, J. R., Chazdon, R. L., Noreen, N., Wright, S. J., Meave, J. A., Perez, G. E. A, Muñoz, R., Romero, P. E., Andrade, A., Andrade, J. L., Balvanera, B.,

- Becknell, J.M., Bentos, T. V., Bhaskar, R., Bongers, F., Boukili, V., Brancalion, P. H. S., Cesar, R. G. C., Clark, D. A., Clark, D. B., Craven, D., De Francesco, A., Dupuy, J. M., Finegan, B., Gonzalez, J. E., Hall, J. S., Harms, K. E., Hernandez, S. J. L., Hietz, P., Kennard, D., Killeen, T. J., Laurance, S. G., Lebrija-Trejos, E. E., Lohbeck, M., Martínez-Ramos, M., Massoca, P. E. S., Mesquita, R. C. G., Mora, F., Muscarella, R., Paz, H., Pineda, G. F., Powers, J. S., Quesada, M.R., Rodríguez, R. R., Sandor, M. E., Sanaphre, V. I., Schüller, E., Swenson, N. G., Tauro, A., Uriarte, M., van-Breugel, M., Vargas, R. O., Viani, R. A. G., Wendt, A. L. y Williamson, B. 2015. Environmental gradients and the evolution of successional habitat specialization: a test case with 14 Neotropical forest sites. *Journal of Ecology*. 15. Doi: 10.1111/1365-2745.12435
- Letcher, S., Chazdon, R.L., Andrade, S.A.C., Bongers, F., van-Breugel, M., Finegan, B., Laurance, S. G., Mesquita, G. R.C., Martinez, R. M y Williamson, B. G. 2011. Phylogenetic community structure during succession: Evidence from three Neotropical forest sites. *Perspectives in Plant Ecology. Evolution and Systematics*. V. 14. N. 2. 79-87
- Letcher, S.G. 2010. Phylogenetic structure of angiosperm communities during tropical forest succession. *Proc. R. Soc.* V. 277.97–104
- Losos, E.C. 1995. Habitat specificity of two palm species: experimental transplantation in Amazonian successional forests. *Ecology*, **76**, 2595–2606.
- Losos, J. B., Leal, M., Glor, R. E., de Queiroz, K., Hertz, P.E., Schettin, L. R., Lara, A. C., Jackman, T. R. y Larson, A. 2003. Niche lability in the evolution of a Caribbean lizard community. *Nature*. V. 34.P. 4
- Manel, S., Couvreur, T. L. P., Muñoz, F, Couteron, P. y Hardy, O.J. 2014. Characterizing the Phylogenetic Tree Community Structure of a Protected Tropical Rain Forest Area in Cameroon. *PLoS ONE*. V. 9. N.6. 12. doi:10.1371/journal.pone.0098920
- Mo, X. X., Shi, L. L., Zang, Y. J., Zhu, H. y Slik, J. W. F. 2013. Change in Phylogenetic Community Structure during Succession of Traditionally Managed Tropical Rainforest in Southwest China.
- Mouillot, D., Bellwood, D. R., Baraloto, C., Chave, J y Galzin, R. 2013. Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. *PLOS Biol.* 11:e1001569
- Muller-Landau, H.C., Wright, S.J., Calderon, O., Hubbell, S.P. y Foster, R.B. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forest. In D.J. Levey, W.R. Silva, and M. Galetti (eds), *Seed Dispersal and*

- Frugivory: Ecology, Evolution, and Conservation*. CABI Publishing, Wallingford, pp. 35–53.
- Muscarella, R., Uriarte, M., Aide, M. T., Erickson, Z. L., Montaña, F.M. W., Kress, J. W., Nathan, G., Swenson, N. G. y Zimmerman, J. K. 2015. Functional convergence and phylogenetic divergence during secondary succession of subtropical wet forests in Puerto Rico. *Journal of Vegetation Science*.13
- Norden, N., Letcher, S.G., Boukili, V., Swenson, N. y Chazdon, R. 2012. Demographic drivers of successional change in phylogenetic structure across life-history stages in plant communities. *Ecology*. DOI: 10.1890/10-2179.1.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100:65-75.
- Pearson, K. (1948). *Early Statistical Papers*. Cambridge, England: University Press. Pp 1970.
- Pickett, S.T.A. y Bazzaz, F.A. 1978. Organization of an assemblage of early successional species on a soil moisture gradient. *Ecology*, 59, 1248–1255
- Pickett, S. T. A. 1989. Space for time substitution as an alternative to long-term studies. Pp. 71–88. In: Likens, G. E. (ed.), *Long-term studies in ecology*. Wiley, Chichester.
- Pinelli, S. V. 2011. Relación de la estructura comunitaria, riqueza específica y riqueza específica y heterogeneidad espacial en comunidades vegetales de charcos temporales. Tesis de licenciatura. Facultad de ciencias. Universidad de la República. Uruguay. Pp. 26.
- Poggio, S. L. 2012. Cambios florísticos en comunidades de malezas: un marco conceptual basado en reglas de ensamblaje. *Ecología Austral*. V. 22. 50-158
- Primack, R.B. y Miao, S.L. 1992. Dispersal can limit local plant distribution. *Conservation Biology*, 6, 513–519
- Ramírez, S.C. A. 2012. Uso del suelo y transformación de las selvas del sistema hidrológico de los ríos Aquila y Chila, Michoacán, México. Tesis de Maestría. Facultad de biología. Universidad Michoacana San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México. Pp. 74
- Reich, P., Wright, I., Cavender-Bares, J., Craine, J., Oleksyn, J., Westoby, M. y Walters, M. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. *International Journal of Plant Sciences*. V. 164 .N. 3. P. 22.
- Schuldt, A., Assmann, A., Bruelheide, H., Durka, W., Eichenberg, D., Härdtle, W., Kröber, W., G. Michalski, S. G. y Purschke, O. 2013. Functional and phylogenetic diversity

- of woody plants drive herbivory in a highly diverse forest. *New Phytologist*. V.202. 864–873. Doi: 10.1111/nph.12695
- Silva, I. A. y Batalha, M. A. 2009. Phylogenetic overdispersion of plant species in southern Brazilian savannas. *Brazilian Journal of Biology*. V. 69. N. 3. 7
- Slingsby, J. A. y Verboom, G. A. 2006. Phylogenetic relatedness limits co-occurrence at fine spatial scales: evidence from the Schoenoid sedges (Cyperaceae: Schoeneae) of the Cape Floristic Region, South Africa. *American Naturalist*. V. 168. N. 1. P.13.
- Thomson, J.D., Weiblen, G., Thomson, B.A., Alfaro, S. y Legendre, P. 1996. Untangling multiple factors in spatial distributions: lilies, gophers, and rocks. *Ecology*. V. 77.1698– 1715
- Toyama, H., Kajisa, T., Tagan, S., Mase, K., Chhang, P., Samreth, V., Ma, V., Sokh, H., Ichihashi, R., Onoda, Y., Mizoue, N. y Yahara, T. 2015. Effects of logging and recruitment on community phylogenetic structure in 32 permanent forest plots of Kampong Thom, Cambodia. *The Royal Society*. V.370. 13
- Valiente-Banuet, A. y Verdu, M. 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecol. Lett.* V. 10. 1029–1036.
- Vamosi, S.M., Heard, S.B., Vamosi, J.C. y Webb, C.O. 2008. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Mol. Ecol.*, 18, 572–592.
- Verdú, M., Rey, P. J., Alcántara, J. M., Siles, G. y Valiente-Banuet. 2009. Phylogenetic signatures of facilitation and competition in successional communities. V. 97.N. 6. 1117–1461. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2009.01565.x
- Walker, L.R. Y F.S. Chapin. 1987. Interactions among processes controlling successional change. *Oikos* 50:131-135.
- Webb, C. O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *Nature*. V 156.145–155
- Webb, C. O. and Pitman, N. C. A. 2002. Phylogenetic balance and ecological evenness. – *Syst. Biol.* 51: 898 – 907
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A y Donoghue, M.J., 2002. Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33. 475–505.
- Webb, C.O. y Donoghue, M.J. 2005. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*. V. 5. 181–183.

- Wesser, S.D. y Armbruster, W.S. 1991. Species distribution controls across a forest-steppe transition: a causal model and experimental test. *Ecological Monographs* 61, 323–342
- Whitfeld, T. J. S., Kress, W. J., Erickson, D. L. y Weiblen, G.D. 2012. Change in community phylogenetic structure during tropical forest succession: evidence from New Guinea. *Ecography*. V. 35. 821–830. Doi: 10.1111/j.1600-0587.2011.07181.x
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B.L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Davies, T.J., Grytnes, J. A., Harrison, S. P., Hawkins, B. A., Holt, R. D., McCain, C. M. y Stephens. P. R. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*. V. 13. 15.
- Wikström, N., Savolainen, V. y Chase, M. W. 2001. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268, 2211–2220. (doi:10.1098/rspb.2001.1782)
- Yang, J., Zhang, G., Xiuqin, C., Swenson, N. G., Cao, M., Sha, L., Li, J., Baskin, C. C., Slik, F. J. W. y Lin, L. 2014. Functional and phylogenetic assembly in a Chinese tropical tree community across size classes, spatial scales and habitats. *Functional Ecology*. V.28.10
- Zhang, J., Mayor, S. J y He, F. 2014. Does disturbance regime change community assembly of angiosperm plant communities in the boreal forest?. *Journal of Plant Ecology*.14. doi:10.1093/jpe/rtt068

DISCUSIÓN GENERAL

La rápida recuperación desde edades tempranas de la estructura y riqueza florística en las comunidades sucesionales muestreadas, la considerable diversidad taxonómica y filogenética, así como el significativo recambio de especies tanto taxonómico como evolutivo a través del gradiente sucesional que manifiestan estos ambientes, no están siendo regidos de forma determinante por los filtros medioambientales bióticos y abióticos, como lo establece la teoría de las reglas de ensamblaje propuesta por Diamond (1975). Lo cual favorece un patrón al azar en la estructura filogenética, que podría estar siendo regido por la actuación de factores neutros o estocásticos como establece la Teoría Neutral de Hubbell (2001). Estos factores neutros se encuentran aunados quizá, a otra gran cantidad de factores y procesos (e.g., las reglas de ensamblaje-dispersión), siendo estos en conjunto quienes están determinando de una forma significativa la estructura y composición florística y filogenética tanto en bosques secundarios como en el bosque maduro pertenecientes al bosque tropical subcaducifolio.

A pesar de que las tendencias encontradas en la estructura filogenética no fueron estadísticamente significativas a una escala espacial regional y local (dispersión en edades sucesionales tempranas y el bosque maduro y agrupación en edades sucesionales intermedias), no podemos descartar de forma definitiva la actuación de factores medioambientales bióticos y abióticos en el ensamblaje de las especies, tanto en comunidades sucesionales como en el bosque maduro. Estas tendencias podrían estar ocurriendo debido a la débil influencia de los factores medioambientales, misma que se observó en los análisis realizados a una escala espacial pequeña o de micrositios (transectos), donde unos pocos transectos presentaron patrones significativos tanto de agrupamiento como de sobredispersión filogenética. Por lo que es posible que tanto los procesos determinísticos (factores medioambientales bióticos y abióticos), como los estocásticos estén desempeñando un papel en la estructura de las especies dentro de estas comunidades. Donde quizá, la importancia relativa de los factores neutrales o estocásticos este dependiendo de las condiciones ambientales predominantes en la zona de estudio, Chase (2007).

Las condiciones medioambientales que predominan en la zona de estudio son muy heterogéneas, debido a la compleja estructura del paisaje que, de acuerdo con Rzedowski (1978), poseen los bosques tropicales subcaducifolios. Donde la heterogeneidad de microhabitats y las diferentes características medioambientales, edafológicas y

topográficas que presentan, puede estar ocasionando que los patrones de la vegetación estén más asociados con heterogeneidad ambiental (Gentry 1988, Lewis 1991, Barberis *et al.* 2002, Toledo *et al.* 2012), favoreciendo la colonización de especies que poseen múltiples adaptaciones fisiológicas, fenológicas y anatómicas que les permiten sobrevivir y prosperar en condiciones de estrés (Poorter y Markesteijn 2008, Lebrija-Trejos *et al.* 2010, Letcher *et al.* 2015), en las etapas sucesionales tempranas, sin que pertenezcan necesariamente al mismo clado (especies emparentadas), así como especies que no compiten por los quizá escasos recursos en edades sucesionales avanzadas y el bosque maduro (a pesar de que algunas de estas especies pertenecen al mismo clado), debido a que quizá cada especie tiene un microhábitat particular, facilitando que no todas las especies compitan por los mismos recursos o compiten y cooperan de forma simultánea (Perry 1995).

Por lo cual el ensamblaje de las especies dentro de las comunidades podría estar dado principalmente, por los valores de sus rasgos específicos y en menor proporción por su posición filogenética, donde la distribución de las especies va a depender también de muchos otros factores, entre ellos; eventos históricos y dispersión e interacciones con otras especies (Hutchinson 1959, Ter Steege y Zagt 2002).

A pesar de la heterogeneidad que presentan estos ambientes, las especies colonizadoras no han convergido en sus rasgos morfológicos evolutivos para sobrevivir, lo cual puede ser intuitivo dada la alta correlación positiva que existe entre la riqueza y el recambio taxonómico de especies con la diversidad alfa y el recambio filogenético, lo cual indica un posible conservadurismo evolutivo (Wiens y Graham 2005, Pavoine y Bonsall 2011).

La falta de información precisa acerca de las características medioambientales de los bosques tropicales subcaducifolios en la zona de estudio y de las historias de vida, los rasgos fisiológicos y morfológicos de las especies que los colonizan nos dificulta inferir con certeza que factores son los que están determinando la estructura y composición florística y filogenética de las especies en estas comunidades. Por lo que es de suma importancia continuar con los estudios, tanto ecológicos como filogenéticos en los bosques tropicales subcaducifolios, no únicamente en la zona de estudio, también en otras regiones, usando diferentes métodos (e. g., la combinación de cronosecuencias con estudios a largo plazo), así como analizar los rasgos funcionales de las especies y la estructura filogenética para poder conocer, de una forma más precisa, la dinámica de las especies dentro de estas comunidades. Y de esta forma, poder utilizar las técnicas de

manejo y restauración adecuadas para estos biomas, ya que consideramos que estos ambientes son prioritarios para la conservación, al presentar una diversidad alfa y beta tanto taxonómica como filogenética significativa, además de poseer una gran cantidad de endemismos, los cuales ocurren debido a las características particulares de estos ambientes(Rzedowski 1978).

CONCLUSIONES GENERALES

Las comunidades de especies leñosas en las parcelas agropecuarias pertenecientes al bosque tropical subcaducifolio mostraron una rápida recuperación en estructura y riqueza florística desde edades sucesionales muy cortas, presentando una diversidad alfa y beta taxonómica y filogenética considerable. Esto a pesar de que la estructura filogenética no está correlacionada con el gradiente sucesional, mostrando un patrón azaroso muy diferente al esperado en nuestras predicciones, donde la actuación de los factores bióticos y abióticos no está rigiendo de forma significativa el ensamblaje de las especies dentro de estas comunidades. Es posible que la débil actuación de los factores medioambientales bióticos y abióticos, este aunada a las reglas de ensamblaje-dispersión y a la compleja estructura del paisaje de los bosques tropicales subcaducifolios, quienes presentan una gran heterogeneidad ambiental. Dada la considerable diversidad taxonómica y filogenética que presentan estos ecosistemas y a la escasa información que existe de estos ambientes, consideramos de gran relevancia continuar con los trabajos de investigación en estos sitios, para obtener información más detallada acerca de los factores y procesos que determinan la estructura y composición de las especies dentro de estas comunidades y de esta manera poder utilizar las técnicas de manejo y restauración más adecuadas para estos biomas.

LITERATURA ADICIONAL

- Alcalá, G., et al. 2003, Espacios y actividades costeras en Michoacán, COLMEX, COLMICH, México
- Almazán, N. R. C., Arizmendi, M.C, Eguiarte, L. E. y Corcuera, P. 2012. Changes in composition, diversity and structure of woody plants in successional stages of tropical dry forest in southwest Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. V. 83. 14
- Barberis, I. M., Batista, W. B., Pire. E. F., Lewis. J. P y León. R. J. C. 2002. Woody population distribution and environmental heterogeneity in a Chaco forest, Argentina. *J. Veg. Sci.* 13: 607–614.
- Bazzaz, F.A. y S. T. A. Pickett, S. T. A. 1980. *Physiological ecology of tropical succession: A. Ecology, Evolution, and Systematics*. V. 11. 24
- van-Breugel, M. 2007. Dynamics of secondary forests. PhD thesis, Wageningen University, Wageningen, The Netherlands. *Ecology & Resource Conservation*. ISBN: 978-90-8504-693-6. 252
- van-Breugel, M., Martínez, R.M. y Bongers, F. 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology*. V. 22. 13
- van-Breugel, M., Hall. J. S., Craven, D., Bailon, M., Hernandez, A., Abbene, M. y van-Breugel, P. 2013. Succession of Ephemeral Secondary Forests and Their Limited Role for the Conservation of Floristic Diversity in a Human-Modified Tropical Landscape. *Plos One*. V.8. N. 12. 13
- Brienen, R. J. W., Lebrija-Trejos, E., van-Breugel, M., Pérez, G. A. E., Bongers, F, Meave, J. A. y Martinez-Ramos, M. 2009. The Potential of Tree Rings for the Study of Forest Succession in Southern Mexico. *Biotropica*. V. 41. N. 2. 10
- Finegan, B. y Delgado, D. 2000. Structural and Floristic Heterogeneity in a 30- Year-Old Costa Rican Rain Forest Restored on Pasture Through Natural Secondary Succession. *Restoration Ecology*. V. 8. N. 4. 380-393
- Caamal, M. A. y Armendáriz, Y. I. 2002. La sucesión secundaria en los ecosistemas y agroecosistemas tropicales – el henequén (*agave fourcroydes*) en el contexto de la diversificación. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*. Universidad Autónoma de Yucatán vol. 1, núm. 1. Yucatán, México. Pp. 32

- Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V. A. y Kembel, S. W. 2009. The merging of community ecology y phylogenetic biology. *Ecology Letters*. V. 12. 693–715
- Chan-Dzul, A. M. 2010. El bosque después de la milpa: diversidad funcional, servicios ecosistémicos y los efectos del cambio global. http://ford.ciesas.edu.mx/downloads/2do_3_03.pdf. Citado 08/10/2014
- Chase, J. M. 2007. Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proc Natl Acad Sci USA*. N.104. N. 174. Pp.30–40.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. En Cody, M. L. y Diamond, J. M. editors. *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA. Pp. 342-444
- Duellman, W. E. 1965. A biogeographic account of the herpetofauna of Michoacán, Mexico. *University of Kansas Publications Museum of Natural History* 15:653.
- Emerson, B. C. y Gillespie, G. R. 2008. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Ecology and Evolution*. V. 23. N.11.14
- FAO, 2010 b. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2010: Informe principal. Estudio FAO Montes N.163. Roma. www.fao.org/docrep/013/i1757s/i1757s00.htm
- FAO, 2015. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2015. ¿Cómo están cambiando los bosques del mundo? Organización de Las Naciones Unidas Para la Alimentación y la Agricultura. Roma, 2015.
- FRA. 2010. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2010. Informe nacional México. Departamento Forestal. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación Roma. 132.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in Neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Tree*. V. 11. N. 3.6
- Gálvez, J. 2002. La restauración ecológica: conceptos y aplicaciones. Universidad Rafael Landívar. Facultad de Ciencias Ambientales y Agrícolas. Instituto de Agricultura, recursos Naturales y Ambiente. Guatemala. Pp23
- García, E. 1987. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen. 4a. ed. Ed. Offset Larios, S.A. México, D.F. Pp. 217.
- Guardia, V. S. 2004. Dinámica y efectos de un tratamiento silvicultura en el bosque secundario "Flores", San Carlos, Costa Rica. Tesis de Maestría. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación Escuela de Posgrado. Turrialba, Costa Rica. Pp.141.

- Guariguata, M. R., Chazdon, R. L., Denslow, J. S., Dupuy, J. M. y Anderson, L. 1997. Structure and floristic of secondary and old growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology*. V. 132. 14
- Guerrero, C. B. 1985. Reconocimiento botánico de Aguila Michoacán, México. Tesis de licenciatura. Escuela de Biología. Universidad Michoacana San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán. Pp. 93
- Guerrero, M. A. 2014. Análisis de la diversidad arbórea de las cañadas del Cerro de la Aguja, Michoacán. Tesis de licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán. Pp. 83
- Hubbell, S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press. Pp. 28
- Hutchinson. G. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.* V. 93. 145–159.
- INEGI, 2009. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos Aguila, Michoacán de Ocampo.Clave geoestadística 16008. <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/default.aspx?e=16> (02 /05/2013).
- Koeppen, W. 1948. Climatología. Fondo de Cultura Económica. México, D. F. Pp. 478
- Kraft, N.J.B. y Ackerly, D.D. (2010) Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, 80, 401–422.
- Lebrija-Trejos, E. 2009. Tropical Dry Forest Recovery: processes and causes of change. PhD thesis, Wageningen University. Wageningen, the Netherlands. Pp. 197
- Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez. G. E. A. y Meave, J. A. 2008. Successional Change and Resilience of a Very Dry Tropical Deciduous Forest Following Shifting Agriculture. *Biotropica*. V.40. N. 4.9
- Lebrija-Trejos, E., Meave, J. A., Poorter, L., Pérez, G. 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*. V. 12. . 9
- Letcher, S. G., Lasky. J. R., Chazdon, R. L., Norden, N., Wright, S. J., Meave, J. A., Perez, G. E. A, Muñoz, R., Romero, P. E., Andrade, A., Andrade, J. L., Balvanera, B., Becknell, J.M., Bentos, T. V., Bhaskar, R., Bongers, F., Boukili, V., Brancalion, P. H. S., Cesar, R. G. C., Clark, D. A., Clark, D. B., Craven, D., De Francesco, A., Dupuy, J. M., Finegan, B., Gonzalez, J. E., Hall, J. S., Harms, K. E., Hernandez, S. J. L., Hietz, P., Kennard. D., Killeen, T. J., Laurance, S. G., Lebrija-Trejos, E. E.,

- Lohbeck, M., Martínez-Ramos, M., Massoca, P. E. S., Mesquita, R. C. G., Mora, F., Muscarella, R., Paz, H., Pineda, G. F., Powers, J. S., Quesada, M.R., Rodríguez, R. R., Sandor, M. E., Sanaphre, V. I., Schüller, E., Swenson, N. G., Tauro, A., Uriarte, M., van-Breugel, M., Vargas, R. O., Viani, R. A. G., Wendt, A. L. y Williamson, B. 2015. Environmental gradients and the evolution of successional habitat specialization: a test case with 14 Neotropical forest sites. *Journal of Ecology*. 15. Doi: 10.1111/1365-2745.12435
- Letcher, S., Chazdon, R.L., Andrade, S.A.C., Bongers, F., van-Breugel, M., Finegan, B., Laurance, S. G., Mesquita, G. R.C., Martinez, R. M y Williamson, B. G. 2011. Phylogenetic community structure during succession: Evidence from three Neotropical forest sites. *Perspectives in Plant Ecology. Evolution and Systematics*. V. 14. N. 2. 79-87
- Letcher, S.G. 2010. Phylogenetic structure of angiosperm communities during tropical forest succession. *Proc. R. Soc.* V. 277.97–104
- Letcher. S. G y Chazdon. R. L. 2009. Rapid Recovery of Biomass, Species Richness, and Species Composition in a Forest Chronosequence in Northeastern Costa Rica. *BIOTROPICA*. N. 41. V.5. 608–617. DOI. 10.1111/j.1744-7429.2009.00517.x
- Lewis, J. P. 1991. Three levels of floristic variation in the forests of Chaco, Argentina. *J. Veg. Sci.* 2: 125–130.
- Martínez- Ramos. M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Bol. Soc. Bot. México*. V. Pp. 54.
- Martínez-Ramos, M. et al. 2012. Manejo de bosques tropicales: bases científicas para la conservación, aprovechamiento y restauración de selvas en paisajes rurales. *Investigación Ambiental: Ciencia y Política Pública* 4: 111-129.
- Martínez-Ramos. M y García, O. X. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Bol.Soc.Bot.Méx.* V. 80. 69-84.
- Maza-Villalobos M. S., P. Balvanera, and M. Martínez-Ramos. 2011a. Early Regeneration of Tropical Dry Forest from Abandoned Pastures: Contrasting Chronosequence and Dynamic Approaches. *Biotropica*, 43: 666-675
- McDonald, M. A., McLaren, K. P. y Newton, A. C. 2010. What are the mechanisms of regeneration post-disturbance in tropical dry forest? *Environmental Evidence*. V. 13.
- McGill, B., B. J. Enquist, E. Weiher, y Westoby. M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21:178–185.

- Miranda, F., y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.
- Norden, N., Letcher, S.G., Boukili, V., Swenson, N. y Chazdon, R. 2012. Demographic drivers of successional change in phylogenetic structure across life-history stages in plant communities. *Ecology*. DOI: 10.1890/10-2179.1.
- Ochoa, G., Hernández, V.F., De Jong. B.H.J y Gurri, G. F.D 2007. Pérdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación del sistema agrícola de roza-tumba-quema: un estudio de caso en la selva lacandona, Chiapas, México. *Bol.Soc.Bot.Méx.* V. 81: 65-80. México.16.
- Odum, E.P. 1969. The Strategy of Ecosystem Development. *Science, New Series*. V. 164. N. 3877. 262-270.
- Palacios, W. O, Castillo, C. G., Vázquez, T. S. M. y Del Amo, R.S. 2014. Flora vascular de la selva mediana subcaducifolia del centro de Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. V. 85. 18
- Pavoine, S. y Bonsall, M. B. 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biol. Rev.* V. 86. 792–812.
- Perry, D. A. 1995. Forests, Competition and Succession. *Encyclopedia of Environmental Biology*. V.2.19
- Poorter, L. y Markesteijn, L. 2008. Seedling Traits Determine Drought Tolerance of Tropical Tree Species. *Biotropica*, 40, 321–331.
- Rees, M., Condit, R., Crawley, M., Pacala, S y Tilman, D. 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. *Science* 293:650–654
- Rzedowski, J., 1978. Vegetación de México. Limusa. México. DF. Pp. 432.
- SEMARNAT, 2013. “2013, Año de la Lealtad Institucional y Centenario del Ejército Mexicano”. Comisión Nacional Forestal. Boletín 39. www.conafor.gob.mx.
- Swenson, N. G. 2011b. The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. *American Journal of Botany*. V. 98.. 472–480
- Swenson, N. G. Stegen. J. C., Davies, S. J., Erickson, D. L., Montaña, F. J., Hurlbert, A. H., Kress, J. K., Thompson, J., Uriarte, M., Wright, S. J y Zimmerman, J.K. 2012b. Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. – *Ecology*. J. A. J. A. V. 93. 112 – 125

- Swenson, N. G., Anglada, C. P. y Barone. J. A. 2011. Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. *Proceedings of the Royal Society*. V. 278. 877–884.
- ter Steege, H y Zagt, R. 2002. Density and diversity. *Nature*. V. 417. 698-699.
- Toledo, M. y Salick, J. 2006. Secondary Succession and Indigenous Management in Semideciduous Forest Fallows of the Amazon Basin. *Biotropica*. V.38. N.2. 10
- Toledo. M., Poorter. L., Peña, C.M., Alarcón. A., Balcázar., Chuvíña. J., Leañó. C., Juan Carlos Licona. J. C., Steege. H y Bongers. F. 2010. Patterns and Determinants of Floristic Variation across Lowland Forests of Bolivia. *Biotropica*. 1–9. Doi:10.1111/j.1744-7429.2010.00711.x
- Webb, C. O. and Pitman, N. C. A. 2002. Phylogenetic balance and ecological evenness. – *Syst. Biol.* 51: 898 – 907.
- Wiens, J. J. y Graham, C. H. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol.* V. 36. 519–539.
- Zepeda, G. C y Velázquez, M. E. 1999. El bosque tropical caducifolio de la vertiente sur de la sierra de Nanchititla, estado de México: la composición y la afinidad geográfica de su flora. *Acta Botánica Mexicana*. V. 46.29-55

ANEXOS

Anexo 1: Formato de entrevista

¿Qué actividades realiza usted en sus parcelas?

¿Cuál es la edad de abandono de las parcelas?

¿Qué método de siembra utiliza usted en ellas?

¿Cuál es la historia de uso de las parcelas (cuantas veces han sido cultivadas y cuantas veces las ha dedicado a la ganadería)?

¿Utiliza usted agroquímicos? ¿De qué tipo?

Anexo 2. Fórmulas estructura y composición florística

Fórmulas de los índices de diversidad alfa y beta

Índice exponencia de Shannon Wiener (Shannon y Weaver 1949).

$$H' = -\sum p_i \ln p_i$$

Donde:

$e^{H'}$ = Exponencial del índice de Shannon

Donde:

P_i = abundancia proporcional de la especie i , es decir, el número de individuos de la especie i dividido entre el número total de individuos de la muestra.

Índice de Sorensen modificado (Chao *et al.* 2005).

$$J_{abd} = \frac{2 UV}{U + V}$$

Donde:

U = la abundancias totales de las especies compartidas en el ensamblaje1

V = la abundancias totales de las especies compartidas en el ensamblaje2

Índice de diversidad beta global (Sorensen)

$$(N-S/s) / (N-1)$$

N = Número de ensamblajes

S = Número de especies

s = Promedio del número de especies por ensamblaje

Índice de valor de importancia

MI = Dominancia relativa + Densidad relativa + Frecuencia relativa

Donde:

Dominancia relativa =

Dominancia absoluta por especie / Dominancia absoluta de todas las especies * 100

Dominancia absoluta = Área basal de una especie/ Área muestreada

Densidad relativa=

Densidad absoluta por cada especie/ Densidad absoluta de todas las especies*100

Densidad absoluta = Número de individuos de una especie/ Área muestreada

Frecuencia relativa =

Frecuencia absoluta por cada especie/Frecuencia absoluta de todas las especies* 100

Frecuencia absoluta = Numero de cuadros en los que se presenta cada especie/ Número total de líneas muestreadas

Índice de Pielou

Índice de Pielou (1969), J' . Es uno de los índices más utilizados. Donde: H' = índice de Shannon-Wiener $\log_2 S$ = es la diversidad máxima ($H'_{\max}$) que se obtendría si la distribución de las abundancias de las especies en la comunidad fuesen perfectamente equitativas

$$J' = H' / \log_2 S$$

$$H'_{\max} = -S (1/S \times \log_2 1/S) = \log_2 S$$

Sus valores van de 0 a 1, 1 corresponde a situaciones donde todas las especies son igualmente abundantes (Magurran 1988).

Anexo 3. Listado florístico de la zona de estudio

Tabla 1. Listado florístico de las categorías sucesionales donde las | indican la presencia por familia en cada etapa sucesional y las X indican la presencia de las especies en cada etapa.

	4 años	8 años	12 años	BM
ACANTHACEAE				
<i>Aphelandra madrensis</i>				X
ANACARDIACEAE				
<i>Astronium graveolens</i>				X
<i>Spondias mombin</i>	X			
ANNONACEAE				
<i>Annona longiflora</i>		X		
<i>Annona purpurea</i>	X	X		X
<i>Annona reticulata</i>	X	X	X	X
<i>Cymbopetalum baillonii</i>				X
APOCYNACEAE				
<i>Forsteronia viridescens</i>			X	X
<i>Tabernaemontana tomentosa</i>		X		
ARALIACEAE				
<i>Dendropanax trifidus</i>				X
BIGNONIACEAE				
<i>Amphilophium paniculatum</i>	X			
<i>Fridericia patellifera</i>				X
<i>Tabebuia rosea</i>	X	X	X	X
BIXACEAE				
<i>Cochlospermum vitifolium</i>		X	X	X
BORAGINACEAE				
<i>Antrophora williamsii</i>		X		
<i>Cordia alliodora</i>		X	X	X
<i>Cordia dentata</i>		X	X	
<i>Cordia gerascanthus</i>				X
<i>Cordia salvadorensis</i>		X		
<i>Tournefortia densiflora</i>				X
BURCERACEAE				

<i>Bursera simaruba</i>		X		X
<i>Bursera bipinnata</i>	X			
<i>Bursera grandifolia</i>			X	X
CARICACEAE				I
<i>Jacaratia mexicana</i>				X
CELASTRACEAE				I
<i>Hippocratea celastroides</i>				X
CHRYSOBALANACEAE			I	I
<i>Licania guatemalensis</i>			X	X
COMPOSITAE	I	I	I	I
<i>Lasianthaea crocea</i>			X	X
<i>Sinclairia glabra</i>			X	
<i>Uhdea bipinnatifida</i>	X	X	X	X
<i>Verbesina fastigiata</i>	X	X	X	
EUPHORBIACEAE	I	I	I	I
<i>Cnidoscolus monicanus</i>				X
<i>Cnidoscolus multilobus</i>				X
<i>Euphorbia pulcherrima</i>		X	X	X
<i>Phyllanthus mocinianus</i>	X	X	X	X
<i>Phyllanthus nobilis</i>		X		X
<i>Sapium glandulosum</i>	X	X	X	X
FLACOURTIACEAE	I	I	I	I
<i>Casearia corymbosa</i>	X	X	X	X
<i>Prockia crucis</i>				X
<i>Xylosma intermedia</i>	X	X	X	X
HERNANDIACEAE		I	I	
<i>Gyrocarpus jatrophiifolius</i>		X	X	
LAURACEAE				I
<i>Nectandra coriácea</i>				X
LEGUMINOSAE	I	I	I	I
<i>Acacia farnesiana</i>	X	X	X	
<i>Acacia macracantha</i>			X	X
<i>Acacia retusa</i>				X
<i>Aeschynomene paucifoliolata</i>		X		

<i>Andira inermis</i>	X			
<i>Calliandra houstoniana</i>	X	X	X	
<i>Conzattia multiflora</i>			X	
<i>Coursetia caribaea</i>		X		
<i>Desmodium aparines</i>			X	
<i>Diphyssa americana</i>	X	X	X	X
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	X	X	X	X
<i>Erythrina americana</i>			X	
<i>Galactia acapulcensis</i>		X		
<i>Gliricidia sepium</i>	X			
<i>Haematoxylum brasiletto</i>				X
<i>Indigofera cuernavacana</i>			X	
<i>Inga jinicuil</i>				X
<i>Leucaena lanceolata</i>		X	X	X
<i>Leucaena leucocephala</i>	X			X
<i>Lonchocarpus caudatus</i>				X
<i>Lonchocarpus cochelatus</i>		X		
<i>Lonchocarpus eriocarinalis</i>	X		X	X
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>				X
<i>Lonchocarpus peninsularis</i>			X	
<i>Lonchocarpus sp.</i>				X
<i>Lysiloma acapulcense</i>		X	X	
<i>Lysiloma divaricatum</i>			X	
<i>Machaerium salvadorese</i>	X	X	X	
<i>Myrospermum frutescens</i>		X	X	
<i>Piscidia piscipula</i>		X		
<i>Senna atomaria</i>				X
<i>Senna fruticosa</i>	X	X	X	
LYTRHACEAE				
<i>Ginoria nudiflora</i>				X
MALPIGHIACEAE				
<i>Bunchosia lindeniana</i>		X		
<i>Bunchosia mcvaughii</i>		X		
<i>Bunchosia palmeri</i>			X	

<i>Niedenzuella serícea</i>		X	X	
MALVACEAE				
<i>Abutilon trisulcatum</i>				X
<i>Heliocarpus occidentalis</i>				X
<i>Heliocarpus pallidus</i>	X	X	X	
<i>Heliocarpus terebinthinaceus</i>				X
<i>Pseudabutilon orientale</i>		X		
<i>Triumfetta semitriloba</i>		X	X	
MELASTOMATACEAE				
<i>Conostegia xalapensis</i>	X	X	X	X
MELIACEAE				
<i>Guarea glabra</i>			X	X
<i>Trichilia colimana</i>		X		
<i>Trichilia hirta</i>			X	
MORACEAE				
<i>Brosimum alicastrum</i>				X
<i>Ficus membranácea</i>				X
MYRTACEAE				
<i>Eugenia acapulcensis</i>		X	X	X
<i>Psidium guajava</i>	X	X	X	
<i>Psidium oligospermum</i>	X	X	X	X
OPILIACEAE				
<i>Agonandra racemosa</i>		X	X	
PICRAMNIACEAE				
<i>Picramnia antidesma subsp. Fessonia</i>			X	
PIPERACEAE				
<i>Piper marginatum</i>	X	X	X	X
<i>Piper uhdei</i>			X	X
RANUNCULACEAE				
<i>Clematis dioica</i>			X	
RHAMNACEAE				
<i>Colubrina triflora</i>	X	X	X	
ROSACEAE				
<i>Prunus brachybotrya</i>			X	

RUBIACEAE				
<i>Bouvardia cordifolia</i>			X	
<i>Exostema mexicanum</i>				X
<i>Hamelia calycosa</i>		X		
<i>Hamelia versicolor</i>			X	
<i>Psychotria horizontalis</i>			X	
<i>Randia ferox</i>	X	X	X	X
<i>Uncaria guianensis</i>			X	X
RUTACEAE				
<i>Casimiroa edulis</i>	X	X		
<i>Zanthoxylum mollissimum</i>	X	X	X	
SAPINDACEAE				
<i>Exothea paniculata</i>				X
<i>Paullinia sp</i>				X
<i>Sapindus saponaria</i>				X
<i>Thouinia serrata</i>				X
SAPOTACEAE				
<i>Mastichodendron capiri</i>				X
SOLANACEAE				
<i>Solanum chrysotrichum</i>	X			
<i>Solanum umbellatum</i>				X
STERCULIACEAE				
<i>Guazuma ulmifolia</i>	X	X	X	X
ULMACEAE				
<i>Aphananthe monoica</i>				X
<i>Trema micrantha</i>		X		
URTICACEAE				
<i>Cecropia obtusifolia</i>			X	
<i>Gyrotaenia microcarpa</i>	X		X	X
<i>Pouzolzia guatemalana</i>		X	X	
<i>Urera verrucosa</i>	X			X
VERBENACEAE				
<i>Vitex hemsleyi</i>			X	X
<i>Lippia umbellata</i>	X	X	X	

Anexo 4. Índice de relaciones netas por línea Gentry

Tabla 1. Análisis índice de relaciones netas (NRI) por línea Gentry (los valores estadísticamente significativos aparecen subrayados).

Lineas Gentry	MPD	P
Cuatro-1	0.235403947	0.63236763
Cuatro-2	-0.197471353	0.39060939
Cuatro-3	0.156045395	0.57642358
Cuatro-4	-1.093445441	0.12887113
Cuatro-5	-0.670398657	0.23476523
Cuatro-6	-0.819081189	0.17982018
Cuatro-7	0.39851537	0.65584416
Cuatro-8	-0.226097337	0.36763237
Cuatro-9	<u>-1.677778865</u>	<u>0.05494505</u>
Cuatro-10	-1.951242546	0.08191808
Cuatro-11	<u>1.745516786</u>	<u>0.97502498</u>
Cuatro-12	1.149354905	0.86113886
Cuatro-13	<u>1.834258852</u>	<u>0.98501499</u>
Cuatro-14	1.115903508	0.83916084
Cuatro-15	<u>1.747680417</u>	<u>0.96703297</u>
Cuatro-16	0.153974537	0.58041958
Cuatro-17	0.329856612	0.65634366
Cuatro-18	-1.077356102	0.12287712
Cuatro-19	<u>1.416986256</u>	<u>0.91508492</u>
Cuatro-20	0.635353863	0.73026973
Cuatro-21	-0.751271749	0.19480519
Cuatro-22	0.607166166	0.72427572
Cuatro-23	1.134450915	0.87712288
Cuatro-24	<u>1.554686689</u>	<u>0.95804196</u>
Cuatro-25	0.773532723	0.78921079
Cuatro-26	-0.399997921	0.31568432
Cuatro-27	0.400426635	0.67432567
Cuatro-28	-0.23441837	0.28971029
Cuatro-29	0.00468314	0.4955045

Cuatro-30	0.815386591	0.78621379
Ocho-1	0.557557084	0.78621379
Ocho-2	-0.643027712	0.22577423
Ocho-3	-1.147381487	0.11588412
Ocho-4	0.049757349	0.52847153
Ocho-5	0.611346262	0.76023976
Ocho-6	-0.156719598	0.4015984
Ocho-7	-1.165668867	0.10889111
Ocho-8	-0.968263797	0.16283716
Ocho-9	-1.294828415	0.09290709
Ocho-10	-0.307577233	0.35664336
Ocho-11	-0.371313808	0.32667333
Ocho-12	-0.497101428	0.28871129
Ocho-13	0.502803702	0.68831169
Ocho-14	-0.051427942	0.4995005
Ocho-15	-0.167971677	0.43956044
Ocho-16	<u>1.853912284</u>	<u>0.98301698</u>
Ocho-17	-0.103748714	0.40959041
Ocho-18	0.249935471	0.61538462
Ocho-19	0.643045579	0.71028971
Ocho-20	-0.159945312	0.45554446
Ocho-21	-0.404601378	0.34665335
Ocho-22	0.026794039	0.51548452
Ocho-23	<u>-2.093916259</u>	<u>0.02497502</u>
Ocho-24	-1.12374254	0.12787213
Ocho-25	0.099629973	0.56343656
Ocho-26	0.676801479	0.74225774
Ocho-27	-0.106236138	0.43756244
Ocho-28	<u>-1.789337287</u>	<u>0.03896104</u>
Ocho-29	-0.3057258	0.37262737
Ocho-30	0.111213789	0.54045954
Doce-1	0.80451921	0.79220779
Doce-2	-0.563653155	0.25374625
Doce-3	-1.263486224	0.1008991

Doce-4	0.1636871	0.58941059
Doce-5	-1.122376265	0.12387612
Doce-6	<u>-2.601171587</u>	<u>0.01798202</u>
Doce-7	0.228988768	0.61838162
Doce-8	-0.337569302	0.35464535
Doce-9	0.522494084	0.74825175
Doce-10	0.470612956	0.74025974
Doce-11	-0.004283757	0.4975025
Doce-12	-0.007599554	0.51848152
Doce-13	-0.354803525	0.36563437
Doce-14	1.296825294	0.88711289
Doce-15	0.213337311	0.6043956
Doce-16	-0.441297809	0.31068931
Doce-17	-1.044839661	0.13586414
Doce-18	-0.018458767	0.51048951
Doce-19	-0.463308229	0.3046953
Doce-20	-0.08074335	0.45154845
Doce-21	-1.236452669	0.1028971
Doce-22	-0.398211872	0.34365634
Doce-23	-1.115244199	0.13486513
Doce-24	-0.002245023	0.5014985
Doce-25	0.198198226	0.60939061
Doce-26	0.151493592	0.56343656
Doce-27	0.275997585	0.55544456
Doce-28	<u>1.665646975</u>	<u>0.93306693</u>
Doce-29	-0.464035248	0.29470529
Doce-30	-0.800425459	0.1958042
BM-1	0.360056591	0.65434565
BM-2	-0.158308677	0.45954046
BM-3	<u>1.570867754</u>	<u>0.94605395</u>
BM-4	-0.281548291	0.38761239
BM-5	-0.060139263	0.50549451
BM-6	0.529259728	0.72027972
BM-7	0.732077254	0.76423576

BM-8	0.142085335	0.55544456
BM-9	-1.378997362	0.08591409
BM-10	-0.437234155	0.33866134
BM-11	0.167874835	0.5974026
BM-12	0.633849679	0.76323676
BM-13	<u>1.403957272</u>	<u>0.91008991</u>
BM-14	-0.384190111	0.35064935
BM-15	-0.977931521	0.13586414
BM-16	0.041711984	0.53246753
BM-17	1.11841948	0.87412587
BM-18	0.309903462	0.66133866
BM-19	0.85214274	0.7992008
BM-20	<u>1.689832008</u>	<u>0.94705295</u>
BM-21	1.159015447	0.88111888
BM-22	<u>1.749695767</u>	<u>0.96303696</u>
BM-23	<u>1.568161045</u>	<u>0.93106893</u>
BM-24	1.073162753	0.84015984
BM-25	0.652196879	0.75724276
BM-26	1.274214416	0.88711289
BM-27	-0.248268534	0.40559441
BM-28	0.301896107	0.67232767
BM-29	0.015667248	0.52347652
BM-30	<u>1.475635267</u>	<u>0.92007992</u>