



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

SUCESIÓN ECOLÓGICA EN UNA SELVA MEDIANA
DESPUÉS DE UN USO GANADERO EN YUCATÁN

Tesis que presenta

LEONARDO NORIEL LÓPEZ JIMÉNEZ

En opción al título de

MAESTRO EN CIENCIAS

(Ciencias Biológicas: opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México. Enero 2013





RECONOCIMIENTO



Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis titulado "Sucesión ecológica en una selva mediana después de un uso ganadero en Yucatán" fue realizado en los laboratorios de la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección del Dr. Juan Manuel Dupuy Rada, dentro de la Opción de Recursos Naturales, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

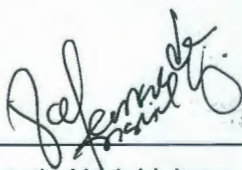
Atentamente,

Dr. Felipe Augusto Vázquez Flota
Coordinador de Docencia
Centro de Investigación Científica de Yucatán, AC.

Mérida, Yucatán, México; a 28 de enero del 2013.

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos Experimentales, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de experimentación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que a razón de lo anterior y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica, A.C., y en el mismo tenor, reconozco que si derivasen de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se registrarán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.



Leonardo Noriel López Jiménez



DEDICATORIA

A los amantes de la naturaleza.

"Para proteger las áreas naturales protegidas de México, primero es necesario conocerlas."

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por impulsar la ciencia en México y por la oportunidad de contar con la beca número 374698 durante la realización de la Maestría.

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán por el posgrado y haberme permitido realizar la Maestría en sus instalaciones, en especial a la Unidad de Recursos Naturales.

Al Dr. Juan Manuel Dupuy Rada por haber sido mi director de tesis y haberme apoyado durante la realización de la misma. De igual forma, agradezco al Dr. Rafael Durán García por haber contado con su apoyo al inicio de este proyecto.

Al Dr. Javier Orlando Mijangos Cortés, M.C. María Andrade Hernández, Dra. Guadalupe Williams Linera y Dr. José Luis Hernández Stefanoni por haber formado parte de mi comité tutorial y/o de revisión de tesis y por sus aportaciones en este proyecto.

A Pronatura Península de Yucatán y su personal por las facilidades brindadas en el trabajo de campo en el Área de Conservación El Zapotal, por el apoyo con la facilitación de la información y el apoyo económico recibido para las salidas.

A los técnicos de la unidad, Francisco Chi May, Alfredo Dorantes Euán, Paulino Simá Polanco y Filogonio May Pat, así como al personal del Herbario, por la ayuda en la obtención de datos de la vegetación y el apoyo en la identificación de los ejemplares.

A don Miguel Poot Ucan y Manuel Reyes Ucan Dzul por su apoyo como guías en el área, en la ubicación de los sitios, la identificación de los ejemplares y el trabajo en campo, así como también a Cástulo Chan Vermont por el apoyo con los nombres de las especies y el trabajo en campo.

A mis padres y hermanos, así como a los demás integrantes de mi familia, amigos y compañeros que estuvieron junto a mí en el desarrollo de esta idea.

ÍNDICE DE FIGURAS	iii
ÍNDICE DE CUADROS	v
RESUMEN	1
ABSTRACT	3
 CAPÍTULO I	 5
INTRODUCCIÓN	5
ANTECEDENTES GENERALES	7
Sucesión ecológica.....	7
Teorías de la sucesión ecológica	9
Investigación sobre sucesión ecológica	12
Métodos de estudio de la sucesión	14
Patrones de sucesión en selvas húmedas y en selvas secas	15
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN Y PREDICCIONES	18
Preguntas de investigación.....	18
Predicciones.....	19
OBJETIVOS Y ESTRATEGIA DE INVESTIGACIÓN	20
Objetivo general	20
Objetivos particulares	20
Estrategia de investigación	20
BIBLIOGRAFÍA	21
 CAPÍTULO II. SUCESIÓN ECOLÓGICA EN UNA SELVA MEDIANA DESPUÉS DE UN USO GANADERO EN YUCATÁN	 35
INTRODUCCIÓN	35
MATERIALES Y MÉTODOS	37
Área de estudio	37
Selección de sitios.....	38

Índice

Muestreo de la vegetación	39
Análisis de los atributos	40
Análisis de los patrones de sucesión.....	44
RESULTADOS	45
Composición de especies	45
Clasificación y ordenación.....	47
Índice de valor de importancia.....	50
Distribución de clases diamétricas y de alturas	54
Patrones sucesionales de estructura.....	56
Patrones sucesionales de diversidad.....	60
DISCUSIÓN	63
Composición de especies	63
Valor de importancia y cambio de las dominancias	66
Patrones sucesionales de estructura	70
Patrones sucesionales de diversidad.....	76
BIBLIOGRAFÍA	79
CAPÍTULO III. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	91
Conclusiones.....	91
Perspectivas	92
ANEXO I. Listado florístico	95
ANEXO II. Índice de valor de importancia de las especies	101
ANEXO III. Resultados de los ajustes de los modelos no lineales	109

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación geográfica de El Zapotal en la Península de Yucatán. Los sitios de muestreo de la vegetación están marcados en los cuadros oscuros y su número correspondiente.....	40
Figura 2. Modelos HOF propuestos por Huisman <i>et al.</i> (1993) y sus respectivas tendencias	44
Figura 3. Dendrograma obtenido con los índices de valor de importancia relativa con el método de Ward y la función objetiva de Wishart	48
Figura 4. Diagrama de ordenación resultado del análisis NMS con los tres grupos obtenidos del dendrograma	49
Figura 5. Especies dominantes en los sitios de 4 años de sucesión	50
Figura 6. Especies dominantes en los sitios de 10 y 20 años de sucesión	51
Figura 7. Especies dominantes en los sitios de 30 y 40 años de sucesión	52
Figura 8. Especies dominantes en los sitios de 60 años de sucesión y en la selva madura	53
Figura 9. Distribución de los diámetros representados en porcentaje de todos los individuos encontrados en cada sitio.....	54
Figura 10. Distribución de las alturas representadas en porcentaje de todos los individuos encontrados en cada sitio.....	55
Figura 11. Trayectoria de recuperación de la altura del dosel	57
Figura 12. Trayectoria de recuperación de la altura promedio	58

Índice

Figura 13. Trayectoria de recuperación del área basal	58
Figura 14. Trayectoria de recuperación de la cobertura	59
Figura 15. Trayectoria de recuperación de la cobertura promedio	59
Figura 16. Trayectoria de recuperación de la densidad.....	60
Figura 17. Trayectoria de recuperación de la riqueza observada y de la riqueza esperada.....	61
Figura 18. Trayectoria de recuperación de la diversidad y la equidad.....	62

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Edad de sucesión de cada una de las comunidades vegetales de los sitios muestreados y las coordenadas del primer transecto	39
Cuadro 2. Índices de similitud de Sorensen en los sitios con su edad de sucesión	46
Cuadro 3. Índices de similitud de Bray-Curtis en los sitios con su edad de sucesión	47
Cuadro 4. Atributos estructurales de cada uno de los sitios con su edad de sucesión entre paréntesis.....	56
Cuadro 5. Atributos de diversidad de cada uno de los sitios con su edad de sucesión entre paréntesis.....	61
Cuadro 6. Índice de valor de importancia de cada especie en cada sitio	101
Cuadro 7. Ajuste de los modelos no lineales a cada una de las variables estructurales y de diversidad.....	109

RESUMEN

La selva mediana subperennifolia es la más extendida en la Península de Yucatán y está siendo transformada por actividades humanas. Existen comparativamente pocos estudios sobre el proceso de la sucesión ecológica en este tipo de selva, lo que no permite establecer las generalidades de su recuperación después de un disturbio. El objetivo de este estudio fue analizar los patrones de sucesión de la composición, la estructura de la vegetación y la diversidad de especies en este tipo de selvas y compararlos con los de las selvas húmedas y las secas. El estudio se llevó a cabo en el Área de Conservación El Zapotal, en Yucatán, México. Se empleó una cronosecuencia integrada por sitios de 4 a 60 años de abandono después de haber sido usados para potreros ganaderos, y un remanente de selva conservada, el cual sirvió de referencia. En cada sitio se caracterizó la vegetación y con modelos no lineales se analizaron las trayectorias sucesionales de la estructura y la diversidad. La similitud florística con respecto a la selva madura aumentó con la edad de sucesión. La similitud entre los sitios fue alta, posiblemente debido a la cercanía entre ellos y su ubicación dentro de una matriz de vegetación secundaria. Se pudieron distinguir tres grupos de especies los cuales representan un recambio en la dominancia de las especies con la edad sucesional y concuerdan con lo reportado para las selvas húmedas. Los atributos de diversidad y de estructura mostraron un aumento durante la sucesión ecológica, a excepción de la densidad de individuos, que alcanzó un máximo en edades tempranas seguido de una disminución. La diversidad alcanzó los valores de referencia aproximadamente en 10 años, mientras que los de estructura se estabilizaron a partir de los 40 años, pero no alcanzaron los valores de referencia. Estos patrones concuerdan con las teorías de sucesión secundaria en selvas tropicales. La escasa representatividad de sitios con vegetación madura fue una limitante de este estudio. Contar con un solo sitio influyó en los datos y en la selección del modelo. Los resultados de la trayectoria de recuperación de la vegetación en El Zapotal coincidieron con los patrones generales de la sucesión secundaria de las selvas tropicales.

ABSTRACT

Tropical semievergreen forest is the most extended forest type in the Yucatán Peninsula and it is being transformed by human activities. There are comparatively few studies on ecological succession in this kind of forest, which hampers establishing generalities about its recovery after a disturbance. The aim of this study was to analyze successional patterns in species composition, vegetation structure and species diversity in this kind of forest and to compare these patterns with those of wet and dry tropical forests. The study took place in the Área de Conservación El Zapotal, in Yucatán, México. A chronosequence was used encompassing sites of 4 to 60 years of abandonment after cattle grazing, and a remnant conserved forest stand, which was used as a reference. In each site, the vegetation was described, and successional patterns of structure and diversity were examined using nonlinear models. Floristic similarity with respect to the mature forest increased with successional age. Similarity among sites was high, possibly because of the proximity among them and their location within a matrix of secondary vegetation. Three groups of species could be distinguished, which show a shift in species dominance and correspond with the successional pattern reported for tropical wet forests. Diversity and structural attributes increased during ecological succession, except for density of individuals, which showed a peak at early stages and later declined. Diversity attributes reached reference values in approximately 10 years, whereas structural attributes stabilized from 40 years, but did not reach reference values. These patterns agree with tropical secondary forest successional theories. The scarce representation of mature forest stands was a limitation in this study. Having only one site strongly influenced the data and model selection. The results of vegetation regrowth in El Zapotal corresponded with the general patterns of secondary succession in tropical forests.

INTRODUCCIÓN

Las selvas tropicales poseen la mayor diversidad biológica del planeta (Lewis, 2006; Dirzo, 2004; Condit *et al.*, 2002; Gentry, 1992) y las del neotrópico destacan por su extensión geográfica, su riqueza biológica y su complejidad ecológica (Hartshorn, 2002). Estos ecosistemas son importantes por los servicios ambientales que aportan a través de sus procesos naturales y sus funciones ecológicas (Balvanera y Cotler, 2011; Lewis, 2006; de Groot *et al.*, 2002), como la provisión de bienes y recursos, la regulación del clima, los ciclos biogeoquímicos, el mantenimiento del suelo y la biodiversidad. De este modo, las selvas son relevantes desde el punto de vista biológico y socioeconómico.

Una clasificación sencilla divide a las selvas tropicales de acuerdo con la disponibilidad de agua (Holdridge, 1967): las selvas húmedas en un extremo y las selvas secas en otro. Las selvas húmedas se caracterizan porque durante todo el año la precipitación es abundante, los recursos del suelo están disponibles de manera casi permanente y la mayoría de las especies vegetales conservan sus hojas durante todo el año. En cambio, en las selvas secas la precipitación es menor, está marcada por la estacionalidad, y las especies pierden sus hojas en la época de sequía. En México la porción seca ocupa un área considerablemente mayor que la húmeda (FAO, 2010b; Palacio-Prieto *et al.*, 2000; Trejo y Dirzo, 2000).

La Península de Yucatán presenta una flora nativa propia debido a sus condiciones edáficas, climáticas y por su posición geográfica (Carnevali *et al.*, 2003; Estrada-Loera, 1991). Alberga cinco tipos principales de selvas: selva alta perennifolia, selva mediana subperennifolia, selva mediana subcaducifolia, selva baja caducifolia y selva baja inundable (Durán y Olmsted, 1999). La selva mediana subperennifolia es el tipo de vegetación que ocupa la mayor extensión en la Península (Durán y Olmsted, 1999). Su distribución abarca gran parte de los Estados de Campeche y Quintana Roo, y una pequeña porción de Yucatán. Su dosel alcanza los 15-25 m de altura con una precipitación media anual de 1100-1400 mm (Flores *et al.*, 2010; Carnevali *et al.*, 2003; Durán y Olmsted, 1999; Flores y Espejel, 1994).

En la Península, los mayas han usado extensivamente la selva durante más de 2,500 años con el fin de satisfacer sus necesidades (Toledo *et al.*, 2008; Gómez-Pompa *et al.*,

1987), provocando impactos en su estructura y composición (Rico-Gray y García-Franco, 1991). Durante los últimos años la vegetación ha sufrido un severo deterioro debido a las actividades humanas y la mayor parte de estos cambios ocurren en la selva mediana subperennifolia, tanto para la conversión a campos agrícolas o ganaderos como para la extracción de productos maderables (Vester y Calmé, 2003). El abandono de estas actividades da origen a la vegetación secundaria a través del proceso de sucesión ecológica. En la actualidad este tipo de vegetación constituye el tipo de cubierta vegetal dominante (Semarnat, 2005; Carnevali *et al.*, 2003; Durán y Olmsted, 1999), aunque es transitoria porque con el paso del tiempo da lugar a la vegetación madura, y su composición depende principalmente del tipo de selva que fue antes, el uso al que se destinó el terreno y la edad de abandono, entre otros factores (Brown y Lugo, 1990; Pickett *et al.*, 1987a).

La vegetación en general cubre un tercio de la superficie de la Tierra y México se encuentra entre los países con mayor cobertura vegetal (FAO, 2010a). A nivel mundial más de una tercera parte de la vegetación se ha identificado como primaria (sin actividades humanas visibles) (FAO, 2010a). Sin embargo, la cubierta vegetal ha experimentado un deterioro y una disminución en su superficie en los últimos años a nivel mundial y nacional causados principalmente por las actividades humanas (FAO, 2010a; Wright y Muller-Landau, 2006; Semarnat, 2005; Lambin *et al.*, 2001; Sánchez-Aguilar y Rebollar-Domínguez, 1999; Vitousek *et al.*, 1997) y la mayor pérdida ocurre en países tropicales (FAO, 2010a), donde también se observa un aumento de la superficie de la vegetación secundaria (Emrich *et al.*, 2000; Brown y Lugo, 1990).

En la actualidad, las selvas enfrentan un acelerado proceso de degradación y son quizá algunos de los ecosistemas más amenazados (Wright y Muller-Landau, 2006; Hoekstra *et al.*, 2005; Achard *et al.*, 2002; Trejo y Dirzo, 2000), ya que presentan altas tasas de deforestación y fragmentación a nivel mundial (Achard *et al.*, 2002) y nacional (Semarnat, 2008), lo cual pone en riesgo la diversidad biológica del planeta (Chapin *et al.*, 2000). Sin embargo, a pesar de la transformación que enfrenta la cubierta vegetal, las selvas húmedas y secas aún siguen siendo reservorios importantes de biodiversidad y conservarlas es fundamental.

El estudio de la recuperación natural de las selvas después de que han sido utilizadas para actividades humanas y abandonadas, tiene un gran potencial en el rescate de zonas degradadas y en la restauración ecológica (Walli, 1999; Finegan, 1984). La presión que actualmente sufre la vegetación primaria ha provocado que exista un incremento en la atención en la vegetación secundaria, por su valor en la conservación biológica, su importante potencial económico y sus servicios ambientales (Müller, 2002; Guariguata y Ostertag, 2001). De igual forma, resulta importante conocer los procesos ecológicos que la originan y su tasa de recuperación, sobre todo para su manejo y restauración.

Con este trabajo de investigación se aborda el estudio de la sucesión ecológica y se pretende contribuir al conocimiento de este proceso en vegetación secundaria originada después de la actividad ganadera en una selva mediana subperennifolia en la Península de Yucatán. Existen pocos estudios en estas selvas de transición entre las selvas húmedas y las secas, a pesar de tener la mayor extensión en la Península de Yucatán. Se analizan los patrones de sucesión en términos de su composición, estructura y diversidad, y se comparan las trayectorias con las reportadas para las selvas húmedas y las secas.

ANTECEDENTES GENERALES

Sucesión ecológica

La sucesión ecológica es el cambio temporal y gradual en la estructura y fisonomía de la vegetación, en la composición de especies de la comunidad, así como las funciones del ecosistema a través del tiempo (Krebs, 2009; Finegan, 1984), donde un grupo de organismos es sustituido por otro (Walli, 1999) después de un disturbio (McCook, 1994). Un disturbio es un evento (fuerza física natural o antropogénica) causado por un factor externo (Picket *et al.*, 1989) que remueve organismos (Townsend, 1989; Rykiel, 1985), que altera la estructura de la comunidad, la disponibilidad de espacio o de recursos, o produce un cambio en las condiciones ambientales, en diferentes escalas de tiempo y espacio afectando cualquier nivel biológico (Laska, 2001). La sucesión no siempre es lineal y raramente alcanza un punto de equilibrio (Walker y del Moral, 2003). Este concepto es aceptado por la mayoría de los ecólogos (Martínez-Ramos y García-Orth, 2007) y ha sido uno de los más importantes en el desarrollo de la ecología (Vargas y Zúñiga, 2010; Walker, 2005; Guariguata y Ostertag, 2002; McIntosh, 1999).

De acuerdo a su origen, existen dos tipos de sucesión: la primaria y la secundaria. La primera, donde la colonización y establecimiento de especies se da en zonas carentes de una comunidad preexistente como en sustratos recién formados o recién expuestos (después de erupciones volcánicas, cuando un glaciar se descongela o cuando emerge una isla) (Krebs, 2009; Begon *et al.*, 2006; Finegan, 1984). El segundo tipo es la sucesión secundaria, la cual ocurre después de un disturbio, donde existe un suelo con cierto grado de desarrollo y un legado biológico de la vegetación previa (Glenn-Lewin y van der Maarel, 1992). La sucesión secundaria, a diferencia de la primaria, presenta tasas de recuperación más elevadas debido a la existencia previa de propágulos, semillas o plantas vivas, así como de un suelo desarrollado (Krebs, 2009; Glenn-Lewin y van der Maarel, 1992). No obstante, la diferencia entre estos dos tipos de sucesión se basa esencialmente en la severidad del disturbio; uno suficientemente severo que remueva todo el material biológico implica el inicio de una sucesión primaria, cualquier otro inicia una sucesión secundaria (McCook, 1994).

La sucesión secundaria acontece espontáneamente después de haber ocurrido el disturbio, o bien, tras el abandono de comunidades, donde la sucesión se desarrolla a partir del remanente orgánico que hayan dejado las comunidades preexistentes; ejemplo de esto son las selvas que fueron aprovechadas para la extracción forestal y lo que sucede con los cultivos o campos ganaderos que son abandonados (Frangi *et al.*, 2004). Este proceso puede llegar a generar una comunidad similar a la original si el tiempo de recuperación es suficiente y las condiciones son favorables.

En algunos casos, los daños ocurridos son muy severos, ya sea porque las perturbaciones son demasiado intensas o porque se han prolongado por tiempo excesivo, provocando afectaciones serias a los procesos sucesionales, con lo cual se disminuye la capacidad del sistema para poder recuperarse de manera natural (Bradshaw, 1987). Durante la sucesión ecológica intervienen varios factores (Walli, 1999), tales como el tipo, la intensidad y la duración del disturbio, así como las características ambientales de cada ecosistema (Guariguata y Ostertag, 2001).

Aunque existen patrones generales de sucesión secundaria (Guariguata y Ostertag, 2001; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985), los cambios ecológicos en los ecosistemas en

sucesión están influenciados por eventos probabilísticos y por las condiciones bióticas y abióticas del sitio. Por una parte influyen la biología de las especies (su habilidad competitiva y su tolerancia a los cambios ambientales) y las interacciones entre plantas y animales (competidores, depredadores, granívoros, herbívoros, patógenos, parásitos, etc.) (Martínez-Ramos y García-Orth, 2007; Guariguata y Ostertag, 2002), así como el legado biológico, ya sea la vegetación circundante y los árboles remanentes (Guevara *et al.*, 2005; Guariguata y Ostertag, 2002; Dockersmith *et al.*, 1999) o la disponibilidad de propágulos regenerativos, como semillas, plántulas (Quintana-Ascencio *et al.*, 1996) o rebrotes (Miller y Kauffman, 1998; Levy *et al.*, 1991). Por otro lado, también influyen las condiciones abióticas del sitio (Martínez-Ramos y García-Orth, 2007; Holl, 1999), la extensión, frecuencia e intensidad del disturbio (Martínez-Ramos y García-Orth 2007, Ochoa-Gaona *et al.*, 2007; Molina Colón y Lugo, 2006) y el tipo de manejo actual de la vegetación (Dalle y de Blois, 2006).

Los factores que intervienen en la sucesión no son siempre los mismos, ni se presentan con igual intensidad ni duración; por ello, los modelos planteados sobre la sucesión generalmente no se aplican por igual a todas las comunidades. El estudio de los factores, procesos y mecanismos que determinan el proceso de la sucesión ecológica es fundamental para comprender la dinámica de los ecosistemas y tiene un gran potencial para el desarrollo de programas de planeación, gestión, manejo, conservación, recuperación de zonas degradadas y, sobre todo, para la restauración ecológica (Walli, 1999; Finegan, 1984); la cual se basa en gran parte en el conocimiento y la manipulación de la sucesión (Luken, 1990).

Teorías de la sucesión ecológica

A lo largo de la historia del estudio de la vegetación han ido surgiendo varias teorías que tratan de explicar la dinámica de las comunidades terrestres. El término *sucesión* se remonta a 1860 cuando Henry David Thoreau lo usó para describir los cambios de las granjas a vegetación boscosa (McIntosh, 1999) y a 1901 cuando Henry Chandler Cowles describió por primera vez los factores bióticos y abióticos que ocurren en el desarrollo de la vegetación en las dunas y en los bosques del Lago Michigan (Cowles, 1901). Sin

embargo, Clements (1916) le dio crédito a De Luc en 1806 por ser el primero en usar el término sucesión para referirse a la secuencia de cambios de la vegetación en el tiempo.

Frederic Clements fue uno de los primeros en formular una teoría de la dinámica de la vegetación, proponiendo que la sucesión es un proceso universal, progresivo, ordenado y predecible, mediante el cual la comunidad pasa de un estado inicial simple a un único estado estructuralmente complejo definido por el clima, libre de cambios y en equilibrio llamado clímax, el cual es característico de un área e independiente de las condiciones iniciales del sitio y del disturbio que dio inicio al proceso. Es evidente que no siempre existe un solo tipo de comunidad en climas similares, por eso a dichas variaciones Clements las denominó sub-clímax. Esta Teoría del Mono-clímax plantea que la sucesión empieza con la llegada de especies pioneras que modifican el ambiente, haciéndolo menos favorable para su propia regeneración y más favorable para el establecimiento de nuevas especies, las cuáles reemplazan a las pioneras y así sucesivamente hasta alcanzar el clímax de la comunidad, cuando las especies presentes logran regenerarse exitosamente (Clements, 1916, 1936).

Henry Allan Gleason cuestionó estas ideas y postuló la Teoría Individualista, la cual menciona que las especies que componen la comunidad se distribuyen individualmente a lo largo de un gradiente y la sustitución de ellas en el proceso de sucesión no tiene una secuencia determinada y predecible, debido a que cada una responde de manera distinta a los cambios temporales en el ambiente y que estos cambios son producto de muchas respuestas individuales; por esto, la sucesión tiene un carácter más individualizado, siendo menos predecible y la comunidad no siempre terminará siendo un clímax climático, como lo plantea la teoría del mono-clímax (Gleason, 1926).

Por su parte, Arthur George Tansley postuló la Teoría del Poli-clímax donde visualizó el clímax como estable, pero a diferencia de Clements, no existía uno únicamente, ya que reconoció que existen factores adicionales al clima que determinan la composición de especies de la comunidad, de tal manera que muchas comunidades clímax pueden ser reconocidas en una misma área (Tansley, 1935).

En 1953 Robert Whittaker planteó la hipótesis del clímax patrón, derivada de la teoría del poli-clímax, donde reconoce que existe una continuidad de clímax que varían

gradualmente a lo largo de gradientes ambientales y que por lo tanto no son separables en clímax discretos; cada sitio con condiciones ambientales específicas puede producir comunidades distintas (Whittaker, 1953).

Otro trabajo que destaca por sus aportaciones es el modelo de la composición florística inicial de Frank E. Egler (1954), quien propone que todas las especies características de una comunidad que dominan las diferentes etapas pueden encontrarse presentes desde el inicio del proceso de la sucesión en forma de propágulos, cada una con tasas diferentes de establecimiento, crecimiento, reproducción y sobrevivencia. Después del abandono hay un desarrollo progresivo donde la composición y la estructura de la comunidad cambian gradualmente sin existir un reemplazo total de una comunidad por otra. Al mismo tiempo, Egler contrasta este modelo con el de florística de relevo, que es el reemplazo de una comunidad vegetal por otra (hipótesis de monoclímax), donde cada especie o grupo coloniza el sitio en un determinado estado de desarrollo vegetal, haciendo que las condiciones no sean apropiadas para ellas mismas, pero sí para el siguiente grupo.

En 1977 Joseph H. Connell y Ralph O. Slatyer propusieron tres posibles mecanismos para la sucesión: la facilitación, que es la explicación clásica del modelo de Clements, la tolerancia y la inhibición (Connell y Slatyer, 1977). En el mecanismo de la facilitación las especies pioneras son las únicas que pueden colonizar el sitio al comienzo de la sucesión y modifican las condiciones ambientales haciéndolo adecuado para la colonización del siguiente grupo de especies más competitivas, permitiendo que puedan establecerse y eventualmente reemplacen a las especies pioneras; esto es lo que proponía básicamente Clements. En el mecanismo de la tolerancia tanto las pioneras como las especies tardías pueden estar coexistiendo al inicio de la sucesión sin afectarse unas a otras, simplemente las tardías toleran las condiciones iniciales, y los cambios ocurren por las diferencias en las tasas de crecimiento y la longevidad de las especies. Finalmente el mecanismo de inhibición sugiere que las primeras especies que se establecen monopolizan el espacio e impiden el ingreso de otras especies que pudieran establecerse; el reemplazo se da cuando las especies pioneras mueren o son removidas por algún disturbio, permitiendo que el lugar sea ocupado por una especie tardía (Connell y Slatyer, 1977).

Steward T. A. Pickett y colaboradores criticaron este modelo argumentando que no aporta una teoría general sobre la sucesión ecológica y que fomenta el diseño de modelos inadecuados con una trayectoria única o con un solo mecanismo dominante. Por eso, a finales de los 80 ellos postularon una nueva teoría sucesional (Pickett y McDonell, 1989; Pickett *et al.*, 1987a y 1987b). A partir de las ideas ya aceptadas del carácter continuo y heterogéneo de las comunidades, consideraron a la sucesión como un proceso que depende de factores que interactúan y los resumieron de forma jerárquica en tres niveles. En el primer nivel están las causas o componentes esenciales, que son la disponibilidad de sitios y de especies, y su desempeño diferencial. Los otros dos niveles abarcan los procesos y factores ecológicos que determinan cada una de las causas o componentes esenciales; la disponibilidad del sitio depende de las características del disturbio, la composición inicial de especies depende de la dispersión y de los propágulos disponibles, y el desempeño de cada especie depende de varias interacciones. Sin embargo, también se reconoce que las fuerzas directoras de los procesos sucesionales son múltiples, complejas y que actúan a distintas escalas (Brand y Parker, 1995).

Basado en diversos estudios relacionados con la sucesión en selvas húmedas del neotrópico, Bryan Finegan en 1996 propone un modelo sucesional de cuatro etapas para la sucesión secundaria considerando la composición florística. En la primera fase (1-3 años) el lugar es colonizado y dominado por hierbas, arbustos, lianas y trepadoras. Después inicia la segunda fase (10-30 años) donde emergen y dominan los árboles pioneros de rápido crecimiento y corta vida, creando un dosel cerrado bajo cuya sombra desaparecen las especies que dominaron la primera etapa. Los árboles pioneros de corta vida son sustituidos por árboles pioneros de larga vida, los cuales dominan la tercera etapa (75-100 años). Durante el intercambio de dominancias el sitio es colonizado por especies tolerantes a la sombra y de todas las formas de vida, quienes se establecen desde las primeras etapas de la sucesión y de manera gradual dominan progresivamente el sotobosque y el dosel, debido a su mayor longevidad y tolerancia a la sombra, dominando la cuarta y última fase la cual probablemente es continua (Finegan, 1996).

Investigación sobre sucesión ecológica

El estudio de la vegetación tropical muestra una notable tendencia y un mayor interés hacia las regiones más húmedas; por consiguiente, la información que se encuentra disponible sobre la vegetación de las regiones estacionalmente secas aún sigue siendo comparativamente escasa (Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005), a pesar de que las selvas secas ocupan mayor área que las húmedas (Miles *et al.*, 2006; Murphy y Lugo, 1986; Ewel, 1980). De igual modo, las investigaciones sobre sucesión ecológica se han enfocado principalmente en selvas húmedas (Ewel, 1980). Precisamente el estudio de la regeneración de selvas en México se inició en el trópico húmedo con los trabajos de Sarukhán (1964) y de Gómez-Pompa *et al.* (1972) que son los pioneros en el estudio sobre sucesión secundaria; además de varios estudios recopilados en Gómez-Pompa *et al.* (1976) y Gómez-Pompa y del Amo (1985).

Los patrones de recuperación de las selvas han sido documentados por varios estudios, como Quesada *et al.* (2009), Guariguata y Osterstag (2001), Finegan (1996), Brown y Lugo (1990), y la mayoría de estos han sido realizados en selvas húmedas y pocos en selvas secas (Murphy y Lugo, 1986; Ewel, 1980). Además, el conocimiento sobre la sucesión en sitios húmedos no puede ser extrapolado a los sitios más secos, debido a las diferencias en los patrones, factores y procesos ecológicos que afectan la sucesión en cada tipo de selva (Ewel, 1980).

En la Península de Yucatán existen trabajos que abordan el estudio de la sucesión secundaria en las selvas en términos de composición y estructura. En sitios húmedos han sido realizados por Chan-Dzul (2010), Vargas *et al.* (2008), Sánchez-Sánchez *et al.* (2007) y Read y Lawrence (2003) en selvas medianas de Quintana Roo. En lugares más secos, González-Iturbe *et al.* (2002), González-Iturbe (2004) y Leirana-Alcocer *et al.* (2009) trabajaron en selvas bajas en el norte de Yucatán, y Dupuy *et al.* (2012) y Rico-Gray y García-Franco (1992) en selvas medianas en el mismo estado. También Ceccon *et al.* (2004) y Ceccon *et al.* (2002) han hecho investigaciones donde además incluyeron las propiedades del suelo.

Algunos de los aspectos que generalmente se estudian en las investigaciones sobre sucesión ecológica son las características estructurales, como el área basal, la biomasa, de diversidad, como la riqueza, y la equidad, y de composición de especies (Lebrija-Trejos

et al., 2008; Romero-Duque *et al.*, 2007; Ruiz *et al.*, 2005; Peña-Claros, 2003, Kennard, 2002; Finegan y Delgado, 2000), así como las formas de vida, endemismo y grupos funcionales (Chan-Dzul, 2010; Leirana-Alcocer *et al.*, 2009; Norden *et al.*, 2009; Kassi N'Dja y Decocq, 2008; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Sánchez-Sánchez *et al.*, 2007). También se han hecho comparaciones entre las fases tempranas y las más avanzadas de la sucesión (Williams-Linera *et al.*, 2011; Yepes *et al.*, 2010; Martin *et al.*, 2004), y entre diferentes tipos e intensidades de uso del suelo y su efecto en la vegetación (Molina Colón y Lugo, 2006; Uhl *et al.*, 1988). Algunos estudios evalúan las tasas de mortalidad, crecimiento y reclutamiento de individuos (van Breugel *et al.*, 2006; Capers *et al.*, 2005) o la influencia que tiene la edad, la posición topográfica, las propiedades del suelo y la autocorrelación espacial sobre la estructura y la composición (Dupuy *et al.*, 2012). Por otra parte, también se han evaluado los ciclos de nutrientes o la productividad primaria (Leiva *et al.*, 2009; Ceccon *et al.*, 2004; White y Hood, 2004; Vaccaro *et al.*, 2003; Ceccon *et al.*, 2002; Walli, 1999); así como la validez y comparabilidad de los dos principales métodos con los que se estudia a la sucesión ecológica para predecir este proceso (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010).

Métodos de estudio de la sucesión

El proceso completo de la sucesión vegetal es difícil que se pueda observar en corto tiempo por la longevidad de los organismos relacionados y el periodo de tiempo que este proceso lleva (décadas/siglos). Para estudiar la sucesión ecológica tradicionalmente se han usado dos métodos: la cronosecuencia y las parcelas permanentes. A pesar de sus diferencias, ambos enfoques son complementarios ya que presentan distintos niveles de resolución (Foster y Tilman, 2000).

Los estudios con parcelas permanentes permiten observar de manera directa los cambios a través del tiempo y así definir con mayor detalle la dinámica sucesional (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010). Sin embargo, es difícil mantener una serie de parcelas permanentes y analizarlas durante un tiempo lo suficientemente largo para aportar conocimientos relevantes sobre la sucesión, por ello muchos estudios se han centrado en la vegetación joven (Finegan, 1996). Esta limitación puede ser superada por el método alternativo que permite deducir los cambios que ocurren en la vegetación a lo largo de periodos largos.

Este método se conoce como cronosecuencia y consiste en el análisis de diferentes comunidades vegetales en sitios con diferente edad de abandono desde el cese del disturbio. Se asume que las comunidades muestreadas sólo difieren en la edad y que son representativas de las diferentes etapas de la sucesión (Foster y Tilman, 2000; Finegan, 1984); por ello, es necesario que los lugares que se vayan a elegir sean lo más similares posible con relación al suelo, el clima, la topografía y el régimen de disturbio. Esta alternativa permite la identificación de patrones en la sucesión (Foster y Tilman, 2000) y es uno de los métodos más usados (Chazdon *et al.*, 2007), aunque su nivel de detalle es limitado y rara vez se pone a prueba que cada sitio tuvo las mismas condiciones iniciales y que pasaron por la misma secuencia de cambios.

Las limitaciones de las parcelas permanentes pueden ser superadas por las cronosecuencias, las cuales permiten abarcar periodos sucesionales más largos y, al mismo tiempo, dilucidar patrones generales sobre la dinámica vegetal. La integración de ambos enfoques para el estudio de la sucesión, llamada re-muestreo en cronosecuencia, consiste en el establecimiento de parcelas permanentes a lo largo de una cronosecuencia, y es una valiosa herramienta que proporciona información complementaria acerca de los procesos sucesionales (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010; Chazdon *et al.*, 2007; Foster y Tilman, 2000).

Patrones de sucesión en selvas húmedas y en selvas secas

Comparada con las selvas húmedas, la regeneración vegetativa es más común en selvas secas, ya que podría representar una adaptación de las plantas a la sequía, al igual que una mayor proporción de biomasa asignada a los sistemas de raíces (Ewel, 1980). Los rebrotes juegan un papel importante en la regeneración de la vegetación secundaria en las selvas secas ya que muchas especies pueden retoñar (Dupuy *et al.*, 2012; McDonald *et al.*, 2010; Kammesheidt, 1999). En los sitios más jóvenes el número de plantas que proviene de rebrote es similar al que proviene de semillas (Uhl y Jordan, 1984; Uhl *et al.*, 1981), aunque conforme la sucesión avanza, el número de especies que coloniza por semillas será mayor que el que lo haga por rebrote, mientras no ocurra algún disturbio considerable (Kammesheidt, 1999).

La disponibilidad de semillas, ya sea en el banco de semillas (las que se encuentran enterradas en el suelo) o en la lluvia de semillas (las que han sido recién dispersadas), contribuye al desarrollo de la vegetación secundaria y la regeneración del sitio (Benítez-Malvido *et al.*, 2001; Guariguata y Ostertag, 2001; Wijdeven y Kuzee, 2000). El banco de semillas suele contribuir en mayor medida en las selvas húmedas (Benítez-Malvido *et al.*, 2001), mientras que en las secas puede ser el banco de semillas (Collantes-Chávez-Costa, 2010; Uhl *et al.*, 1981) o la lluvia de semillas (Grombone-Guaratini y Rodrigues, 2002; Campbell *et al.*, 1990), dependiendo si hay o no fuentes y agentes para la dispersión.

La dispersión de semillas ocurre principalmente en la estación seca por medio del viento (anemocoría), mientras que en la temporada húmeda ocurre por animales (zoocoría), tanto en sitios secos (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Janzen, 1988) como en los húmedos (Holl, 1999). La dispersión por viento se ve favorecida en los climas secos, mientras que la zoocoría predomina en los climas más húmedos (Dalling *et al.*, 1998; Howe y Smallwood, 1982), aunque en estudios recientes se ha observado que en las selvas secas predominan ambos tipos de dispersión (Quesada *et al.*, 2009). La lluvia de semillas se encuentra muy restringida en el espacio, debido a que la densidad de semillas decrece dramáticamente a unos pocos metros de distancia de su origen (Muñiz-Castro *et al.*, 2006; Zimmerman *et al.*, 2000; Holl, 1999; Aide y Cavelier, 1994).

Una vez en el suelo, las semillas en las selvas secas tienen la habilidad de permanecer en latencia hasta la siguiente temporada de lluvias cuando las condiciones son favorables para su germinación (Ceccon *et al.*, 2006; Khurana y Singh, 2001a, 2001b; Skoglund, 1992). Esta dormancia o habilidad de no germinar está asociada con sitios donde la precipitación varía a lo largo del año y existen extensos periodos de sequía. Por el contrario, en las selvas húmedas es bastante común que las plantas produzcan semillas no latentes y con rápida germinación (Khurana y Singh, 2001a, 2001b; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993), aunque algunas pueden permanecer en dormancia en la oscuridad hasta que existan las condiciones adecuadas de luz para germinar (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993). La riqueza de tipos de semillas generalmente es mayor en las selvas húmedas porque allí existe un mayor número de especies (Guariguata, 2000; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993). Debido a los periodos de latencia, el

banco de semillas provee a la comunidad de plántulas en distintas temporadas (Khurana y Singh, 2001a, 2001b).

Los cambios de la vegetación durante la sucesión en las selvas han sido documentados en varias revisiones (Lebrija-Trejos, 2009; Quesada *et al.*, 2009; Chazdon *et al.*, 2007; Guariguata y Ostertag, 2001; Brown y Lugo, 1990) y las selvas comúnmente muestran una recuperación estructural rápida (Peña-Claros, 2003; Read y Lawrence, 2003; Kennard, 2002; Aide *et al.*, 2000; Ferreira y Prance, 1999; Guariguata *et al.*, 1997; Saldarriaga *et al.*, 1988), ya que se ha estimado que la estructura y la diversidad se aproximan a los valores de sitios maduros en pocas décadas (<50 años), mientras que la composición de especies requiere periodos más largos (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Aide *et al.*, 2000; Denslow y Guzman, 2000; Saldarriaga *et al.*, 1998). Sin embargo, también se ha demostrado que la recuperación depende del atributo, del tipo de vegetación y del uso previo de suelo (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Molina Colón y Lugo, 2006; Gehring *et al.*, 2005; Steininger, 2000; Zimmerman *et al.*, 1995; Uhl *et al.*, 1988), así como de las propiedades del suelo (Zarin *et al.*, 2001; Johnson *et al.*, 2000; Moran *et al.*, 2000).

La sucesión en las selvas secas puede ser más simple y el número de etapas menor que en las selvas húmedas (Ewel, 1980). La estructura de las selvas secas es más simple y la diversidad es menor que en las selvas húmedas; además, la dispersión de semillas se da principalmente por el viento y muchas especies presentan una alta capacidad para rebrotar después de un disturbio. Todo esto podría conferirles a las selvas secas la capacidad de recuperarse a un estado maduro (previo al disturbio) más rápidamente que las selvas húmedas, es decir, una mayor resiliencia (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Viera y Scariot, 2006; Ruiz *et al.*, 2005; Read y Lawrence, 2003; Segura *et al.*, 2003; Kennard, 2002; Murphy y Lugo, 1986; Ewel, 1980; Holling, 1973), la cual se refiere ya sea a la velocidad a la que un sistema puede regresar a un estado previo al disturbio o a la capacidad de mantener las características estructurales y funcionales ante un disturbio (Resilience Alliance, 2002; Holling, 1973). Sin embargo en gran medida esta generalización depende del atributo que se esté considerando, del sitio maduro que se tome como referencia y de las condiciones del disturbio que ocasionó la sucesión (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Kennard, 2002). Además, la trayectoria, los procesos y las tasas de sucesión, así como las historias de vida son diferentes en selvas húmedas y en selvas

secas (Murphy y Lugo, 1986; Ewel, 1980); por lo tanto, el conocimiento sobre la sucesión en selvas húmedas no puede ser extrapolado a las selvas secas (Ewel, 1980).

En las selvas medianas, que presentan características intermedias entre las selvas húmedas y las secas, existen pocos estudios sobre sucesión secundaria. Existen algunos en la selva mediana subperennifolia en la Península de Yucatán, tanto en áreas poco perturbadas (Martínez y Galindo-Leal, 2002; Sánchez-Sánchez e Islebe, 2000) como en un gradiente de disturbio humano (Urquiza-Haas *et al.*, 2007). De igual forma, se ha evaluado la composición, la estructura y los grupos ecológicos en este tipo de vegetación, y se sabe que la riqueza, la diversidad y la densidad pudieran recuperarse en los primeros 20 años (Chan-Dzul, 2010; Schmook, 2005), mientras la biomasa requiere al menos 30 años de sucesión (Urquiza-Haas *et al.*, 2007), y que las especies heliófitas son las que presentan mayor riqueza desde el inicio de la sucesión hasta la fase madura, así como un mayor potencial comercial (Chan-Dzul, 2010; Sánchez-Sánchez *et al.*, 2007). Así mismo, Read y Lawrence (2003) y Vargas *et al.* (2008) trabajaron en selvas de Quintana Roo con la recuperación de la biomasa vegetal después de agricultura o de incendios. Sin embargo, estos pocos estudios no permiten establecer las generalidades del proceso de recuperación de los atributos comunitarios durante la sucesión ecológica en estas selvas.

La selva mediana subperennifolia es la más extendida en la Península de Yucatán, y existen comparativamente escasos estudios sobre el proceso de la sucesión en este tipo de selva. Así que es importante investigar la sucesión secundaria y los patrones de recuperación de los atributos de este tipo de selva para contribuir al conocimiento general de la sucesión, dado que el futuro de las selvas en general depende de dicho conocimiento para implementar proyectos de conservación, manejo y restauración.

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN Y PREDICCIONES

Preguntas de investigación

¿Existe un recambio en la dominancia de las especies durante el proceso de sucesión ecológica en una selva mediana subperennifolia?

¿Cuál es la trayectoria de la estructura y de la diversidad a lo largo de la sucesión ecológica en una selva mediana subperennifolia?

¿La trayectoria de los atributos de la vegetación en la sucesión ecológica de una selva mediana se asemeja más al patrón reportado para las selvas secas o al de las selvas húmedas?

Predicciones

P1: La vegetación del Área de Conservación El Zapotal procede de la selva mediana que existió antes de ser transformada para ganadería con un uso relativamente moderado, y además, se encuentra rodeada por vegetación secundaria; por lo tanto, se espera que los atributos de la vegetación muestren una tendencia a converger hacia los valores del sitio de mayor edad sucesional en el área de estudio.

P2: Las especies en general presentan diferentes estrategias de vida, respuestas al ambiente e interacciones específicas entre ellas; por lo tanto, se espera que las especies reaccionen de modo diferente a los cambios en las condiciones ambientales que ocurren durante la sucesión ecológica, dando lugar a un cambio en las dominancias de esas especies, como se ha planteado para selvas húmedas.

P3: Durante el proceso de sucesión hay un reemplazo de individuos pequeños por individuos de mayor tamaño debido a la competencia entre ellos y al crecimiento de los individuos que permanecen; por lo tanto, se espera que la altura, la cobertura y el área basal aumenten con la edad de sucesión del sitio.

P4: Cuando la actividad ganadera cesa y los potreros son abandonados, esos sitios son susceptibles de ser ocupados por la vegetación previa que fue removida, provocando que ocurra una rápida colonización de individuos y posteriormente, por competencia entre ellos mismos, comienza a disminuir su número; por lo tanto, se espera que la densidad de individuos alcance un máximo al principio de la sucesión y después decrezca conforme aumenta la edad del sitio.

P5: Los sitios con mayor tiempo de sucesión poseen una mayor heterogeneidad ambiental y una compleja estructura en comparación con los sitios recién abandonados, es decir, contienen un mayor número de nichos ecológicos; por lo tanto, se espera que la riqueza y la diversidad de especies aumenten conforme aumenta la edad de sucesión de los sitios.

OBJETIVOS Y ESTRATEGIA DE INVESTIGACIÓN

Objetivo general

Analizar los patrones de sucesión de la composición, la estructura y la diversidad de una selva mediana subperennifolia en sitios con diferente edad de sucesión después de un uso ganadero, a través de una cronosecuencia.

Objetivos particulares

- 1.- Caracterizar la composición, la estructura y la diversidad de la vegetación en diferentes edades sucesionales en una selva mediana subperennifolia.
- 2.- Analizar la trayectoria de la composición, la estructura y la diversidad de estas selvas a lo largo de la sucesión ecológica.
- 3.- Comparar la trayectoria de los atributos de la vegetación con las reportadas para las selvas húmedas y las selvas secas.

Estrategia de investigación

Para cumplir con los objetivos se utilizó una cronosecuencia integrada por doce sitios con diferente edad de sucesión, desde 4 hasta 60 años después de un uso para potreros ganderos en el Área de Conservación El Zapotal, perteneciente a Pronatura Península de Yucatán, A. C. La reserva cuenta con un remanente de selva conservada o madura, el cual sirvió para obtener los valores de referencia. En cada uno de sitios se describió la composición, la estructura y la diversidad de la vegetación para identificar las trayectorias de los atributos con base en la vegetación madura, para ser comparados con otros trabajos en selvas húmedas y secas.

BIBLIOGRAFÍA

- Achard, F., H.D. Eva, H. Stibig, P. Mayaux, J. Gallego, T. Richards y J. Malingreau (2002). Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science*, 297, 999-1002.
- Aide, T.M. y J. Cavelier (1994). Barriers of lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology*, 2, 219-229.
- Aide, T.M., J.K. Zimmerman, J.B. Pascarella, L. Rivera y H. Marcano-Vega (2000). Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology*, 8, 328-338.
- Balvanera, P. y H. Cotler (2011). Los servicios ecosistémicos. CONABIO. *Biodiversitas*, 94, 7-11.
- Begon, M., C.R. Townsedn y J.L. Harper (2006). *Ecology, From Individuals to Ecosystems*. Blackwell. Malden, Massachusetts, USA. 738 p.
- Benítez-Malvido, J., M. Martínez-Ramos y E. Ceccon (2001). Seed rain vs seed bank, and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation, en: *Life Forms and Dynamics in Tropical Forest*, Gottsberger, G. y S. Liede (eds). *Dissertationes Botanicae* 346, 185-203. J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung. Berlin, Germany.
- Bradshaw, A.D. (1987). Restoration: an acid test for ecology, en: *Restoration Ecology: A Synthetic Approach to Ecological Research*, Jordan, W.R., M.E. Gilpin y J.D. Aber (eds). Cambridge University Press. New York, N.Y., USA. pp. 23-29.
- Brand, T. y V.T. Parker (1995). Scale and general laws of vegetation dynamics. *Oikos*, 73, 375-380.
- Brown, S. y A.E. Lugo (1990). Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology*, 6, 1-32.
- Bullock, S.H. y J.A. Solís-Magallanes (1990). Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22, 22-35.
- Campbell, B.M., T. Lynam y J.C. Hatton (1990). Small-scale patterning in the recruitment of forest species during succession in tropical dry forest, Mozambique. *Vegetatio*, 87, 51-57.
- Capers, R.S., R.L. Chazdon, A. Redondo-Brenes y B. Vilchez-Alvarado (2005). Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. *Journal of Ecology*, 93, 1071-1084.

- Carnevali, G., I. Ramírez y J.A. González-Iturbe (2003). Flora y vegetación de la Península de Yucatán, en: *Naturaleza y Sociedad en el Área Maya: Pasado, Presente y Futuro*, Colunga-GarcíaMarín, P. y A. Larqué-Saavedra (eds). Asociación Mexicana de Ciencias – Centro de Investigación Científica de Yucatán. Mérida, Yucatán, México. pp. 53-68.
- Ceccon, E., I. Olmsted y J. Campo-Alves (2002). Vegetación y propiedades del suelo en dos bosques tropicales secos de diferente estado regeneracional en Yucatán. *Agrociencia*, 36, 621-631.
- Ceccon, E., S. Sánchez y J. Campo (2004). Tree seedling dynamics in two abandoned tropical dry forests of differing successional status in Yucatán, México: a field experiment with N and P fertilization. *Plant Ecology*, 170, 277-285.
- Ceccon, E., P. Huante y E. Rincón (2006). Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49, 305-312.
- Chan-Dzul, A.M. (2010). Diversidad florística y funcional a través de una cronosecuencia de la selva mediana subperennifolia en la zona de influencia de la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México. Tesis de Maestría. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 145 p.
- Chapin, F.S., E.S. Zavaleta, V.T. Eviner, R.L. Naylor, P.M. Vitousek, H.L. Reynolds, D.U. Hooper, S. Lavorel, O.E. Sala, S.E. Hobbie, M.C. Mack y S. Díaz (2000). Consequence of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234-242.
- Chazdon, R.L., S.G. Letcher, M. van Breugel, M. Martínez-Ramos, F. Bongers y B. Finegan (2007). Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of The Royal Society B*, 362, 273-289.
- Clements, F.E. (1916). *Plant Succession. An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institute of Washington Publication N°242. Washington D.C., USA. 512 p.
- Clements, F.E. (1936). Nature and structure of climax. *Journal of Ecology*, 24, 252-284.
- Collantes-Chávez-Costa (2010). Estructura, disponibilidad y dinámica comunitaria de semillas y plántulas arbóreas en una selva estacional al sur de Yucatán. Tesis de Doctorado en Ciencias y Biotecnología de Plantas. Centro de Investigación Científica de Yucatán. Mérida, Yucatán, México. 143 p.
- Condit, R., N. Pitman, E.G., Leigh, J. Chave, J. Terborgh, R.B. Foster, P. Núñez, S. Aguilar, R. Valencia, G. Villa, H.C. Muller-Landau, E. Losos y S.P. Hubbell (2002). Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 295, 666-669.

- Connell, J.H. y R.O. Slatyer (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111, 1119-1144.
- Cowles, H.C. (1901). The physiographic ecology of Chicago and vicinity. *Botanical Gazette*, 31, 145-182.
- Dalle, S.P. y S. de Blois (2006). Shorter fallow cycles affect the availability of noncrop plant resources in a shifting cultivation system. *Ecology and Society*. Disponible en: <http://www.ecologyandsociety.org/vol11/iss2/art2/> [Acceso 2 de abril 2012].
- Dalling, J.W., S.P. Hubbell y K. Silvera (1998). Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology*, 86, 674-689.
- de Groot, R.S., M.A. Wilson y R.M.J. Boumans (2002). A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics*, 41, 393-408.
- Denslow, J.S. y S. Guzman (2000). Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *Journal of Vegetation Science*, 11, 201-212.
- Dirzo, R. (2004). Las selvas tropicales: epitome de las crisis de la biodiversidad. CONABIO. *Biodiversitas*, 56, 12-15.
- Dockersmith, I.C., C.P. Giardina y R.L. Sandford (1999). Persistence of tree related patterns in soil nutrients following slash-and-burn disturbance in the tropics. *Plant and Soil*, 209, 137-157.
- Dupuy, J.M., J.L. Hernández-Stefanoni, R.A. Hernández-Juárez, E. Tetla-Rangel, J.O. López-Martínez, E. Leyequién-Abarca, F.J. Tun-Dzul y F. May-Pat (2012). Patterns and correlates of tropical dry forest structure and composition in a highly replicated chronosequence in Yucatan, Mexico. *Biotropica*, 44, 151-162.
- Durán, R. e I. Olmsted (1999). Vegetación de la Península de Yucatán, en: *Atlas de Procesos Territoriales de Yucatán*, García de Fuentes, A. y J. Córdoba (eds). Facultad de Arquitectura, Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán, México. pp. 183-194.
- Egler, F.E. (1954). Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetation*, 4, 412-417.
- Emrich, A., B. Pokorny y C. Sepp (2000). *The Significance of Secondary Forest Management for Development policy*. TOB Series No. FTWF-18s. GTZ, Eschborn, Alemania. 102 p.

Capítulo I

- Estrada-Loera, E. (1991). Phytogeographic relationships of the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeographic*, 18, 687-697.
- Ewel, J. (1980). Tropical succession: manifold routes to maturity. *Biotropica*, 12, 2-7.
- FAO (2010a). Global Forest Resources Assessment 2010 – Main report. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, Italy. Disponible en: <http://www.fao.org/docrep/013/i1757e/i1757e.pdf> [Acceso 21 de mayo del 2012].
- FAO (2010b). Evaluación de los recursos forestales mundiales 2010. Informe Nacional. México. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, Italy. Disponible también en: <http://www.fao.org/docrep/013/al567S/al567S.pdf> [Acceso 30 de octubre del 2012].
- Ferreira, L.V. y G.T. Prance (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*, 130, 97-110.
- Finegan, B. (1984). Forest succession. *Nature*, 312, 109-114.
- Finegan, B. (1996). Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 119-124.
- Finegan, B. y D. Delgado (2000). Structural and floristic heterogeneity in a 30-year-old Costa Rican rain forest restored on pasture through natural secondary succession. *Restoration Ecology*, 8, 380-393.
- Flores, J.S. e I. Espejel (1994). *Tipos de Vegetación de la Península de Yucatán*. Etnoflora Yucatanense No. 3. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán, México. 135 p.
- Flores, J.S., R. Durán y J.J. Ortiz (2010). Comunidades vegetales terrestres, en: *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán*, Durán, R. y M. Méndez (eds). Centro de Investigación Científica de Yucatán, Programa de Pequeñas Donaciones del Fondo para el Medio Ambiente Mundial; Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, y la Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente del Gobierno del Estado de Yucatán. Mérida, Yucatán, México. pp. 125-129.
- Foster, B.L. y D. Tilman (2000). Dynamic and static views of succession: testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology*, 146, 1-10.
- Frangi, J.L., M.F. Arturi, J.F. Goya, S. Vaccaro y G. Píccolo (2004). La sucesión secundaria del bosque tropical y su importancia ecológica y agrícola en el centro y sur de Misiones, en: *Ecología y Manejo de Bosques de Argentina*, Arturi, M.F., J.L.

- Frangi y J.F. Goya (eds). Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Argentina. pp. 1-11.
- Gehring, C., M. Denich y P.L.G. Vlek (2005). Resilience of secondary forest regrowth after slash-and-burn agriculture in central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 519-527.
- Gentry, A.H. (1992). Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos*, 63, 19-28.
- Gleason, H.A. (1926). The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53, 7-26.
- Glenn-Lewin, D.C. y E. van der Maarel (1992). Pattern and processes of vegetation dynamics, en: *Plant Succession: Theory and Prediction*, Glenn-Lewin, D.C., R.K. Peet y T.T. Veblen (eds). Chapman & Hall. London, UK. pp. 11-59.
- Gómez-Pompa, A. y C. Vázquez-Yanes (1985). Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México, en: *Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. Vol. II., Gómez-Pompa, A. y S. del Amo (eds). Alhambra Mexicana. México, D.F., México. pp. 1-25.
- Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes y S. Guevara (1972). The tropical rain forest: a nonrenewable resource. *Science*, 177, 762-165.
- Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes, S. del Amo y A. Butanda (1976). *Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. Compañía Editorial Continental S.A., Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología, Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. México, D.F., México. 640 p.
- Gómez-Pompa, A., y S. del Amo (1985). *Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. Vol. II. Editorial Alhambra Mexicana. México, D.F., México. 621 pp.
- Gómez-Pompa, A., J.S. Flores y V. Sosa (1987). The "pek kot": a man-made tropical forest of the Maya. *Interciencia*, 12, 10-15.
- González-Iturbe, J.A. (2004). Estudio de la selva baja caducifolia y vegetación secundaria derivada en la zona henequenera del noroeste de Yucatán por medio de percepción remota y sistemas de información geográfica. Tesis de Doctorado en Ciencias y Biotecnología de Plantas. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, México. 104 p.
- González-Iturbe, J.A., I. Olmsted y F. Tun-Dzul (2002). Tropical dry forest recovery after long term Henequen (sisal, *Agave fourcroydes* Lem.) plantation in northern Yucatan, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 167, 67-82.

- Grombone-Guaratini, M.T. y R. Ribeiro-Rodrigues (2002). Seed bank and seed rain in a seasonal semi-deciduous forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 18, 759-774.
- Guariguata, M.R. (2000). Seed and seedling ecology of tree species in neotropical secondary forest: management implications. *Ecological Applications*, 10, 145-154.
- Guariguata, M.R. y R. Ostertag (2001). Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148, 185-206.
- Guariguata, M.R. y R. Ostertag (2002). Sucesión secundaria, en: *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*, Guariguata, M.R. y G.H. Kattan (eds). Libro Universitario Regional. Cartago, Costa Rica. 591-623 pp.
- Guariguata, M.R., R.L. Chazdon, J.S. Denslow, J.M. Dupuy y L. Anderson (1997). Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology*, 132, 107-120.
- Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (2005). Los árboles que la selva dejó atrás. *Interciencia*, 30, 595-601.
- Hartshorn, G. (2002). Biogeografía de los bosques neotropicales, en: *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*, Guariguata, M.R. y G.H. Kattan (eds). Libro Universitario Regional. Cartago, Costa Rica. pp. 59-81.
- Hoekstra, J.M., T.M. Boucher, T.H. Ricketts y C. Roberts (2005). Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters*, 8, 23-29.
- Holdridge, L.R. (1967). *The Life Zone Ecology*. Tropical Science Center. San José, Costa Rica. 206 p.
- Holl, K.D. (1999). Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate and soil. *Biotropica*, 31, 229-242.
- Holling, C.S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 1-23.
- Howe, H.F. y J. Smallwood (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics*, 13, 201-208.
- Janzen, D.H. (1988). Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75, 105-116.
- Johnson, C.M., D.J. Zarin y A.H. Johnson (2000). Post-disturbance aboveground biomass accumulation in global secondary forests. *Ecology*, 81, 1395-1401.

- Kammesheidt, L. (1999). Forest recovery by root suckers and above-ground sprouts after slash-and-burn agriculture, fire and logging in Paraguay and Venezuela. *Journal of Tropical Ecology*, 15, 143-157.
- Kassi N'Dja, J.K. y G. Decocq (2008). Successional patterns of plant species and community diversity in a semi-deciduous tropical forest under shifting cultivation. *Journal of Vegetation Science*, 19, 809-820.
- 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*, 18, 53-66.
- Khurana, E. y J.S. Singh (2001a). Ecology of tree seed and seedlings: implications for tropical forest conservation and restoration. *Current Science*, 80, 748-757.
- Khurana, E. y J.S. Singh (2001b). Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation*, 28, 39-52.
- Krebs, C.J. (2009). *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 6th edition. Benjamin Cumming. San Francisco, USA. 655 p.
- Lambin, E.F., B.L. Turner, H.K. Geist, S.B. Agbola, A. Angelsen, J.W. Bruce, O.T. Coomes, R. Dirzo, G. Fischer, C. Folke, P.S. George, K. Homewood, J. Imbernon, R. Leemans, X. Li, E.F. Moran, M. Mortimore, P.S. Ramakrishanan, J.F. Richards, H. Skånes, W. Steffen, G.D. Stone, U. Svedin, T.A. Veldkamp, C. Vogel y J. Xu (2001). The causes of land-use and land-cover change: moving beyond the myths. *Global Environmental Change*, 11, 261-269.
- Laska, G. (2001). The disturbance and vegetation dynamics: a review and an alternative framework. *Plant Ecology*, 157, 77-99.
- Lebrija-Trejos, E., F. Bongers, E.A. Pérez-García y J.A. Meave (2008). Successional change and resilience of a very tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*, 40, 422-431.
- Lebrija-Trejos, E. (2009). Tropical dry forest recovery: processes and causes of change. Tesis de Doctorado, Universidad de Wageningen, Wageningen, Países Bajos. 189 p.
- Lebrija-Trejos, E., J.A. Meave, L. Poorter, E.A. Pérez-García y F. Bongers (2010). Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12, 267-275.
- Leirana-Alcocer, J.L., S. Hernández-Betancourt, L. Salinas-Peba y L. Guerrero-González (2009). Cambios en la estructura y composición de la vegetación relacionados con

- Moran, E.F., E.S. Brondizio, J.M. Tucker, M.C. da Silva-Forsberg, S. McCracken e I. Falesi (2000). Effects of soil fertility and land-use on forest succession in Amazônia. *Forest Ecology and Management*, 139, 93-108.
- Miller, P.M. y J.B. Kauffman (1998). Seedling and sprout response to slash-and-burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica*, 30, 538-546.
- Müller, E. (2002). Making secondary forests visible. Secondary forests have long been ignored by policy-makers, but that must change. ITTO Tropical Forest Update 12/4.
- Muñiz-Castro, M.A. (2008). Sucesión secundaria y establecimiento de especies arbóreas nativas para restauración de bosque mesófilo de montaña en potreros abandonados del centro de Veracruz. Tesis de Doctorado en Ciencias (Ecología y Manejo de Recursos Naturales). Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México. 174 p.
- Murphy, P.G. y A.E. Lugo (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 67-88.
- Norden, N., R.L. Chazdon, A. Chao, Y. Jiang y B. Vilchez-Alvarado (2009). Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters*, 12, 385-394.
- Ochoa-Gaona, S., F. Hernández-Vázquez, B.H.J. de Jong y F.D. Gurri-García (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. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 81, 65-80.
- Palacio-Prieto, J.L., G. Bocco, A. Velázquez, J.F. Mas, F. Takaki-Takaki, A. Victoria, L. Luna-González, G. Gómez-Rodríguez, J. López-García, M. Palma, I. Trejo-Vázquez, A. Peralta, J. Prado-Molina, A. Rodríguez-Aguilar, R. Mayorga-Saucedo y F. González (2000). La condición actual de los recursos forestales en México: resultados del Inventario Forestal Nacional 2000. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM*, 43, 183-203.
- Peña-Claros, M. (2003). Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica*, 35, 450-461.
- Pickett, S.T.A. y M.J. McDonnell (1989). Changing perspectives in community dynamics: a theory of successional forces. *Trends in Ecology and Evolution*, 4, 241-245.
- Pickett, S.T.A., S.L. Collins y J.J. Armesto (1987a). A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio*, 69, 109-114.
- Pickett, S.T.A., S.L. Collins y J.J. Armesto (1987b). Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review*, 53, 335-371.

- Quesada, M., G.A. Sanchez-Azofeifa, M. Alvarez-Añorve, K.E. Stoner, L. Avila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M.M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G.W. Fernandes, J. Gamon, M. Lopezaraiza-Mikel, D. Lawrence, L.P. Cerdeira Morellato, J.S. Powers, F.S. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago y G. Sanchez-Montoya (2009). Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, 258, 1014-1024.
- Quintana-Ascencio, P.F., M. Gonzalez-Espinosa, N. Ramírez-Marcial, G. Domínguez-Vázquez y M. Martínez-Icó (1996). Soil seed Banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 28, 192-209.
- Read, L. y D. Lawrence (2003). Recovery of biomass following shifting cultivation in dry forests of the Yucatan. *Ecological Applications*, 13, 85-97.
- Resilience Alliance (2002). A consortium linking ecological, economic and social insights for sustainability. Disponible en: <http://www.resalliance.org/> [Acceso 10 de septiembre del 2012].
- Rico-Gray, V. y J.G. García-Franco (1991). The Maya and the vegetation of the Yucatan Peninsula. *Journal of Ethnobiology*, 11, 135-142.
- Rico-Gray, V. y J.G. García-Franco (1992). Vegetation and soil seed bank of successional stage in tropical lowland deciduous forest. *Journal of Vegetation Science*, 3, 617-624.
- Romero-Duque, L.P., V.J. Jaramillo y A. Pérez-Jiménez (2007). Structure and diversity of secondary tropical dry forest in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest Ecology and Management*, 253, 38-47.
- Ruiz, J., M.C. Fandiño y R.L. Chazdon (2005). Vegetation structure, composition, and species richness across a 56-year chronosequence of dry tropical forest on Providencia Island, Colombia. *Biotropica*, 37, 520-530.
- Rykiel, E.J. Jr. (1985). Towards a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology*, 10, 361-365.
- Saldarriaga, J.G., D.C. West, M.L. Tharp y C. Uhl (1988). Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology*, 76, 938-958.
- Sánchez-Aguilar, R. y S. Rebollar-Domínguez (1999). Deforestación en la Península de Yucatán, los retos a enfrentar. *Madera y Bosques*, 5, 3-17.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., M. Kalacska, M. Quesada, J.C. Calvo-Alvarado, J.M. Nassar y J.P. Rodríguez (2005). Need for integrated research for a sustainable future in tropical dry forests. *Conservation Biology*, 19, 285-286.

- Sánchez-Sánchez, O. y G. Islebe (2000). La selva del noreste del estado de Quintana Roo: distribución y dominancia de especies arbóreas. *Foresta Veracruzana*, 2, 11-17.
- Sánchez-Sánchez, O., G.A. Islebe y M. Valdez-Hernández (2007). Flora arbórea y caracterización de gremios ecológicos en distintos estados sucesionales de la selva mediana de Quintana Roo. *Foresta Veracruzana*, 9, 17-26.
- Sarukhán, J. (1964). Estudio de la sucesión en un área talada en Tuxtepec, Oax. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 104 p.
- Segura, G., P. Balvanera, E. Durán y A. Pérez (2003). Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology*, 169, 259-271.
- Semarnat (2005). *Informe de la Situación del Medio Ambiente en México. Compendio de Estadísticas Ambientales*. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Tlalpan, México, D.F., México. 380 p.
- Semarnat (2008). *Indicadores Básicos de Desempeño Ambiental de México: 2008*. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Tlalpan, México, D.F., México. 105 p.
- Schmook, B. (2005). Subproyecto Acahual, en: *Uso y Monitoreo de los Recursos Naturales en el Corredor Biológico Mesoamericano (Áreas Focales Xpujil-Zoh Laguna y Carrillo Puerto)*, Pozo de la Tijera, M.C. y S. Calmé (eds). El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal. Informe final Acahual. Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad – Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad BJ002. México, D.F., México. 1-32 pp.
- Skoglund, J. (1992). The role of seed banks in vegetation dynamics and restoration of dry tropical ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 3, 357-360.
- Steininger, M.C. (2000). Secondary forest structure and biomass following short and extended land-use in central and southern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 16, 689-708.
- Tansley, A.G. (1935). The use and abuse of vegetation concepts and terms. *Ecology*, 16, 284-307.
- Toledo, V.M., N. Barrera-Bassols, E. García-Frapolli y P. Alarcón-Chaires (2008). Uso múltiple y biodiversidad entre los mayas yucatecos (México). *Interciencia*, 33, 345-352.
- Townsend, C.R. (1989). The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 8, 36-50.

- Trejo, I. y R. Dirzo (2000). Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94, 133-142.
- Uhl, C., K. Clark, H. Clark y P. Murphy (1981). Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro Region of the Amazon Basin. *Journal of Ecology*, 69, 631-649.
- Uhl, C. y C.F. Jordan (1984). Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia. *Ecology*, 65, 1476-1490.
- Uhl, C., R. Buschbacher, E.A.S. Serrao (1988). Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology*, 76, 663-681.
- Urquiza-Haas, T., P.M. Dolman y C.A. Peres (2007). Regional scale variation in forest and biomass in the Yucatan Peninsula, Mexico: effects of forest disturbance. *Forest Ecology and Management*, 247, 80-90.
- Vaccaro, S., M.F. Arturi, J.F. Goya, J.L. Frangi, G. Piccolo (2003). Almacenaje de carbono en estadios de la sucesión secundaria en la provincia de Misiones, Argentina. *Interciencia*, 28, 521-527.
- van Breugel, M., M. Martínez-Ramos y F. Bongers (2006). Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 663-674.
- Vargas, E. y L. Zúñiga (2010). Tiempo y sucesión ecológica en Ramón Margalef. *Arbor: Ciencia, Pensamiento y Cultura*, 741, 163-171.
- Vargas, R., M.F. Allen y E.B. Allen (2008). Biomass and carbon accumulation in a fire chronosequence of a seasonally dry tropical forest. *Global Change Biology*, 14, 109-124.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia (1993). Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 24, 69-87.
- Vester, H.F.M. y S. Calmé (2003). Los ecosistemas terrestres de la Península de Yucatán: estado actual de los paisajes, vegetación, flora y fauna, en: *Naturaleza y Sociedad en el Área Maya: Pasado, Presente y Futuro*, Colunga-GarcíaMarín, P. y A. Larqué-Saavedra (eds). Asociación Mexicana de Ciencias – Centro de Investigación Científica de Yucatán. Mérida, Yucatán. pp. 159-173.
- Vieira, D.L.M. y A. Scariot (2006). Principles of natural regeneration of tropical dry forest for restoration. *Restoration Ecology*, 14, 11-20.
- Vitousek, P.M., H.A. Mooney, J. Lubchenco y J.M. Melillo (1997). Human domination of earth's ecosystems. *Science*, 277, 494-499.

- Walker, L.R. (2005). Margalef y la sucesión ecológica. *Ecosistemas*, 14, 66-78.
- Walker, L.R. y R. del Moral (2003). *Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 456 p.
- Walli, M.K. (1999). Ecological succession and the rehabilitation of disturbed terrestrial ecosystems. *Plant and Soil*, 213, 195-220.
- White, D.A. y C.S. Hood (2004). Vegetation patterns and environmental gradients in tropical dry forests of northern Yucatan Peninsula. *Journal of Vegetation Science*, 15, 151-160.
- Whittaker, R.H. (1953). A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecological Monographs*, 23, 41-78.
- Wijdeven, S.M. y M.E. Kuzee (2000). Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restoration Ecology*, 8, 414-424.
- Williams-Linera, G., C. Alvarez-Aquino, E. Hernández-Ascensión y M. Toledo (2011). Early successional sites and the recovery of vegetation structure and tree species of the tropical dry forests in Veracruz, Mexico. *New Forests*, 42, 131-148.
- Wright, S.J. y H.C. Muller-Landau (2006). The future of tropical forest species. *Biotropica*, 38, 287-301.
- Yepes, A.P., J.I. del Valle, S.L. Jaramillo y S.A. Orrego (2010). Recuperación estructural en bosques sucesionales andinos de Porce (Antioquia, Colombia). *Revista de Biología Tropical*, 58, 427-445.
- Zarin, D.J., M.J. Ducey, J.M. Tucker y W.A. Salas (2001). Potential biomass accumulation in Amazonian regrowth forests. *Ecosystems*, 4, 658-668.
- Zimmerman, J.K., T.M. Aide, M. Rosario, M. Serrano y L. Herrera (1995). Effects of land management and a recent hurricane on forest structure and composition in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*, 77, 65-76.
- Zimmerman, J.K., J.B. Pascarella y T.M. Aide (2000). Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology*, 8, 350-360.

SUCESIÓN ECOLÓGICA EN UNA SELVA MEDIANA DESPUÉS DE UN USO GANADERO EN YUCATÁN

INTRODUCCIÓN

Las selvas tropicales presentan la mayor diversidad biológica del planeta (Lewis, 2006). Una clasificación las divide de acuerdo a la disponibilidad de agua en selvas húmedas y selvas secas (Holdridge, 1967), y en la Península de Yucatán existen cinco tipos, pero la que tiene mayor extensión es la selva mediana subperennifolia (Carnevali *et al.*, 2003; Durán y Olmsted, 1999), que alcanza los 15-25 m de altura con una precipitación media anual de 1100-1400 mm (Flores *et al.*, 2010; Carnevali *et al.*, 2003; Durán y Olmsted, 1999; Flores y Espejel, 1994).

En la actualidad las selvas enfrentan un acelerado proceso de degradación trayendo cambios en la diversidad biológica del planeta y en los servicios ambientales que brindan. Los mayas han usado extensivamente las selvas de la Península (Toledo *et al.*, 2008) y durante los últimos años la vegetación ha sufrido un deterioro debido a las actividades humanas, siendo la selva mediana subperennifolia en la que ocurren la mayoría de los cambios para la conversión a campos agrícolas o ganaderos y la extracción de madera (Vester y Calmé, 2003). Tras el abandono de estas actividades y mediante el proceso de sucesión ecológica, se origina la vegetación secundaria, la cual es transitoria y con el paso del tiempo da lugar a vegetación madura.

La sucesión ecológica es el cambio en la estructura, composición y funciones del ecosistema a través del tiempo después de un disturbio (Krebs, 2009; McCook, 1994; Finegan, 1984); y si ocurre en un suelo desarrollado y con presencia de propágulos de vegetación previa (Glenn-Lewin y van der Maarel, 1992) se le conoce como sucesión secundaria. Este proceso puede llegar a generar una comunidad similar a la original si el tiempo de recuperación es suficiente y las condiciones son favorables. Es necesario evaluar el proceso de sucesión ecológica para elaborar e implementar proyectos de conservación, de restauración y de manejo sustentable de los ecosistemas.

Algunos aspectos que comúnmente se evalúan en las investigaciones sobre sucesión ecológica son las características estructurales de la vegetación, como el área basal, la biomasa, la riqueza y la diversidad, así como la composición de especies, las formas de vida, el endemismo y los grupos funcionales (Leirana-Alcocer *et al.*, 2009; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Sánchez-Sánchez *et al.*, 2007; Ruiz *et al.*, 2005; Peña-Claros, 2003; Romero-Duque *et al.*, 2003). Así mismo, se han hecho comparaciones entre las fases sucesionales tempranas y avanzadas, o con diferente intensidad y tipo de uso del suelo, y la dinámica de las semillas (Williams-Linera *et al.*, 2011; Yepes *et al.*, 2010; Molina Colón y Lugo, 2006; van Breugel *et al.*, 2006). Por otra parte, también se evalúan los ciclos de nutrientes o la productividad primaria (Leiva *et al.*, 2009; Ceccon *et al.*, 2004), así como los métodos usados en el estudio de la sucesión para evaluar la predictibilidad de este proceso (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010).

El estudio de la vegetación tropical, particularmente el de la sucesión ecológica, muestra una notable tendencia hacia las regiones más húmedas, a pesar de que las selvas secas ocupan mayor área (Miles *et al.*, 2006; Murphy y Lugo, 1986; Ewel, 1980). Además el conocimiento sobre la sucesión en sitios húmedos no puede ser extrapolado a los sitios más secos, debido a la diferencia en los patrones, factores y procesos ecológicos que afectan la sucesión secundaria en cada tipo de selva (Ewel, 1980).

Los cambios de la vegetación durante la sucesión ecológica en las selvas generalmente muestran una rápida recuperación estructural, ya que se ha estimado que la estructura y la diversidad se aproximan a los valores de sitios maduros en pocas décadas, a diferencia de la composición de especies que requiere de periodos más largos, aunque esta afirmación depende del atributo, del tipo de vegetación y del uso previo del suelo, así como las propiedades del suelo (Lebrija-Trejos, 2009; Quesada *et al.*, 2009; Chazdon *et al.*, 2007, Chazdon, 2003; Guariguata y Ostertag, 2001; Brown y Lugo, 1990).

La sucesión en las selvas secas puede ser más rápida y el número de etapas menor que en las selvas húmedas (Ewel, 1980), porque la estructura de las selvas secas es más simple y la diversidad es menor que en las selvas húmedas; además, hay muchas especies que dispersan sus semillas por el viento (Quesada *et al.*, 2009; Howe y Smallwood, 1982) y presentan una alta capacidad para rebrotar después de un disturbio

(Dupuy *et al.*, 2012; McDonald *et al.*, 2010; Kammesheidt, 1999; Miller y Kauffman, 1998), lo cual podría conferirles a las selvas secas una mayor capacidad de recuperación a un estado previo al disturbio comparadas con las selvas húmedas.

En las selvas medianas, que presentan características intermedias entre las selvas húmedas y las secas, existen pocos estudios sobre la sucesión secundaria. Se han empleado las cronosecuencias o la caracterización de fragmentos de selva de diferente edad de sucesión para evaluar las trayectorias sucesionales de composición, estructura y diversidad en este tipo de vegetación (Chan-Dzul, 2010; Sánchez-Sánchez *et al.*, 2007; Urquiza-Haas *et al.*, 2007; Schmook, 2005). Sin embargo, estos pocos estudios no permiten establecer las generalidades del proceso de recuperación de los atributos en estas selvas.

Debido a que la selva mediana subperennifolia es la que tiene mayor extensión en la Península de Yucatán, que está siendo deforestada y degradada, y que comparativamente existen pocos estudios sobre el proceso de la sucesión en este tipo de selva, se planteó el objetivo de analizar los patrones de recuperación de la composición, la estructura y la diversidad en este tipo de vegetación y compararlos con los de las selvas húmedas y las selvas secas. Se utilizó una cronosecuencia de selvas secundarias que previamente fueron usadas para potreros ganaderos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se encuentra en una de las zonas de mayor diversidad biológica de la Península de Yucatán en su parte nororiental (Faller-Menéndez, 2007; Rodríguez-Reynaga y García-Contreras, 2007). El estudio se llevó a cabo en el Área de Conservación El Zapotal, la cual es un Área Natural Protegida en el municipio de Tizimín, Yucatán, perteneciente a Pronatura Península de Yucatán A. C. Se ubicada en el límite sureste de la Reserva de la Biósfera Ría Lagartos y cuenta con una superficie de 2,358 ha. Sus coordenadas son: 21°23'-21°20' latitud norte y 87°36'-87°38' longitud oeste (Faller-Menéndez, 2007). La vegetación natural de El Zapotal ha sido modificada por actividades humanas, pues la región estuvo sometida a un proceso de fomento a la

actividad ganadera a partir de los años 50's del siglo pasado, especialmente entre 1970 y 1990, cuando grandes áreas fueron transformadas en potreros (Chauvet, 1999). Estas tierras estuvieron dedicadas a la ganadería extensiva y a la extracción de madera durante más de tres décadas (Faller-Menéndez, 2007). La mayor parte de la superficie (alrededor del 70%) está cubierta por selva mediana subperennifolia de 15 ó más años de abandono, un 20% está cubierto por selvas con menos de 5 años de abandono y menos del 5% corresponde a selva madura. También se encuentran otros tipos de cobertura, como selva baja inundable, sabanas, tasistales, pastizales inundables, cenotes y aguadas (González-Iturbe y Tun, 2004).

De acuerdo a las entrevistas hechas a los pobladores de las comunidades cercanas, quienes conocieron directamente el proceso de cambio de uso de suelo en El Zapotal, lo tradicional para el establecimiento de los potreros fue la práctica de roza-tumba-quema. Primero se aclaraba el sitio cortando las plantas pequeñas, después se derribaban los árboles y se quemaban los residuos secos obtenidos de las dos actividades previas, aunque generalmente quedaban algunos árboles de pie que lograban sobrevivir. Posteriormente se procedía a la introducción del pasto, sobre todo pasto guinea (*Panicum maximum*) y pasto taiwán (*Pennisetum purpureum*) para la alimentación del ganado. El mantenimiento de los potreros era con fuego recurrente, el cual eliminaba los árboles que pudieron haber quedado vivos todavía, eliminando la mayor parte de la cubierta vegetal. Los potreros duraban en funcionamiento alrededor de 10 años, su tamaño variaba entre 60 y 100 ha aproximadamente, y contenían entre uno y dos animales por hectárea, aunque se sabe que en algunos municipios del Estado de Yucatán la carga de animales por superficie es mucho mayor, existiendo un sobrepastoreo (Ramírez-Cancino y Rivera-Lorca, 2010).

Selección de sitios

Se analizó el desarrollo de la vegetación en una selva mediana subperennifolia en varios sitios (rodales o fragmentos) seleccionados después de entrevistas con pobladores locales para determinar la edad y la historia de uso del suelo de cada uno. Fueron doce sitios con diferente edad de sucesión después de un uso como potreros para ganado bovino; dos de 4 años, tres de 10, uno de 20, dos de 30, 40 y 60, así como uno

considerado como una selva madura (Cuadro 1 y Figura 1). La selección de los sitios estuvo en función de la disponibilidad en la zona de estudio, por esa razón no se tiene igual número de réplicas en algunos casos. La selección se basó en su disponibilidad y en que las condiciones de algunos factores ecológicos que pudiesen influir en el desarrollo de la vegetación (tipo de suelo y de vegetación, y el uso previo) fueran similares. De acuerdo con INEGI (2009), la zona presenta leptosol como suelo dominante con roca sedimentaria, un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano entre las isoyetas de 1000 y 1100 mm de precipitación, con una temperatura de 26°C y una elevación de 10-12 m sobre el nivel del mar. El paisaje dentro del cual se ubicaron los sitios muestreados se encuentra en una matriz de vegetación secundaria en diferente edad de abandono (González-Iturbe y Tun-Dzul, 2004).

Cuadro 1. Edad de sucesión de cada una de las comunidades vegetales de los sitios muestreados y la coordenada del primer transecto.

Sitio 1	4 años	21°20'46.6"N 87°35'55.33"O	Sitio 8	30 años	21°20'11.4"N 87°36'55.0"O
Sitio 2	4 años	21°20'33.80"N 87°35'48.20"O	Sitio 9	40 años	21°20'40.38"N 87°37'57.78"O
Sitio 3	10 años	21°20'57.06"N 87°36'21.72"O	Sitio 10	40 años	21°20'19.20"N 87°37'07.32"O
Sitio 4	10 años	21°20'49.6"N 87°36'25.3"O	Sitio 11	60 años	21°20'52.56"N 87°38'22.50"O
Sitio 5	10 años	21°20'38.22"N 87°37'57.60"O	Sitio 12	60 años	21°21'44.52"N 87°36'45.48"O
Sitio 6	20 años	21°20'52.9"N 87°36'10.6"O	Sitio 13	Selva madura	21°22'11.28"N 87°34'49.80"O
Sitio 7	30 años	21°20'57.06"N 87°36'21.72"O			

Muestreo de la vegetación

En cada sitio seleccionado se establecieron cinco transectos de 50 x 2 m con una separación entre ellos de 100 a 200 m, debido al tamaño de los sitios, divididos en cuadros de 5 x 2 m para determinar la frecuencia, tomando en cuenta todas las plantas con diámetro a la altura del pecho (DAP: 1.3 m) mayor a 1 cm. Se contó el número de individuos y a cada uno se le midieron las siguientes variables dasométricas: altura total, DAP y los diámetros mayor y menor de la copa.

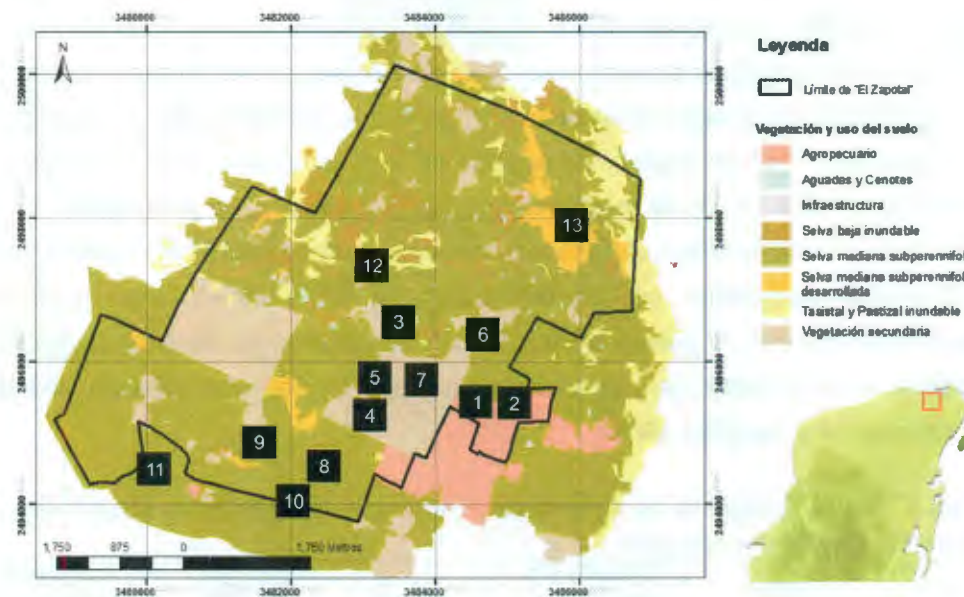


Figura 1. Ubicación geográfica de El Zapotal en la Península de Yucatán. Los sitios de muestro de la vegetación están marcados en cuadros oscuros y el número correspondiente. Imagen proporcionada por Pronatura Península de Yucatán donde se muestra una clasificación preliminar del año 2004.

La determinación taxonómica se realizó en campo por especialistas en botánica cuando las características morfológicas de los individuos eran suficientes; en caso contrario, se colectó material biológico para su posterior identificación en el herbario del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. (CICY) mediante comparación con ejemplares herborizados y con la ayuda de personal especializado en taxonomía. El material que fue identificado y que cumplía los requisitos para formar parte de la colección se depositó en el mismo herbario.

Análisis de los atributos

Los atributos de la vegetación analizados fueron: composición, estructura y diversidad. Las variables de la estructura analizadas fueron: la altura del dosel, la altura promedio, el área basal, la cobertura total, la cobertura promedio y la densidad, mientras que las

variables de la diversidad fueron: la riqueza (observada y esperada), la diversidad y la equidad.

Con base en las especies identificadas se elaboró el listado florístico de acuerdo a la clasificación de APG III (2009).

Para comparar la composición de especies entre las edades se utilizó el índice de similitud de Sorensen (I_s)

$$I_s = \frac{2C}{A + B}$$

donde C son las especies en común entre los dos sitios, y A y B es el número de especies de cada sitio, y el de Bray-Curtis (I_{BC}) (Bray y Curtis, 1975).

$$I_{BC} = 1 - \frac{\sum |x_i - y_i|}{\sum (x_i + y_i)}$$

donde x_i es la abundancia de la especie i en un sitio, y y_i la abundancia de esa especie en el otro sitio. El primer índice sólo considera la presencia o ausencia de las especies, mientras que el segundo considera también la abundancia de cada especie y enfatiza la importancia de las especies que se tienen en común.

Para evaluar patrones en la composición de especies en función de su similitud florística se empleó una ordenación con el método NMS (Nonmetric Multidimensional Scaling) con el programa PC-ORD usando la función *autopiloto* con la matriz del índice de valor de importancia relativa (13 sitios de muestreo –columnas– y el total de especies –filas). Para evaluar el agrupamiento de los sitios de acuerdo a su composición se utilizó un dendrograma construido a partir de un análisis de clasificación con el método de agrupamiento de Ward y la distancia euclídeana con la misma matriz, donde la media de distancia se transformó a la función objetiva de Wishart (1969) expresada como porcentaje de información remanente (information remaining). Para determinar el número de grupos se eligió un nivel de corte que considerara un compromiso entre la pérdida de información y la simplificación de un número de unidades de vegetación interpretables desde un punto de vista ecológico.

Capítulo II

Además se calculó el índice de valor de importancia (IVI), el cual jerarquiza la dominancia de las especies y muestra la importancia ecológica de cada una de ellas dentro de la comunidad (Mostacedo y Fredericksen, 2000), como la sumatoria de la densidad relativa, la frecuencia relativa y el área basal (dominancia) relativa (Curtis y McIntosh, 1951). Los valores de este índice van de 0 a 300 considerando la suma de estos tres parámetros:

$$IVI = \text{Densidad relativa} + \text{Frecuencia relativa} + \text{Dominancia relativa}$$

Donde:

$$\text{Densidad relativa} = \frac{\text{Densidad absoluta por especie}}{\text{Densidad absoluta de todas las especies}} \times 100$$

$$\text{Frecuencia relativa} = \frac{\text{Frecuencia absoluta por especie}}{\text{Frecuencia absoluta de todas las especies}} \times 100$$

$$\text{Dominancia relativa} = \frac{\text{Dominancia absoluta por especie}}{\text{Dominancia absoluta de todas las especies}} \times 100$$

La densidad es el número de individuos por área, la frecuencia mide la ocurrencia de cada especie dentro de los cuadros de 2x5 m, y la dominancia se obtuvo con las áreas basales, como un estimador indirecto de la biomasa. Para facilitar el análisis de los datos, se consideraron como especies dominantes aquellas que en conjunto representaron el 75% del índice de valor de importancia relativa.

La altura del dosel se calculó como el promedio de las alturas del 10% de los individuos más altos. La cobertura de las copas (m^2) es la superficie total de la proyección de la parte aérea y fue calculada asumiendo que tiene una forma elíptica usando los valores de diámetro mayor (D_{mayor}) y de diámetro menor (D_{menor}) tomados en campo con la siguiente fórmula:

$$\text{Cobertura} = \frac{D_{\text{menor}} \cdot D_{\text{mayor}} \cdot \pi}{4}$$

La cobertura total se obtuvo como la suma de todos los individuos. El DAP se usó para calcular el área basal (m^2) que es la sumatoria de la superficie de una sección transversal del tallo o tronco de todos los individuos, con la siguiente fórmula:

$$\text{Área basal} = \frac{DAP^2 \cdot \pi}{4}$$

La densidad absoluta es el número de organismos presentes en una determinada área:

$$\text{Densidad absoluta} = \frac{\text{Número de individuos}}{\text{Área del transecto}}$$

Los valores de área basal, cobertura total y densidad obtenidos en metros cuadrados se extrapolaron a hectárea para facilitar su comparación. La altura del dosel, la altura promedio y la cobertura promedio se obtuvieron a partir de la media de los datos y se mostraron con su desviación estándar ($\pm DE$). Se elaboraron histogramas de distribución de frecuencias de la altura y del diámetro a la altura del pecho de todos los individuos por sitio.

Los atributos de diversidad se analizaron a través de índices de diversidad: la riqueza observada es el número total de especies (S) en cada sitio, la diversidad fue medida con el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') y la equidad con el índice de Pielou (J').

$$H' = - \sum_{i=1}^S (p_i)(\log_2 p_i)$$

Donde H' es el contenido de información de la muestra (bits/individuo) y p_i es la proporción del total de la muestra que corresponde a la especie i .

$$J' = \frac{H}{H_{\text{máx}}}$$

Donde J' es la equidad con un rango de 0 a 1 y $H'_{\text{máx}}$ es la diversidad de especies máxima, que se calcula así: $\log_2 S$.

La riqueza esperada fue calculada con el modelo de estimación de Clench. Se ajustó la curva de acumulación de especies suavizada a la ecuación con el programa SPSS (SPSS, 2006) mediante una regresión no lineal. Donde S_n es el número de especies encontradas por unidad de esfuerzo (número de individuos) y, a y b son los parámetros de la función.

$$S_n = \frac{a \cdot x}{1 + b \cdot x}$$

Soberón y Llorente (1993) predicen la riqueza total como el número de especies cuando la curva de acumulación alcanza la asíntota, la cual se calculó como la relación entre a/b .

Análisis de los patrones de sucesión

Las tendencias sucesionales basadas en la cronosecuencia fueron descritas ajustando los datos a un conjunto de modelos no lineales propuestas por Huisman *et al.* (1993) para explorar la variación temporal entre los atributos de estructura y de diversidad con la edad

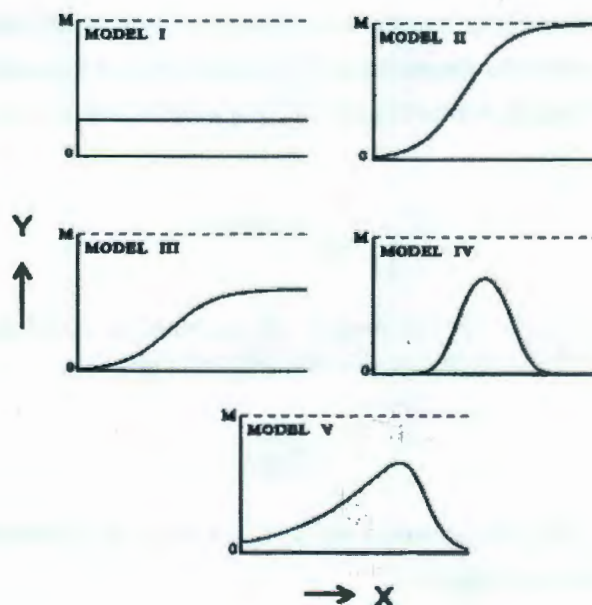


Figura 2. Modelos HOF propuestos por Huisman *et al.* (1993) y sus respectivas tendencias.

de sucesión dentro de límites ecológicos reales (Figura 2). Estos modelos se usan para distinguir cinco patrones sucesionales: Modelo I, $y=M^*(1/(1+e^a))$, describe una tendencia no significativa; Modelo II, $y=M^*(1/(1+e^{a+bx}))$, describe una tendencia con incremento o decremento donde el máximo es igual al límite superior; Modelo III, $y=M^*(1/(1+e^{a+bx})*(1/(1+e^c)))$, es igual al II, excepto porque el máximo no alcanza al límite superior; Modelo IV, $y=M^*(1/(1+e^{a+bx})*(1/(1+e^{c-bx})))$, describe un incremento y decremento con la misma tasa; Modelo V, $y=M^*(1/(1+e^{a+bx})*(1/(1+e^{c+dx})))$, representa un incremento y decremento a diferentes tasas, donde x es la edad del sitio, M es el valor máximo, y es cada uno de los atributos estructurales y de diversidad, y finalmente a , b , c y d son los parámetros a ser estimados.

El ajuste de las variables estructurales y de diversidad se hizo usando el método de iteración de Levenberg-Marquardt para minimizar la suma de cuadrados residuales y se usó el modelo de regresión no lineal en SPSS para el ajuste del modelo (SPSS, 2006). El límite superior para cada modelo (M) se estableció en base a los valores encontrados en el sitio maduro en El Zapotal. El mejor modelo se consideró como el más simple, es decir, el que tuvo el menor número de parámetros y que describió mejor los datos. Para conocer el ajuste del modelo se obtuvo el coeficiente de determinación R^2 y se utilizó como prueba la F de Fisher de mínimos cuadrados (Huisman *et al.*, 1993).

RESULTADOS

Composición de especies

Se encontraron 154 especies (Anexo I); de ellas, 6 fueron identificadas sólo a nivel de género. Todas estas especies representan 19 órdenes, 39 familias y 120 géneros. La Familia Fabaceae fue la más rica con 26 especies (17% del total de especies), seguida de Euphorbiaceae con 12 (8%) y de Rubiaceae con 11 (7%). Se muestrearon 4,918 individuos de todos los sitios, de los cuales más de la mitad corresponden a cuatro familias: Fabaceae con 1052 individuos (21% del total de individuos), Rubiaceae con 619 (13%), Polygonaceae con 575 (12%) y Euphorbiaceae con 422 (9%). Únicamente doce especies concentraron la mitad de la abundancia, de las cuales, *Diospyros yucatanensis* con 300 individuos (6%), *Lonchocarpus xuul* con 272 (6%), *Hampea trilobata* con 265 (5%) y *Guettarda combsii* con 248 (5%) fueron las más abundantes.

Capítulo II

De acuerdo al índice de similitud de Sorensen (Cuadro 2), uno de los sitios más jóvenes fue el que presentó los valores más bajos. Este sitio en muchos casos compartió la tercera parte de las especies con el resto, incluso con el otro de la misma edad. Los sitios con edades similares (de 10 a 40 años) compartieron entre ellos entre el 60 y 70% de las especies. El sitio maduro sólo compartió alrededor de la mitad de las especies con los demás sitios, siendo mayor la similitud florística con uno de los sitios de 30 años y uno de 40. También se observa que entre los dos sitios más jóvenes se comparte un poco más de un tercio de las especies entre ellos, incluso teniendo la misma edad.

Cuadro 2. Índice de similitud de Sorensen en los sitios con su edad de sucesión. SM= selva madura.

Años de sucesión	4	4	10	10	10	20	30	30	40	40	60	60	SM
1 (4)	1.0												
2 (4)	0.38	1.0											
3 (10)	0.38	0.59	1.0										
4 (10)	0.41	0.68	0.70	1.0									
5 (10)	0.41	0.60	0.68	0.70	1.0								
6 (20)	0.37	0.63	0.66	0.73	0.62	1.0							
7 (30)	0.31	0.56	0.73	0.66	0.63	0.68	1.0						
8 (30)	0.37	0.55	0.65	0.63	0.59	0.71	0.69	1.0					
9 (40)	0.34	0.62	0.63	0.66	0.54	0.60	0.74	0.64	1.0				
10 (40)	0.36	0.57	0.60	0.62	0.52	0.57	0.60	0.60	0.60	1.0			
11 (60)	0.33	0.53	0.62	0.65	0.54	0.64	0.69	0.65	0.64	0.59	1.0		
12 (60)	0.26	0.55	0.60	0.60	0.57	0.53	0.61	0.58	0.54	0.63	0.56	1.0	
13 (SM)	0.35	0.47	0.55	0.52	0.42	0.54	0.57	0.59	0.57	0.53	0.55	0.52	1.0

Las diferencias entre la similitud se deben a las especies que son características de cada uno de los sitios, donde sólo se encontraron un par de individuos, o en algunos casos, nada más uno solo. Ejemplo de ello son: *Viguiera dentata*, *Adelia bravinervis*, *Albizia tomentosa* y *Hamelia patens* en uno de los sitios de 4 años, y por otro lado, *Pouteria reticulata*, *Thrinax radiata*, *Cameraria latifoliada* y *Brosimun alicastrum* en la selva madura. En cambio, hubo especies que fueron comunes en casi todos los sitios, como: *Coccoloba spicata*, *Bursera simaruba*, *Bunchosia swartziana*, *Allophylus cominia*, *Lonchocarpus*

rugosus, *L. xuul*, *Psidium sartorianum*, *Caesalpinia guameri* y *Neea choriophylla*, por mencionar algunas.

Por otra parte, el índice de similitud de Bray-Curtis (Cuadro 3), el cual considera las abundancias de las especies, presenta valores inferiores a los del índice de Sorensen. Aunque de igual forma, uno de los sitios de 4 años presentó valores inferiores al 30%, siendo menor con uno de los de 60. Con este índice se aprecian porcentajes de similitud más bajos (alrededor del 20%) entre el sitio maduro y los más jóvenes (4-20 años) que entre el sitio maduro y los que tienen más edad (30-60 años), con valores superiores al 30%. Del mismo modo que el otro índice, éste muestra que los sitios de edades intermedias (10-40 años) son los que tienen una mayor similitud florística: entre el 40 y 50%. En general, el uso de ambos índices de similitud presentó un patrón similar, aunque es más marcado si se toma en cuenta únicamente el de Bray-Curtis.

Cuadro 3. Índice de similitud de Bray-Curtis en los sitios con su edad de sucesión.

Años de sucesión	4	4	10	10	10	20	30	30	40	40	60	60	SM
1 (4)	1.0												
2 (4)	0.29	1.0											
3 (10)	0.21	0.37	1.0										
4 (10)	0.22	0.56	0.58	1.0									
5 (10)	0.20	0.54	0.41	0.64	1.0								
6 (20)	0.16	0.45	0.50	0.64	0.54	1.0							
7 (30)	0.10	0.32	0.51	0.51	0.37	0.48	1.0						
8 (30)	0.15	0.37	0.43	0.53	0.45	0.57	0.47	1.0					
9 (40)	0.10	0.38	0.36	0.45	0.39	0.45	0.50	0.52	1.0				
10 (40)	0.15	0.40	0.33	0.41	0.45	0.48	0.40	0.52	0.50	1.0			
11 (60)	0.12	0.39	0.33	0.47	0.41	0.47	0.45	0.60	0.55	0.50	1.0		
12 (60)	0.09	0.33	0.27	0.31	0.31	0.47	0.37	0.39	0.46	0.43	0.41	1.0	
13 (SM)	0.15	0.22	0.16	0.20	0.20	0.26	0.23	0.31	0.37	0.34	0.31	0.37	1.0

Clasificación y ordenación

El dendrograma obtenido del análisis de conglomerados con el índice de valor de importancia relativa muestra las relaciones entre los sitios muestreados. Este permitió distinguir tres grupos a un nivel de corte del 40% (Figura 3), ya que el número de grupos que se formaron fue interpretable desde un punto de vista ecológico. El primer grupo definido corresponde al sitio 1 de 4 años de abandono, el cual presenta pocas especies compartidas con el resto. El siguiente grupo corresponden a los sitios del 2 al 11; por un lado los más jóvenes, incluido el segundo de 4 años, y por el otro, los de edad más avanzada. El grupo restante está formado por el sitio 12 (60 años) y el 13 (selva madura). Todos los sitios muestreados se agruparon relativamente conforme a la edad de sucesión.

Con el análisis de ordenación NMS se pudo visualizar la relación entre los sitios y las especies más importantes en cada uno de ellos. La ordenación final resultó ser bi-dimensional y mostró un estrés final de 5.49, con 50 iteraciones y con una estabilidad de 0.00008, lo cual significa una solución estable, pues fue más bajo que 10^{-4} , que es lo recomendado (McCune y Grace, 2002). El análisis dio como resultado un diagrama de

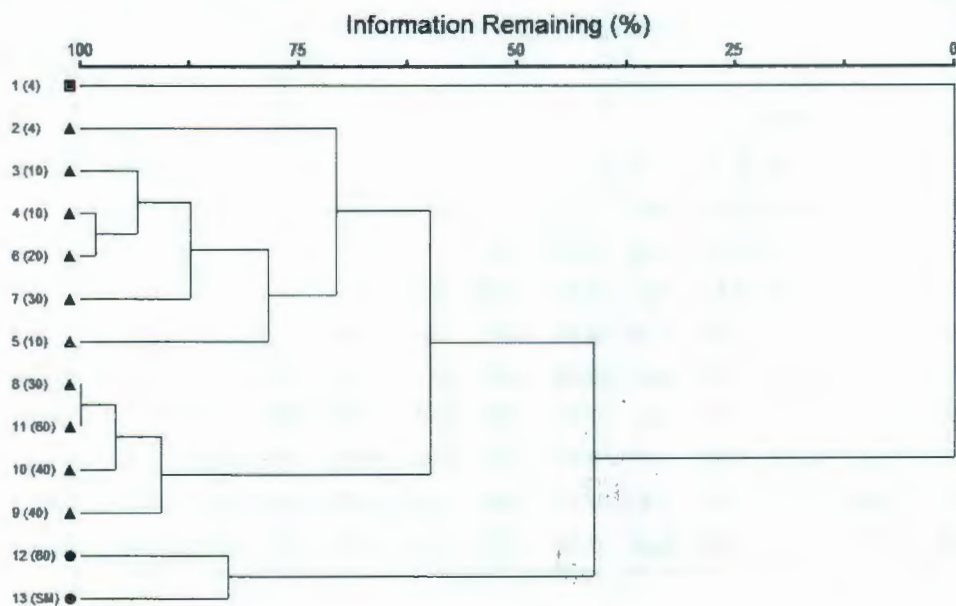


Figura 3. Dendrograma obtenido con los índices de valor de importancia con el método de Ward y la función objetiva de Wishart. Los números indican los sitios muestreados con su edad de sucesión entre paréntesis. Figuras iguales indican que se encuentran dentro del mismo grupo. SM = selva madura.

ordenación (Figura 4) en el que el coeficiente de determinación r^2 indica que el Eje 1 representa el 43.7% de la varianza y el Eje 2 representa el 21.6%.

El análisis de ordenación NMS muestra una tendencia de agrupamiento similar a lo observado en el análisis de clasificación al identificar los grupos, asociando de igual forma los sitios de acuerdo a su edad de sucesión, donde el sitio más joven (sitio 1) y el maduro (sitio 13) junto con uno de 60 (sitio 12) quedan más separados entre sí y del resto. En el eje 1 se observa el agrupamiento de los sitios por la edad de sucesión, aunque los sitios 7

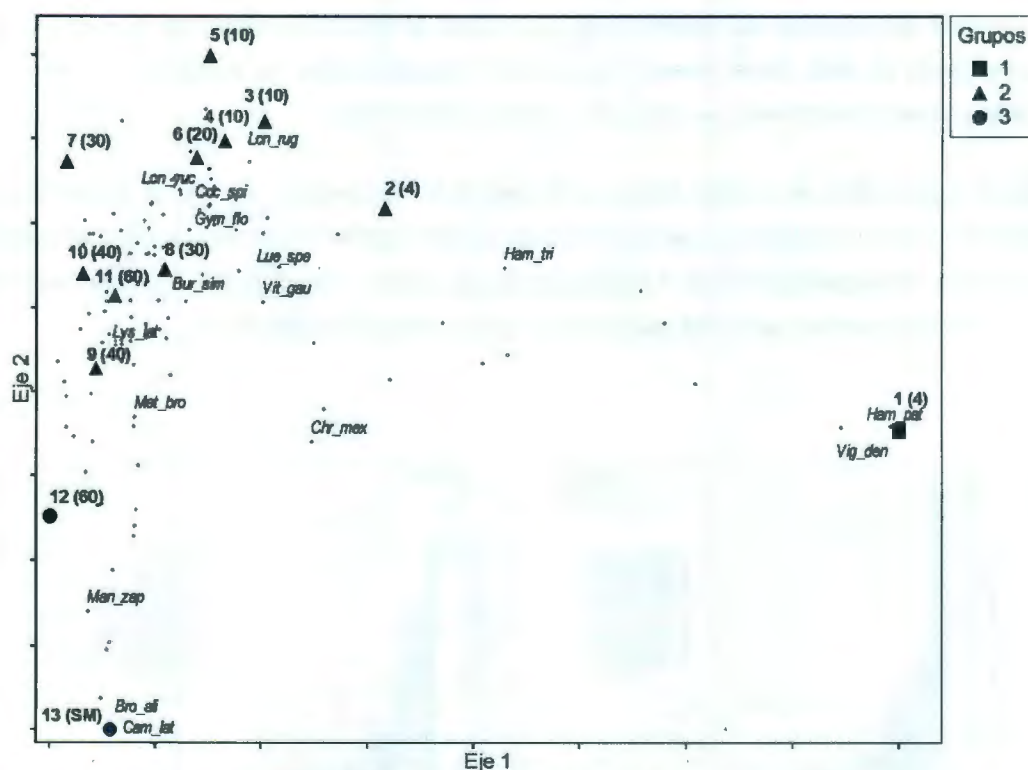


Figura 4. Diagrama de ordenación resultado del análisis NMS con los tres grupos obtenidos del dendrograma. Los números representan a los sitios y la edad de sucesión está entre paréntesis. SM = Selva madura. Figuras iguales indican un mismo grupo.

Claves de las especies: Bro_al (*Brosimum alicastrum*), Bur_sim (*Bursera simaruba*), Cam_lat (*Cameraria latifolia*), Chr_mex (*Chrysophyllum mexicanum*), Coc_spi (*Coccoloba spicata*), Gym_flo (*Gymnopodium floribundum*), Ham_pat (*Hamelia patens*), Ham_tri (*Hampea trilobata*), Lon_rug (*Lonchocarpus rugosus*), Lon_yuc (*Lonchocarpus yucatanensis*), Lue_spe (*Luehea speciosa*), Lys_lat (*Lysiloma latisiliquum*), Man_zap (*Manilkara zapote*), Met_brow (*Metopium brownei*), Vig_den (*Viguiera dentata*) y Vit_gau (*Vitex gaumeri*).

y 9 (30 y 40 años respectivamente) quedan fuera de esta relación, quedando más cercanos al sitio 11 (60 años). En cambio, el eje 2 separa a los sitios 1, 12 y 13 del resto, principalmente por la baja densidad de individuos y la dominancia de pocas especies que los caracteriza, aunque en cuestión de similitud florística no sean tan disímiles.

Índice de valor de importancia

En las gráficas se puede observar el índice encontrado para cada especie ordenado de mayor a menor, y además, se incluye únicamente el nombre de las primeras diez especies que tuvieron los valores más altos para un mejor acomodo de la información presentada en ellas. En el Anexo II se pueden consultar todas las especies en cada uno de los sitios de muestreo y su respectivo valor de este índice.

En el primer sitio de 4 años fueron 9 las especies dominantes de las 27 encontradas, siendo *Hampea trilobata* la que contribuyó en mayor medida, mientras que en el segundo, que tuvo más especies, fueron 13 las dominantes, donde *Vitex gaumeri*, *Piscidia piscipula* y *Guettarda combsii* fueron las que tuvieron valores más altos (Figura 5).

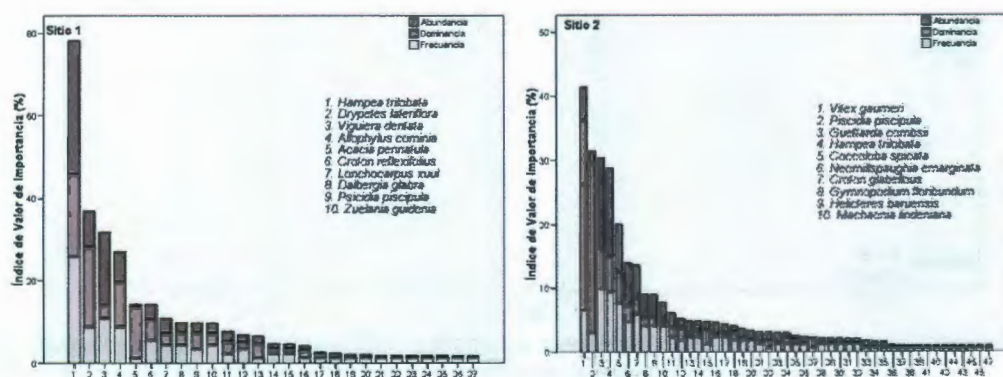


Figura 5. Especies dominantes en los sitios de 4 años de abandono.

En los sitios de 10 años fueron 13, 14 y 11 las especies dominantes; en uno de ellos destacó *H. trilobata*, junto con *Diospyros yucatanensis* y *Coccoloba spicata*, que de igual manera presentó uno de los índices más altos en el otro sitio, junto con *Caesalpinia gaumeri*, *Lonchocarpus xuul* y *L. rugosus*, aquí también sobresalió *Sabal yapa* debido al aporte de su dominancia por su área basal, y en el tercero de nuevo *C. gaumeri* y *L. rugosus*, al igual que *Guettarda combsii*. En el de 20 años fueron 15 las especies dominantes, destacando *Piscidia piscipula* y *Diospyros yucatanensis* (Figura 6). Los dos sitios con 30 años tuvieron diferencias en las especies dominantes: uno tuvo 23 y el otro 19; en el primero las más importantes fueron *Lonchocarpus xuul* y *D. yucatanensis*, mientras que en el otro fue *Lysiloma latisiliquum*, quien dominó debido al aporte por del área basal. En un sitio de 40 años, *L. latisiliquum* y *Metopium brownei* fueron las que aportaron más, sobre todo por el área basal, y en total fueron 24 especies dominantes, mientras que en el otro de igual forma fue *L. latisiliquum*, además de *Psidium sartorianum*,

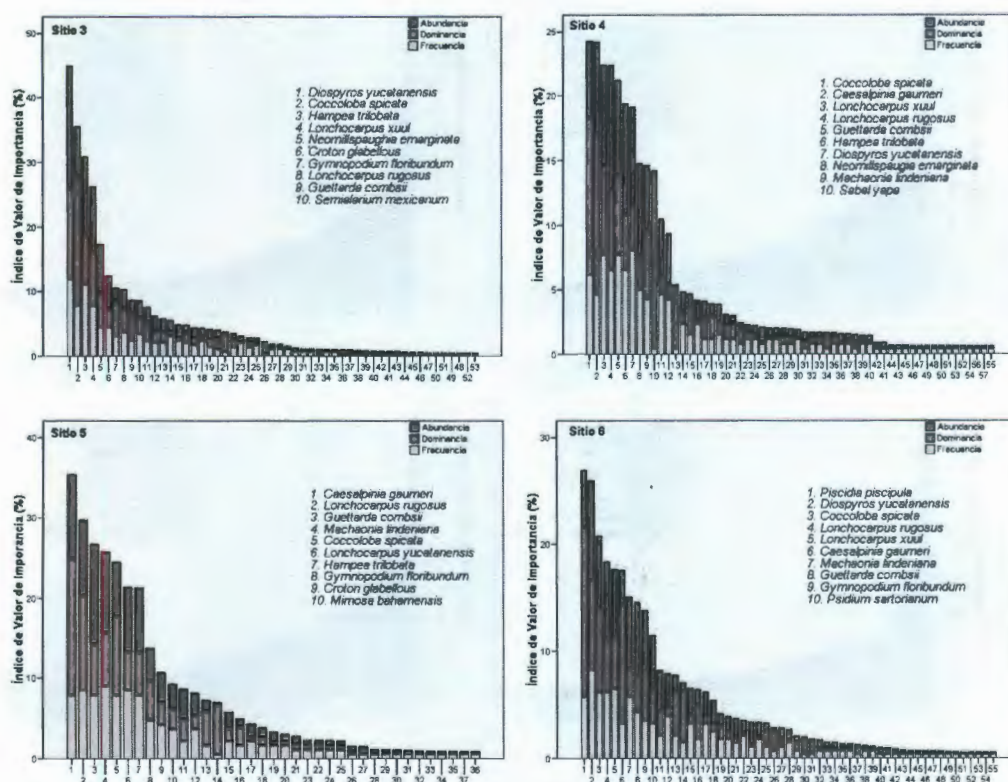


Figura 6. Especies dominantes en los sitios de 10 y 20 años de abandono. Los sitios 3, 4 y 5 tienen 10 años, y el sitio 6 tiene 20 años.

Capítulo II

Caesalpinia gaumeri, *Piscidia piscipula*, *Coccoloba spicata* y *Bursera simaruba*, siendo 22 especies las dominantes (Figura 7).

De igual forma en el primer sitio de 60 años, *L. latisiliquum* resultó dominante, destacando de las otras 23 especies que resultaron dominantes, y en el otro fue *Manilkara zapota*, *Metopium brownei*, *Croton glabellus* y nuevamente *L. latisiliquum* con 17 especies dominantes (Figura 8). El sitio con mayor edad fue distinto al resto porque sólo tuvo 17 especies dominantes, con *M. zapota* la que contribuyó de mayor manera, seguida de *M. brownei* y *Gymnanthes lucida* (Figura 8).

En la mayoría de las especies, la abundancia, la dominancia (área basal) y la frecuencia de aparición en los transectos aportaron de igual manera al índice; sin embargo, en

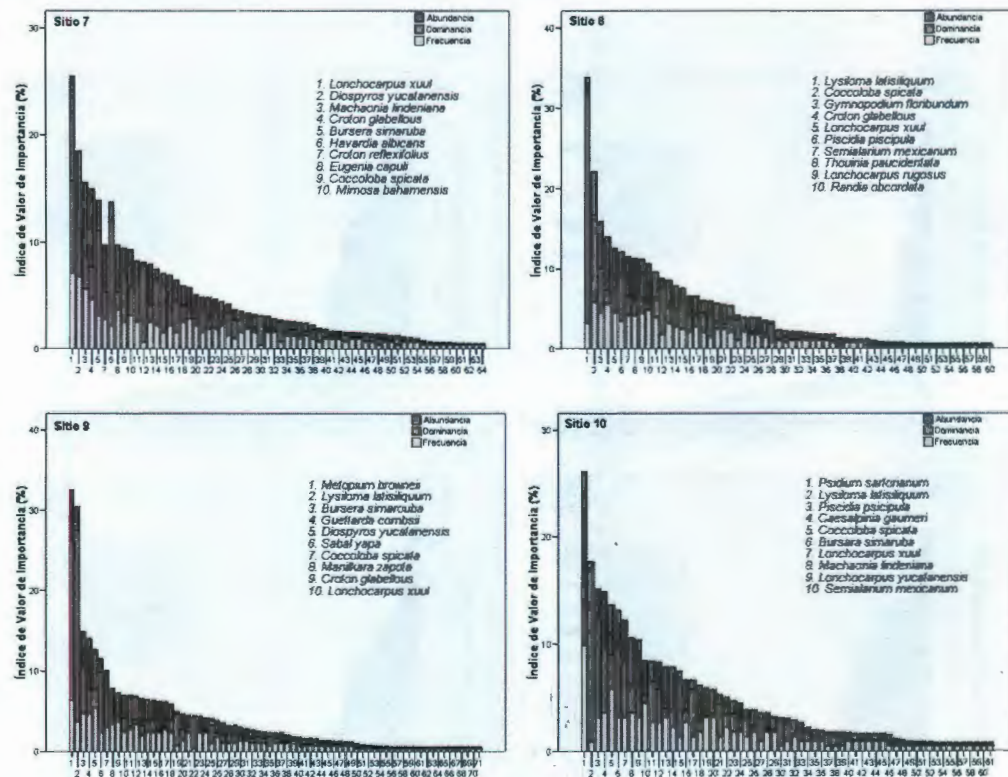


Figura 7. Especies dominantes en los sitios de 30 y 40 años de abandono. Los sitios 7 y 8 tienen 30 años, y los sitios 9 y 10 tienen 40 años.

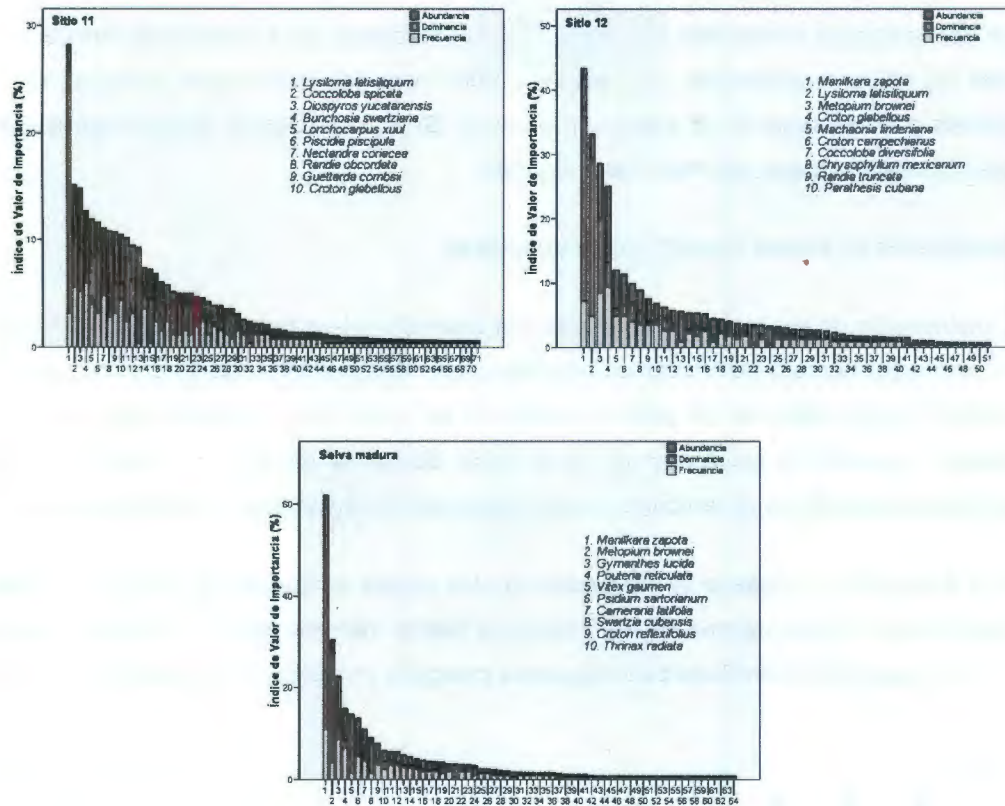


Figura 8. Especies dominantes en los sitios de 60 años de abandono y en la selva madura. Los sitios 11 y 12 tienen 60 años.

ciertos casos esto no sucedió. En los sitios que *Sabal yapa* y *Lysiloma latissiliquum* fueron una de las especies dominantes fue debido a su aportación por el área de sus tallos, más que por la frecuencia de aparición. *Metopium brownei*, *Bursera simaruba* o *Coccoloba spicata* también tuvieron el mismo comportamiento.

A medida que aumentó la edad, el número de especies ecológicamente importantes de igual forma lo hizo. De ser sólo nueve en uno de los sitios más jóvenes, destacando *Hampea trilobata*, llegó hasta más de 20 en los de 40 y 60 años; por el contrario, el sitio con mayor edad sólo tuvo 17 especies dominantes, siendo *Manilkara zapota* la que presentó el valor más alto. De acuerdo a esta cronosecuencia y los índices de valor de importancia de las especies se registró un cambio en la dominancia de las especies: pasó de unas pocas especies en el sitio joven a varias las que dominaron en las edades

intermedias, para finalizar de nuevo en unas pocas en la selva madura, diferentes de las que dominaron en el sitio más joven. Por lo tanto, el reparto de la dominancia fue desigual entre los sitios muestreados. Sin embargo, hubo especies dominantes comunes en las distintas edades, tales como *Metopium brownei*, *Guettarda combsii*, *Bursera simaruba* o *Lonchocarpus rugosus*, por mencionar algunas.

Distribución de clases diamétricas y de alturas

La distribución de las clases diamétricas con respecto a la edad (Figura 9) muestra que hay un mayor número de individuos con diámetros no mayores a los 15 cm en todas las edades. En los sitios de 20 años en adelante se registraron individuos de tallas más grandes y el sitio de selva madura es el único donde se registraron todas las clases, aunque también allí se observó una mayor proporción de individuos de tallas pequeñas.

En la Figura 10 se muestra la distribución de las clases de las alturas. En los dos sitios más jóvenes la gran mayoría de los individuos fueron menores de 5 m; los tres sitios de 10 años registraron individuos de la siguiente categoría (entre 6 y 10 m); en el de 20 años

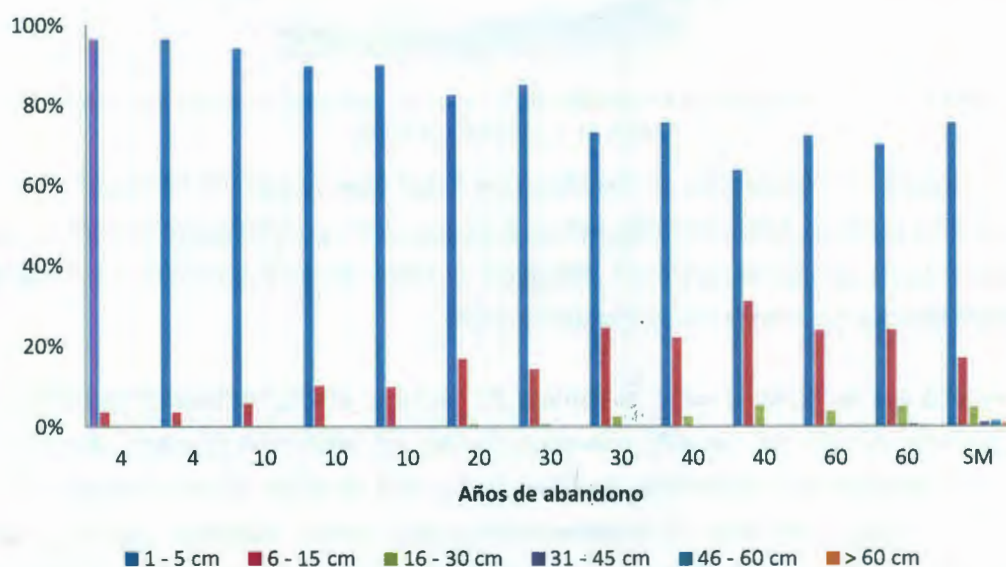


Figura 9. Distribución de los diámetros representados en porcentaje de todos los individuos encontrados en los sitios. SM = selva madura.

y los dos de 30 años incluyeron a la siguiente (de 11 a 15 m); en los sitios de 40 y de 60 años se registraron individuos de la siguiente categoría (16 a 20 m); y finalmente en la selva madura (de más de 60 años) fue la única en donde se encontraron las seis clases. En cada uno de los sitios la clase más pequeña (menor a 5 m) fue la que mostró mayor porcentaje en todos ellos. Los árboles más grandes (mayores a 20 m) fueron más comunes en los tres sitios con más tiempo de sucesión; los dos de 60 años y la selva madura.

La distribución de diámetros y de alturas presentó una curva de frecuencia de tipo *J* invertida en los dos sitios con más años en sucesión y en el sitio maduro. Las clases más pequeñas fueron las más frecuentes y conforme aumentó la edad de los sitios se registró el resto de las clases; siendo el remanente de selva madura el único en el que se presentaron todas las categorías. En estos histogramas (Figura 9 y 10) se puede observar el desarrollo sucesional de los individuos de la Reserva en términos de la frecuencia de árboles en diferentes categorías de tamaños.

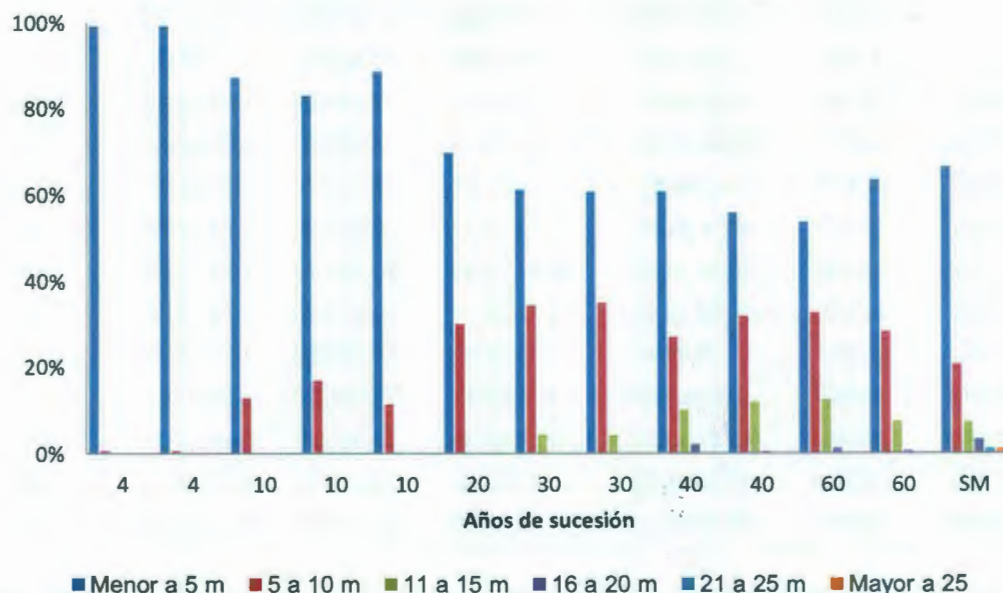


Figura 10. Distribución de las alturas representadas en porcentaje de todos los individuos encontrados en los sitios. SM = selva madura.

Capítulo II

Patrones sucesionales de estructura

Todos los atributos estructurales, excepto la densidad de individuos, mostraron una relación positiva con la edad del sitio, pero cada uno presentó una relación diferente con el tiempo de sucesión. El Cuadro 4 muestra la media y la desviación estándar ($\pm$ DE) de la altura del dosel, la altura promedio y la cobertura promedio, así como el área basal, la cobertura total y la densidad en cada uno de los sitios de muestreo con su respectiva edad de sucesión. También se incluyen los valores del sitio 13, los cuales sirvieron para el ajuste de los modelos no lineales. Los resultados de los ajustes de los modelos no lineales se encuentran en el Anexo III.

Cuadro 4. Atributos estructurales de cada uno de los sitios con su edad de sucesión entre paréntesis. Se muestra la media y la desviación estándar de la altura del dosel, de la altura promedio y de la cobertura promedio. Se muestra el valor total de la densidad, de la cobertura y del área basal. SM = Selva madura.

Sitios de muestro (edad)	Densidad (ind/ha)	Altura de dosel (m) ($\pm$ DE)	Altura promedio (m) ($\pm$ DE)	Cobertura (m ² /ha)	Cobertura promedio (m ²) ($\pm$ DE)	Área basal (m ² /ha)
1 (4)	3,140	4.58 $\pm$ 0.38	2.97 $\pm$ 0.82	7,594.49	2.53 $\pm$ 3.63	13.83
2 (4)	5,320	4.44 $\pm$ 1.34	2.96 $\pm$ 0.88	9,429.49	1.77 $\pm$ 2.33	7.06
3 (10)	12,380	6.25 $\pm$ 0.71	3.95 $\pm$ 1.11	17,424.69	1.43 $\pm$ 2.47	4.83
4 (10)	8,700	6.02 $\pm$ 0.57	4.15 $\pm$ 1.13	23,761.91	2.74 $\pm$ 2.99	17.54
5 (10)	5,980	6.00 $\pm$ 0.55	4.01 $\pm$ 1.07	17,139.74	2.88 $\pm$ 2.80	11.20
6 (20)	10,140	8.50 $\pm$ 0.99	4.73 $\pm$ 1.77	22,511.24	2.24 $\pm$ 2.87	22.33
7 (30)	11,120	10.67 $\pm$ 1.45	5.24 $\pm$ 2.43	24,952.73	2.27 $\pm$ 3.68	21.39
8 (30)	8,300	10.24 $\pm$ 1.62	5.17 $\pm$ 2.38	30,217.25	3.76 $\pm$ 5.47	31.36
9 (40)	8,640	13.79 $\pm$ 1.83	5.85 $\pm$ 3.41	22,570.93	3.34 $\pm$ 6.20	28.52
10 (40)	5,960	13.03 $\pm$ 1.45	5.98 $\pm$ 3.31	29,699.20	5.03 $\pm$ 6.46	35.61
11 (60)	7,040	13.27 $\pm$ 1.77	6.10 $\pm$ 3.34	23,925.11	3.46 $\pm$ 5.45	28.91
12 (60)	5,960	12.20 $\pm$ 1.80	5.32 $\pm$ 2.99	25,316.84	4.28 $\pm$ 6.12	34.94
13 (SM)	5,680	17.79 $\pm$ 5.35	5.74 $\pm$ 4.89	47,754.56	8.68 $\pm$ 12.90	54.54

El sitio de selva madura tuvo una altura del dosel de 17.79 m ($\pm$ 5.35) y los sitios más jóvenes de 4.58 ($\pm$ 0.38) y 4.44 ($\pm$ 1.34). La desviación estándar fue ampliándose con respecto a la edad de sucesión; en los sitios más jóvenes dominaban individuos de

tamaños similares, por tanto, la dispersión de los datos fue menor; caso contrario en los sitios con más tiempo de sucesión, donde se encontraron individuos de todas las clases de alturas (Cuadro 4), ampliándose así la dispersión. El modelo III, que predice un comportamiento asintótico sin alcanzar el valor de referencia, tuvo el mejor ajuste para la altura del dosel ($R^2=0.966$, $P<0.05$) (Figura 11).

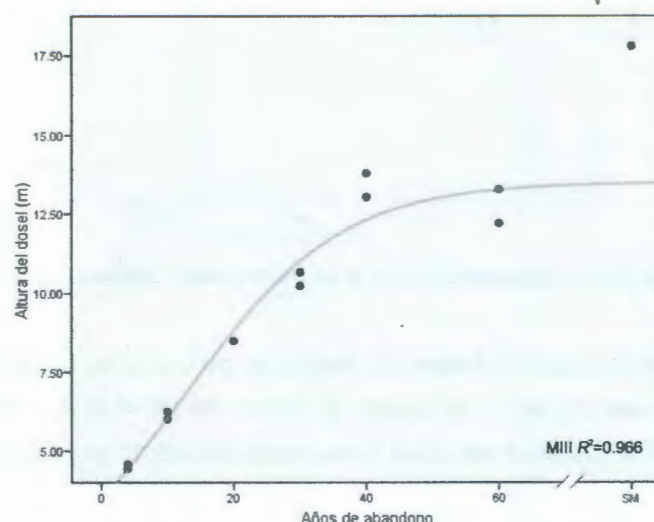


Figura 11. Trayectoria de recuperación la altura del dosel. Modelo III. SM= selva madura.

La altura promedio se ajustó al modelo II ($R^2=0.941$, $P<0.05$) (Figura 12). La dispersión de los datos, al igual que la de la altura máxima, presentó un aumento con la edad del sitio, pero estas diferencias fueron menos marcadas. Los sitios de reciente abandono tuvieron una altura promedio de 2.97 m (± 0.82) y de 2.96 (± 0.88), y el sitio maduro fue de 5.74 (± 4.89).

El área basal mostró un aumento con respecto a la edad del sitio y el modelo III fue el que se ajustó mejor ($R^2=0.823$, $P<0.05$) a los datos (Figura 13). El valor mínimo fue de 13.83 y el máximo de 54.54 m²/ha, sin existir una variación en la distribución de los datos tan alta como en el caso de las alturas, ya que únicamente se encontraron individuos de varias clases diamétricas en la categoría de mayor edad de sucesión (Figura 9).

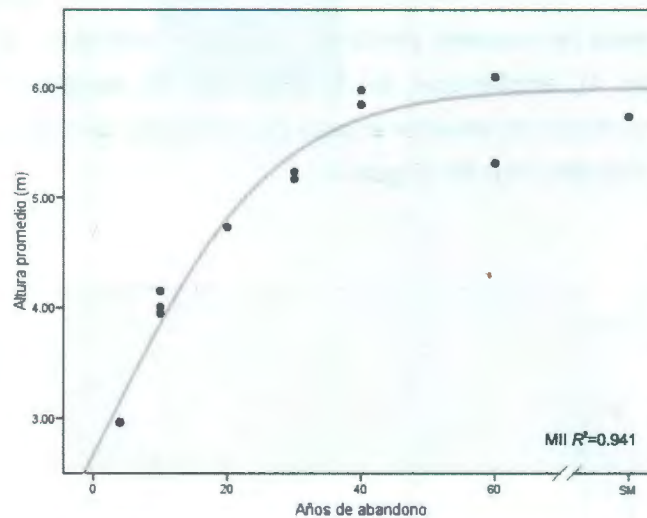


Figura 12. Trayectoria de recuperación de la altura promedio. Modelo II. SM = selva madura.

La cobertura total (la suma de todas las coberturas de todos los individuos) aumentó de acuerdo con la edad del sitio y se ajustó al modelo III ($R^2=0.843$, $P<0.05$) (Figura 14). Varió de 7,594.49 m²/ha en el sitio más joven, hasta 23,925.11 en el de 60 años, y el sitio

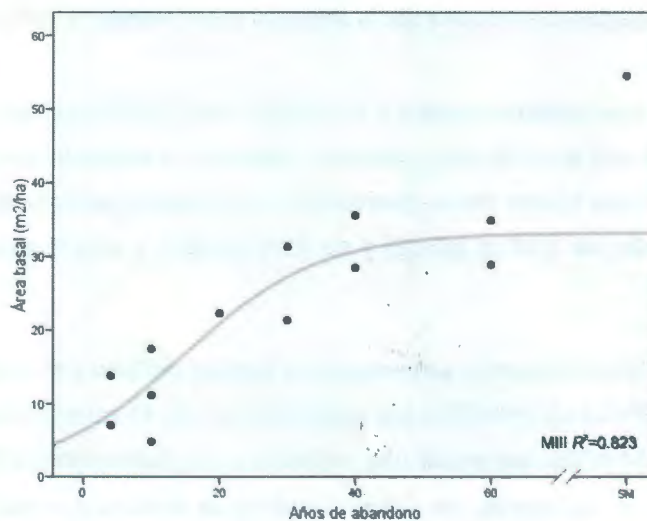


Figura 13. Trayectoria de recuperación del área basal. Modelo III. SM = selva madura.

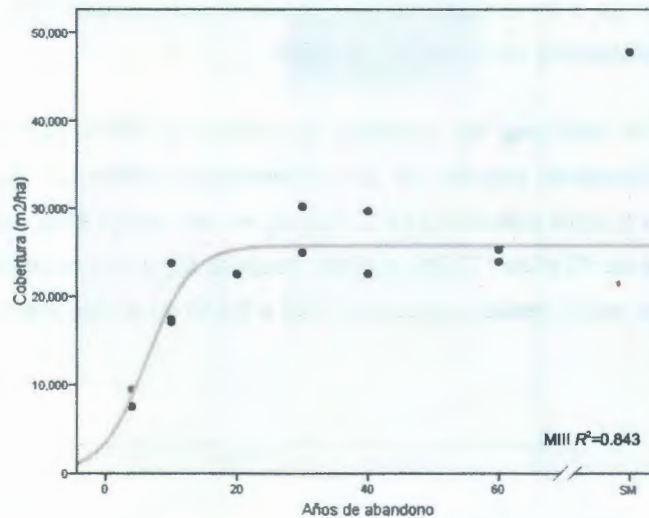


Figura 14. Trayectoria de recuperación de de la cobertura. Modelo III. SM = selva madura.

de selva madura tuvo 47,754.56 m²/ha en total. De igual modo, la cobertura promedio de los individuos se ajustó al modelo III ($R^2=0.524$, $P<0.05$) (Figura 15). La menor cobertura fue de 1.43 m² (± 2.47) para 10 años, mientras que en los sitios de 60 años fue de 3.46 m²

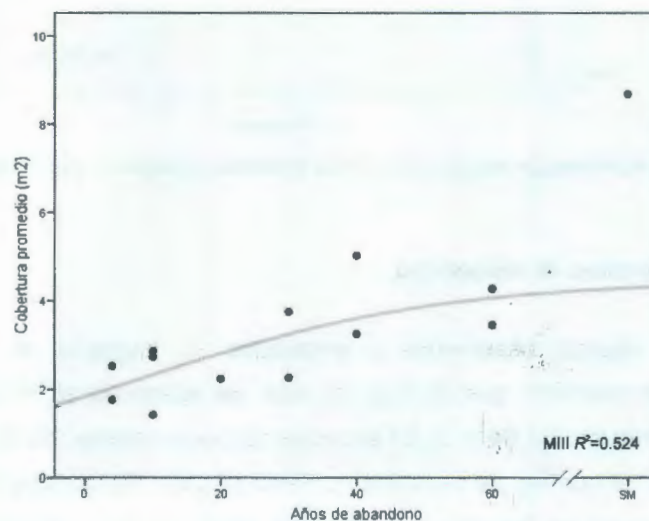


Figura 15. Trayectoria de recuperación de la cobertura promedio. Modelo III. SM = selva madura.

(± 5.45) y 4.28 (± 6.12), y en la selva madura de 8.68 (± 23.21); conforme se incrementa la edad del sitio, la dispersión de los datos aumenta.

Los valores de la densidad se ajustaron al modelo V ($R^2=0.564$, $P<0.05$), el cual representa un incremento seguido de un decremento a diferentes tasas. La densidad incrementó desde el valor más bajo (3,410 ind/ha) en uno de los sitios más joven hasta un máximo en el sitio de 10 años (12,380 ind/ha), después siguió un decremento marcado en los sitios de mayor edad, desde valores de 8,700 a 5,680 en el sitio maduro (Figura 16).

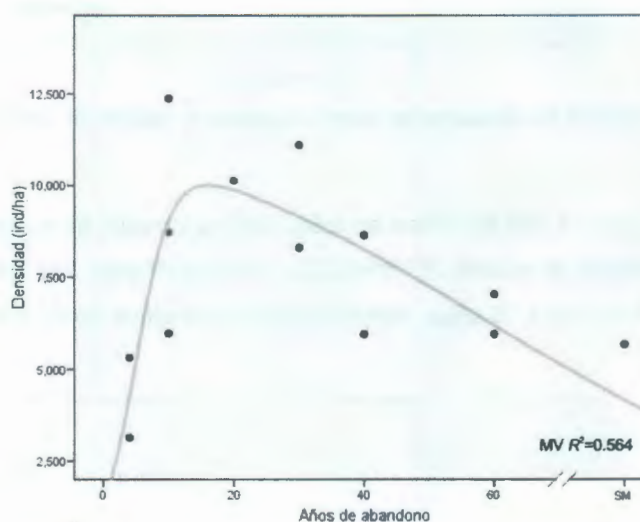


Figura 16. Trayectoria de recuperación de la densidad. Modelo V. SM = Selva madura.

Patrones sucesionales de diversidad

Los valores de riqueza observados y esperados se ajustaron al modelo II, que corresponde a un aumento que alcanza el valor de referencia ($R^2=0.605$ y $R^2=0.441$, $P<0.05$), con un máximo de 64 y de 88 especies respectivamente. Conforme aumentó la edad de los sitios, el número de especies aumentó (Figura 17), aunque la mayor riqueza observada se registró en los sitios de 40 y 60 años, mientras que la mayor riqueza esperada correspondió a un sitio de 60 años y la selva madura. El índice de diversidad y el de equidad también se ajustaron al modelo II ($R^2=0.662$ y $R^2=0.382$ respectivamente,

$P < 0.05$), y ambos mostraron un aumento con la edad del sitio presentando un máximo en el sitio 9 de 40 años de sucesión (Cuadro 5 y Figuras 18). Los resultados de los ajustes de los modelos no lineales se encuentran en el Anexo III.

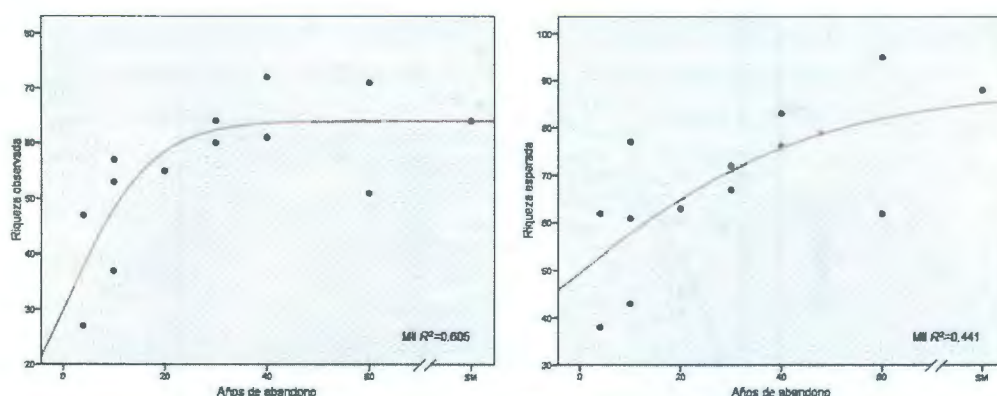


Figura 17. Trayectoria de recuperación de la riqueza de especies. Riqueza observada (izquierda). Riqueza esperada (derecha). Modelo II. SM = selva madura.

Cuadro 5. Atributos de diversidad de cada uno de los sitios con su edad de sucesión entre paréntesis.

Sitio de muestro (edad de sucesión)	Riqueza observada (S)	Riqueza esperada	Índice de diversidad (H')	Índice de equidad (J')
1 (4)	27	38	2.41	0.73
2 (4)	47	62	3.22	0.84
3 (10)	53	61	3.02	0.76
4 (10)	57	77	3.25	0.80
5 (10)	37	43	2.96	0.82
6 (20)	55	62	3.35	0.84
7 (30)	64	72	3.59	0.86
8 (30)	60	67	3.59	0.88
9 (40)	72	83	3.79	0.89
10 (40)	61	76	3.61	0.88
11 (60)	71	95	3.73	0.87
12 (60)	51	62	3.45	0.88
13 (Madura)	64	88	3.50	0.84

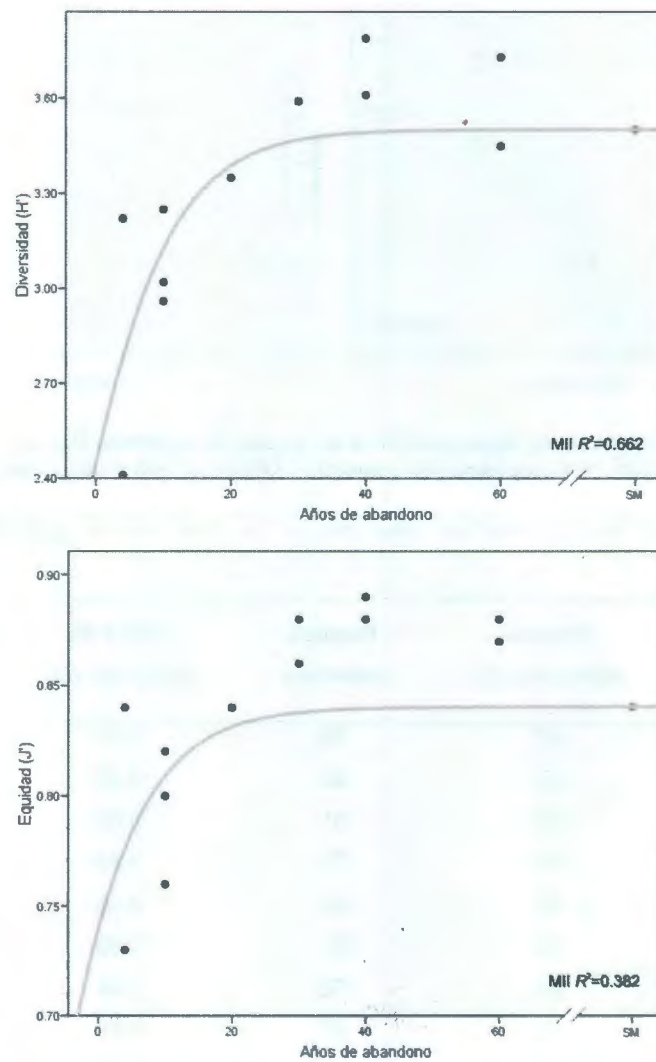


Figura 18. Trayectoria de recuperación de la diversidad (imagen superior) y de la equidad (imagen inferior). Modelo II. SM = selva madura.

DISCUSIÓN

La primera predicción menciona que se espera que la composición, la estructura y la diversidad de la vegetación secundaria converjan hacia los valores del sitio maduro. Según la similitud de las especies, se observó que los valores aumentan conforme avanza la sucesión, aunque los sitios jóvenes fueron distintos a la selva madura. De acuerdo a los modelos no lineales, la diversidad tiende a alcanzar los valores del sitio de referencia, mientras que la estructura tiende a recuperarse, pero sin alcanzar los valores de la selva madura.

Composición de especies

Aunque determinar la riqueza total de especies de El Zapotal no fue un objetivo de este estudio, las 154 especies encontradas en los sitios muestreados superan a las 111 que se tenían registradas en el listado florístico preliminar de la Reserva (González-Iturbe y Tun-Dzul, 2004). Independientemente de la edad del sitio, la familia Fabaceae fue la más abundante y la más rica en especies; lo que coincide con lo reportado para la reserva (González-Iturbe y Tun-Dzul, 2004) y en otros tipos de vegetación de la Península de Yucatán (Flores-Guido, 2001). Esta familia es la más representativa del paisaje de la región y se puede observar en áreas en diferente edad de sucesión (Gómez-Pompa, 1971), como en este tipo de vegetación secundaria derivada de la actividad ganadera.

La modificación de la vegetación por alguna actividad antropogénica trae como consecuencia un cambio en la composición de especies (Molina Colón y Lugo, 2006). Varios estudios de cronosecuencia han estimado que el tiempo para su recuperación puede ser de 80 a 100 años (Denslow y Guzman, 2000; Rivera y Aide, 1998; Aide *et al.*, 1996; Saldarriaga *et al.*, 1988). Los resultados de la similitud florística entre los sitios estudiados en este trabajo indican que hay una recuperación de la composición florística. De acuerdo al índice de Sorensen, la similitud de especies con respecto al sitio maduro fue de un poco más de la mitad con respecto a los de 60 años (los más cercanos en edad), y más de la tercera parte, empleando el de Bray-Curtis. Ambos índices muestran que la selva madura contiene una porción de especies que aún no se han establecido en los sitios con menos tiempo de abandono, sin embargo, también se observó un aumento en este porcentaje de similitud, desde los sitios de reciente abandono hasta los de 60

años. En una selva húmeda con pastizales como uso del suelo previo, la composición en sitios con 60 años de sucesión, de igual manera que en este trabajo fue diferente al sitio maduro tomado como referencia (Aide *et al.*, 1996).

El uso de dos índices de similitud en este trabajo muestra que hay una clara diferencia en los resultados encontrados. La sola presencia o ausencia de una especie puede hacer que exista una mayor o menor proporción de especies compartidas. Sin embargo, al considerar el número de individuos, las diferencias pueden ser mayores, mostrando que es importante considerar la abundancia de las especies. Aunque ambos índices muestran un patrón similar, fue más marcado el de Bray-Curtis: el sitio más joven presenta los valores más bajos, aun comparado con el otro de la misma edad, y el sitio 13 (selva madura) también tiene porcentajes bajos comparado con los demás. Igualmente en edades intermedias se presentaron los valores más altos para cada índice empleado.

Aunque la composición de especies no fue enteramente similar al sitio maduro, hay un alto porcentaje de especies compartidas entre los sitios de edades intermedias (10-40 años). El índice de similitud de Sorensen mostró que entre el 60-70% de las especies son comunes entre ellos. De igual manera, Mizrahi *et al.* (1997) reportó que entre dos sitios de selva seca de 12 y 26 años hubo un 73% de especies compartidas y Sánchez-Sánchez *et al.* (2007) encontraron una semejanza florística de hasta el 78% en una selva mediana entre sitios de 15 y 20 años con el mismo tipo de disturbio que este trabajo.

En este estudio no se evaluaron los factores que podrían afectar la recuperación de la composición, pero estos porcentajes se podría explicar en parte por la cercanía entre los sitios muestreados. El porcentaje de similitud entre estados sucesionales tempranos y sitios maduros en selvas secas fue de la mitad de especies en cultivos de henequén (González-Iturbe *et al.*, 2002), de 25% en el caso de la agricultura (Molina Colón y Lugo, 2006) y entre el 20 y 30% en sitios usados para la ganadería (Leirana-Alcocer *et al.*, 2009; Romero-Duque *et al.*, 2007). Esto mismo se ha observado en selvas húmedas con índices por debajo del 30% entre la vegetación secundaria y los sitios maduros (Guariguata *et al.*, 1997), o cerca del 45% (DeWalt *et al.*, 2003). A diferencia de este estudio, los sitios muestreados en esos trabajos se localizaron muy distantes entre ellos y con una alta fragmentación del hábitat.

Por su parte, los sitios estudiados en El Zapotal se encuentran a una distancia que no excede los cuatro kilómetros entre ellos y, a su vez, están rodeados de vegetación secundaria en diferentes etapas de sucesión (González-Iturbe y Tun-Dzul, 2004). Se sabe que el aporte de semillas por parte de la vegetación secundaria adyacente se encuentra muy restringido por el espacio, porque a unos cuantos metros de distancia de su origen la densidad de semillas y el número de especies decrece (Muñiz-Castro *et al.*, 2006; Cubiña y Aide, 2001; Zimmerman *et al.*, 2000; Holl, 1999; Aide y Cavelier, 1994), además la exposición de las semillas a depredadores es alta dificultando su establecimiento (Cubiña y Aide, 2001; Holl y Lulow, 1997; Quintana-Ascencio *et al.*, 1996). Como los sitios muestreados se encuentran rodeados de vegetación secundaria (González-Iturbe y Tun-Dzul, 2004), el aporte de semillas podría ayudar a explicar los valores altos de similitud.

La fragmentación y la pérdida del hábitat son efectos de las actividades antropogénicas que amenazan la conservación de la biodiversidad (Santos y Tellería, 2006; Fahrig, 2003; Wilcox y Murphy, 1985). Los efectos negativos sobre la biodiversidad (Santos y Tellería, 2006; Saunders *et al.*, 1991) se deben al aumento del número de parches de menor tamaño, a su aislamiento y a los efectos de borde (Fahrig, 2003). En la zona nororiental de la Península de Yucatán, donde se encuentra El Zapotal, a nivel de paisaje existe una buena conectividad entre los diferentes mosaicos de vegetación de selva mediana porque no hay estructuras que impidan el flujo de especies (Rodríguez-Reynaga y García-Contreras, 2007). A mayor fragmentación existe un aumento en la distancia entre parches, limitando la capacidad de dispersión de las especies. En este sentido, la ubicación cercana y la conectividad de los sitios favorecen la dispersión de las semillas, ayudando así a explicar el alto porcentaje de similitud en la composición de especies de la Reserva.

En este estudio no se evaluaron los factores que afectan la recuperación de la composición, pero varios de ellos pudieron haberla influenciado. Se sabe que el pastoreo suficientemente intenso permite la colonización exitosa de especies invasoras exóticas (Letcher y Chazdon, 2009; Ruiz *et al.*, 2005; Pettit *et al.*, 1995), provocando la lenta recuperación de la composición. La competencia de las plántulas con los pastos en el potrero limitanta la sobrevivencia de éstas (Holl *et al.*, 2000) y las preferencias de forrajeo del ganado cambian la composición de especies (Fleischner, 1994), ya que las especies

que no son consumidas aumentan su abundancia y dominan el sitio (Nai-Bregaglio *et al.*, 2002; Stern *et al.*, 2002). Por otro lado, los árboles remanentes incrementan la actividad de dispersores, la dispersión de semillas y el establecimiento de especies (Guevara *et al.*, 2005; Guevara *et al.*, 1995), creando mejores condiciones y facilitando la recuperación de la selva (Dockersmith *et al.*, 1999).

En el listado de especies de este estudio no se registraron especies exóticas. Además de acuerdo con la clasificación que usaron Uhl *et al.* (1998) en una selva húmeda en Brasil, la actividad pecuaria que hubo en El Zapotal fue moderada (6-12 años de pastoreo, dos animales por hectárea y sin utilización de maquinaria). En el caso de las prácticas para la obtención de los potreros se sabe que la vegetación fue removida en su totalidad, aunque permanecieron muy pocos individuos de palmas, de las cuales algunas especies son resistentes al fuego, como *Sabal yapa* (Pérez *et al.*, 2005; Orellana, 1992). Así que los árboles remanentes posiblemente no hayan sido importantes en la facilitación de la colonización. La relación entre la dominancia de las especies y el uso forrajero de ellas no sugiere que haya habido un efecto de las preferencias de alimentación del ganado. Analizar con más detalle estos factores ayudaría a entender la recuperación de la composición en el área de estudio.

Valor de importancia y cambio de las dominancias

La segunda predicción plantea que se espera que haya un cambio en las dominancias de las especies a lo largo del proceso de sucesión ecológica como se ha planteado para selvas húmedas. Los cambios en la dominancia de especies en los sitios de estudio en El Zapotal son notables. De acuerdo a los resultados del análisis de agrupación y de ordenación, se pudieron distinguir tres grupos (Figura 3 y 4) con características distintivas que hacen suponer que hay un cambio en la composición y en la dominancia. Además los grupos obtenidos corresponden con los esperados durante el proceso de sucesión ecológica en las selvas húmedas (Finegan, 1996).

El primer grupo, integrado por uno de los sitios más jóvenes, tuvo una dominancia de *Hampea trilobata*, *Viguiera dentata* y *Acacia pennatula*, las cuales son consideradas como especies pioneras; además se encontró una baja riqueza y valores estructurales inferiores a los demás sitios. El segundo grupo está integrado por los sitios entre 10 y 60 años. De

acuerdo con los modelos no lineales, sus valores de diversidad y de estructura se encuentran en la asíntota de la curva, lo que indica que son similares; además tienen una repartición más homogénea de la diversidad, mayores valores de riqueza, con una estructura similar entre ellos y un alto porcentaje de especies en común. Las especies dominantes en este grupo fueron: *Coccoloba spicata*, *Lonchocarpus xuul* y *L. rugosus*, *Guettarda combsii*, *Lysiloma latisiliquum*, *Diospyros yucatanensis*, *Machaonia lindeniana*, *Bursera simaruba* y *Caesalpinia gaumeri*. Este grupo de especies podría corresponder con especies heliófitas o pioneras de larga vida de acuerdo con lo propuesto por Finengan (1996) en las selvas húmedas, y como lo ha reportado también Kennard (2002) en selvas secas. Finalmente el tercer grupo, que incluye al sitio maduro y uno de los de 60 años, está dominado por *Manilkara zapota* y por otras especies típicas de las selvas medianas maduras, como *Thrinax radiata*, *Pouteria reticulata*, *Chrysophillum mexicanum*, las cuales pueden ser consideradas como especies tolerantes a la sombra y de lento crecimiento, así como por las especies más generalistas como *Bursera simaruba*, *Coccoloba diversifolia* o *Lysiloma latisiliquum* (Godínez-Ibarra y López-Mata, 2002). Este grupo presenta una estructura más compleja, como se refleja en la distribución de alturas y diámetros.

El patrón descrito para selvas húmedas neotropicales plantea que el primer cambio de especies ocurre en los primeros tres años de iniciada la sucesión, los siguientes grupos ecológicos en aparecer suelen ser las especies heliófitas, o demandantes de luz; primero colonizan las heliófitas efímeras o pioneras de vida corta y después las heliófitas durables o pioneras de vida larga; ambas son las que típicamente dominan la vegetación secundaria. Durante estos cambios las especies tolerantes a la sombra colonizan el sitio desde las primeras etapas de la sucesión y de manera gradual dominan progresivamente la cuarta y última fase (Finengan, 1996). De acuerdo a los resultados del presente trabajo, las especies dominantes entre los 10 y 60 años son consideradas como heliófitas por Sánchez-Sánchez *et al.* (2007) y Chan-Dzul (2010), tales como *Lonchocarpus xuul* y *L. yucatanensis*, *Bursera simaruba*, *Thevetia gaumeri*, *Lysiloma latisiliquum* y *Nectandra coriacea*, lo que corresponde al segundo grupo de los análisis de ordenación. Mientras que *Manilkara zapota*, *Metopium brownei*, *Pouteria reticulata* y *Vitex gaumeri* son dominantes en el sitio maduro y son consideradas como esciófitas o tolerantes a la sombra por Sánchez-Sánchez *et al.* (2007) y Chan-Dzul (2010), y que están justamente

presentes en el sitio 12 (60 años) y 13 (selva madura), los cuales pertenecen al tercer grupo. Sin embargo, el primer cambio de dominancia de especies en la sucesión secundaria ocurre en los primeros años posterior al abandono (Finegan, 1996) y en este estudio los sitios de menor edad tenían 4 años de sucesión, por lo que es posible que no se hayan registrado algunas otras especies típicas de sitios en la primera etapa de la sucesión. Por lo tanto, se puede decir que la predicción dos se cumple, ya que sí existe un cambio en la dominancia de las especies, y además estos grupos identificados coinciden en buena parte por lo reportado por Finegan (1996) para selvas húmedas y por Kennard (2002) para selvas secas.

El modelo de la composición florística inicial propuesto por Egler (1954) y el de Finegan (1996) plantean que casi todas las especies están presentes desde el inicio de la sucesión ecológica, es decir, que la comunidad varía gradualmente sin un reemplazo total de una comunidad por otra. *Hampea trilobata* fue dominante en los sitios con el menor tiempo de sucesión, y también estuvo presente en sitios de mayor edad, aunque no como especie dominante. Asimismo, *Manilkara zapota* y *Vitex gaumeri*, las cuales son especies típicas de vegetación primaria y que fueron dominantes en la selva madura, presentaron individuos en los sitios de 30 años de sucesión para la primera especie, y en los de 10 años para la segunda. También se reportaron especies generalistas dentro de los sitios muestreados, presentando un valor de importancia considerable independiente de la edad de sucesión, tales como *Coccoloba spicata*, *Guettarda combsii*, *Lorchocarpus rugosus*, *L. xuul*, *Bursera simaruba*, *Lysiloma latisiliquum* y *Caesalpinia guameri*. Durante el recambio de especies, algunas que fueron consideradas como dominantes en determinada etapa del proceso de sucesión suelen también estar presentes en otras edades, mostrando que probablemente no exista un recambio total de las especies, sino un cambio gradual de acuerdo con lo propuesto por Egler (1954) y Finegan (1996) en sus respectivos modelos.

Por otro lado, es posible que muchas especies típicas de la vegetación madura no hayan colonizado aún las áreas con menos tiempo de abandono, ya que suelen tener limitaciones en la dispersión de sus semillas en ambientes perturbados (Martínez-Garza y Howe, 2003). Las especies dominantes en los sitios con más tiempo de sucesión presentan frutos carnosos y zoocoría como síndrome de dispersión: *Manilkara zapota*, *Metopium brownei*, *Vitex gaumeri*, *Dendropanax arboreum* y *Brosimum alicastrum*, así

como los géneros *Spondias*, *Pouteria* y *Simarouba* (Niembro, 1984a, 1984b). Aunque El Zapotal cuenta con mamíferos y aves como potenciales dispersores (Faller-Menéndez, 2007; Faller-Menéndez *et al.*, 2005), las aves no suelen frecuentar pastizales ganaderos abandonados ni alejarse demasiado del sitios con vegetación secundaria (Cardoso da Silva *et al.*, 1996) y los monos tienen densidades altas solamente en sitios sin presencia de disturbio (Sorensen y Fedigan, 2000), lo que podría limitar la dispersión de las semillas de estas especies. Los sitios maduros presentan una similitud florística más baja con los sitios de menor tiempo de sucesión y esta diferencia posiblemente se deba a esta limitación.

En las etapas sucesionales intermedias (30-40 años) pueden estar mezcladas especies pioneras con las de etapas posteriores; conforme avanza el desarrollo de la vegetación, la abundancia de estas especies disminuye por su corta longevidad y son reemplazadas por especies tardías (Finegan, 1996). En este estudio, los índices de valor de importancia no permiten observar un patrón similar en muchas de las especies, porque el muestreo no es lo suficientemente amplio. Para las especies generalistas, el aumento o la disminución del índice no es marcado, como por ejemplo *Psidium sartorianum*, *Lonchocarpus rugosus*, *Bunchosia swartziana*, *Bursera simaruba*, *Machaonia lindeniana*, *Neomillspaughia emarginata* o *Diospyros yucatanensis*. Por el contrario, otras pocas especies sí tuvieron un patrón más marcado, como *Manilkara zapota*, la cual sólo fue dominante en las edades avanzadas de la sucesión, mientras que *Jatropha gaudieri* y *Hampea trilobata* dominaron en las primeras edades.

El grupo dominante de la vegetación secundaria en El Zapotal es el de las heliófitas porque hay una proporción importante de especies de este grupo a lo largo de la cronosecuencia. En este grupo ecológico se ubican muchas especies que son consideradas comerciales (Finegan, 1992), tanto con un uso actual como potencial (Zamora-Crescencio *et al.*, 2009; Sánchez-Sánchez *et al.*, 2007). Dentro de la Reserva hay especies melíferas (*Gymnopodium floribundum*, *Piscidia piscipula*), medicinales (*Jatropha gaudieri*, *Hamelia patens*), forrajeras (*Acacia gaudieri*, *Brosimum alicastrum*), utilizadas como leña o carbón (*Guettarda combsii*, *Metopium brownei*), o para la construcción (*Platimiscium yucatanum*, *Manilkara zapote*). Estas y otras más son ejemplos de especies con un potencial comercial (Peña-Chocarro y Knapp, 2011; Jiménez-Osornio

et al., 2010; Rebollar-Domínguez *et al.*, 2002). Sería aconsejable analizar el valor económico que estas especies en la vegetación secundaria pudieran ofrecer a la población humana.

Patrones sucesionales de estructura

Al analizar conjuntamente los histogramas de la distribución de alturas y de diámetros, se observa que los mayores valores se encuentran en las especies que presentan menor número de individuos y que justamente son las típicas de estados sucesionales avanzados. Las clases mayores fueron registradas en los sitios con mayor tiempo de sucesión. DeWalt *et al.* (2003) reportaron un patrón similar en una selva húmeda, donde las clases diamétricas mayores se incorporan a partir de los 70 años de sucesión, y Saldarriaga *et al.* (1998) encontraron que las clases menores son las que presentan mayor número de individuos.

La distribución de clases diamétricas y de alturas muestra los cambios sucesionales de la estructura de esta selva que ocurrieron después de la actividad ganadera. En áreas donde se practicó la ganadería en una selva seca hubo mayor número de individuos de diámetro pequeño que en la vegetación primaria (sin uso previo aparente) (Stern *et al.*, 2002). En cambio, en las selvas maduras (más desarrolladas) es común encontrar mayor número de clases diamétricas y de alturas (DeWalt *et al.*, 2003), y justamente en este trabajo sólo se presentaron en el sitio tomado como referencia. Si el uso anterior del suelo remueve toda la vegetación, los primeros individuos en recolonizar el sitio serán de tallas pequeñas y con el tiempo darán lugar a una mezcla de individuos de diferentes tamaños, correspondiendo con el patrón encontrado en este estudio.

La altura del dosel, el área basal y la cobertura aumentaron conforme aumentó la edad de sucesión de los sitios. Esto es similar a lo reportado para otros estudios y se encuentra dentro de lo esperado de acuerdo con la tercera predicción. Sin embargo y a diferencia de los atributos de diversidad, la estructura de la vegetación secundaria no alcanzó los valores del sitio maduro, excepto la altura promedio. Esto sugiere que la estructura de esta selva mediana subperennifolia que fue usada para potreros se recupera más lentamente que la diversidad.

Se sabe que la remoción de toda la vegetación y que un uso prolongado como pastizales ganaderos tienen un efecto en la estructura de la vegetación y hacen que las tasas de sucesión sean más lentas (Ferguson *et al.*, 2003; Stern *et al.*, 2002; Reiners *et al.*, 1994), porque necesitan más tiempo para recuperarse estructuralmente (Molina Colón y Lugo, 2006). Las características estructurales tienden a alcanzar los valores de las selvas maduras rápidamente cuando el suelo no ha sido impactado intensamente. Guariguata *et al.* (1997) lo enfatizan con un uso del suelo ligero en sus sitios de muestreo, Molina Colón y Lugo (2006) observaron que la remoción de la vegetación para la construcción de viviendas y terrenos agrícolas tuvo menores valores estructurales en comparación con carboneras abandonadas y Uhl *et al.* (1988) observaron que la altura y la biomasa varían con la intensidad de uso previo del suelo. La ganadería tiene un efecto sobre la estructura de la vegetación (Ferguson *et al.*, 2003; Fleischner, 1994; Debrot y de Freitas, 1993) porque tienden a compactar el suelo (Siepel, 1996), modificar sus propiedades (Pereira *et al.*, 2003) y no permite el establecimiento de las semillas (Sagar y Singh, 2004), provocando una lenta recuperación de la estructura y la composición (Aide *et al.*, 1995; Zimmerman *et al.*, 1995). Esta actividad en El Zapotal puede ser uno de los factores que haya provocado que la estructura aún no alcancen los valores promedio del sitio maduro.

Por otra parte, también hay que tener en cuenta que las condiciones iniciales del suelo suelen ser factores limitantes después de esta actividad (Aide y Cavelier, 1994). En general la capacidad del suelo de recuperar sus funciones estará determinada por el efecto combinado de las propiedades del suelo y el uso previo del suelo (Guariguata y Ostertag, 2002). En este trabajo no se estudiaron las propiedades del suelo ni la historia de uso del suelo, sin embargo, es importante evaluar qué tanto y en qué medida influyen estos factores en el desarrollo de las comunidades vegetales en sucesión y en la recuperación de la estructura, la diversidad y la composición de las selvas secundarias.

De acuerdo a los resultados, la vegetación secundaria tuvo una recuperación de su altura promedio, pero sin alcanzar la altura del dosel. Sin embargo, la distribución de frecuencias de las alturas (Figura 13) muestra que sólo los sitios de más de 60 años presentan todas las clases de altura típicas de la vegetación madura. Esto coincide con lo reportado en un bosque mesófilo de montaña que fue usado para potreros ganaderos en Veracruz, donde la altura del dosel fue alcanzada después que la altura promedio (Muñiz-Castro, 2008).

Por otro lado, se ha encontrado que la recuperación de la altura después de agricultura toma menos tiempo que lo encontrado en El Zapotal; en una selva húmeda toma 25 años (Peña-Claros, 2003) y en una selva seca, 15-20 (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Kennard, 2002).

Además de la altura, el área basal y la cobertura tampoco alcanzaron los valores del sitio maduro. El área basal se recupera aproximadamente entre los 40 y 60 años en selvas húmedas usadas para ganadería (Aide *et al.*, 2000; Aide *et al.*, 1996; Zimmerman *et al.*, 1995). Por el contrario, Peña-Claros (2003) encontró que en sitios usados para la agricultura se recupera cerca de los 25 años. En selvas secas usadas para la agricultura, Kennard (2002) y Lawrence y Foster (2002) encontraron que el área basal se recuperó entre los 23 y 25 años. Por otro lado, Lebrija-Trejos *et al.* (2008) en una selva mucho más seca reportaron que la recuperación ocurrió a los 40 años, debido a que la estructura depende de la disponibilidad de agua (Read y Lawrence, 2003), porque las plantas la necesitan para realizar la fotosíntesis y poder así crecer, y porque también es necesaria para absorber los nutrientes del suelo.

El ajuste de los datos a un determinado modelo va a depender del valor tomado como referencia (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Kennard, 2002); valores bajos indicarían una recuperación rápida, y valores altos, una más lenta. Los valores que se obtuvieron del sitio maduro en el área de estudio y que fueron tomados como referencia para el ajuste de los modelos no lineales a los datos estructurales y de diversidad concuerdan con lo reportado para otras selvas medianas subperennifolias en sitios maduros sin intervención humana aparente, con la excepción del área basal y posiblemente de la cobertura.

El valor tomado como referencia para el ajuste del modelo en el caso del área basal es mayor a lo reportado para otras selvas, por consiguiente se ve un contraste en su recuperación. El sitio maduro tuvo un área basal de 55 m²/ha, valor que se encuentra por encima de los reportados (30 - 45 m²/ha) para algunas selvas medianas (Chan-Dzul, 2010; Godínez-Ibarra y López-Mata, 2002; Godínez-Ibarra, 2000) e incluso para algunas selvas húmedas (35 - 40 m²/ha) (Maldonado-Sánchez y Maldonado-Mare, 2010; Aide *et al.*, 2000; Bongers *et al.*, 1988). Esta diferencia pudiera deberse a que se registraron individuos de *Manilkara zapota* y de *Metopium brownei* con diámetros mayores a los 30

cm e individuos emergentes con más de 20 m de altura de *Manilkara zapota*, *Metopium brownei* y *Vitex gaumeri*, lo que corresponde a sitios que no han sido perturbados, como lo reporta Zamora-Crescencio *et al.* (2008) en una selva mediana en Yucatán. Estas especies son de lento crecimiento, por lo que quieren mucho tiempo para alcanzar esas tallas, lo cual concuerda con esta interpretación.

En este estudio, la altura del dosel no alcanzó la altura tomada como referencia en el sitio maduro (18 m $\pm$ 5.35), aunque esta altura coincide con la reportada en selvas medianas subperennifolias en la Península de Yucatán, las cuales presentan con un rango de 15 a 20 m (Flores-Guido *et al.*, 2010). Por el contrario, el área basal en el sitio maduro sobrepasó los valores encontrados en otros sitios con el mismo tipo de vegetación. Por lo tanto, el ajuste del modelo es más confiable en el caso de la altura del dosel que en el caso del área basal, puesto que el valor de referencia utilizado parece ser más representativo de este tipo de selva en el caso de la altura que en del área basal. En cuanto a la cobertura de las copas, no fue posible indagar al respecto por la ausencia de reportes de los valores en sitios de selvas conservadas. Sin embargo, considerando que la cobertura está directamente relacionada con el área basal (Cade, 1997), se esperaría que al igual que el área basal, sea superior al de otras selvas medianas subperennifolias.

Es importante señalar que la escasa representatividad de vegetación madura fue una limitación para realizar las comparaciones de las trayectorias de recuperación de los atributos. Sólo se tuvo un sitio de referencia, el cual influye en los datos y marca la diferencia entre la selección del mejor modelo. El remanente de vegetación madura dentro de El Zapotal no presenta una estructura similar a las de los sitios de muestro de acuerdo con los histogramas (Figura 9 y 10) y los modelos de cada variable estructural. La información que se tiene por parte de los pobladores locales indica que ese sitio nunca fue derribado para la introducción de ganado. El conocimiento de actividades previas en la zona está fuera del alcance de este estudio, pero el tiempo transcurrido sin aparente intervención humana hace que se lo pueda considerar como un sitio de referencia de las selvas medianas de la zona de estudio.

De igual forma, también es necesario tomar en cuenta el posible efecto de las actividades humanas como la extracción de chicle del zapote (*Manilkara zapota*) en esta zona, lo cual

podría haber promovido la permanencia y desarrollo de esta y quizás de otras especies. Los árboles maduros de esta especie se reconocen por las cicatrices diagonales en el tronco, que son las incisiones hechas por los recolectores de chicle (Flora Mesoamericana) (<http://www.tropicos.org/Project/FM>), como se observó durante la realización de los muestreos de vegetación. Si los individuos del zapote hubieran sido aprovechados para esta actividad, evidentemente seguirían su desarrollo y alcanzarían tallas muy grandes (Pennington, 1991). Por lo tanto, los valores estructurales estarían en función de estos individuos con esas características, presentando así alturas, coberturas y áreas basales considerablemente elevadas, provocando que los valores de la vegetación secundaria aparentemente no alcanzaran estos valores del sitio maduro de acuerdo a los ajustes de los modelos.

Para finalizar con los atributos estructurales, es necesario decir que la trayectoria de la densidad coincide con la cuarta predicción; un aumento en los primeros años alcanzando un máximo a los 10 años, y después hay una disminución hasta llegar al valor encontrado en el sitio con mayor edad. Este patrón se explica porque en los suelos recién abandonados existe una disponibilidad de espacio, por lo que se pueden establecer muchos individuos de tamaño pequeño (Rivera y Aide, 1998); después de ello, por la acumulación de biomasa durante la sucesión (Silver *et al.*, 2000) los individuos crecen y comienzan a competir por espacio provocando una reducción en su número. En selvas húmedas, Aide *et al.* (1996) y Aide *et al.* (2000) encontraron un máximo aproximadamente a los 25 años, seguido de una disminución y alcanzando a los 40 años valores de densidad similares a los sitios tomados como referencia. Esto igual se corrobora con el trabajo de Ruiz *et al.* (2005) en una selva seca donde se encontró un máximo de individuos en edades intermedias con una disminución posterior.

Aunque por otra parte, Denslow y Guzman (2000) y Bermúdez *et al.* (2007) encontraron un patrón distinto, una disminución en la densidad de árboles. En esos trabajos únicamente muestrearon individuos mayores a 5 y a 2.5 cm de DAP respectivamente, mientras que en este trabajo se consideraron a partir de 1 cm. Por lo tanto, estas diferencias podrían deberse a que los patrones de densidad suelen estar influenciados por el tamaño de los individuos. En una selva mediana en Yucatán se encontró que la densidad de los adultos incrementa con la edad, mientras que en los juveniles sucede lo

contrario (Dupuy *et al.*, 2012). Entonces al tomar tamaños diferentes de individuos, los patrones de densidad se espera que sean distintos, porque las mayores densidades se presentan en las edades más jóvenes y en los individuos más pequeños (Saldarriaga *et al.*, 1988), lo que coincide con los resultados que se encontraron en este trabajo.

Algunos autores han mencionado que las selvas secas pudieran tener un potencial de recuperación más alto que las selvas húmedas (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Viera y Scariot, 2006; Ruiz *et al.*, 2005; Read y Lawrence, 2003; Segura *et al.*, 2003; Kennard, 2002; Murphy y Lugo, 1986; Ewel, 1980). Las selvas secas en Chamela y en Veracruz tienen el potencial de recuperar sus atributos estructurales, aunque hayan estado sometidas a distintos tipos de uso del suelo, incluso como pastizales para ganadería (Williams-Linera *et al.* 2011; Romero-Duque *et al.* 2007). En potreros con una intensidad de uso alta, las selvas secas conservan el potencial de recuperación natural, y si es manejado podría acelerarse la sucesión (Sampaio *et al.* 2007). En cambio, en selvas húmedas convertidas en pastizales para ganadería la recuperación es lenta comparada con plantaciones de café (Rivera y Aide, 1998; Aide *et al.* 1995). De igual forma, en una evaluación de pocos meses, la ganadería presentó una recuperación más lenta que otras actividades de producción en una selva húmeda en Guatemala (Ferguson *et al.* 2003). Como ya lo habían indicado Ewel (1980) y Murphy y Lugo (1986), y más recientemente Viera y Scariot (2006), pareciera que las selvas secas se recuperan más rápido que las húmedas en términos estructurales. Este argumento ha sido cuestionado (Lebrija-Trejos *et al.*, 2009) ya que dependerá del atributo que se considere, así que investigaciones futuras podrían encaminarse a elucidar las diferencias o similitudes en la recuperación de ambos tipos de vegetación.

Los patrones de recuperación de los atributos, especialmente los estructurales, en esta selva mediana subperennifolia usada para potreros ganaderos aparentemente tienden a parecerse más a los resultados de las selvas húmedas con el mismo uso. En cambio, las selvas secas, según algunos autores, pueden recuperarse estructuralmente de manera más rápida después de haber sido transformadas en pastizales para la ganadería debido a la habilidad de rebrotar de algunas especies (Kennard, 2002) y a una alta abundancia de individuos pequeños en las primera etapas en las selvas secas (Romero-Duque *et al.*, 2007). Sin embargo, tomando en cuenta que la resiliencia de las selvas secas y de las

selvas húmedas aún es un tema de debate, que va a depender del atributo y del sitio que se tome como referencia, y que son varios factores que influyen en la sucesión ecológica (Guariguata y Ostertag, 2001), no se puede afirmar que la trayectoria de recuperación de la vegetación en El Zapotal sea similar a las selvas húmedas, aunque sí coinciden con los patrones generales de la sucesión secundaria de selvas tropicales.

Patrones sucesionales de diversidad

Se ha documentado un rápido incremento de la riqueza y la diversidad de especies en las selvas tropicales. En este trabajo, la riqueza, la diversidad y la equidad de especies aumentaron con la edad, como se esperaba según la quinta predicción, y alcanzaron valores similares a los de la selva madura a partir de los 20 años, aunque la riqueza esperada mostró un aumento menos marcado y los valores máximos se presentaron a los 40 años de sucesión. En sitios con uso previo ganadero en selvas húmedas, Aide *et al.* (1996) y Aide *et al.* (2000) reportaron que la riqueza y la diversidad en sitios con 40 años se encuentran dentro del rango de los valores de los sitios de mayor edad sucesional, pero hay una acumulación rápida de especies en los primeros 15 años (Aide *et al.*, 1995), lo cual concuerda con lo hallado por Letcher y Chazdon (2009). En cambio, Peña-Claros (2003) y Saldarriaga *et al.* (1988) en el mismo tipo de vegetación, pero con agricultura como uso previo, encontraron que la diversidad se recuperó entre los 10 y los 25 años. Entonces de acuerdo a los resultados de este trabajo, la recuperación de los atributos de diversidad fue comparativamente rápida.

Sin embargo, dentro de la trayectoria de los atributos de diversidad encontrados se observa que hay sitios con mayores valores que los del sitio maduro. Del mismo modo, Ruiz *et al.* (2005) reportaron un máximo número de especies a los 56 años dentro de su cronosecuencia. Los patrones de recuperación de los atributos de diversidad en este trabajo no permiten apoyar a la hipótesis del disturbio intermedio, la cual propone que la máxima diversidad se alcanza a niveles intermedios de disturbio (Connell, 1978); a pesar de que los valores máximos observados correspondieron a edades intermedias y no a la selva madura. Si se quisiera realizar una evaluación rigurosa de esta hipótesis, se requeriría de más sitios de selva madura y conocer su edad precisa de sucesión. Zhu *et al.* (2009) apoyaron esta teoría usando sitios de 100, 300 y 350 años en una selva

húmeda, donde la diversidad y la riqueza decrecieron con la edad de sucesión. A diferencia de ellos, este trabajo sólo contó con un sitio de referencia, pero no con la edad precisa del mismo; lo idóneo sería contar con sitios de mayor edad, lo cual es difícil en la práctica, dado que ha existido una larga historia de uso del suelo en la Península de Yucatán desde la época maya (Toledo *et al.*, 2008).

Cabe mencionar que el análisis aquí presentado no consideró una diferencia en el tamaño de los individuos, sin embargo se ha observado que el patrón de recuperación depende del diámetro de las plantas muestreadas y del estrato en donde se encuentran. Peña-Claros (2003), Denslow y Guzman (2000), Saldarriaga *et al.* (1988) y Lebrija-Trejos *et al.*, (2008) encontraron que las plantas pequeñas alcanzan la riqueza de un sitio maduro en menos tiempo que los individuos del dosel, ya que el desarrollo de éstos últimos requiere de más años que los primeros. Sin embargo, en una selva mediana, Dupuy *et al.* (2012) no encontraron diferencias entre adultos y juveniles.

La rápida recuperación de los atributos de diversidad en la selva mediana del Área de Conservación El Zapotal en Yucatán se puede deber al alto porcentaje de especies compartidas y a la cercanía de los sitios muestreados, como ya se discutió en lo relacionado con la similitud de especies. De igual manera, Denslow y Guzman (2000) hallaron resultados similares en una cronosecuencia de selva húmeda en Panamá y sugirieron que la cercanía a la fuente de semillas y de dispersores, las condiciones de establecimiento apropiadas, y el que la vegetación secundaria y la selva madura se encontraban contiguas promueven que más especies puedan establecerse en las etapas iniciales de la sucesión. Estas condiciones de cercanía entre sitios muestreados y la presencia de vegetación secundaria rodeando los sitios de estudio se presentan también en El Zapotal.

La presencia de individuos de gran tamaño en un área relativamente pequeña (500 m²) podría ayudar a explicar las razones por las que la riqueza y la diversidad de especies de la selva madura no fueron muy altas. Se espera que la densidad de individuos sea relativamente baja donde existen individuos de gran tamaño, porque éstos abarcan una superficie considerable. Como la densidad de individuos está directa y fuertemente relacionada con la riqueza de especies, la selva madura deberá presentar valores

relativamente bajos de riqueza y de diversidad, debidos también en parte a la alta dominancia de pocas especies con individuos grandes. A su vez, esto ayudaría a explicar por qué la riqueza y la diversidad de especies aparentemente se recuperan más rápidamente que la estructura de las selvas de El Zapotal, dado que los valores de referencia corresponden a un solo sitio de selva madura, el cual determina en gran medida el modelo no lineal que mejor se ajusta a los datos. Como este sitio fue el único que presentó individuos de las clases diamétricas y de alturas más grandes, se entiende que también haya presentado una densidad de individuos, así como una riqueza y diversidad de especies bajas.

Incluso si la composición de especies, la diversidad o la estructura no se han recuperado, se sabe que la vegetación secundaria en general puede proveer de importantes servicios ambientales como: la obtención de productos maderables y no maderables (Chazdon y Coe, 1999), captura de carbono (Feldpausch *et al.*, 2005; Grace, 2004; Silver *et al.*, 2000), protección contra la erosión (Fearnside y Guimaraes, 1996), y refugio para la biodiversidad (Chazdon, 2003). Estos servicios son de importancia para el ecosistema y para las poblaciones humanas, así que indagar cómo varían las funciones ecológicas y estos servicios a través de la sucesión ecológica es un tema interesante de abordar. Un ecosistema podría recuperar sus funciones mucho antes de recuperar sus atributos florísticos (Guariguata y Ostertag, 2001). Se necesita y se recomienda realizar investigaciones en esta temática para tener información relevante que permita desarrollar diversas estrategias dirigidas al manejo de este tipo de vegetación para mejorar la habilidad en la toma de decisiones relacionadas con su protección y conservación.

Los resultados de este estudio de cronosecuencia permitieron explorar los patrones de sucesión secundaria de la composición, la estructura y la diversidad en esta selva mediana subperennifolia donde se practicó ganadería. La rápida recuperación de los atributos de diversidad aparentemente está influenciada por la cercanía a las fuentes de semillas y la ubicación de la vegetación secundaria de manera contigua en el Área de Conservación El Zapotal, mientras que la estructura de la vegetación parece estar más influenciada por el tipo e intensidad del disturbio previo y por las propiedades del suelo. Dado que los remanentes de selva madura y la vegetación secundaria están rodeados por una matriz de esa misma vegetación secundaria en diferentes etapas de sucesión, se

posibilita la dispersión de al menos una parte de las especies propias de la reserva y les permite una mayor colonización y establecimiento (Guariguata y Ostertag, 2002), posibilitando así que el número de especies y la diversidad se puedan recuperar aún antes de alcanzar los valores estructurales. Sin embargo, también es posible que los patrones encontrados se encuentren fuertemente influenciados por los valores del único sitio de referencia de selva madura hallado en la zona de estudio y sus condiciones particulares de composición y de manejo, como se discutió previamente.

BIBLIOGRAFÍA

- Aide, T.M. y J. Cavelier (1994). Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology*, 2, 219-229.
- Aide, T.M., J.K. Zimmerman, L. Herrera, M. Rosario y M. Serrano (1995). Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*, 77, 77-86.
- Aide, T.M., J.K. Zimmerman, M. Rosario y H. Marcano (1996). Forest recovery in abandoned cattle pastures along an elevational gradient in northeastern. *Biotropica*, 28, 537-548.
- Aide, T.M., J.K. Zimmerman, J.B. Pascarella, L. Rivera y H. Marcano-Vega (2000). Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology*, 8, 328-338.
- APG III (2009). An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161, 105-121.
- Bermúdez, A.M., J.M. Fernández-Palacios, J.M. González-Mancebo, J. Patiño, J.R. Arévalo, R. Otto y J.D. Delgado (2007). Floristic and structural recovery of a laurel forest community after clear-cutting: a 60 years chronosequence on La Palma (Canary Islands). *Annals of Forest Science*, 64, 109-119.
- Bongers, F., J. Popma, J. Meave del Castillo y J. Carabias (1988). Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio*, 74, 55-80.
- Bray, J. y J. Curtis (1975). An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27, 325-349.
- Brown, S. y A.E. Lugo (1990). Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology*, 6, 1-32.

- Cade, B.S. (1997). Comparison of tree basal area and canopy cover in habitat models: subalpine forest. *Journal of Wildlife Management*, 61, 326-335.
- Cardoso da Silva, J.M.C., C. Uhl y G. Murray (1996). Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pasture. *Conservation Biology*, 10, 491-503.
- Carnevali, G., I. Ramírez y J.A. González-Iturbe (2003). Flora y vegetación de la Península de Yucatán, en: *Naturaleza y Sociedad en el Área Maya: Pasado, Presente y Futuro*, Colunga-GarcíaMarín, P. y A. Larqué-Saavedra (eds). Academia Mexicana de Ciencias - Centro de Investigación Científica de Yucatán. Mérida, Yucatán, México. pp. 53-68.
- Ceccon, E., S. Sánchez y J. Campo (2004). Tree seedling dynamics in two abandoned tropical dry forests of differing successional status in Yucatán, México: a field experiment with N and P fertilization. *Plant Ecology*, 170, 277-285.
- Chan-Dzul, A.M. (2010). Diversidad florística y funcional a través de una cronosecuencia de la selva mediana subperennifolia en la zona de influencia de la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México. Tesis de Maestría. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 145 p.
- Chauvet, M. (1999). *La Ganadería Bovina de Carne en México: del Auge a la Crisis*. Universidad Autónoma Metropolitana-Azcapotzalco. México, D.F., México. 206 p.
- Chazdon, R.L. y F.G. Coe (1999). Ethnobotany of woody species in second growth, old-growth, and selectively logged forestst of Northeastern Costa Rica. *Conservation Biology*, 13, 1312-1322.
- Chazdon, R.L. (2003). Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6, 51-71.
- Chazdon, R.L. (2007). Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forest following major disturbances. *Philosophical Transactions of The Royal Society Biological Sciences*, 362, 273-289.
- Connell, J.H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199, 1302-1310.
- Cubiña, A. y T.M. Aide (2001). The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica*, 33, 260-267.
- Curtis, J.T. y R.P. McInstosh (1951). An upland forest continuum in the Prairie-Forest border region of Wisconsin. *Ecology*, 32, 476-496.
- Debrot, A.O. y J.A. de Freitas (1993). A comparison of ungrazed and livestock-grazed rock vegetations in Curacao. *Biotropica*, 25, 270-280.

- DeWalt, S.J., S.K. Maliakal y J.S. Denslow (2003). Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management*, 182, 139-151.
- Denslow, J.S. y S. Guzman (2000). Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *Journal of Vegetation Science*, 11, 201-212.
- Dockersmith, I.C., C.P. Giardina y R.L. Sandford (1999). Persistence of tree related patterns in soil nutrients following slash-and-burn disturbance in the tropics. *Plant and Soil*, 209, 137-157.
- Durán, R. e I. Olmsted (1999). Vegetación de la Península de Yucatán, en: *Atlas de Procesos Territoriales de Yucatán*, García de Fuentes, A. y J. Córdoba (eds). Facultad de Arquitectura, Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán, México. pp. 183-194.
- Dupuy, J.M., J.L. Hernández-Stefanoni, R.A. Hernández-Juárez, E. Tetia-Rangel, J.O. López-Martínez, E. Leyequién-Abarca, F.J. Tun-Dzul y F. May-Pat (2012). Patterns and correlates of tropical dry forest structure and composition in a highly replicated chronosequence in Yucatan, Mexico. *Biotropica*, 44, 151-162.
- Egler, F.E. (1954). Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio*, 4, 412-417.
- Ewel, J. (1980). Tropical succession: manifold routes to maturity. *Biotropica*, 12, 2-7.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematic*. 34, 487-515.
- Faller-Menéndez, J.C. (2007). El área natural protegida El Zapotal conservación privada en Yucatán. *CONABIO. Biodiversitas*, 75, 1-7.
- Faller-Menéndez, J.C., T. Urquiza-Haas, C. Chávez, S. Johnson y G. Ceballos (2005). Registros de mamíferos en la Reserva Privada El Zapotal, en el noreste de la Península de Yucatán. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 9, 128-140.
- Fearnside, P.M. y W.M. Guimarães (1996). Carbon uptake by secondary forests in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 80, 35-46.
- Feldpausch, T.R., S. Jirka, C.A.M. Passos, F. Jasper y S.J. Riha. (2005). When big trees fall: damage and carbón export by reduced impact logging in southern Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 219, 199-215.
- Ferguson, B.G., J. Vandermeer, H. Morales y D.M. Griffith (2003). Post-agricultural succession in El Petén, Guatemala. *Conservation Biology*, 17, 818-828.

Capítulo II

- Finegan, B. (1984). Forest succession. *Nature*, 312, 109-114.
- Finegan, B. (1992). The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management*, 47, 295-321.
- Finegan, B. (1996). Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 119-124.
- Fleischner, T.L. (1994). Ecological costs of livestock grazing in western North America. *Conservation Biology*, 8, 629-644.
- Flores, J.S. e I. Espejel (1994). *Tipos de Vegetación de la Península de Yucatán*. Etnoflora Yucatanense No. 3. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán, México. 135 p.
- Flores-Guido, J.S. (2001). *Leguminosae, Florística, Etnobotánica y Ecología*. Etnoflora Yucatanense. No. 18. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán, México. 320 p.
- Flores, J.S., R. Durán y J.J. Ortiz (2010). Comunidades vegetales terrestres, en: *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán*, Durán, R. y M. Méndez (eds). Centro de Investigación Científica de Yucatán, Programa de Pequeñas Donaciones del Fondo para el Medio Ambiente Mundial, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, y la Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente del Gobierno del Estado de Yucatán. pp. 125-129.
- Glenn-Lewin, D.C. y E. van der Maarel (1992). Pattern and processes of vegetation dynamics, en: *Plant Succession: Theory and Prediction*, Glenn-Lewin, D.C., R.K. Peet y T.T. Veblen (eds). Chapman & Hall. London, UK. pp. 11-59.
- Godínez-Ibarra, O. (2000). Regeneración natural, riqueza y diversidad de especies en una selva mediana subperennifolia del centro de Veracruz. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 94 p.
- Godínez-Ibarra, O. y L. López-Mata (2002). Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de selva mediana subperennifolia. *Anales del Instituto de Biología. Serie Botánica*, 73, 283-314.
- Gómez-Pompa, A. (1971). Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. *Biotropica*, 3, 125-135.
- González-Iturbe, J.A., I. Olmsted y F. Tun-Dzul (2002). Tropical dry forest recovery after long term Henequen (sisal, *Agave fourcroydes* Lem.) plantation in northern Yucatan, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 167, 67-82.
- González-Iturbe, J.A. y F. Tun-Dzul (2004). Vegetación y flora del rancho "El Zapotal", municipio de Tizimin, Yucatán: Informe final para Pronatura Península de Yucatán.

Informe Técnico. Centro de Investigación Científica de Yucatán y Pronatura
Península de Yucatán. Mérida, Yucatán.

Grace, J. (2004). Understanding and managing the global carbon cycle. *Journal of Ecology*, 92, 189-202.

Guariguata, M.R. y R. Ostertag (2001). Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148, 185-206.

Guariguata, M.R. R.L. Chazdon, J.S. Denslow, J.M. Dupuy y L. Anderson (1997). Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology*, 132, 107-120.

Guariguata, M.R. y R. Ostertag (2002). Sucesión secundaria, en: *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*, Guariguata, M.R. y G.H. Kattan (eds). Libro Universitario Regional. Cartago, Costa Rica. 591-623 pp.

Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (2005). Los árboles que la selva dejó atrás. *Interciencia*, 30, 595-601.

Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola y J. Laborde (1995). Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science*, 3, 655-664.

Holdridge, L.R. (1967). *The Life Zone Ecology*. Tropical Science Center. San José, Costa Rica. 206 p.

Holl, K.D. (1999). Factor limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate and soil. *Biotropica*, 31, 229-242.

Holl, K.D. y M.E. Lulow (1997). Effects of species, habitat, and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica*, 29, 459-468.

Holl, K.D., M.E. Loik, E.H.V. Lin y I.A. Samuels (2000). Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology*, 8, 339-349.

Howe, H.F. y J. Smallwood (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics*, 13, 201-208.

Huisman, J., H. Olff y L.F.M. Fresco (1993). A Hierarchical set of models for species response analysis. *Journal of Vegetation Science*, 4, 37-46.

INEGI – Instituto Nacional de Estadística y Geografía (2009). *Prontuario de Información Geográfica Municipal de los Estados Unidos Mexicanos*. Tizimín, Yucatán. Clave geodésica 31096. Disponible en:

<http://www.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/datos-geograficos/31/31096.pdf>
[Acceso 6 de mayo del 2012).

- Jiménez-Osornio, J., R. Durán-García, J.M. Dupuy-Rada y J.A. González-Iturbe (2010). Uso del suelo y vegetación secundaria, en: Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán, Durán, R. y M. Méndez (eds). Centro de Investigación Científica de Yucatán, Programa de Pequeñas Donaciones del Fondo para el Medio Ambiente Mundial, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, y la Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente del Gobierno del Estado de Yucatán. Mérida, Yucatán, México. pp. 460-464.
- Kammesheidt, L. (1999). Forest recovery by root suckers and above-ground sprouts after slash-and-burn agriculture, fire and logging in Paraguay and Venezuela. *Journal of Tropical Ecology*, 15, 143-157.
- 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*, 18, 53-66.
- Krebs, C.J. (2009). *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 6th edition. Benjamin Cumming. San Francisco. 655 p.
- Lawrence, D. y D. Foster (2002). Changes in forest biomass, litter dynamics and soils following shifting cultivation in southern Mexico: an overview. *Interciencia*, 27, 400-408.
- Leirana-Alcocer, J.L., S. Hernández-Betancourt, L. Salinas-Peba y L. Guerrero-González (2009). Cambios en la estructura y composición de la vegetación relacionados con los años de abandono de tierras agropecuarias en la selva baja caducifolia espinosa de la Reserva de Dzilam, Yucatán. *Polibotánica*, 27, 53-70.
- Leiva, J.A., O.J. Rocha, R. Mata y M.V. Gutiérrez-Soto (2009). Cronología de la regeneración del bosque tropical seco en Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica II. La vegetación en relación con el suelo. *Revista de Biología Tropical*, 57, 817-836.
- Lewis, S.L. (2006). Tropical forests and the changing earth system. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 361, 195-210.
- Lebrija-Trejos, E., F. Bongers, E.A. Pérez-García y J.A. Meave (2008). Successional change and resilience of a very tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*, 40, 422-431.
- Lebrija-Trejos, E. (2009). Tropical dry forest recovery: processes and causes of change. Tesis de Doctorado, Universidad de Wageningen, Wageningen, Países Bajos. 189 p.

- Lebrija-Trejos, E., J.A. Meave, L. Poorter, E.A. Pérez-García y F. Bongers (2010). Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12, 267-275.
- Letcher, S.G. y R. Chazdon (2009). Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 41, 608-617.
- Maldonado-Sánchez, E.A. y F. Maldonado-Mares (2010). Estructura y diversidad arbórea de una selva alta perennifolia en Tacotalpa, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia*, 26, 235-254.
- Martínez-Garza, C. y H.F. Howe (2003). Restoring tropical diversity: beating the time tax in species lost. *Journal of Applied Ecology*, 40, 423-429.
- McCook, L.J. (1994). Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio*, 110, 115-147.
- McDonald, M.A., K.P. McLaren y A.C. Newton (2010). What are the mechanisms of regeneration post-disturbance in tropical dry forest? *Environmental Evidence*. (Disponible en: www.environmentalevidence.org/SR37.html) [Acceso 24 de mayo del 2012]
- Miles, L., A.C. Newton, R.S. DeFries, C. Rviliious, I. May, S. Blyth, V. Kapos y J.E. Gordon (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33, 491-505.
- Miller, P.M. y J.B. Kauffman (1998). Seedling and sprout response to slash-and-burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica*, 30, 538-546.
- Mizrahi, A., J.M. Ramos-Prado y J. Jiménez-Osornio (1997). Composition, structure, and management potential of secondary dry tropical vegetation in two abandoned henequén plantations of Yucatan, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 96, 273-282.
- Molina Colón, S. y A.E. Lugo (2006). Recovery of a subtropical dry forest after abandonment of different land uses. *Biotropica*, 38, 354-364.
- Mostacedo, B. y T.S. Fredericksen (2000). *Estado de Regeneración de Especies Forestales Importantes en Bolivia: Evaluación y Recomendaciones*. Documento técnico 88. Proyecto BOLFOR, Santa Cruz, Bolivia. 18 p.
- Muñiz-Castro, M.A. (2008). Sucesión secundaria y establecimiento de especies arbóreas nativas para restauración de bosque mesófilo de montaña en potreros abandonados del centro de Veracruz. Tesis de Doctorado en Ciencias (Ecología y Manejo de Recursos Naturales). Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México. 174 p.

Capítulo II

- Muniz-Castro, M.A., G. Williams-Linera y J.M. Rey Benayas (2006). Distance effect from forest fragments on plant community structure in abandoned pastures in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 431-440.
- Murphy, P.G. y A.E. Lugo (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 67-88.
- Nai-Bragaglio, M., E. Pucheta y M. Cabido (2002). Efecto del pastoreo sobre la diversidad florística y esctructural en pastizales de montaña del centro de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75, 613-623.
- Niembro, A. (1984a). Estructura y clasificación de semillas de especies forestales mexicanas, en: Reunión Sobre Problemas en Semillas Forestales Tropicales. Tomo II. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales (ed). Publicación especial No. 40. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. México, D.F., México. pp. 77-119.
- Niembro, A. (1984b). Diseminación natural de especies forestales mexicanas, en: Reunión Sobre Problemas en Semillas Forestales Tropicales. Tomo II. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales (ed). Publicación especial No. 40. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. México, D.F., México. pp. 121-127.
- Orellana, R. (1992). Síndromes morfológicos y funcionales de las palmas de la Península de Yucatán. *Bulletin de l'Institut Français d'Etudes Andines*, 21, 651-667.
- Pennington, T.D. (1990). Sapotaceae. *Flora Neotropica*, 52, 1-770.
- Pettit, N.E., R.H. Froend y P.G. Ladd (1995). Grazing in remnant woodland vegetation: changes in species composition and life form groups. *Journal of Vegetation Science*, 6, 121-130.
- Peña-Chocarro, M. y S. Knapp (2011). *Árboles del Mundo Maya*. Natural History Museum, ProNatura Península de Yucatán, Universidad Autónoma de Yucatán, Fundación ProPetén y Universidad del Valle de Guatemala. Mérida, Yucatán, México. 263 p.
- Peña-Claros, M. (2003). Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica*, 35, 450-461.
- Pereira, I.M., L.A. Andrade, E.S.B.V. Sampaio y M.R.V. Barbosa (2003). Use-history effects on structure and flora of Caatinga. *Biotropica*, 35, 154-165.
- Pérez, E., G. Ceballos-González y L.M. Calvo-Irabién (2005). Germinación y supervivencia de semillas de *Thrinax radiata* (Arecaceae), una especie amenazada en la Península de Yucatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 77, 9-20.

- Quesada, M., G.A. Sanchez-Azofeifa, M. Alvarez-Añorve, K.E. Stoner, L. Avila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M.M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G.W. Fernandes, J. Gamon, M. Lopezaraiza-Mikel, D. Lawrence, L.P. Cerdeira Morellato, J.S. Powers, F.S. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago y G. Sanchez-Montoya (2009). Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, 258, 1014-1024.
- Quintana-Ascencio, P.F., M. Gonzalez-Espinosa, N. Ramírez-Marcial, G. Domínguez-Vázquez y M. Martínez-Icó (1996). Soil seed Banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 28, 192-209.
- Ramírez-Cancino, L. y Rivera-Lorca, J.A. (2010). La ganadería en el contexto de la biodiversidad, en: *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán*, Durán, R. y M. Méndez (eds). Centro de Investigación Científica de Yucatán, Programa de Pequeñas Donaciones del Fondo para el Medio Ambiente Mundial, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, y la Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente del Gobierno del Estado de Yucatán. Mérida, Yucatán, México. pp. 106-108.
- Read, L. y D. Lawrence (2003). Recovery of biomass following shifting cultivation in dry forests of the Yucatan. *Ecological Applications*, 13, 85-97.
- Reiners, W.A., A.F. Bouwan, W.F.J. Parsons y M. Keller (1994). Tropical rain forest conversion to pastures: changes in vegetation and soil properties. *Ecological Applications*, 4, 363-377.
- Rebollar-Domínguez, S., V. Santos-Jiménez y R.L. Sánchez-Aguilar (2002). Estrategias de recuperación de selvas en dos ejidos de Quintana Roo, México. *Madera y Bosques*, 8, 19-38.
- Rivera, L.W. y T.M. Aide (1998). Forest recovery in the karst region of Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*, 108, 63-75.
- Rodríguez-Reynaga, F. y G. García-Contreras (2007). *Plan de Conservación de Áreas. Zonas Noreste de la Península de Yucatán*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., The Nature Conservancy, Amigos de Sian Ka'an A.C., y Pronatura Península de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán, México. 200 p.
- Romero-Duque, L.P., V.J. Jaramillo y A. Pérez-Jiménez (2007). Structure and diversity of secondary tropical dry forest in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest Ecology and Management*, 253, 38-47.
- Ruiz, J., M.C. Fandiño y R.L. Chazdon (2005). Vegetation structure, composition, and species richness across a 56-year chronosequence of dry tropical forest on Providencia Island, Colombia. *Biotropica*, 37, 520-530.

Capítulo II

- Sagar, R. y J.S. Singh (2004). Local plant species depletion in a tropical dry deciduous forest of northern India. *Environmental Conservation*, 31, 55-62.
- Saldarriaga, J.G., D.C. West, M.L. Tharp y C. Uhl (1988). Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology*, 76, 938-958.
- Sampaio, A.B., K.D. Holl y A. Scariot (2007). Regeneration of seasonal deciduous forest tree species in long-used pastures in Central Brazil. *Biotropica*, 39, 655-659.
- Sánchez-Sánchez, O., G.A. Islebe y M. Valdez-Hernández (2007). Flora arbórea y caracterización de gremios ecológicos en distintos estados sucesionales de la selva mediana de Quintana Roo. *Foresta Veracruzana*, 9, 17-26.
- Santos, T. y J.L. Tellería (2006). Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas*, 15, 3-12.
- Saunders, D.A., R.J. Hobbs y C.R. Margules (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5, 18-32.
- Schmook, B. (2005). Subproyecto Acahual, en: *Uso y Monitoreo de los Recursos Naturales en el Corredor Biológico Mesoamericano (Áreas Focales Xpujil-Zoh Laguna y Carrillo Puerto)*, Pozo de la Tijera, M.C. y S. Calmé (eds). El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal. Informe final Acahual. Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad BJ002. México, D.F., México. 33 p.
- Segura, G., P. Balvanera, E. Durán y A. Pérez (2003). Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology*, 169, 259-271.
- Siepel, H. (1996). The importance of unpredictable and short-term environmental extremes for biodiversity in Oribatid Mites. *Biodiversity Letters*, 3, 26-34.
- Silver, W.L., R. Ostertag y A.E. Lugo (2000). The potential for carbon sequestration through reforestation of abandoned tropical agricultural and pasture lands. *Restoration Ecology*, 8, 394-407.
- Soberón, J. y J. Llorente (1993). The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7, 480-488.
- Sorensen, T.C. y L.M. Fedigan (2000). Distribution of three monkey species along a gradient of regeneration tropical dry forest. *Biological Conservation*, 92, 227-240.
- Stern, M., M. Quesada y K.E. Stoner (2002). Changes in composition and structure of a tropical dry forest following intermittent cattle grazing. *Revista de Biología Tropical*, 50, 1021-1034.

- SPSS Inc (2006). SPSS for Windows. Rel. 15.0.1. SPSS Inc. Chicago, Illinois.
- Toledo, V.M., N. Barrera-Bassols, E. García-Frapolli y P. Alarcón-Chaires (2008). Uso múltiple y biodiversidad entre los mayas yucatecos (México). *Interciencia*, 33, 345-352.
- Uhl, C., R. Buschbacher y E.A.S. Serrao (1988). Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology*, 76, 663-681.
- Urquiza-Haas, T., P.M. Dolman y C.A. Peres (2007). Regional scale variation in forest and biomass in the Yucatan Peninsula, Mexico: effects of forest disturbance. *Forest Ecology and Management*, 247, 80-90.
- van Breugel, M., M. Martínez-Ramos y F. Bongers (2006). Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 663-674.
- Vester, H.F.M. y S. Calmé (2003). Los ecosistemas terrestres de la Península de Yucatán: estado actual de los paisajes, vegetación, flora y fauna, en: *Naturaleza y Sociedad en el Área Maya: Pasado, Presente y Futuro*, Colunga-GarcíaMarín, P. y A. Larqué-Saavedra (eds). Academia Mexicana de Ciencias - Centro de Investigación Científica de Yucatán. Mérida, Yucatán, México. pp. 159-173.
- Viera, D.L.M. y A. Scariot (2006). Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology*, 14, 11-20.
- Wilcox, B.A. y D.D. Murphy (1985). Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. *The American Naturalist*, 125, 879-887.
- Wishart, D. (1969). An algorithm for hierarchical classifications. *Biometrics*, 25, 165-170.
- Williams-Linera, G., C. Alvarez-Aquino, E. Hernández-Ascensión y M. Toledo (2011). Early successional sites and the recovery of vegetation structure and tree species of the tropical dry forest in Veracruz, Mexico. *New Forests*, 42, 131-148.
- Yepes, A.P., J.I. del Valle, S.L. Jaramillo y S.A. Orrego (2010). Recuperación estructural en bosques sucesionales andinos de Porce (Antioquia, Colombia). *Revista de Biología Tropical*, 58, 427-445.
- Zamora-Crescencio, P., J.S. Flores-Guido y R. Ruenes-Morales (2009). Flora útil y su manejo en el cono sur del Estado de Yucatán, México. *Polibotánica*, 28, 227-250.
- Zhu, W., S. Cheng, X. Cai, F. He y J. Wang (2009). Changes in plant species diversity along a chronosequence of vegetation restoration in the humid evergreen broad-leaved forest in the Rainy Zone of West China. *Ecological Research*, 24, 315-325.

Zimmerman, J.K., T.M. Aide, M. Rosario, M. Serrano y L. Herrera (1995). Effects of land management and a recent hurricane on forest structure and composition in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*, 77, 65-76.

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

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Conclusiones

Las selvas medianas son comunidades intermedias entre las selvas altas más húmedas y las selvas bajas más secas, con las cuales comparten algunas características, aunque también tienen otras distintivas. Los resultados del presente trabajo ponen de manifiesto la importancia de investigar la sucesión ecológica en las selvas medianas, las cuales se encuentran insuficientemente conocidas.

El trabajo de investigación de la presente tesis cumplió el objetivo de estudiar la sucesión secundaria en términos de la composición, la estructura y la diversidad en una selva mediana subperennifolia con potreros ganaderos como uso de suelo previo en el Área de Conservación El Zapotal. Se encontró evidencia de un cambio en la composición de especies y se describieron las trayectorias de recuperación de la diversidad y la estructura tomando como referencia a un remanente de selva madura. Estos atributos de la vegetación secundaria convergieron hacia los valores del sitio maduro de acuerdo a lo esperado en la primera predicción.

Según la similitud de las especies, los sitios jóvenes son distintos a la selva madura, pero se encontró que estos valores aumentan conforme avanza la sucesión, lo que indican que hay una recuperación de la composición florística. El porcentaje de similitud de especies entre los sitios muestreados fue alto, quizá debido a la cercanía entre estos sitios y su ubicación dentro de una matriz de vegetación secundaria, lo que podría facilitar la dispersión de semillas y el establecimiento de plántulas.

Se pudieron distinguir tres grupos de especies dominantes utilizando el índice de valor de importancia, los cuales muestran un cambio en la dominancia de las especies, aunque con presencia de muchas de ellas a lo largo del proceso de la sucesión, coincidiendo con lo planteado en la segunda predicción y con lo reportado para las selvas húmedas. El primer grupo estuvo dominado por la especie pionera *Hampea trilobata* y tuvo valores relativamente bajos de riqueza y de variables estructurales, como la altura, la cobertura y el área basal. El segundo grupo de especies (de 10 a 60 años) presentó valores de diversidad y estructura similares entre los sitios, un alto porcentaje de especies en común,

Capítulo III

y especies dominantes consideradas como heliófitas, como *Coccoloba spicata*, *Lonchocarpus xuul*, *Guettarda combsii* y *Lysiloma latisiliquum*. El tercer grupo estuvo dominado por *Manilkara zapota* y por especies típicas de vegetación madura, como *Metopium brownei* y *Pouteria reticulata* también consideradas como esciófitas y presentó una estructura más compleja.

Los atributos de diversidad y los de estructura mostraron un aumento con la edad de sucesión, a excepción de la densidad de individuos, que alcanzó un máximo en edades tempranas seguido de una disminución en edades avanzadas. Estos patrones son similares a los reportados en otros trabajos y corresponden con lo planteado en la tercera, cuarta y quinta predicción, y además concuerdan con las teorías de sucesión secundaria en selvas tropicales.

La diversidad alcanzó los valores de referencia en poco tiempo (aproximadamente en 10 años), reflejando de igual modo la alta similitud de especies en los sitios muestreados con respecto al sitio de referencia, mientras que los de estructura se estabilizaron a partir de los 40 años, pero no alcanzaron los valores máximos de referencia. En comparación con otros trabajos, esta selva mediana muestra trayectorias de los atributos estructurales más similares a las reportadas para selvas húmedas que para selvas secas. Sin embargo, es importante señalar que la escasa representatividad de la vegetación madura fue una limitación, ya que sólo se tuvo un sitio de referencia, el cual influye en los datos y en la selección del mejor modelo sucesional.

La resiliencia de las selvas secas y de las selvas húmedas aún es un tema de debate, ya que depende del atributo, del sitio que se tome como referencia, y de varios factores que influyen en la sucesión ecológica. Por esto, no se puede afirmar de manera contundente que la trayectoria de recuperación de la vegetación en El Zapotal sea más similar a la de las selvas húmedas o a la de las selvas secas, aunque sí coincidió con los patrones generales de la sucesión secundaria de selvas tropicales.

Perspectivas

Basándose en la riqueza encontrada en este trabajo y el listado previo que se tiene del sitio, sería pertinente realizar una exploración florística y, quizá faunística también, más

exhaustiva marcando como objetivo recabar la mayor cantidad de especies posibles presentes en el Área de Conservación El Zapotal para poder así elaborar e implementar estrategias de conservación y manejo mejor informadas.

En futuros estudios es recomendable considerar las variables biofísicas que pudieran explicar la trayectoria de los atributos de diversidad, de estructura y de composición de especies, tales como las propiedades del suelo y el micro-clima, así como la importancia relativa del banco de semillas, la lluvia de semillas y la reproducción por rebrotes a lo largo de la sucesión. De igual manera, sería de utilidad indagar más sobre la historia del uso del suelo y la influencia que tiene sobre el desarrollo de la vegetación secundaria.

También es recomendable realizar estudios más detallados que incluyan otras características estructurales, como la biomasa o el índice de área foliar, y aspectos funcionales del ecosistema, como la captura de carbono, la protección contra la erosión o la retención de agua. Se deberían identificar los grupos funcionales con base en los caracteres que presentan las especies, como las estrategias de dispersión, la tolerancia a la sombra y el estrés hídrico, y analizar cómo cambia la importancia relativa de estos grupos a medida que transcurre la sucesión y su influencia en los procesos del ecosistema y los servicios ambientales que brindan. Es necesario visualizar de manera integral las características estructurales y funcionales durante la sucesión con el fin de manejarlos estos ecosistemas de manera sustentable.

El uso de cronosecuencias permite identificar patrones sucesionales, pero el seguimiento de parcelas permanentes ubicadas en diferentes etapas del proceso permitiría obtener información más detallada sobre la dinámica de la vegetación observando directamente el cambio a través del tiempo; es aconsejable tomar en cuenta esta propuesta metodológica que brinda información más detallada sobre el proceso de sucesión ecológica.

Debido a que la vegetación secundaria está dominada por especies que en su mayoría presentan un alto valor de uso potencial, hacer una documentación del valor económico de éstas en las diferentes edades de sucesión generará información útil para que puedan ser utilizadas por las poblaciones humanas y éstas obtengan un beneficio económico.

La vegetación tropical claramente muestra una alarmante tasa de desaparición, por ello los resultados de este y de otros estudios de sucesión secundaria deberían emplearse para realizar estudios experimentales sobre procesos de restauración activa. Éstos deben de ir encaminados a determinar las formas en las que se puede intervenir para acelerar el proceso de recuperación natural de la vegetación y de los servicios ambientales que ésta brinda, determinando las condiciones adecuadas para el establecimiento de especies en las diferentes etapas sucesionales. En la medida en que se sigan realizando este tipo de estudios será posible implementar mejores sistemas de producción, de manejo y de aprovechamiento de los recursos forestales y la formación de estrategias y planes de conservación y de restauración de las selvas para facilitar la recuperación de estos ecosistemas de manera eficiente.

ANEXO I. Listado florístico de especies encontradas en los sitios muestreados en el Área de Conservación El Zapotal, Tizimín, Yucatán.

Las familias en el listado se encuentran arregladas de acuerdo con la APG III (2009).

Acanthaceae	<i>Aphelandra scabra</i> (Vahl) Sm.
Anacardiaceae	<i>Metopium brownie</i> (Jacq.) Urb. <i>Spondias purpurea</i> L.
Annonaceae	<i>Mosannonna depressa</i> (Baill.) Chatrou. <i>Sapranthus campechianus</i> (Kunth) Standl.
Apiaceae	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.
Apocynaceae	<i>Cameraria latifolia</i> L. <i>Cascabela gaumeri</i> (Hemsl.) Lippold. <i>Pentalinon andrieuxii</i> (Müll. Arg.) B. F. Hansen & Wunderlin.
Arecaceae	<i>Chamaedorea seifrizii</i> Burret <i>Sabal yapa</i> ex Becc. <i>Thrinax radiata</i> Lodd. Ex Schult. & Schult. f.
Asteraceae	<i>Eupatorium arborescens</i> M.E. Jones <i>Viguiera dentata</i> (Cav.) Spreng.
Bignoniaceae	<i>Arrabidaea floribunda</i> (Kunth) Loes. <i>Cydista potosina</i> (K. Schum. & Loes.) Loes. <i>Cydista</i> sp. <i>Tabebuia chrysantha</i> G. Nicholson
Bixaceae	<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.
Boraginaceae	<i>Bouyeria pulchra</i> (Millsp.) Greenm. <i>Cordia gerascanthus</i> L. <i>Ehretia tinifolia</i> L.
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.
Celastraceae	<i>Semialarium mexicanum</i> (Miers) Mennega
Ebenaceae	<i>Diospyros anisandra</i> Blake. <i>Diospyros yucatanensis</i> Lundell <i>Diospyros tetrasperma</i> Sw.
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum rotundifolium</i> Lunan.
Euphorbiaceae	

- Acalypha seleriana* Greenm.
Adelia barbinervis Schlecht. et Cham.
Cnidocolus aconitifolius (Mill.) I.M. Johnst.
Croton campechianus Standl.
Croton gaumeri Millsp.
Croton glabellus L.
Croton reflexifolius Kunth.
Croton sp.
Gymnanthes lucida Swartz.
Hippomane mancinella L.
Jatropha gaumeri Greenm.
Sebastiania adenophora Pax & K. Hoffm.
- Fabaceae
- Acacia collinsi* Saff.
Acacia cornigera (L.) Willd.
Acacia pennatula (Schltdl. & Cham.) Benth.
Albizia tomentosa (Micheli) Standl.
Ateleia cubensis Griseb.
Bauhinia divaricata L.
Bauhinia herrerae (Britton et Rose) Standl. et Steyerl.
Caesalpinia gaumeri (Britton & Rose) Greenm.
Caesalpinia mollis (Kunth) Spreng.
Caesalpinia yucatanensis (Britton & Rose) Greenm.
Chloroleucon mangense (Jacq.) Britton & Rose
Dalbergia glabra (Mill.) Standl.
Diphyssa carthagenensis Jacq.
Erythrina standleyana Krukoff.
Gliricidia maculata (Kunth) Walp
Gliricidia sepium (Jacq.) Steudel.
Havardia albicans (Kunth) Britton & Rose.
Lonchocarpus rugosus Benth.
Lonchocarpus yucatanensis Pittier.
Lonchocarpus xuul Lundell.
Lysiloma latisiliquum (L.) Benth.
Mariosousa dolichostachya (S. F. Blake) Seigler & Ebinger
Mimosa bahamensis Benth.
Piscidia piscipula (L.) Sarg.
Platymiscium yucatanum Standl.
Swartzia cubensis (Britton & P. Wilson) Standl.
- Lamiaceae
- Callicarpa acuminata* Kunth.
Vitex gaumeri Greenm.
- Lauraceae
- Nectandra coriacea* (Sw.) Griseb.
- Malpighiaceae
- Bunchosia swartziana* Griseb.
Bunchosia sp.
Byrsonima bucidaefolia Standl.
Heteropterys brachiata (L.) DC.

	<i>Heteropterys laurifolia</i> (L.) A. Juss. <i>Malpighia lundelli</i> C. V. Morton. <i>Stigmaphyllon</i> sp.
Malvaceae	<i>Ceiba schottii</i> Britt. & Baker. <i>Guazuma ulmifolia</i> Lam. <i>Hampea trilobata</i> Standl. <i>Helicteres baruensis</i> Jacq. <i>Luehea candida</i> (Moc. & Sessé ex DC.) Mart. <i>Luehea speciosa</i> Willd. <i>Malvaviscus arboreus</i> Cav.
Meliaceae	<i>Swietenia macrophylla</i> King. <i>Trichilia glabra</i> L. <i>Trichilia hirta</i> L.
Menispermaceae	<i>Hyperbaena mexicana</i> Miers.
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw. <i>Ficus cotinifolia</i> Kunth. <i>Ficus pertusa</i> L. f. <i>Ficus tecolutensis</i> (Liebm.) Miq.
Myrsinaceae	<i>Ardisia escallonioides</i> Schlttdl. & Cham. <i>Parathesis cubana</i> (A. DC.) Molinet & M. Gómez
Myrtaceae	<i>Calyptanthes pallens</i> Griseb. <i>Eugenia axillaris</i> (Sw.) Willd. <i>Eugenia capulí</i> (Schlech. & Cham.) Hook & Arn. <i>Eugenia foetida</i> Pers. <i>Eugenia karwinskyana</i> O. Berg. <i>Eugenia winzerlingii</i> Standl. <i>Psidium sartorianum</i> (O. Berg) Nied.
Nyctaginaceae	<i>Neea choriophylla</i> Standl. <i>Pisonia aculeata</i> L.
Opiliaceae	<i>Agonandra macrocarpa</i> L. O. Williams.
Piperaceae	<i>Piper</i> sp.
Polygonaceae	<i>Coccoloba acapulcensis</i> Standl. <i>Coccoloba diversifolia</i> Jacq. <i>Coccoloba spicata</i> Lundell <i>Gymnopodium floribundum</i> Rolfe. <i>Neomillspaughia emarginata</i> (H. Gross) S. F. Blake. <i>Plumeria obtusa</i> L.
Putranjivaceae	<i>Drypetes lateriflora</i> (Swartz) Krug. et Urb.

Anexo

Rhamnaceae

Colubrina elliptica (Sw.) Brizicky & W. L. Stern.
Karwinskia humboldtiana (Willd. ex Roem. & Schult.) Zucc.
Krugiodendron ferreum (Vahl) Urb.

Rubiaceae

Chiococca alba (L.) Hitchc.
Exostema caribaeum (Jacq.) Roem. & Schult.
Guettarda combsii Urb.
Guettarda elliptica Sw.
Hamelia patens Jacq.
Hintonia octomera (Hemsl.) Bullock.
Machaonia lindeniana Baill.
Randia aculeata L.
Randia longiloba Hemsl.
Randia obcordata S. Watson.
Randia truncata Greenm. & C.H. Thomps.

Rutaceae

Amyris elemifera L.
Casimiroa tetrameria Millsp.
Esenbeckia pentaphylla (Macfad.) Griseb.
Zanthoxylum caribaeum Lam.

Salicaceae

Casearia corymbosa Kunth.
Casearia emarginata C. Wright ex Grisebach.
Laetia thamnina L.
Samyda yucatanensis Standl.
Xylosma flexuosa (Kunth) Hemsl.
Zuelania guidonia (Sw.) Britton & Millsp.

Sapindaceae

Allophylus cominia (L.) Sw.
Cupania dentate DC.
Exothea diphylla (Standl.) Lundell.
Melicoccus oliviformis Kunth
Serjania adiantoides Radlk.
Serjania yucatanensis Standl.
Talisia floresii Standl.
Thouinia paucidentata Radlk.

Sapotaceae

Chrysophyllum mexicanum Brandege in Standl.
Manilkara zapota (Linnaeus) P. Royen
Pouteria reticulata (Engl.) Eyma
Sideroxylon celastrinum (Kunth) Pennington.
Sideroxylon obtusifolium (Humb. ex Roem. & Schult.) T. D. Penn.
Sideroxylon salicifolium (L.) Lamark.

Simaroubacea

Simarouba amara Aubl.

Theophrastaceae

Bonellia flammea (Millsp. ex Mez) B. Ståhl & Källersjö
Bonellia macrocarpa (Cav.) B. Ståhl & Källersjö

Verbenaceae *Jacquinia arbórea* Vahl.
 Rehdera trinervis (S.F. Blake) Moldenke.

Cuadro 6. Índice de valor de importancia de cada especie en cada sitio.

	Especie / Sitio (años)	1 (4)	2 (4)	3 (10)	4 (10)	5 (10)	6 (20)	7 (30)	8 (30)	9 (40)	10 (40)	11 (60)	12 (60)	13 (>60)
1	<i>Acacia collinsii</i>			0.77									0.84	0.84
2	<i>Acacia cornigera</i>												1.61	
3	<i>Acacia pennatula</i>	14.30	5.27	1.06	1.68	1.12								
4	<i>Acalypha seleriana</i>										0.79			
5	<i>Adelia barbinervis</i>	4.20												
6	<i>Agonandra macrocarpa</i>							1.95						0.82
7	<i>Albizia tomentosa</i>	1.93									1.78			
8	<i>Allophylus cominia</i>	27.11		2.91	0.64		2.73	0.51		0.66	0.81	0.74		1.69
9	<i>Amyris elemifera</i>											3.62		
10	<i>Aphelandra scraba</i>						1.19				0.80			
11	<i>Ardisia escallonioides</i>			0.55	2.08		0.67	3.08	2.16	4.48		2.23		
12	<i>Arrabidaea floribunda</i>						1.53		0.62					0.82
13	<i>Ateleia cubensis</i>			0.83				0.67				0.99		
14	<i>Bauhinia divaricata</i>		1.01		2.02	0.94	3.41	1.63	1.21	0.98		1.41		
15	<i>Bauhinia herrerae</i>											0.73		
16	<i>Bonellia flammea</i>								0.60			0.70		
17	<i>Bonellia macrocarpa</i>						0.58	0.55		0.58				
18	<i>Bourreria pulchra</i>		1.12	4.91		1.55	8.20		0.77					
19	<i>Brosimum alicastrum</i>													2.48
20	<i>Bunchosia sp</i>									0.58				

ANEXO II. Índice de valor de importancia de las especies en los sitios muestreados en el Área de Conservación El Zapotal, en Tizimín, Yucatán.

Anexo

Cuadro 5. Índice de valor de importancia de cada especie en cada sitio.

Especie / Sitio (años)	1 (4)	2 (4)	3 (10)	4 (10)	5 (10)	6 (20)	7 (30)	8 (30)	9 (40)	10 (40)	11 (60)	12 (60)	13 (>60)
21 <i>Bunchosia swartziana</i>		1.01	0.55	0.63	0.94	3.58	4.45	1.85	6.88	5.82	12.73	5.26	5.38
22 <i>Bursera simaruba</i>	6.54	6.14	1.04	3.90	0.89	6.42	13.94	9.66	14.94	13.18	5.78	6.32	4.54
23 <i>Byrsonima bucidaefolia</i>							3.13	0.67				5.67	
24 <i>Caesalpinia gaumeri</i>	4.74	3.39	8.92	24.22	35.40	17.59	8.26	7.60	3.32	14.89	1.42		3.81
25 <i>Caesalpinia mollis</i>								3.39	5.05	7.50	5.04		
26 <i>Caesalpinia yucatanensis</i>	1.77				1.06								
27 <i>Callicarpa acuminata</i>		1.01											
28 <i>Calyptanthes pallens</i>									2.13		1.17		
29 <i>Cameraria latifolia</i>													10.96
30 <i>Cascabela gaumeri</i>		4.44		0.64		1.34			0.58		3.14		0.84
31 <i>Casearia corymbosa</i>		1.02							0.58			2.79	
32 <i>Casearia emarginata</i>			0.52			0.57	3.22	0.60		1.65	1.76		2.46
33 <i>Casimiroa tetrameria</i>							1.30	1.19					
34 <i>Ceiba schottii</i>											2.45		
35 <i>Chamaedorea seifrizii</i>													0.82
36 <i>Chiococca alba</i>									0.59	0.82			
37 <i>Chloroleucon mangense</i>										0.81			
38 <i>Chrysophyllum mexicanum</i>	6.87	4.85		0.91		1.74	0.50	0.67	0.59		0.98	8.91	6.16
39 <i>Cnidoscolus aconitifolius</i>		3.00							0.58				
40 <i>Coccoloba acapulcensis</i>			0.54	1.57	2.27			4.19		4.77	1.46	5.42	3.3

Cuadro 6. Índice de valor de importancia de cada especie en cada sitio.

	Especie / Sitio	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		13
41	<i>Coccoloba diversifolia</i>			4.84				6.45			1.19	4.73	9.88	
42	<i>Coccoloba spicata</i>	2.73	20.09	32.98	24.28	24.46	20.76	9.49	22.11	10.13	13.65	15.17	2.82	4.97
43	<i>Cochlospermun vitifolium</i>		3.16		5.40		2.04					3.60		
44	<i>Colubrina elliptica</i>										2.72			
45	<i>Cordia geraschantoides</i>										2.04	4.26		
46	<i>Croton campechianus</i>		4.63		0.63						1.58		11.37	
47	<i>Croton gaumeri</i>									1.17				
48	<i>Croton glabellous</i>		13.69	13.55	9.34	10.69	6.51	15.00	14.02	7.28	7.91	10.49	25.12	4.20
49	<i>Croton reflexifolius</i>	14.28		1.62			1.49	9.78	5.56	0.59				7.89
50	<i>Croton sp.</i>													2.04
51	<i>Cupania dentata</i>						0.57						1.16	0.81
52	<i>Cydista potosina</i>											0.70		1.20
53	<i>Cydista sp.</i>	1.80							0.61	0.61	1.65	0.75		1.17
54	<i>Dalbergia glabra</i>	9.77				1.16								
55	<i>Dendropanax arboreus</i>										3.12			
56	<i>Diospyros anisandra</i>													
57	<i>Diospyros tetrasperma</i>	1.84		1.12	1.51	5.83	0.70	1.54		4.21		0.88		0.81
58	<i>Diospyros yucatenensis</i>			35.81	19.11	4.36	25.98	18.51	6.60	12.72	2.23	14.85	0.80	0.94
59	<i>Diphysa carthagenensis</i>			5.06	0.62	2.31		2.72	2.03			0.78		
60	<i>Drypetes lateriflora</i>	37.01			0.65					0.59		0.95		0.83

Cuadro 6. Índice de valor de importancia de cada especie en cada sitio.

Especie / Sitio (años)	1 (4)	2 (4)	3 (10)	4 (10)	5 (10)	6 (20)	7 (30)	8 (30)	9 (40)	10 (40)	11 (60)	12 (60)	13 (>60)
61 <i>Ehretia tinifolia</i>													3.40
62 <i>Erythrina standleyana</i>				1.97									
63 <i>Erythroxylum rotundifolium</i>							1.40		0.62	3.92			
64 <i>Esenbeckia pentaphylla</i>							3.68						
65 <i>Eugenia axillaris</i>							5.08		2.86		1.40		
66 <i>Eugenia capuli</i>		1.80	5.09	1.47	1.21	3.41	9.76	2.37	6.53	4.54	0.73	0.82	
67 <i>Eugenia foetida</i>			0.57				5.94		3.28		0.69		
68 <i>Eugenia karwinskyana</i>						1.16	5.79	3.88			2.14	2.12	1.18
69 <i>Eugenia winzerlingii</i>							1.40					1.80	
70 <i>Eupatorium arborescens</i>		1.03							0.59				
71 <i>Exostema caribaeum</i>					1.56		2.47						
72 <i>Exothea diphylla</i>									0.62				
73 <i>Ficus cotinifolia</i>			3.15	0.65	7.28	3.32	1.30	0.67					
74 <i>Ficus pertusa</i>				1.68		0.67					9.25		
75 <i>Ficus tecolutensis</i>			1.31			1.81							
76 <i>Gliricidia maculata</i>									2.43				
77 <i>Gliricidia sepium</i>			1.26				0.77	0.62	5.90				0.83
78 <i>Guazuma ulmifolia</i>											0.82		
79 <i>Guettarda combsii</i>		30.43	10.67	21.22	26.68	14.58	6.91	6.59	14.08	7.90	10.73	5.82	1.98
80 <i>Guettarda elliptica</i>		2.18		2.29		0.78	2.58	2.17	2.41	0.91	2.64		2.27

Cuadro 6. Índice de valor de importancia de cada especie en cada sitio.

Especie /Sitio (años)	1 (4)	2 (4)	3 (10)	4 (10)	5 (10)	6 (20)	7 (30)	8 (30)	9 (40)	10 (40)	11 (60)	12 (60)	13 (>60)
81 <i>Gymnanthes lucida</i>			0.94	0.62					1.38	1.07		3.26	22.39
82 <i>Gymnopodium floribundum</i>		9.06	12.28	4.12	13.75	13.83	1.52	15.91	3.56	6.15	9.46	4.53	4.02
83 <i>Hamelia patens</i>	1.92												
84 <i>Hampea trilobata</i>	78.22	28.86	28.44	19.37	21.30	7.93	2.44	5.71	0.80	2.92		3.66	0.82
85 <i>Havardia albicans</i>		2.07					13.73		4.47	0.92		1.60	
86 <i>Helicteres baruensis</i>		9.06											
87 <i>Heteropterys brachiata</i>						0.57		3.90					0.83
88 <i>Heteropterys laurifolia</i>			0.54										
89 <i>Hintonia octomera</i>							0.60	0.61	0.72	0.87			
90 <i>Hippomane marcinella</i>											1.39	2.42	
91 <i>Hypermaena mexicana</i>													0.84
92 <i>Jacquinia arborea</i>										0.82			
93 <i>Jatropha gaumeri</i>		4.86	5.62	3.86	3.33	1.35	3.54	3.58	1.85		0.83	0.80	
94 <i>Karwinskia humboldtiana</i>										0.80		0.81	
95 <i>Krugiodendrum ferreum</i>				0.65								0.92	
96 <i>Laetia tamia</i>								0.66	0.61				
97 <i>Lonchocarpus rugosus</i>	2.52	2.10	12.01	22.37	29.72	18.34	4.89	11.26	1.43	5.07	7.36	1.84	0.83
98 <i>Lonchocarpus xuul</i>	10.83	3.65	22.58	22.40	8.58	17.68	25.55	12.60	7.01	12.27	11.93	4.13	3.93
99 <i>Lonchocarpus yucatanensis</i>		4.90	7.04	1.58	21.33	2.08	1.56	2.26	4.70	10.36	0.97	2.65	
100 <i>Luehea candida</i>						0.67		1.34			1.10		

Cuadro 6. Índice de valor de importancia de cada especie en cada sitio.

	Especie / Sitio (años)	1 (4)	2 (4)	3 (10)	4 (10)	5 (10)	6 (20)	7 (30)	8 (30)	9 (40)	10 (40)	11 (60)	12 (60)	13 (>60)
101	<i>Luehea spesiosa</i>	1.86	1.07				2.90		5.99		5.34	7.24		
102	<i>Lysiloma latisiliquum</i>		4.13	1.25	2.99			0.61	33.92	30.45	17.68	28.21	33.23	0.87
103	<i>Machaonia lindeniana</i>		7.81	2.04	14.65	25.79	15.10	15.59	7.93	6.38	10.60	6.83	11.99	1.76
104	<i>Malpighia lundellii</i>			1.05					0.85	0.62		0.70	1.73	14.54
105	<i>Malvaviscus arboreus</i>										0.80			0.82
106	<i>Manilkara zapota</i>							1.05	1.20	7.89		1.61	43.44	62.03
107	<i>Mariosousa dolichostachya</i>													1.42
108	<i>Melicoccus oliviformis</i>								1.30					1.63
109	<i>Metopium brownei</i>	4.66		5.91	4.18	8.10		7.54	6.08	32.56	6.68	10.19	28.65	30.40
110	<i>Mimosa bahamensis</i>		3.01	4.62	1.99	9.26	1.00	9.33	0.99	1.65			3.50	
111	<i>Mosannonia depressa</i>										1.65	1.00	1.95	1.63
112	<i>Nectandra coriaceae</i>		2.13	0.70	2.01	3.07	3.95	1.12	5.44	2.38	3.24	11.05	3.14	6.13
113	<i>Neea choriophylla</i>	1.83	0.99	4.14	1.69		0.87	4.86	1.95	3.85	6.71	1.41	3.75	3.42
114	<i>Neomillspaughia emarginata</i>		14.05	15.11	14.78		3.73	7.93		1.33				
115	<i>Parathesis cubana</i>		1.03								1.65		6.89	
116	<i>Pentalinon andrieuxii</i>													0.81
117	<i>Piper sp</i>											3.95		
118	<i>Piscidia piscipula</i>	9.75	31.52	0.68	4.68	4.97	26.93	7.10	12.20		15.12	11.65	3.59	
119	<i>Pisonia aculeata</i>	7.71	1.62	1.25	0.69				0.63	0.58	3.91			1.64
120	<i>Platymiscium yucatanum</i>		2.07	6.57	4.83	2.31	4.22	0.54	3.91	4.14	1.76	0.79		0.84

Cuadro 6. Índice de valor de importancia de cada especie en cada sitio.

Especie / Sitio (años)	1 (4)	2 (4)	3 (10)	4 (10)	5 (10)	6 (20)	7 (30)	8 (30)	9 (40)	10 (40)	11 (60)	12 (60)	13 (>60)
121 <i>Plumeria obtusa</i>		2.33											0.82
122 <i>Pouteria reticulata</i>									4.46				15.38
123 <i>Psidium sartorianum</i>	2.14	1.03	0.53	2.19	2.80	11.51	1.00	8.65	6.33	26.14	3.91	2.84	13.36
124 <i>Randia aculeata</i>							0.63				0.72		
125 <i>Randia longiloba</i>									2.46				
126 <i>Randia obcordata</i>				1.90		0.57	2.85	10.65	6.24		10.81		1.66
127 <i>Randia truncata</i>			1.05			1.03	3.37	1.79	6.98	5.96	0.71	7.59	0.82
128 <i>Rehderia trinervis</i>		3.14		1.73					0.73	0.93			
129 <i>Sabal yapa</i>				14.24	7.05	7.05	8.11	8.83	11.59	3.62	5.06	3.37	
130 <i>Samyda yucatanensis</i>							1.87	0.60	1.68	0.80		0.81	1.63
131 <i>Sapranthus campechianus</i>								1.77					
132 <i>Sebastiana adenophora</i>								0.60					0.82
133 <i>Semialarium mexicanum</i>		2.44	9.77	10.50	0.95	6.15	4.66	11.57	6.63	8.50	4.61	5.40	1.22
134 <i>Serjania adiantoides</i>				0.63									
135 <i>Serjania yucatanensis</i>	1.05	3.20					2.61		1.16	3.62	2.25		0.82
136 <i>Sideroxylon celastrinum</i>						0.62							
137 <i>Sideroxylon obtusifolium</i>			1.44	0.69	0.98		0.52		1.27		0.71	1.07	
138 <i>Sideroxylon salicifolium</i>											1.26		
139 <i>Simarouba amara</i>													3.09
140 <i>Spondias purpurea</i>			4.68	0.91		0.57	1.56			3.14			

Cuadro 6. Índice de valor de importancia de cada especie en cada sitio.

Especie / Sitio (años)	1 (4)	2 (4)	3 (10)	4 (10)	5 (10)	6 (20)	7 (30)	8 (30)	9 (40)	10 (40)	11 (60)	12 (60)	13 (>60)
141 <i>Stigmaphyllon</i> sp	2.16												
142 <i>Swartzia cubensis</i>		1.03	3.30	1.42	2.20	1.26	2.25		2.75	8.46	1.71	1.66	9.03
143 <i>Swietenia macrophylla</i>									0.86				
144 <i>Tabebuia chrysantha</i>		1.66	2.06				1.69		1.69		0.70		3.47
145 <i>Talisia floresii</i>													0.84
146 <i>Thouinia paucidentata</i>			0.75	2.43	0.89	5.42	4.19	11.36	3.10	8.38	6.07		
147 <i>Thrinax radiata</i>												1.15	6.36
148 <i>Trichilia glabra</i>			0.83	3.09		0.70		0.77		1.62		2.85	
149 <i>Trichilia hirta</i>											0.89		
150 <i>Viguiera dentata</i>	31.83												
151 <i>Vitex gaumeri</i>		41.46		1.71	3.89	7.76	1.43		1.94	1.78	5.18	1.81	14.15
152 <i>Xylosma flexuosa</i>				0.69									
153 <i>Zanthoxylum caribaeum</i>				0.62									
154 <i>Zuelania guidonia</i>	9.67	2.59		0.65		2.84		0.78	2.63	1.78	5.04		

ANEXO III. Resultados de los ajustes de los modelos no lineales a los atributos de estructura y diversidad.

Cuadro 7. Ajuste de los modelos no lineales a cada una de las variables estructurales y de diversidad.

Modelo I-V son los modelos propuestos por Huisman *et al.* (1993).

M es el valor máximo asignado a cada modelo.

a , b , c y d son los parámetros de cada modelo.

Se muestran los valores de las estimaciones de cada parámetro para cada modelo empleado, y su error típico entre paréntesis.

R^2 es el coeficiente de determinación.

Altura del dosel					
$M = 18$	Modelo I	Modelo II	Modelo III	Modelo IV	Modelo V
a	-0.018 (0.227)	1.043 (0.162)	1.064 (0.148)	0.010 (40428.071)	1.281 (0.057)
b	---	-0.042 (0.006)	-0.085 (0.014)	-0.037 (0.011)	-0.057 (0.002)
c	---	---	-1.093 (0.177)	0.009 (40429.729)	-19340.191 (4281.728)
d	---	---	---	---	-322.312 (71.373)
R^2	0.000	0.886	0.966	0.900	0.992
Altura promedio					
$M = 6$	Modelo I	Modelo II	Modelo III	Modelo IV	Modelo V
a	-1.288 (0.311)	0.226 (0.136)	0.259 (0.162)	-0.648 (10002.724)	0.252 (0.131)
b	---	-0.081 (0.011)	-0.097 (0.021)	-0.076 (0.039)	-0.084 (0.011)
c	---	---	-3.375 (0.920)	-0.648 (9996.823)	-36801.059 (26870.385)
d	---	---	---	---	-613.298 (448.049)
R^2	0.000	0.941	0.947	0.944	0.958
Área basal					
$M = 55$	Modelo I	Modelo II	Modelo III	Modelo IV	Modelo V
a	0.447 (0.235)	1.388 (0.277)	1.463 (0.456)	0.270 (31582.546)	1.821 (0.403)
b	---	-0.035 (0.008)	-0.099 (0.038)	-0.030 (31594.690)	-0.071 (0.056)
c	---	---	-0.418 (0.280)	0.270 (0.088)	-2.868 (8.442)
d	---	---	---	0.000 (0.000)	0.039 (0.130)
R^2	0.000	0.710	0.823	0.727	0.829
Cobertura					
$M=47755$	Modelo I	Modelo II	Modelo III	Modelo IV	Modelo V
a	0.224 (0.174)	0.746 (0.248)	1.856 (0.682)	0.246 (1396843.3)	-0.274 (0.354)

Anexo

<i>b</i>	---	-0.020 (0.007)	-0.294 (0.091)	-0.017 (0.101)	0.003 (0.008)
<i>c</i>	---	---	-0.155 (0.102)	-0.246 (1396811.5)	1.828 (0.684)
<i>d</i>	---	---	---	---	-0.274 (0.098)
<i>R</i> ²	0.000	0.437	0.843	0.450	0.845

Cobertura promedio

<i>M</i> = 8.6	Modelo I	Modelo II	Modelo III	Modelo IV	Modelo V
<i>a</i>	0.639	1.144 (0.217)	0.365 (0.520)	0.048 (178474.90)	-32.544 (58276.898)
<i>b</i>	---	-0.018 (0.006)	-0.045 (0.046)	-0.015 (0.131)	0.523 (971.263)
<i>c</i>	---	---	-0.068 (0.746)	0.048 (178511.57)	1.308 (0.291)
<i>d</i>	---	---	---	---	-0.028 (0.013)
<i>R</i> ²	0.000	0.495	0.524	0.499	0.565

Densidad

<i>M</i> = 12500	Modelo I	Modelo II	Modelo III	Modelo IV	Modelo V
<i>a</i>	-0.481 (0.260)	-0.485 (0.462)	4238.553 (6524.602)	-1.294 (14463525)	1.943 (1.154)
<i>b</i>	---	0.000 (0.014)	-1059.508 (1630.950)	0.000 (5.715)	-0.374 (0.213)
<i>c</i>	---	---	-0.725 (0.260)	-1.318 (14784426)	-2.017 (0.960)
<i>d</i>	---	---	---	---	0.034 (0.021)
<i>R</i> ²	0.000	0.000	0.408	0.000	0.564

Riqueza observada

<i>M</i> = 64	Modelo I	Modelo II	Modelo III	Modelo IV	Modelo V
<i>a</i>	-1.757 (0.470)	0.143 (0.574)	0.157 (0.642)	-0.713 (102547.46)	77813.749 (1.1x10 ¹¹)
<i>b</i>	---	-0.124 (0.068)	-0.131 (0.093)	-0.117 (0.217)	-19455.551 (2.6x10 ¹⁰)
<i>c</i>	---	---	-4.774 (8.318)	-0.714 (102525.04)	-0.461 (0.989)
<i>d</i>	---	---	---	---	-0.084 (0.075)
<i>R</i> ²	0.000	0.605	0.605	0.605	0.703

Riqueza esperada

<i>M</i> = 88	Modelo I	Modelo II	Modelo III	Modelo IV	Modelo V
<i>a</i>	-1.134 (0.282)	-0.252 (0.347)	-0.329 (0.487)	-1.083 (1700124.8)	-0.136 (0.354)
<i>b</i>	---	-0.039 (0.018)	-0.059 (0.067)	-0.037 (0.090)	-0.050 (0.022)
<i>c</i>	---	---	-2.477 (2.245)	-1.083 (1700157.8)	-1092352.2 (1.9x10 ¹²)
<i>d</i>	---	---	---	---	18205.567 (3.1x10 ¹⁰)
<i>R</i> ²	0.000	0.441	0.448	0.442	0.604

Diversidad					
$M = 3.50$	Modelo I	Modelo II	Modelo III	Modelo IV	Modelo V
a	-2.980 (0.704)	-0.841 (0.500)	-0.841 (0.527)	-17.660 (1.3×10^8)	-23.074 (0.000)
b	---	-0.128 (0.070)	-0.128 (0.074)	-0.128 (0.074)	-0.072 (0.000)
c	---	---	-24.740 (0.000)	-0.841 (4.204)	-0.841 (0.559)
d	---	---	---	---	-0.128 (0.078)
R^2	0.000	0.662	0.662	0.662	0.662

Equidad					
$M = 0.84$	Modelo I	Modelo II	Modelo III	Modelo IV	Modelo V
a	-5.814 (5.944)	-1.989 (0.095)	-1.990 (0.964)	-1.990 (95.172)	-11.443 (792383.70)
b	---	-0.126 (0.137)	-0.126 (0.176)	-0.126 (0.562)	-0.245 (163226.32)
c	---	---	-15.763 (174075.34)	-9.466 (151307.17)	-1.990 (87.095)
d	---	---	---	---	-0.126 (2.725)
R^2	0.000	0.382	0.382	0.382	0.382