

Instituto Tecnológico de Costa Rica  
Universidad Nacional de Costa Rica  
Universidad Estatal a Distancia  
Doctorado en Ciencias Naturales para el Desarrollo



**Sucesión ecológica secundaria alrededor de parches de  
bosques con pinabeta (*Abies guatemalensis* Rehder) en  
San Marcos, Guatemala**

Tesis sometida a consideración del tribunal evaluador como  
requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias Naturales  
para el Desarrollo, con énfasis en Gestión de Recursos Naturales

**José Vicente Martínez Arévalo**

Universidad Estatal a Distancia  
San José, Costa Rica  
Marzo, 2013

**Instituto Tecnológico de Costa Rica  
Universidad Nacional de Costa Rica  
Universidad Estatal a Distancia**

**TEC** | Tecnológico  
de Costa Rica

**UNA**  
UNIVERSIDAD  
NACIONAL  
COSTA RICA



**Doctorado en Ciencias Naturales para el Desarrollo**



**Sucesión ecológica secundaria alrededor de parches de  
bosque con pinabete (*Abies guatemalensis* Rehder) en  
San Marcos, Guatemala**

**Sustentante:**

José Vicente Martínez Arévalo

**Trabajo sometido a consideración del tribunal evaluador como  
requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias Naturales  
para el Desarrollo, con énfasis en Gestión de Recursos Naturales.**

**Universidad Estatal a Distancia  
San José, Costa Rica  
Marzo, 2013**

**Instituto Tecnológico de Costa Rica  
Universidad Nacional de Costa Rica  
Universidad Estatal a Distancia**

**TEC** | Tecnológico  
de Costa Rica

**UNA**  
UNIVERSIDAD  
NACIONAL  
COSTA RICA



**Doctorado en Ciencias Naturales para el Desarrollo**



**Sucesión ecológica secundaria alrededor de parches de  
bosque con pinabete (*Abies guatemalensis* Rehder) en  
San Marcos, Guatemala**

**Sustentante:**

José Vicente Martínez Arévalo

**Director de tesis:**

Dr. Ruperto Quesada Monge

**Trabajo sometido a consideración del tribunal evaluador como  
requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias Naturales  
para el Desarrollo, con énfasis en Gestión de Recursos Naturales.**

**Universidad Estatal a Distancia  
San José, Costa Rica  
Marzo, 2013**

**INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA  
UNIVERSIDAD NACIONAL DE COSTA RICA  
UNIVERSIDAD ESTATAL A DISTANCIA DE COSTA RICA**

**TEC** | Tecnológico  
de Costa Rica

**UNA**  
UNIVERSIDAD  
NACIONAL  
COSTA RICA

  
**UNED**  
UNIVERSIDAD ESTATAL A DISTANCIA  
Institución Benemérita de la Educación y la Cultura

**Sustentante:**

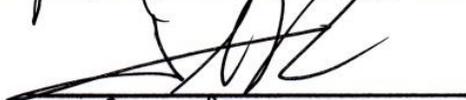
**José Vicente Martínez Arévalo**

**Tribunal examinador:**

Dr. Ruperto Quesada Monge  
Director de Tesis



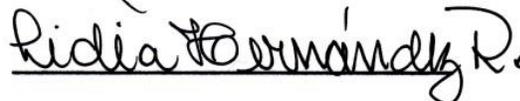
Dr. Fredy Araya  
Coordinador DOCINADE



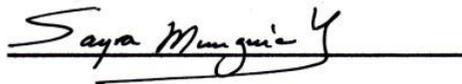
Dr. Wagner Peña  
Representante UNED ante  
DOCINADE



Dra. Lidia Hernández  
Examinadora



Dra. Sayra Munguía  
Examinadora



Marzo, 2013

## **AGRADECIMIENTOS**

A todos los campesinos de la parte alta de San Marcos, por su colaboración con este estudio y por el cuidado de los bosques de pinabete.

A la Universidad de San Carlos de Guatemala, la Dirección General de Docencia y la Facultad de Agronomía, por su apoyo económico y en tiempo para el desarrollo de este doctorado, los recompenare con mi servicio.

Al programa de Doctorado en Ciencias Naturales para el Desarrollo (DOCINADE), por la oportunidad de oportunidad de realizar mis estudios de doctorado.

Al Dr. Ruperto Quesada Monge por haber dirigido esta investigación que hoy culmina con éxitos.

A todos los profesores del DOCINADE que se entregan con sus enseñanzas y experiencia para que la formación de este doctorado sea sólida.

Al Fondo Nacional de Ciencia y Tecnología (FONACYT), de la Secretaría Nacional de Ciencia y Tecnología (SENACYT), por el apoyo económico a través del proyecto FODECYT-055-2009, que sirvió para el trabajo de campo de la investigación.

A la oficina de UICN en San Marcos, especialmente al Ing. Agr. Ottoniel Rivera Mazariegos por su apoyo logístico en el trabajo de campo.

Al Licenciado en Letras David Marroquín de la Dirección de Investigación de la Universidad de San Carlos por la revisión de estilo de este documento.

## **DEDICATORIA**

A Dios todo poderoso, por que la fe, la entrega y perseverancia tienen su fruto.

A mis padres, que aunque lejos les agradezco por lo que soy ahora.

A mi esposa Verónica, mis hijos Marvín y Wendy por acompañarme y comprenderme durante el tiempo que nos les dediqué, pero que sirvió para realizar estos estudios, que estoy seguro, es también un triunfo para ellos.

# ÍNDICE DE CONTENIDO

ÍNDICE DE CONTENIDO .....	iv
LISTA DE CUADROS.....	v
LISTA DE FIGURAS.....	vi
RESUMEN .....	i
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Justificación del trabajo .....	2
1.2 Objetivo General.....	3
1.3 Objetivos específicos.....	4
1.4 Hipótesis de trabajo .....	4
2. REVISIÓN DE LITERATURA .....	5
2.1 Sucesión ecológica .....	6
2.1.1 Origen del concepto y tipos de sucesión ecológica.....	6
2.1.2 Dinámica y modelos de la sucesión.....	9
2.1.3 Sucesión ecológica debajo del suelo.....	11
2.1.4 Metodologías de estudio de la sucesión .....	13
2.2 Los bosques de pinabete en Guatemala.....	14
2.2.1 Distribución geográfica.....	14
2.2.2 La presión sobre el pinabete.....	17
2.2.3 Ecología de pinabete.....	19
2.2.4 Contexto socioeconómico de los bosques de pinabete.....	21
3. METODOLOGÍA .....	22
3.1 Área de estudio.....	23
3.2 Unidades muestrales, forma y tamaño de parcelas .....	25
3.3 Variables .....	28
3.4 Información vegetal.....	28
3.5.1 Recolecta de información de la vegetación .....	28
3.5.2 Análisis de la información vegetal .....	29
3.6. Información ambiental .....	34
3.6.1 Muestreo y análisis químico del suelo.....	34
3.6.2 Muestreo y análisis microbiológico del suelo .....	35
3.6.3 Registro y tratamiento de información climática .....	36
4. RESULTADOS.....	37
4.1 Especies vegetales presentes.....	38
4.2 Diversidad vegetal.....	39
4.3 Índice de valor de importancia de Cottam.....	47
4.4 Caracterización descriptiva de los estadios sucesionales.....	52
4.5 Características químicas del suelo y su relación con la sucesión. ....	59
4.6. Contenido de microorganismos en el suelo.....	69
5. DISCUSIÓN DE RESULTADOS .....	78
6. CONCLUSIONES.....	91
7. RECOMENDACIONES.....	95
8. BIBLIOGRAFÍA .....	97
9. APÉNDICES.....	121

## LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Información de sitios de muestreo, del estudio de sucesión vegetal en áreas alrededor de parches de bosque de pinabete ( <i>Abies guatemalensis</i> ).....	26
Cuadro 2. Resumen de la metodología utilizada para realizar el análisis físico químico de los suelos. ....	35
Cuadro 3. Resumen de la información florística obtenida del estudio de la sucesión vegetal de áreas con bosque de pinabete ( <i>Abies guatemalensis</i> ). ....	39
Cuadro 4. Número de especies por localidad y época de muestreo, datos estadísticos y significancia. ....	40
Cuadro 5. Diversidad beta entre épocas de estudio de la vegetación.....	42
Cuadro 6. Número de especies vegetales y diversidad alfa por estadio sucesional en las tres épocas estudiadas. ....	43
Cuadro 7. Índice de diversidad beta entre estadios sucesionales en tres épocas de estudio de la vegetación. ....	45
Cuadro 8. Especies con valor de importancia mayor a 20, en cuatro estratos de vegetación y en tres épocas de estudio. ....	48
Cuadro 9. Frecuencia de especies con índice de valor de importancia mayor a 20, en los estadios sucesionales de las tres épocas y estratos de vegetación. ....	52
Cuadro 10. Propiedades químicas del suelo a través de cinco estadios sucesionales de bosque de pinabete. ....	60
Cuadro 11. Correlaciones entre las características químicas del suelo a través de diez localidades de cinco estadios sucesionales.....	64
Cuadro 12. Correlación de elementos químicos del suelo y características de la vegetación.....	65
Cuadro 13. Varianza extraída en los primeros cinco componentes principales (CP) de las características químicas del suelo.....	66
Cuadro 14. Valor de la varianza explicada por cada característica química en los dos primeros componentes principales. ....	67
Cuadro 15. Estadísticas de microorganismos del suelo a través de los estadios sucesionales. ....	69
Cuadro 16. Prueba de medias de valores de microorganismos del suelo por localidad.....	71
Cuadro 17. Correlación de microorganismos del suelo y características de la vegetación.....	72
Cuadro 18. Correlación de microorganismos y propiedades químicas del suelo. ..	73

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de distribución conocida de <i>Abies guatemalensis</i> en Guatemala..	16
Figura 2. Mapa de ubicación del área de estudio.....	23
Figura 3. Ubicación de los lugares de muestreo para el estudio de la sucesión ecológica en los bosques de pinabete. ....	24
Figura 4. Dinámica del número de especies en diez localidades, en tres épocas del año de cinco estadios sucesionales de bosques de pinabete.....	41
Figura 5. Tendencia del número de especies y del índice de diversidad alfa en cinco estadios sucesionales y tres épocas de estudio de la vegetación. ....	44
Figura 6. Dendrograma de estadios sucesionales a través de las diez localidades estudiadas.....	46
Figura 7. Estadio 1, vegetación alrededor de bosques de pinabete. ....	53
Figura 8. Estadio 2, vegetación alrededor de bosques de pinabete. ....	54
Figura 9. Estadio 3, vegetación alrededor bosques de pinabete.....	55
Figura 10. Estadio 4, vegetación alrededor bosques de pinabete.....	56
Figura 11. Estadio 5, vegetación de bosques de pinabete. ....	57
Figura 12. Análisis Canónico de Correspondencias de los sitios de estudio de sucesión ecológica y características químicas del suelo. ....	68
Figura 13. Comportamiento de los microorganismos descomponedores de materia orgánica del suelo en cinco estadios sucesionales de bosques de pinabete.....	70
Figura 14. Relación entre el número de especies vegetales por estadio sucesional y la cantidad de bacterias, levaduras, mohos y actinomicetos en el suelo. ....	74
Figura 15. Relación de la materia orgánica con el contenido de microorganismos en el suelo a través de cinco estadios sucesionales. ....	75

## **RESUMEN**

Se realizó el estudio de la sucesión ecológica en los bordes de bosques de pinabete (*Abies guatemalensis* Rehder) ubicados entre los 2800-3400 m de altitud en San Marcos, Guatemala. El objetivo general fue establecer y explicar la sucesión ecológica secundaria que se desarrolla alrededor de parches de bosque de pinabete (*Abies guatemalensis*). Los objetivos específicos: a) caracterizar e interpretar la vegetación de los diferentes estadios sucesionales; b) caracterizar las propiedades químicas del suelo, por medio del contenido de minerales, porcentaje de materia orgánica y acidez (pH), que se presentan a lo largo de la sucesión ecológica; y c) estimar el contenido de microorganismos en el suelo en los diferentes estadios sucesionales y su relación con respecto a la vegetación y propiedades químicas del suelo. En los años 2010 y 2011 se estudiaron parcelas permanentes en diez localidades, cada una con cinco estadios sucesionales, donde, se registró la densidad, cobertura y altura de las especies vegetales en tres épocas del año. Se tomó muestra de suelos para determinar la composición química y para hacer cuantificación de microorganismos. Se estimó la diversidad alfa y beta, el índice de valor de importancia (IVI), correlaciones entre vegetación, propiedades químicas y microorganismos del suelo. Con la información que lo permitió se realizó análisis de varianza y cuando hubo diferencia significativa se efectuó una prueba de medias. Se realizó análisis multivariable de clasificación de los estadios sucesionales y análisis canónico de correspondencia entre la vegetación de los estadios sucesionales y características químicas del suelo previamente seleccionadas, a partir de un análisis de componentes principales. La composición florística fue de 85 especies, con diferencia estadística significativa entre número de especies de los cinco estadios sucesionales, no así en las épocas de estudio. El índice de Shannon de la diversidad alfa de los estadios sucesionales tuvo valores entre 3,32-3,94 sin diferencia significativa y la diversidad beta fue de mediana a baja. El IVI mostró que el 96% de las especies, tuvieron un valor menor a 100, lo que muestra que hay codominancia. Se usaron los valores de IVI mayores a 20, y se elaboraron perfiles de vegetación de los cinco estadios sucesionales. El análisis de clasificación indica que un primer grupo está formado

por los estadios 1 y 2 que son áreas abiertas y un segundo por los estadios 3, 4 y 5 con vegetación arbórea. Los resultados del análisis químico del suelo, establecen que hay cambios en el contenido a lo largo de los cinco estadios; pero sin tendencia sucesional definida, y solo en potasio y calcio disponible y magnesio intercambiable, se encontraron diferencias significativas entre los estadios sucesionales. Las características químicas del suelo tuvieron correlaciones significativas con la densidad y cobertura de la vegetación arbustiva, diversidad alfa y número de especies. El análisis canónico de correspondencias mostró que la vegetación de las localidades; está mejor representada por la capacidad de intercambio catiónico (CIC), saturación de bases (SB) y potasio (K). Se determinó cualitativamente la presencia de bacterias aminolíticas y proteolíticas en todos los estadios sucesionales y cuantitativamente, que el número de bacterias y actinomicetos fue mayor al de mohos y levaduras en todos los casos. El comportamiento de estos cuatro grupos no tiene una tendencia definida a través del gradiente sucesional ni hubo diferencia significativa entre los estadios sucesionales; las correlaciones significativas que se encontraron con la vegetación fueron de signo negativo y están asociadas a número de especies, diversidad alfa, densidad y cobertura de la vegetación; con las características químicas del suelo, solo las bacterias tuvieron correlación negativa significativa con pH y saturación de bases. El proceso de sucesión ecológica encontrado, a pesar de poderse representar por cambios fisonómicos de vegetación, es difícil de explicar totalmente a partir de la propuesta inicial de Clements. Debido a que el disturbio por el pastoreo ovino fue constante a través de muchos años imprimió características que se considera son mejor interpretadas a través del espacio más que del tiempo. Los estadios sucesionales alrededor de los núcleos de bosque de pinabete tienen cierta estabilidad, que impide que en condiciones naturales cambien hacia el estadio superior, lo que ha traído como consecuencia que el proceso de sucesión ecológica sea muy lento, por lo que se propone acelerarlo a partir de la intervención del ser humano con la aplicación de la restauración ecológica.

## **ABSTRACT**

This research is an ecological succession study at the edges of fir forests (*Abies guatemalensis* Rehder) located between 2800-3400 m altitude in San Marcos, Guatemala. Provides knowledge of changes through time and space of vegetation, chemical properties and microorganisms in the soil, this information can be used for conservation and ecological restoration of damaged ecosystems of the specie mentioned, endemic for the country and in endangered. The main objective was to established and explain the secondary ecological succession that develops around fir forest patches (*Abies guatemalensis*) and the specific objectives: a) Characterize and interpret the vegetation of different successional stages, b) characterize the chemical properties of soil by mineral content, organic matter and acidity (pH), which occur along ecological succession and c) estimate the content of microorganisms in the soil during succession and the relationship with the vegetation and soil chemical properties. The research was made during 2010 and 2011, in ten locations, each one with five successional stages, on permanent plots in three seasons were recorded the density, coverage and height plants, and took a specimen for botanic determination. Soil samples were collected during the rainy season to determine the chemical composition and microorganisms quantification. The alpha and beta diversity, importance value index (IVI), correlations between vegetation, chemical properties and soil microorganisms were estimated. With the information that allowed, was made a variance analysis and mean test when was significant. Multivariate Analysis of classification was performed for the five successional stages and canonical correspondence analysis for vegetation successional stages and chemical soil characteristics previously selected from a principal components analysis. Were found 85 species on floristic composition, with statistically significant difference between the numbers of species of the five successional stages, and not in the three times during of year study. The alpha diversity of successional stages calculated by the Shannon index ranged between 3.32 to 3.94, with no significant difference and beta diversity between successional stages were values low to medium (0,93-0,65). The IVI showed that 96% of the species were worth less than 100, that shows there is a codominance of species,

which is consistent with other studies of similar areas. Using IVI values greater than 20 were developed profiles of the five vegetation successional stages, to describing the features of each one. The classification analysis showed a clear separation between successional stages, indicating that a first group consists of stages 1 and 2 showing open areas and a second the stages 3, 4 and 5 with timberline. In soil chemical analysis results despite changes along the five stages, have not a trend defined in succession, and only potassium and calcium values available and exchangeable magnesium had significant differences among successional stages. The soil chemical characteristics had significant correlations with the density and cover shrubs, alpha diversity and species number. The canonical correspondence analysis for vegetation of ten locations is best represented by the cation exchange capacity (CEC), base saturation (SB) and potassium (K). Qualitatively it determined that proteolytic and aminolíticas bacteria are present in all successional stages and quantitatively found that the bacteria and actinomycetes number were greater than molds and yeasts in all cases, these four groups had not clear trend and neither significant difference through successional gradient, were found negative significant correlations with vegetation and are associated with number of species, alpha diversity, density and vegetation cover. Only the bacteria had negative significant correlation with pH and base saturation. The ecological process succession found, in spite of being able to represent vegetation physiognomic changes, it is difficult to explain fully from the Clements initial proposal. Considering that the disturbance by sheep grazing was constant over many years left characteristics that are better interpreted through space rather than time. The mosaic of successional stages around the nuclei of fir forest has some stability, this prevents change toward to the upper stage, which has resulted in a very slow ecological succession process, to accelerate it proposed human intervention, where the ecological restoration application can play an important role.

# **1. INTRODUCCIÓN**

## 1.1 Justificación del trabajo

El presente estudio se realizó en el departamento de San Marcos, localizado en la región occidental de Guatemala, en una altiplanicie ubicada entre los volcanes Tajumulco y Tacaná, a una altitud entre 2800 y 3400 m, de topografía ondulada, con una superficie cercana al 60% considerada para uso forestal, donde crecen especies arbóreas de aliso (*Alnus* spp.), ciprés (*Neocupressus lusitanica*), encino (*Quercus* spp.), pino (*Pinus* spp.) y pinabete (*Abies guatemalensis*), principalmente. El área de estudio estuvo comprendida en la cabecera de cuencas hidrográficas, compartidas entre Guatemala y México, con ríos de recorrido corto y diferencia altitudinal de 4100 m, en una línea recta de 100 km aproximadamente. La deforestación, sobrepastoreo, prácticas agrícolas inadecuadas y la sobrepoblación humana, llevaron al deterioro de los ecosistemas de esta región, particularmente en las partes medias y bajas de las cuencas, que son las más vulnerables al daño provocado por los desastres naturales, como en el caso de la tormenta tropical Stan en el año 2005. Se estima que en los municipios de Ixchiguan, Tacaná, Sibinal, San José Ojetenam y San Marcos, donde se ubicaron las parcelas de estudio, se cuenta con una cobertura vegetal entre 8 y 20%, que proporciona un paisaje con bosques pequeños y aislados, que constituyen vestigios de que en el pasado fueron rodales de mayor extensión. Esto muestra la necesidad de conservación y recuperación de áreas forestales a lo largo de las cuencas, pero en especial en las partes altas. Para esto es necesario, a través de la investigación y sistematización de la información, tener el conocimiento adecuado de las condiciones abióticas, bióticas y sociales de estas áreas.

Los bosques de pinabete (*Abies guatemalensis* Rehder) del área de estudio se presentan en parches aislados que se conservan porque el pinabete es una especie protegida desde 1979, incluida en el Apéndice I de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna Silvestre (CITES).

En el área de borde de estos bosques se observan diferentes fases de desarrollo de la vegetación, que son propicias para hacer estudios de la sucesión ecológica de ecosistemas de clima templado y generar conocimiento de la flora local y la dinámica de la vegetación.

Este trabajo de investigación caracteriza y explica el proceso y particularidades de la sucesión vegetal y la dinámica de características químicas y microbiológicas del suelo que se producen en los bosques de pinabete y áreas de borde. Una de sus aplicaciones es proporcionar fundamento a programas de restauración ecológica, que tengan como meta aumentar el tamaño actual de los bosques de pinabete, a través de recuperar la estructura, funciones y servicios de estos ecosistemas. Esto contribuirá con el sostenimiento de estas áreas, por medio del mejoramiento de la biodiversidad, protección del suelo, recarga hídrica hacia las partes medias y bajas de la cuenca, y valoración los servicios ecosistémicos.

La investigación se realizó mediante el estudio de parcelas permanentes, durante los años 2010 y 2011, en las cuales se recolectó información de especies vegetales y suelo, se analizaron e interpretaron resultados de la diversidad florística, índice de valor de importancia (IVI), análisis multivariable de clasificación, ordenación directa de vegetación con características químicas del suelo y correlaciones de la vegetación con propiedades químicas y microorganismos del suelo, además de hacer una descripción fisonómica de los cinco estadios sucesionales.

## **1.2 Objetivo General**

Establecer y explicar la sucesión ecológica secundaria que se desarrolla alrededor de parches de bosque de pinabete (*Abies guatemalensis* Rehder).

### **1.3 Objetivos específicos**

1.3.1) Caracterizar e interpretar la vegetación de los estadios sucesionales estudiados.

1.3.2) Caracterizar las propiedades químicas del suelo, por medio del contenido de minerales, porcentaje de materia orgánica y acidez (pH), que se presentan a lo largo de la sucesión ecológica.

1.3.3) Estimar el contenido de microorganismos en el suelo a través de los diferentes estadios sucesionales y su relación con respecto a la vegetación y propiedades químicas del suelo.

### **1.4 Hipótesis de trabajo**

A través de los cinco estadios sucesionales identificados alrededor de los parches de pinabete (*Abies guatemalensis* Rehder) hay cambios en la vegetación, contenido de nutrientes y cantidad de microorganismos en el suelo.

Se presentan correlaciones significativas y explicativas entre la vegetación, las propiedades químicas del suelo y los microorganismos.

El estudio de la vegetación y el suelo permite interpretar el proceso de sucesión ecológica que se presenta alrededor de los parches de pinabete (*Abies guatemalensis* Rehder), a la luz de evidencia actual sobre el tema.

## **2. REVISIÓN DE LITERATURA**

## 2.1 Sucesión ecológica

La sucesión ecológica es hoy una de las teorías centrales de la ecología (Walker 2005), el entender cómo se lleva a cabo, requiere la aplicación de la mayoría de principios científicos sobre los que se basa esta ciencia. La sucesión con su base ecológica trasciende de lo puramente académico a la práctica, por ejemplo, la aplicación a través de la restauración ecológica (Zamora 2002) de áreas degradadas, dañadas o deterioradas, a través de asistir al ecosistema en su proceso sucesional (Palmer *et al.* 2006). Prach y Walker (2011) enfatizan en su aplicación y plantean que de acuerdo con la madurez que presenta el conocimiento de la sucesión ecológica y de las lecciones aprendidas, esta disciplina científica puede contribuir en abordar los estudios de pérdida de diversidad biológica, efectos de las especies invasoras, cambio del clima y restauración ecológica.

### 2.1.1 Origen del concepto y tipos de sucesión ecológica

La sucesión ecológica es un concepto amplio de la evolución de los ecosistemas, que incluye la dinámica sobre y debajo del suelo de los componentes bióticos y abióticos, en tanto que la sucesión vegetal, está incluida en la primera y enfoca su estudio especialmente a los cambios en la composición florística sobre el suelo en relación con los componentes físicos; sin embargo, en la actualidad desde un enfoque integral, los estudios incluyen la sucesión de los otros componentes vivos que acompañan a las comunidades vegetales (Odum y Barrett 2006), de esta manera sucesión ecológica y sucesión vegetal se pueden utilizar indistintamente.

Los ecosistemas son entidades dinámicas que cambian con el tiempo en respuesta a diferentes factores, esos cambios tienen la característica de aumento de la organización, o por lo menos, de complejidad (Margalef 2002).

La sucesión ecológica se puede conceptualizar como una secuencia de reemplazamientos de plantas o tipos de vegetación en diferentes comunidades, que representan en el tiempo diferentes ecosistemas cuya composición florística va ser producto del estado de desarrollo en que se encuentre (Granados y López 2000).

El término sucesión se remonta a 1860 cuando fue propuesto por Thoreau para describir los cambios que experimentaba la vegetación boscosa a través del tiempo, en 1901 Cowles describió por primera vez con lujo de detalles el proceso de sucesión vegetal (Guariguata y Ostertag 2002). Pero quien condujo la sucesión como una disciplina de estudio a través de su concepción holística del tema fue Federic Clements (Weaver y Clements 1950); sin embargo, su teoría original al presente se ha superado con propuestas modernas de la dinámica de los ecosistemas (Granados y López 2000). Actualmente conceptos propuestos por Clements, como la facilitación, comienzan nuevamente a tomar auge a la luz de investigaciones recientes que muestran el rol de los procesos de esta interacción en las comunidades vegetales (Brooker *et al.* 2008).

La sucesión, desde su concepción original, es un fenómeno dinámico porque existen diferencias entre las especies en cuanto a la capacidad para desarrollarse dentro de un ambiente determinado, de modo que las menos adaptadas quedan excluidas de la comunidad. Para que una especie se pueda considerar un competidor exitoso, debe contar con una fuente de semillas y un ambiente apropiado para el desarrollo de éstas, condiciones para el crecimiento y una baja susceptibilidad a las enfermedades, al daño producido por insectos o animales que pudieran obstaculizar la supervivencia de los individuos (Weaver y Clements 1950).

En una clasificación práctica se puede distinguir entre sucesión primaria y sucesión secundaria (Odum, 1995). La sucesión primaria es el proceso que se inicia sobre sitios nuevos o en aquellos donde la perturbación es muy fuerte. Por ejemplo, áreas terrestres que quedan al descubierto con el deshielo, deltas de ríos y tierras después de una erupción volcánica fuerte. La sucesión primaria tiene un mayor tiempo en su trayectoria y por tanto su estudio es menos frecuente. Algunos, ejemplo como el de Cutler *et al.* (2008), consideran para su estudio cronosecuencias de más de 600 años; Moral (2007), muestra los cambios ocurridos durante 25 años de una sucesión primaria después de una erupción y en Guatemala, Evans (2006) estudió la sucesión primaria, originada a partir de material de erupciones en el volcán de Pacaya en cronosecuencias de 40 años. En los ecosistemas de dunas y zonas deltáicas, se ha estudiado ampliamente la sucesión primaria, así hay trabajos como los de Kandus (1999) en sistemas deltáicos de Suramérica y Martiñon (2008) en las dunas costeras de México.

Por otra parte, la sucesión secundaria es la que se inicia en un área abandonada después de un disturbio, como ejemplos se pueden mencionar, un campo que fue utilizado para agricultura, un área donde ocurrió un incendio o bosques deforestados. La sucesión secundaria es frecuente por la alteración constante que se produce en los ecosistemas, la mayoría de carácter antropogénico (Pinazo *et al.* 2003, Vega 2005). Abundan los ejemplos de publicaciones a partir de estudios en campos de cultivo abandonados (Boccanelli *et al.* 1999, Ortuño *et al.* 2006) que muestran los cambios florísticos que se producen. Myster y Pickett (1994) y Law y Hodge (2004) presentan estudios donde se discute, que si bien se observa el relevamiento florístico, la explicación en la trayectoria de la sucesión secundaria no es tan sencilla como lo plantea la teoría original de Clements.

También se reconocen situaciones de la sucesión ecológica que no siguen el patrón normal a lo largo de una sucesión. Algunos de estos son: a) la retrogresión (Peltzer *et al.* 2010) que se produce en el estadio maduro, cuando la productividad primaria neta, descomposición y tasas de ciclos de nutrientes decae, debido a que por largo tiempo no hay cambios en el ecosistema; b) la retrosucesión (Pickett y McDonnell 1989) que consiste en la presencia en una misma localidad de un mosaico de estadios sucesionales, que no son capaces de ir hacia el estadio superior con la energía de las fuerzas endógenas, sino que necesitan fuerzas exógenas para que se produzca el cambio y c) la autosucesión (Ugalde *et al.* 2008) que se refiere a que la mayoría de especies colonizadoras son dominantes en todos los sitios de la crono-secuencia y en la comunidad madura.

#### 2.1.2 Dinámica y modelos de la sucesión

La dinámica de la sucesión se produce por los múltiples cambios en el ecosistema, desde los estadios iniciales hasta el clímax está sujeto al ambiente en que se desarrolla y a factores que pueden dar dinámicas diferentes a proceso similares. A lo largo de la sucesión ecológica, se presenta una diversidad de cambios en la estructura de la comunidad, el flujo de energía, los ciclos biogeoquímicos y la selección natural, que son expuestos por Odum y Sarmientos (1998) y Odum y Barret (2006). Se produce cambio de fisonomía de la vegetación, que sigue un gradiente de ordenación, basado en la complejidad y diversidad (Arturi *et al.* 1998), finalmente lleva a un estadio maduro o clímax, que ahora se comprende de forma diferente al concepto inicial de Clements (Christensen y Peet 1984).

Los cambios en el tiempo en una sucesión pueden clasificarse en dos categorías, de acuerdo a los acontecimientos que se llevan a cabo: 1) rápidos asociados con una simplificación del sistema, ordinariamente se inician por una entrada violenta de energía externa, es decir, fuerzas exógenas (Odum y Barret 2006), que difícilmente pueden ser proporcionadas por la propia organización del sistema; esta fase en la sucesión vegetal es caracterizada por la presencia de especies pioneras (Weaver y Clements 1950) y 2) lentos, principalmente endógenos, con leve incremento en la organización, que conducen a modelos de distribución relativamente persistentes y complicados (Margalef 2002).

Las especies vegetales que se presentan a lo largo de los estadios sucesionales responden también a su fisiología, es decir, el establecimiento va a depender del ambiente en función de la germinación de semillas, crecimiento, desarrollo y maduración de plantas, fotosíntesis, uso del agua y ecología fisiológica de la competencia e interferencia (Bazzaz 1979). La plasticidad de las especies también tiene un efecto, para predecir cuales de ellas continúan en un estadio sucesional determinado, Ronce *et al.* (2005), con el uso de modelos determinísticos encontraron que se puede predecir, que en el contexto de la sucesión ecológica, la selección natural favorece estrategias de plasticidad que permiten a las plantas incrementar la velocidad de dispersión de sus semillas con la edad de la población, contrariamente a predicciones de modelos anteriores, que asumían que las estrategias de dispersión están genéticamente preestablecidas. En la dinámica sucesional del bosque tropical, las poblaciones de arbustos y lianas son generalmente más abundantes en las primeras etapas de la sucesión, mientras que el dosel de árboles y palmeras se vuelve abundante y rico en especies en etapas anteriores a bosques maduros. Muchas especies de los estadios sucesionales pioneros van desapareciendo por efecto de la sombra proyectada por arbustos y árboles, siendo significativa la presencia de bancos de semilla y el reclutamiento en el proceso y dinámica de sucesión ecológica (Capers *et al.* 2005).

Sánchez-Velásquez (2003) propone un modelo para inferir mecanismos de sucesión ecológica en bosques, basado en el uso de índices de asociación entre pares de especies con diferentes tamaños de individuos; además argumenta que otros trabajos muestran el potencial de esta técnica. Asimismo Halpern (1989) propone modelos para los estadios sucesionales en bosque, basados en las interacciones de las historias de vida y el disturbio. Hay ejemplos de modelos propuestos para la dinámica de la sucesión animal, tal es el caso del estudio efectuado en los procesos que causan la sucesión en una comunidad inter mareal (Farrell 2001).

### 2.1.3 Sucesión ecológica debajo del suelo

La sucesión se ha estudiado principalmente sobre el suelo, sin embargo debajo de este también se da un proceso similar y de trascendencia como fuerza endógena que produce los cambios, en especial a nivel de microorganismos (Zornoza *et al.* 2009, Harris 2009). Aunque se sabe que los microorganismos del suelo son parte integral de los ciclos de nutrientes y de los cambios en la vegetación, es apenas hasta 30 años atrás, que los ecólogos comenzaron a explorar su significado funcional para las comunidades de plantas y procesos de los ecosistemas (Insam 2001). Este interés se debe, en parte, a los avances tecnológicos que permiten extraer y caracterizar las comunidades microbianas del suelo y así evaluar su función, pero también por el reconocimiento de los ecólogos quienes ahora comprenden que los microorganismos son las fuerzas estructurales de los ecosistemas terrestres (Bardgett *et al.* 2005).

Por ejemplo Allen *et al.* (2005) muestran los efectos benéficos de las micorrizas en especies forestales establecidas en terrenos en proceso de restauración ecológica. Asimismo Baar y Kuyper (1998) señalan la importancia de la presencia

de micorrizas en el suelo en diferentes condiciones de sucesión ecológica de bosques de pino.

Nüsslein y Tiedje (1999) con técnicas de extracción de ADN de bacterias del suelo en bosque y pastos, proveen evidencia de que la vegetación tiene fuerte influencia sobre las comunidades microbiológicas, muestran que los grupos con mayor dominancia en los suelos con bosque son *Fibrobacter* y *Syntrophomonas* en tanto que en los de pastos dominan *Burkholderia* y *Rhizobium–Agrobacterium*.

La macrofauna del suelo también evoluciona de acuerdo con la sucesión vegetal, hay una relación positiva entre la riqueza de morfotipos animales y la de especies vegetales y entre la diversidad de macrofauna y la de vegetación (Morales y Sarmiento 2002).

La calidad química y física de los suelos está estrechamente relacionada con los procesos de sucesión ecológica, por ejemplo Arbelo *et al.* (2002) señalan que “*las comunidades vegetales con un menor grado de regeneración se asocian siempre a procesos de leptosolización, erosión, compactación de la superficie del suelo y mineralización de la materia orgánica, mientras que aquellas comunidades más próximas a la clímax presentan sustanciales mejoras en la calidad de los suelos que tienden hacia la andosolización.*”

La sucesión vegetal provoca cambios en la composición química en áreas de bosque, después de 100 años de sucesión los suelos disminuyen el pH, son ricos en materia orgánica, pero pobres en bases intercambiables, el carbono orgánico y el aluminio intercambiable aumentan con la edad del bosque. Además la sucesión, está asociada con cambios sustanciales en la taxonomía, mineralogía y génesis del suelo que, a su vez, afectan la disponibilidad de nutrientes para las plantas (Bautista, Castillo y Gutiérrez 2003). Parrish y Bazzaz (1982) muestran las respuestas diferenciales que se dan en la germinación y desarrollo de las plantas, que crecen en diferentes concentraciones de nutrientes, de acuerdo al estadio

sucesional a que pertenece, y señalan que las de estadios tempranos responden mejor a altas concentraciones de nutrientes que aquellas de estadios tardíos.

#### 2.1.4 Metodologías de estudio de la sucesión

Como es de suponer, la sucesión ecológica implica un tiempo relativamente largo, razón por la cual para su estudio existen varios métodos que buscan resumir el historial de cambios en poco tiempo de toma de información, por ejemplo mostrar cambios que se producen en la vegetación en periodos de 10 a 1000 años o más. Una primera opción son los estudios asincrónicos, que implica establecer parcelas permanentes en un área excluida de perturbación donde inicia el proceso de sucesión. En ellas se anotan los cambios de vegetación a través del tiempo; por supuesto que estos requieren de largos periodos de estudio (Granados y López 2000, Moral 2010). Un segundo método es el análisis diacrónico de la sucesión (Ibarra *et al.* 1994) que consiste en hacer un recuento histórico del área a través de fotografías y la observación de las comunidades existentes del área de estudio. La tercera opción son los estudios sincrónicos que estudian áreas de diferentes estadios sucesionales a la vez (Granados y López 2000).

De los métodos sincrónicos, es decir reemplazo del tiempo por espacio (Pickett 1989, Montilla *et al.* 2002), la forma más utilizada es la técnica denominada *side by side* (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974, Orantes 1995), a través de uso de cronosecuencias (Walker *et al.* 2010), consiste en identificar áreas dentro la región de estudio con diferentes edades de desarrollo sucesional, se establecen parcelas y en cada una, se registran los datos de densidad, cobertura, altura de plantas, biomasa, etc. y se determinan botánicamente las especies. Posteriormente, se ordena y analiza la información y se interpreta, para formar la secuencia en el tiempo que permite hacer la hipótesis de la ruta sucesional (Granados y López 2000).

Con el uso de métodos sincrónicos Connell y Slatyer (1977) desarrollaron el modelo de facilitación-tolerancia-inhibición que es de los más utilizados para explicar la sucesión en comunidades forestales (Ferguson 2001). El uso de cronosecuencias es adecuado cuando la sucesión sigue trayectorias convergentes, hay rápida renovación de especies y baja frecuencia y severidad del disturbio (Walker *et al.* 2010). La cronosecuencia asume que todos los estadios sucesionales estudiados tienen la misma historia y que el único factor cambiante es el tiempo (Johnson y Miyanishi 2008).

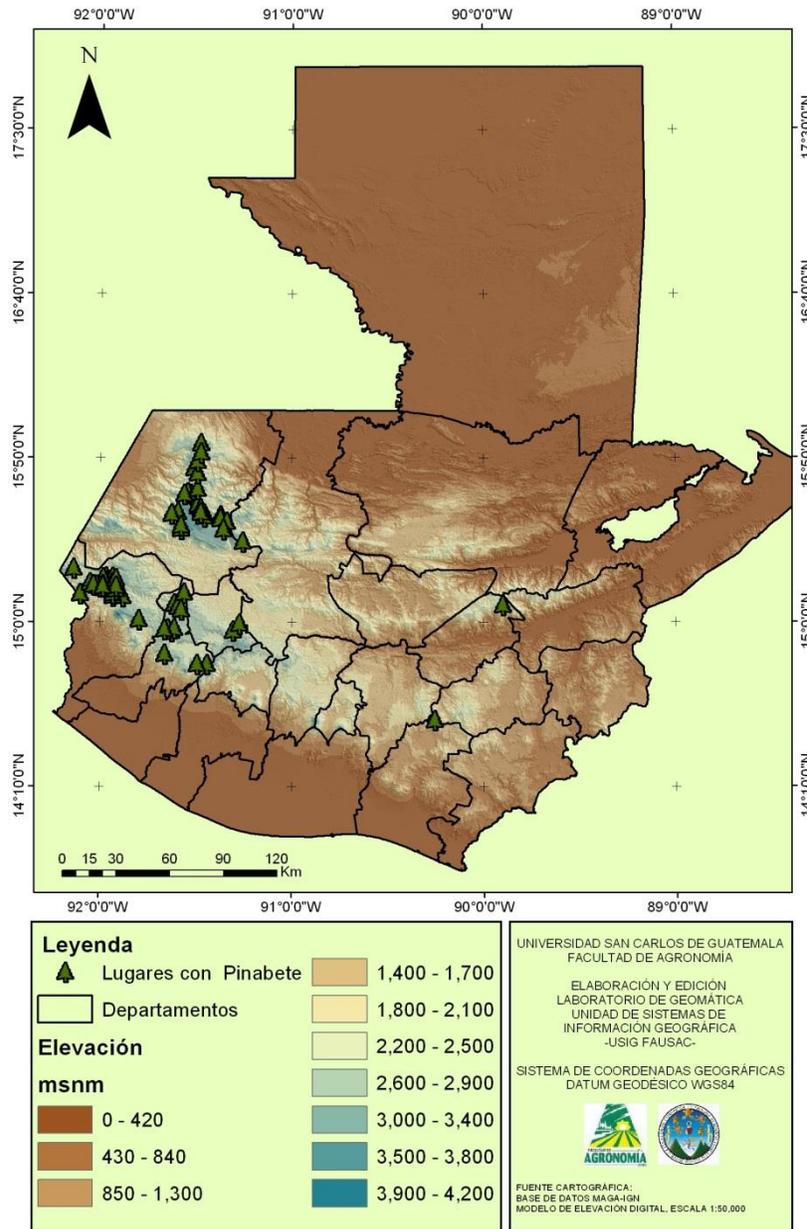
## **2.2 Los bosques de pinabete en Guatemala**

### **2.2.1 Distribución geográfica**

El pinabete *Abies guatemalensis* Rehder crece en Guatemala en áreas montañosas de 2700 a 3500 m de altitud. Sus poblaciones naturales fueron disminuidas y se presentan en parches de bosques aislados que persisten a la deforestación porque desde 1979 es una especie protegida (CONAP 2006). El género *Abies* es un taxa predominantemente de bosques boreales con algunos casos hacia los bosques subtropicales: en el sur de México se reconoce a *A. religiosa*, y en Guatemala crece *A. guatemalensis* que llega hasta el norte de Honduras (Molina 1975). La distribución actual es producto de los periodos interglaciares que se presentaron en el Pleistoceno (Jaramillo-Correa *et al.* 2008) y las hipótesis recientes sugieren que los *Abies* mesoamericanos comparten a un antepasado común reciente y que sus divergencias y especiación son impulsadas por deriva genética y aislamiento durante los periodos interglaciares cálidos.

En un estudio morfogenético Strandby *et al.* (2009) consideran la existencia del complejo *A. religiosa*-*A. hickeli*-*A. guatemalensis*, y dentro de este, a *A. guatemalensis* como una sub especie de *A. religiosa*, sin embargo taxonómicamente esta propuesta todavía no se acepta, lo que sugiere que deberán hacerse otros estudios para corroborar lo anterior.

Para 2008 se determinó que había 26.581,27 ha de bosque natural de pinabete, repartido en los departamentos de: San Marcos (41 bosques y 1.791,39 ha), Quetzaltenango (21 bosques y 2.060,62 ha), Totonicapán (5 bosques y 17.337,50 ha), Huehuetenango (25 bosques y 4.537,73 ha), Quiché (1 localidad y 498 ha), Jalapa (1 localidad y 31,25 ha) y Sierra de las Minas (1 localidad y 1.291,80 ha). De los 95 bosques que se reportan, 28 son propiedad de particulares (posiblemente de esta categoría hay más ya que en la información consultada algunos bosques están constituidos por varios propietarios), 42 comunales, 23 municipales, 1 municipal y parcialidades y 1 en Área protegida (CONAP 2008). La ubicación aproximada se presenta en la Figura 1.



Basado en CONAP 2008.

**Figura 1.** Mapa de distribución conocida de *Abies guatemalensis* en Guatemala.

Actualmente hay menos del 10% del área original, que era de 558.858 ha (INAB-CONAP 1999): el 26% de los parches de bosque es de 1 a 10 ha, el 61% menor a

50 ha, y sólo el bosque comunal y de parcialidades de Totonicapán de 15.586 ha es constituye el de mayor extensión.

La situación de la distribución y aislamiento de los parches de bosque de pinabete influye en su variación genética, ya que se encuentra una baja diversidad dentro de cada porción de bosque, y alta variabilidad entre rodales, que muchas veces no alcanzan a entrecruzarse por la distancia que hay entre ellos (Aguirre-Planter *et al.* 2000, Jaramillo-Correa *et al.* 2008).

### 2.2.2 La presión sobre el pinabete

La influencia del ser humano definitivamente es la principal causa de la pérdida y deterioro de estos bosques a través de las siguientes acciones.

a) Pastoreo en el sotobosque y alrededores. Es una actividad que se desarrolla desde la época de la colonia con la introducción de rebaños de ovejas y cabras (Standley y Steyermark 1958, MacLeod 1980). Esto provoca bosques con baja densidad de árboles, pobre recuperación y daño a las plantas que crecen en el sustrato inferior del bosque, lo que reduce las posibilidades de repoblación natural del pinabete y de otras especies forestales de estos ecosistemas (Díaz 1993, INAB-CONAP 1999). Asimismo el pastoreo en las áreas alrededor de los parches de bosque, induce para que no se dinamice el proceso de recuperación por medio de sucesión vegetal.

b) Desramado. Uno de los usos más atractivos del pinabete lo constituye el uso para árboles de navidad, de tal forma que todos los años de manera ilegal persiste la actividad de los depredadores del bosque natural, que cortan las ramas para elaborar árboles artificiales para venta local. Esto trae consigo un debilitamiento del árbol pudiendo provocar la muerte. La época de producción de las semillas en condiciones naturales es de octubre a enero (Aguilar *et al.* 1988), por lo que se

reduce el número de estróbilos y la cantidad de semilla, así como las posibilidades de regeneración natural (Cox y Girón 1988).

En este sentido Andersen *et al.* (2008) señalan que través de plantaciones, que surtan tanto de árboles como de ramas para la época de navidad, se puede disminuir la presión y aumentar las posibilidades de conservar esta especie. Esta actividad actualmente se fomenta a través de bosques artificiales que se siembran y certifican para este fin.

c) Cambios en el uso la tierra. El uso del suelo de bosques para actividades agrícolas es un fenómeno común en Guatemala, agravado por la sobrepoblación y mala distribución de la tierra. Según (Díaz 1993), la reducción de los bosques de pinabete por esta causa fue de 86% entre 1972 a 1993. Sin embargo, debe recalarse que el régimen de tenencia de la tierra tiene una influencia directa sobre este fenómeno; por ejemplo, la frontera agrícola se detuvo en las áreas de los bosques comunales de pinabete en Totonicapán (Elías 1997) y en San Marcos, producto de la acción de las comunidades que cuidan y administran sus bosques.

d) Extracción de madera. La tala disminuyó notablemente para esta especie, posiblemente por estar protegida. La extracción selectiva de árboles hasta los años 70 del siglo XX fue para la utilización como teja de techos, madera y leña. Esto provocó pérdida en la calidad genética, pues generalmente se hizo una tala selectiva, y se cortó los mejores ejemplares González (1979). De la misma manera se producen cambios microclimáticos, que traen consigo la disminución de la capacidad germinativa de la semilla, al variar la composición florística o bien al quedar claros en el bosque Díaz (1993). A pesar que actualmente es una especie protegida, hay casos aislados de extracción ilegal de madera para leña. También en ciertas ocasiones algunas personas desgastan el tronco para la extracción de astillas para utilizarlas como leña, lo que provoca a la larga la muerte del árbol.

Debido a la presión y deterioro de las poblaciones de *Abies guatemalensis* se le incluyó en la lista del Apéndice I de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna Silvestre (CITES) desde 1979, que regula su aprovechamiento y conservación, además en la Ley Forestal (artículos 34 y 99) y en la ley de Áreas Protegidas (INAB 1977, CONAP-INAB 1999), se promueve su conservación. Actualmente está en ejecución la estrategia nacional para la conservación y protección del pinabete (CONAP 2010), que pretende por medio de la coordinación interinstitucional mejorar el conocimiento, conservación y aprovechamiento de la especie.

### 2.2.3 Ecología de pinabete

Las condiciones ambientales en las que se desarrolla el pinabete en Guatemala están restringidas a las zonas de vida Bosque Muy Húmedo Montano Subtropical, Bosque Muy Húmedo Montano Bajo Subtropical y Bosque Húmedo Montano Bajo Subtropical en altitudes de 2700 a 3500 m. En algunos casos se reporta que crece a 2600 m de altitud pero posiblemente se trata de plantaciones (CONAP 1999).

Hay pocas investigaciones sobre la ecología de pinabete en el país, de ellas se puede mencionar el trabajo de González (1979) que llevó a cabo una caracterización ecológica de las comunidades de pinabete en Guatemala. Sus conclusiones indican que el pinabete es un componente limitado a pequeñas áreas altas (2800 a 3500 m de altitud) de Totonicapán, Huehuetenango, San Marcos, Sololá y Quetzaltenango en el occidente y a la parte alta de Jalapa en el oriente, generalmente son rodales pequeños, rodeados de otras especies forestales. La mayoría de comunidades encontradas tuvieron una orientación de la pendiente hacia el Noreste, Norte y Noroeste. Los suelos presentaron alto

contenido de arena, con textura franco a franco arenoso y arena franca. El pH del suelo fue de 4,9 a 7,1.

Ese mismo estudio menciona que hubo baja diversidad vegetal, con máximo de ocho especies forestales asociadas: *Pinus ayacahuite*, *Neupressus lusitanica*, *Pinus montezumae* var. *rudis*, *Arbutus xalapensis*, *Prunus brachybotrya*, *Alnus* sp. *Litsea glaucescens* y *Quercus* sp. Asociada con cinco especies arbustivas: *Cestrum guatemalensis*, *Senecio* sp. *Ceanothus coeruleus*, *Monnina xalapensis* y *Rubus trilobus*. Además con 33 especies herbáceas, de las que se mencionan: *Salvia cinnabarina*, *Bidens ostruthioides*, *Alchemilla pectinata*, *Acaena enlongata*, *Adiantum andicola*, *Fuchsia splendens* y musgos.

Es ese trabajo se considera que el pinabete es componente de algunas comunidades clímax de los bosques de las zonas altas del altiplano occidental del país. La mayor cantidad de árboles de pinabete de los bosques estudiados por González (1979) tenía un diámetro a la altura del pecho de 31 a 40 cm. Las comunidades donde la densidad de las copas de los árboles fue alta impedían la penetración de luz, los bosques excluidos de pastoreo tuvieron baja presencia del estrato herbáceo y presencia de regeneración natural de *Abies guatemalensis* (González 1979).

Por su parte Díaz (1993) al estudiar el efecto sobre la reducción del bosque de pinabete y las condiciones microclimáticas de germinación *in situ* en Palestina de los Altos, Quetzaltenango, encontró que la composición florística de los rodales de pinabete estuvo compuesta por 15 especies arbóreas, de las cuales *Pinus ayacahuite* y *Abies guatemalensis* presentan valores de importancia de Cottam de 85,14% y 77,66% respectivamente. En el sustrato arbustivo se encontraron 13 especies, dentro las cuales *Cestrum guatemalensis* y *Rubus trilobus* son las que tienen una mayor predominancia ecológica. Se observó que el 28,8% de los árboles de pinabete estaban desramados, lo que ocasiona la pérdida de estróbilos

masculinos y femeninos y conos fecundados. El número de árboles semilleros fue reducido, pues se localizaron únicamente nueve.

#### 2.2.4 Contexto socioeconómico de los bosques de pinabete

Los bosques de pinabete están fuertemente asociados con los pueblos indígenas que viven en sus cercanías. Las principales etnias asociadas a estos bosques son la Quiché y Mam. La presencia de 42 bosques comunales de pinabete en Guatemala, es muestra de la identificación de la población con la utilización y conservación de esta especie. Un ejemplo es el bosque municipal y parcialidades de Totonicapán que se mantiene en condiciones adecuadas por la reglamentación y conducta de los pobladores locales (Elías 1997). En Tacaná y San José Ojetenam en San Marcos, las comunidades, en el marco de su comportamiento tradicional, desarrollaron normas consuetudinarias para el bosque comunal Las Ventanas, que permite la conservación y manejo del mismo (UICN 2009).

Los bosques de pinabete, en su mayoría, se encuentran ubicados en las partes altas de la porción occidental y noroccidental de Guatemala, donde se registran los niveles más altos de natalidad, analfabetismo y pobreza. Por esta razón, el bosque debe visualizarse desde la perspectiva de la conservación; pero a la vez, como un medio de prestación de servicios a la población para contribuir en el mejoramiento económico de la misma (Andersen *et al.* 2008).

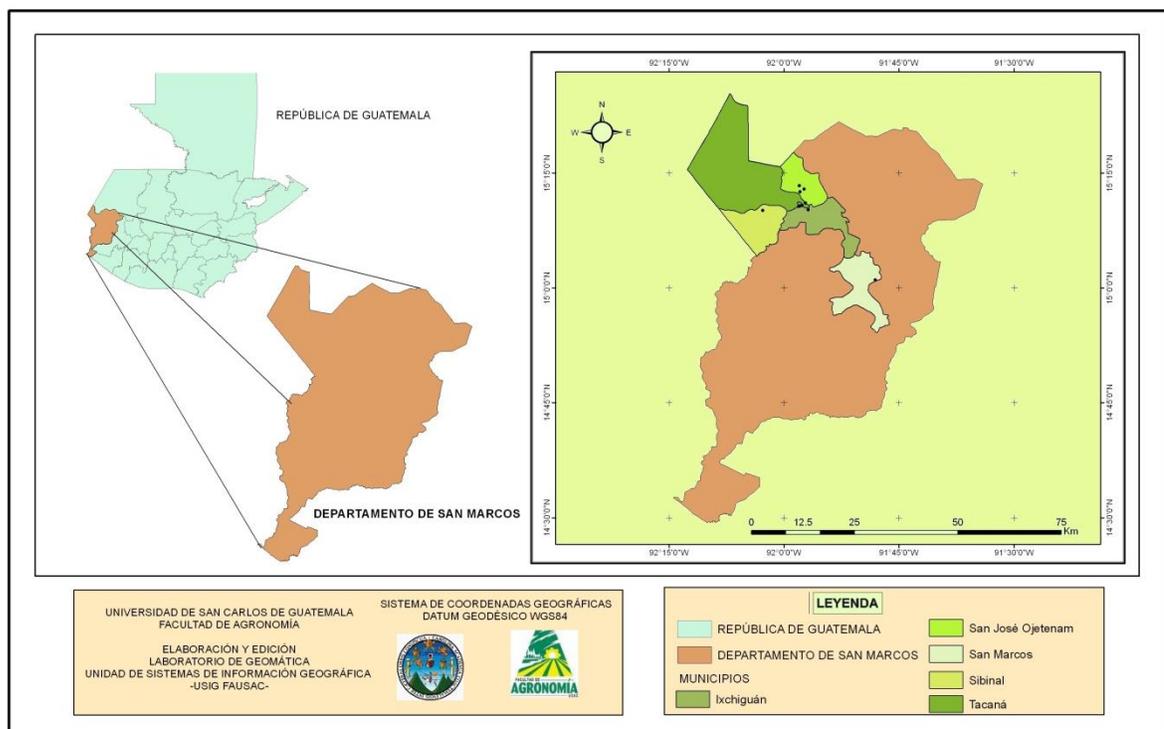
### **3. METODOLOGÍA**

La presente investigación se conceptualiza como exploratoria y explicativa del proceso de sucesión ecológica, que proporciona, a través de la cuantificación, caracterización e interpretación, elementos ecológicos para la conservación y manejo de los parches de bosques de pinabete (*A. guatemalensis*).

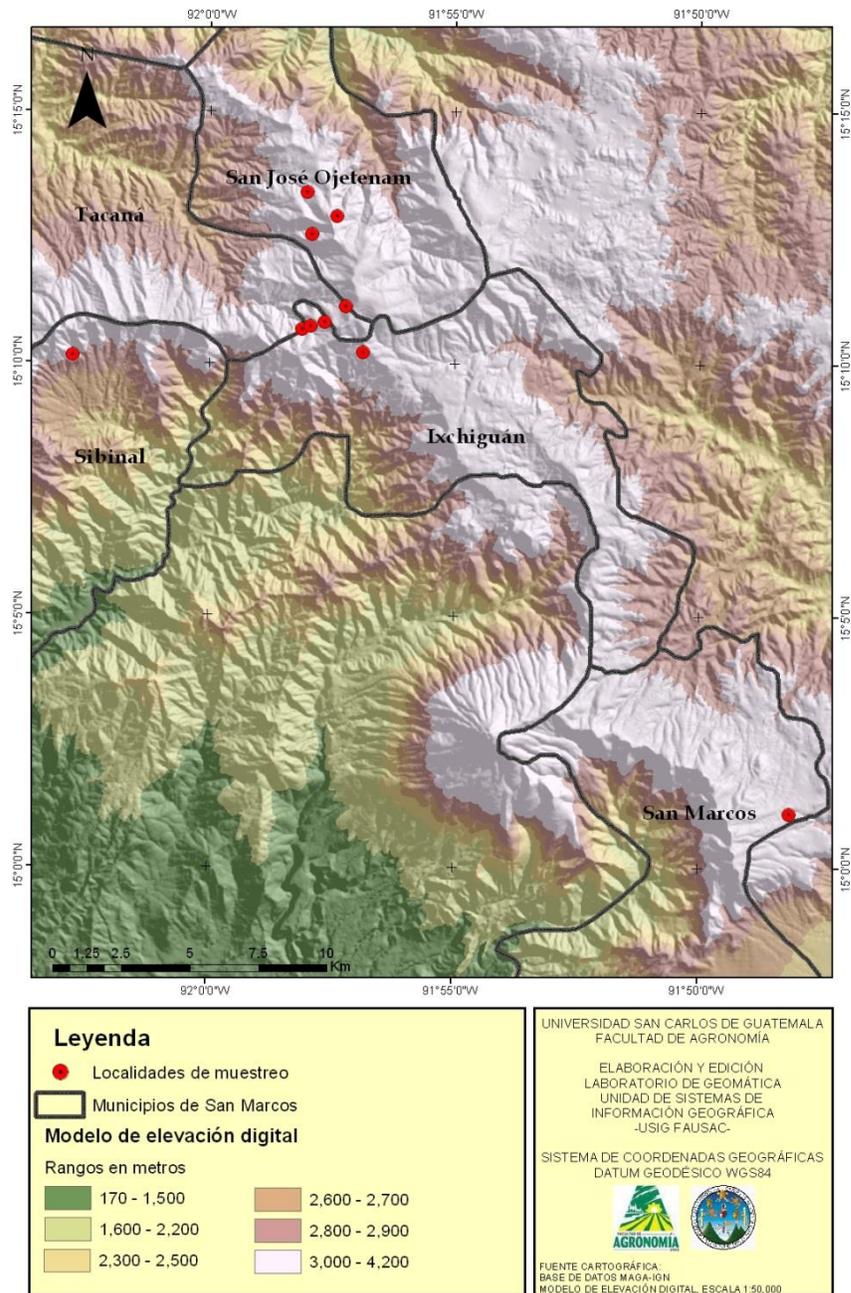
### 3.1 Área de estudio

#### a) Población de estudio

a) La población seleccionada fueron los parches de bosques de pinabete del departamento de San Marcos, en los municipios de San Marcos, San José Ojetenám, Ixchiguan, Tacaná y Sibinal (Figura 2 y 3).



**Figura 2.** Mapa de ubicación del área de estudio.



**Figura 3.** Ubicación de los lugares de muestreo para el estudio de la sucesión ecológica en los bosques de pinabete.

## b) Unidades de estudio

El estudio se realizó en bosques ubicados en las microcuencas Naranjo, Ricardo Chávez, Cuilco, Coatancito, Esquichá y Sibinal, en las partes comprendidas de 2800-3400 m de altitud, en las zonas de vida bosque húmedo montano bajo subtropical y bosque muy húmedo montano bajo subtropical, pertenecientes a las partes altas de las cuencas de los ríos Naranjo, Coatán y Suchiate de la vertiente del pacífico del departamento de San Marcos y Cuilco de la vertiente del Golfo de México. Se asumió el criterio de trabajar en cuencas porque es una forma integral de tratar los recursos naturales, siendo esta la unidad básica del manejo de los mismos (Cotler y Priego 2004). Las cuencas Cuilco, Coatán y Suchiate son compartidas entre Guatemala y México (Kauffer 2010, García y Kauffer 2011).

## **3.2 Unidades muestrales, forma y tamaño de parcelas**

### 3.2.1 Selección de lugares

La selección de las áreas de trabajo y de muestreo fue de forma preferencial, se hizo en función de elementos como: i) comunidades dispuestas a colaborar, lo que se estableció a partir de consultas con los comités de microcuenca; ii) accesibilidad y iii) áreas libres de pastoreo de ovejas. Se trabajó en 10 localidades, que aparecen en el Cuadro 1.

**Cuadro 1.** Información de sitios de muestreo, del estudio de sucesión vegetal en áreas alrededor de parches de bosque de pinabete (*Abies guatemalensis*).

No.	Localidad	Municipio	Coordenadas UTM		Altitud msnm	% pendiente	Orientación	Fisonomía	Área ha
			X	Y					
1	Camba	Sibinal	600659	1654546	3 300	30	Este	2	11,8
2	Los Cuervos	Ixchiguan	613033	1677444	3 360	25	Noroeste	1	37,1
3	Ixcamal	San Marcos	627916	1650428	2 950	20	Este	2	3,07
4	El Grande	San José Ojetenam	610963	1683274	3 134	15-25	Oeste	2	8
5	Las Nubes	San José Ojetenam	612058	1682402	3 370	20-30	Norte	2	10
6	Las Ventanas	San José Ojetenam	611154	1681756	3 206	40-60	Oeste y Sur	2	40
7	Canatzaj	Tacaná	612409	1679095	3 200	25-30	Oeste	1	5
8	Flor de Mayo	Tacaná	611635	1678536	3 245	35	Oeste	1	4
9	Toribio	Tacaná	610812	1678263	3 150	35	Este	2	2
10	San Luis	Tacaná	611135	1678385	3 200	25-35	Sur	2	4

Fisonomía: 1: Uniforme; 2: ondulada.

### 3.2.2 Método de estudio de la sucesión

En cada localidad se aplicó el método sincrónico de estudio de la sucesión y se empleó la técnica de *side by side* (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974), se seleccionaron cinco estadios sucesionales por localidad. La descripción fisonómica para cada uno es la siguiente:

- a. Estadio 1. Áreas abiertas degradadas y/o con pastos o vegetación herbácea. Están cubiertas principalmente por gramíneas perennes, especies anuales y efímeras (edad 5 a 8 años).

- b. Estadio 2. Áreas con hierbas y arbustos. Son espacios abiertos donde crecen arbustos como el arrayán (*Baccharis heterophylla*), salvia (*Buddleia megalocephala*), chicajol (*Stevia policephala*) y otras, además presencia de herbáceas (edad 8 a 15 años).
- c. Estadio 3. Áreas con arbustos y árboles. Son lugares donde los arbustos están desarrollados y se nota la presencia de algunos árboles de aliso (*Alnus* spp.), ciprés (*Neocupressus lusitanica*), encino (*Quercus* spp.) y pino (*Pinus* spp.), solos o mezclados, producto de regeneración natural (15 a 30 años).
- d. Estadio 4. Áreas con árboles de otras especies forestales dominando y pinabete es escaso. Se localizan adyacentes a los parches de pinabete. También puede darse el caso de áreas donde quedaron árboles aislados de pinabete, producto de una deforestación previa, y ahora crecen asociados con otras especies arbóreas (30 a 80 años).
- e. Estadio 5. Bosques maduro de pinabete. Son áreas con rodales de bosque puro o casi puro de pinabete (> de 80 años).

### 3.2.3 Forma y tamaño de la parcelas

La forma de parcelas fue rectangular y colocadas a favor de la pendiente para procurar capturar la mayor variación.

Se utilizaron los siguientes tamaños:

#### a. Parcelas grandes

Estadios del 1 al 3, de 100 m<sup>2</sup>

Estadios del 4 al 5, de 500 m<sup>2</sup>

#### b. Subparcelas

En la esquina superior derecha de la parcela grande, se estableció una subparcela de 16 m<sup>2</sup> para el estudio de arbustos.

En cada esquina y en el centro de la parcela grande, se hicieron subparcelas de 1 m<sup>2</sup> para el estudio de hierbas.

c. Para la toma de datos de árboles se utilizó la parcela grande.

En total se tuvieron 50 parcelas grandes (en 30 se tomó datos de árboles), 50 subparcelas para arbustos y 250 subparcelas para hierbas.

### **3.3 Variables**

a. Vegetación: densidad, cobertura y altura de las especies presentes.

b. Cuantificación de elementos minerales mayores y menores del suelo, pH y materia orgánica del suelo.

c. Cuantificación de grupos de microorganismos del suelo.

### **3.4 Información vegetal**

#### **3.5.1 Recolección de información de la vegetación**

Se realizaron tres lecturas durante los años 2010 a 2011 en época seca (febrero-marzo), época lluviosa (julio-agosto), salida época lluviosa (octubre-noviembre).

En cada parcela se registró la siguiente información:

a. Densidad. Recuento de número de individuos por especie, por unidad de superficie, se expresó como número de plantas por  $m^2$  y por ha.

b. Cobertura. Se estimó cuantitativamente por medio de la medición del área proyectada sobre el suelo de cada planta de herbáceas, arbustos y árboles. Luego se sumó el valor de cada individuo de la misma especie, con lo que se obtuvo el área ocupada por esta en la parcela, expresado en  $m^2 \cdot m^{-2}$  y  $m^2 \cdot ha^{-1}$ . Este valor también se expresó en porcentaje de área ocupada por especie. En el caso de especies herbáceas rastreras o que forman un manto en el suelo, se estimó directamente el área cubierta de la masa vegetal.

En los estadios sucesionales donde había árboles, también se estimó la cobertura por medio de la medición del diámetro a la altura del pecho (DAP), que consistió en medir, por medio de cinta diamétrica, el diámetro del tronco de aquellos individuos que tuvieron al menos 0,1 m<sup>2</sup> de diámetro a una altura de 1,30 m desde el suelo (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974).

c. Se registró la altura en m, de los individuos por especie de hierba, arbusto o árbol y se promedió por especie.

d. De cada especie se tomó muestra de herbario para su determinación botánica en el herbario BIGU, de la Escuela de Biología de la Universidad de San Carlos. Para la determinación se utilizó como documento principal la Flora de Guatemala (Standley y Steyermark 1958) y monografías específicas para aquellas especies que cambiaron su estatus taxonómico. Finalmente se corroboró el nombre actual por medio de la base mundial de la página electrónica Trópicos (<http://www.tropicos.org>).

### 3.5.2 Análisis de la información vegetal

La información se tabuló en hojas electrónicas del programa Excel, se arregló en matrices básicas de datos, en donde las filas correspondieron a las especies y las columnas a cada estadio sucesional ordenado por localidad. Se elaboraron matrices de densidad, cobertura y de presencia-ausencia de especies vegetales.

#### a. Lista de especies

La lista de especies vegetales, obtenida de la determinación botánica, fue ordenada por División, Familia, Género y Especie y presentada en un cuadro. Se hizo un análisis de la dinámica del número de especies a través de las localidades, épocas de toma de datos y estadios sucesionales: se calculó la media, desviación estándar, porcentaje de coeficiente de variación y se efectuó análisis de varianza.

## b. Estratos de vegetación

La flora se clasificó en cuatro estratos: herbáceo inferior (HI) con altura del nivel del suelo hasta los 0,20 m, herbáceo superior (HS) con alturas de 0,20-1,0 m, arbustos (AR) de 0,5-1,5 m y árboles (AB) de 2,00-30 m.

## c. Índice de diversidad

c.1. Se efectuó el cálculo de la diversidad beta por medio del índice de similitud de Dice (Kollef, 2003) para comparar por medio de datos de presencia-ausencia los diferentes estadios sucesionales en las tres épocas muestreadas, con el uso la siguiente formula:

$$D = 2a/2a+b+c$$

Donde:

D = Índice de similitud de Dice

a =Número de especies que están presentes en las dos localidades o estadios sucesionales comparados.

b=Número de especies que están presentes solo en la primera localidad o estadio sucesional comparado.

c=Número de especies que están presentes solo en la segunda localidad o estadio sucesional comparado.

Se seleccionó este índice porque en el cálculo, da prioridad a la presencia de especies en ambas localidades o estadios sucesionales.

Con las matrices de similitud se preparó un cuadro para fue utilizado en la discusión de datos.

c.2. Por medio del índice de Shannon-Weaver con el uso de los valores de porcentaje de cobertura por especie, se efectuó el cálculo de la diversidad alfa

(Moreno, 2001), los valores son expresados como entropía de Shannon según Jost (2006).

La formula utilizada fue:

$$H = - \sum_{i=1}^s p_i \log_n p_i$$

Donde:

H=Índice de Shannon-Weaver

S = Número de especies

$P_i = (n_i/N)$  donde:  $n_i$  es el valor de porcentaje de cobertura de cada especie y N el valor total de porcentaje de cobertura de todas las especies de cada parcela.

$\log_n$  = Logaritmo natural

Finalmente se efectuó un análisis de varianza (previamente se realizó una prueba de normalidad) para establecer la diferencia estadística del índice de diversidad entre los estadios sucesionales.

Para el análisis de los datos se utilizó el software Past versión 1.93 (Hammer 1999) y SPSS versión 15 (SPSS 2006).

d. Índice de importancia de Cottam

Se calculó el índice de importancia (VI) de Cottam (Cottam 1949) o Índice de Valor de Importancia (IVI) (Matteucci y Colma 1982). Para esto se utilizaron los datos de densidad, cobertura y frecuencia de cada especie y se calculó su valor de importancia para cada estadio sucesional. Con las operaciones matemáticas del índice de importancia de Cottam se elaboró una tabla de valores comprendida entre 0 a 300, que indica el valor ecológico que cada especie tiene en cada

localidad o estadio sucesional. Para el cálculo del IVI de cada especie se realizó el siguiente procedimiento:

d.1. Cálculo de la densidad, porcentaje de cobertura y frecuencia real de cada especie con las siguientes formulas (para esto se ingresó la información recabada de densidad/ha, cobertura en porcentaje/ha y frecuencia en porcentaje):

$$D_{\text{real}} = \frac{(\text{densidad}_{\text{en parcela1}} + \text{densidad}_{\text{en parcela2}} + \dots + \text{densidad}_{\text{en parcela n}})}{\text{No. parcelas donde aparece la especie}}$$

$$C_{\text{real}} = \frac{(\text{cobertura}_{\text{en parcela1}} + \text{cobertura}_{\text{en parcela2}} + \dots + \text{cobertura}_{\text{en parcela n}})}{\text{No. de parcelas donde aparece la especie}}$$

$$F_{\text{real}} = \frac{\text{Número de parcelas donde está presente la especie} * 100}{\text{No. de parcelas totales}}$$

d.2. Cálculo de valores relativos de densidad, cobertura y frecuencia por especie:

$$D_{\text{relativa}} = \frac{D_{\text{real de la especie}} * 100}{\Sigma D_{\text{reales}}}$$

$$C_{\text{relativa}} = \frac{C_{\text{real de cada especie}} * 100}{\Sigma C_{\text{reales}}}$$

$$F_{\text{relativa}} = \frac{F_{\text{real de cada especie}} * 100}{\Sigma F_{\text{reales}}}$$

d.3. Cálculo del índice de valor importancia (IVI) por especie:

$$IVI = D \text{ relativa} + C \text{ relativa} + F \text{ relativa}$$

e. Análisis multivariable de clasificación y ordenación

Se prepararon matrices de doble entrada (en las filas especies y en las columnas parcelas) con los valores de densidad, cobertura y presencia-ausencia, las que fueron sometidas a un análisis multivariable de ordenación y clasificación (Gauch, 1982) por medio del paquete estadístico PC ord versión 5 (McCune y Mefford 2002).

Se realizó un análisis de clasificación divisivo, politético y doble (especies y parcelas) con el uso del programa Two-way indicator species analysis (TWINSpan) (Gauch, 1982), la salida generó una matriz arreglada de parcelas y especies, se eligió la parte de localidades para elaborar un dendrograma de seis niveles de similitud, que permitió definir grupos de acuerdo a los estadios sucesionales. El programa establece las especies indicadoras, que son aquellas que aunque no tengan un valor alto de densidad y/o cobertura, si caracterizan a las parcelas donde se ubican. Estas se señalan en el dendrograma elaborado.

Se realizó análisis de componentes principales (ACP) por medio del programa Pc ord versión 5 (McCune y Mefford 2002) para los resultados de las características químicas del suelo, con el objetivo de seleccionar aquellas que explican mejor los ejes de ordenación y utilizarlas como variables ambientales en el análisis canónico de correspondencias.

Se efectuó el análisis de ordenación directa por medio del programa Canonical Correspondence Analysis (CANOCO) (Braak 1994), para vegetación y localidades de estudio y se correlacionó con las variables químicas del suelo seleccionadas del ACP. Se obtuvo el diagrama que representa a las localidades en el espacio, a

través de la información del eje uno y dos de ordenación y por medio de vectores se visualiza la relación con las características químicas del suelo.

#### f. Descripción de la vegetación de los estadios sucesionales

Con base en la información de valor de importancia se escogió aquellas especies que tuvieran un valor igual o mayor a 20 y se hizo una descripción de la vegetación en cada estadio sucesional auxiliado con perfiles de vegetación y cuadros.

### **3.6. Información ambiental**

#### 3.6.1 Muestreo y análisis químico del suelo

Se obtuvieron muestras de suelo por cada parcela a una profundidad de 0-20 cm; cada una conformada por cinco submuestras tomadas al azar, que fueron llevadas al laboratorio de suelos de la Facultad de Agronomía de la Universidad de San Carlos, donde se realizó el análisis que proporcionó los resultados de textura, acidez (pH), Fósforo (P) y Potasio (K) disponibles expresados en partes por millón; Calcio (Ca) y Magnesio (Mg) disponibles expresados en meq/100g; Cobre (Cu), Hierro (Cu), Zinc (Zn) y Manganeso (Mn) disponibles expresados en partes por millón; capacidad de intercambio catiónico (CIC), Calcio (Ca) Magnesio (Mg), Sodio (Na), Potasio (K), Aluminio+Hidrógeno (Al+H) como cationes intercambiables expresados en meq/100g; Saturación de bases (SB), Materia orgánica (M.O.) y Nitrógeno total (NT) expresados en porcentaje (Bertsch, 1995).

La metodología utilizada en el laboratorio para la realización del análisis físico-químico se resume en el Cuadro 2.

**Cuadro 2.** Resumen de la metodología utilizada para realizar el análisis físico-químico de los suelos.

<b>Característica Determinada</b>	<b>Metodología</b>
<b>pH</b>	<b>Relación 2.5 Agua-1Suelo Potenciómetro</b>
<b>Materia Orgánica</b>	<b>Combustión Humedad de Warkley y Black</b>
<b>Textura</b>	<b>Método de Bouyoucus</b>
<b>Determinación de elementos disponibles</b>	<b>Mehlich I</b>
<b>Nitrógeno total</b>	<b>Método Kjeldahl estándar</b>
<b>Capacidad de Intercambio Catiónico</b>	<b>Método de lavado de bases con Acetato de Amonio y Cloruro de Sodio</b>
<b>Acidez Intercambiable</b>	<b>Metodología de Kamprath</b>

Con esta información se efectuó un de normalidad y posteriormente análisis de varianza entre los valores obtenidos en los cinco estadios sucesionales, en los casos de diferencia significativa se efectuó una prueba de medias Tukey. Se realizó un análisis de correlación entre las características químicas del suelo, y de éstas con datos de vegetación.

### 3.6.2 Muestreo y análisis microbiológico del suelo

Se obtuvieron muestras de 0-10 cm de profundidad en el suelo. Se recolectaron, cinco muestras al azar, se homogenizaron y se obtuvo una muestra de 300 g de suelo. Se introdujeron en bolsas de plástico con cierre hermético, se colocaron en hielera con temperatura de 0 a 5°C, y de esta manera se llevaron al laboratorio de microbiología de la Escuela de Química Biológica de la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia de la Universidad de San Carlos.

En el laboratorio se efectuó análisis para bacterias totales, bacterias aminolíticas, bacterias proteolíticas, mohos, levaduras y actinomicetos. Se realizó recuento de colonias formadoras por g de suelo (UFC/g) de bacterias totales obtenidas del cultivo con agar hígado y agar gelatina.

Para bacterias aminolíticas y proteolíticas únicamente se calificó presencias o ausencia. Para el caso de los mohos, levaduras y actinomicetos los cultivos se realizaron en agar papa dextrosa y se expresan como recuento de colonias formadoras por g de suelo (UFC/g), según lo indicado por Vidal; Etchevers y Fischer (1997) y Sivila y Angulo (2006).

Los datos obtenidos fueron transformados a logaritmo natural ( $\ln$ ) para obtener normalidad. Se obtuvieron los datos estadísticos por estadio sucesional y por localidad, se realizó un análisis de varianza por estadio sucesional y por localidad para esta última se hicieron pruebas de medias Tukey, se efectuó un análisis de correlación de Pearson entre las variables. Se elaboró una gráfica del número de especies vegetales y materia orgánica con los cuatro grupos de microorganismos cuantificados, se construyeron cuadros de resumen y figuras para su discusión.

### 3.6.3 Registro y tratamiento de información climática

Durante el período de estudio se registraron datos de temperatura, humedad relativa y velocidad de viento en forma puntual, por medio de una estación meteorológica portátil y se obtuvieron registros de precipitación de un pluviómetro colocado para este estudio en el municipio de San José Ojetenam. La información fue tabulada y presentada por medio de diagramas para cada variable durante el periodo del estudio.

## **4. RESULTADOS**

Este capítulo presenta la información de vegetación y suelo obtenida en el campo, para procurar entender la sucesión ecológica que se presenta alrededor de parches de bosque de pinabete, la cual fue ordenada, clasificada y tratada estadísticamente para su mejor comprensión, y presentada de acuerdo a los tres objetivos específicos para facilitar su discusión.

#### **4.1 Especies vegetales presentes**

En el Cuadro 3 se presenta el resumen de la información florística obtenida de los muestreos en los cinco estadios sucesionales y en las tres épocas de estudio. En el Apéndice 1 está la información desglosada por familia botánica, nombre científico y estrato vegetal. En total se registraron 85 especies, a nivel de división hay 4 especies en Briophyta; 3 en Pteridophyta; 4 en Pinophyta y 74 en Magnoliophyta. En relación a las familias botánicas, las especies están repartidas en 49 familias, las más abundantes son Asteraceae (19), Rosaceae (7), Lamiaceae (6) y Poaceae (5) que contienen al 44% de las especies. El total de géneros es de 70, los más numerosos son *Salvia* y *Alchemilla* con 4 y 3 especies respectivamente. El número de especies por estrato es: 22 en el herbáceo inferior, 33 en el herbáceo superior, 23 en arbustos y 7 en árboles. Se observa la importancia que tiene en la composición de especies el estrato herbáceo inferior y superior, y el bajo número de especies en el estrato de árboles.

**Cuadro 3.** Resumen de la información florística obtenida del estudio de la sucesión vegetal de áreas con bosque de pinabete (*Abies guatemalensis*).

Familia	Especies	Género	Especies	División	Especies
Asteraceae	19	<i>Salvia</i>	4	Briophyta	4
Rosaceae	7	<i>Alchemilla</i>	3	Polypodiophyta	3
Lamiaceae	6	<i>Bidens</i>	2	Pinophyta	4
Poaceae	5	<i>Eryngium</i>	2	Magnoliophyta	74
Apiaceae	3	<i>Fuchsia</i>	2	Total	85
Hypnaceae	3	<i>Geranium</i>	2	Estrato	Especies
Onagraceae	3	<i>Senecio</i>	2	Herbáceo inferior	22
Orobanchaceae	3	<i>Solanum</i>	2	Altura 0,05-0,20m	
Pinaceae	3	<i>Stevia</i>	2	Herbáceo superior	33
Asparagaceae	2	<i>Pinus</i>	2	Altura 0,30-1,00m	
Geraniaceae	2	<i>Piptochaetium</i>	2	Arbustos	23
Solanaceae	2	<i>Verbesina</i>	2	Altura 0,50-1,50m	
27 familias	1 c/u	58 géneros	1 c/u	Árboles Altura 2,0 a 30,0m	7
Total 39 familias		Total géneros	70		
<b>Total</b>	<b>85</b>	<b>Total</b>	<b>85</b>	<b>Total</b>	<b>85</b>

#### 4.2 Diversidad vegetal

En el Cuadro 4 se muestra el número de especies por localidad y por época, se indica el grupo estadístico según el análisis de varianza, en las cuatro últimas columnas del lado derecho se muestra el promedio, desviación estándar y coeficiente de variación del número de especies por localidad en las tres épocas y la significancia estadística.

Las localidades con mayor número de especies son Las Ventanas, San Luis y Toribio; por su parte las de menor número son Ixcamal y Los Cuervos. Al hacer el análisis de varianza se encontró que hubo diferencia altamente significativa entre el número de especie por localidad, que forman el grupo de menor número de especies Camba, Ixcamal y Los Cuervos.

**Cuadro 4.** Número de especies por localidad y época de muestreo, datos estadísticos y significancia.

Loc.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Media	Desv. St.	% C.V.	Sig.
Sig. **	a	a	a	a	a	a	a	b	b	b				
julio-agosto	29	29	30	24	27	26	22	13	11	13	28	7,37	26,65	N.S.
octubre-noviembre	30	26	34	32	27	29	24	17	13	14	30	7,49	25,26	N.S.
febrero-marzo	25	24	23	33	28	32	27	13	11	12	24	8,11	33,15	N.S.
<b>Media</b>	<b>28</b>	<b>26</b>	<b>29</b>	<b>30</b>	<b>27</b>	<b>29</b>	<b>24</b>	<b>14</b>	<b>12</b>	<b>13</b>	<b>27</b>	<b>7,66</b>	<b>28,35</b>	<b>**</b>

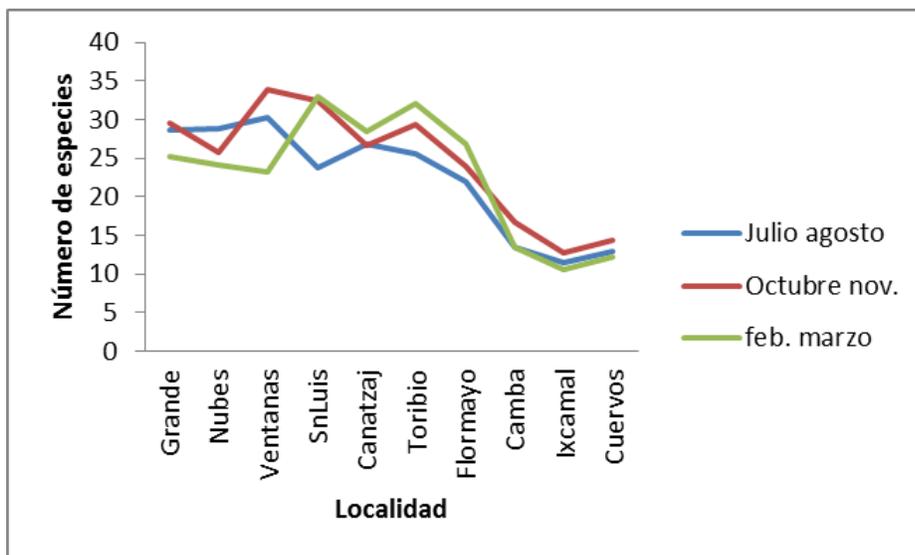
Loc.: localidades; 1: Bosque grande; 2: Las Nubes; 3: Ventanas; 4: San Luis; 5: Canatzaj; 6: Toribio; 7: Flor de mayo; 8: Camba; 9: Ixcamal; 10: Los Cuervos. Sig.\*\*: Diferencia altamente significativa entre localidades, letras a y b indican el grupo a que pertenecen. N.S. No hubo diferencia estadísticamente significativa. Desv. St.: Desviación estándar; % C.V: Coeficiente de variación en porcentaje.

En la mayoría de localidades y en promedio se presenta menor número de especies en la época de febrero-marzo que coincide con la época seca y de heladas, lo cual provoca que varias especies anuales y las que tienen órganos subterráneos de supervivencia desaparezcan de la fisonomía del paisaje. La desviación estándar y el porcentaje de variación son similares en las tres épocas de estudio.

Existen particularidades que ayudan a comprender el bajo número de especies de las localidades de Camba, Ixcamal y Los Cuervos. En el caso del bosque Camba, este se encuentra en la parte alta de la aldea que está encargada de cuidarlo para su conservación (aproximadamente a 1km cuesta arriba), de tal manera que por su ubicación, se carece de efectividad en los controles que hacen los comunitarios, y hay incursiones ilegales de ganado ovino de aldeas circunvecinas, que ingresan por la parte alta, lo que provoca que muchas especies de los estratos herbáceos sean constantemente comidas por estos animales. Ixcamal es el bosque más pequeño que se trabajó, consiste en un parche de no más de 200 m de ancho, rodeado de áreas deterioradas y cultivos, donde el efecto del tamaño de parche es notorio en la riqueza de especies.

En el caso de Los Cuervos la ubicación del bosque provoca que los vientos soplen fuertemente en las áreas abiertas, lo que dificulta el establecimiento de las especies en dicho lugar, por lo que en los primeros estadios el número de especies es bajo, en comparación a los estadios con arbustos y arboles.

En la Figura 4 se presenta en forma gráfica la dinámica de la variación del número de especies en las localidades y las tres épocas estudiadas. Hay similitud en la tendencia de las tres épocas, aunque octubre-noviembre tiene mayores valores, ya que en esta época coinciden tanto especies anuales como perennes, además de ser la época de mayor floración e inicio de fructificación. En general se muestra mucha similitud en la curva de las épocas y una tendencia a menor número de especies en las tres últimas localidades.



**Figura 4.** Dinámica del número de especies en diez localidades, en tres épocas del año de cinco estadios sucesionales de bosques de pinabete.

Al estimar el índice de similitud de Dice (diversidad beta) entre las tres épocas (Cuadro 5), se encontró que hay una alta similitud entre ellas (arriba del 90%), lo que indica que la diversidad vegetal es similar a través el año, entonces para fines prácticos en el análisis de la vegetación se puede usar cualquiera de las tres épocas estudiadas.

**Cuadro 5.** Diversidad beta entre épocas de estudio de la vegetación.

Épocas	Diversidad $\beta$		
	Octubre- Noviembre	Julio- Agosto	Febrero- Marzo
Octubre- Noviembre	1,00		
Julio- Agosto	0,97	1,00	
Febrero- Marzo	0,96	0,96	1,00

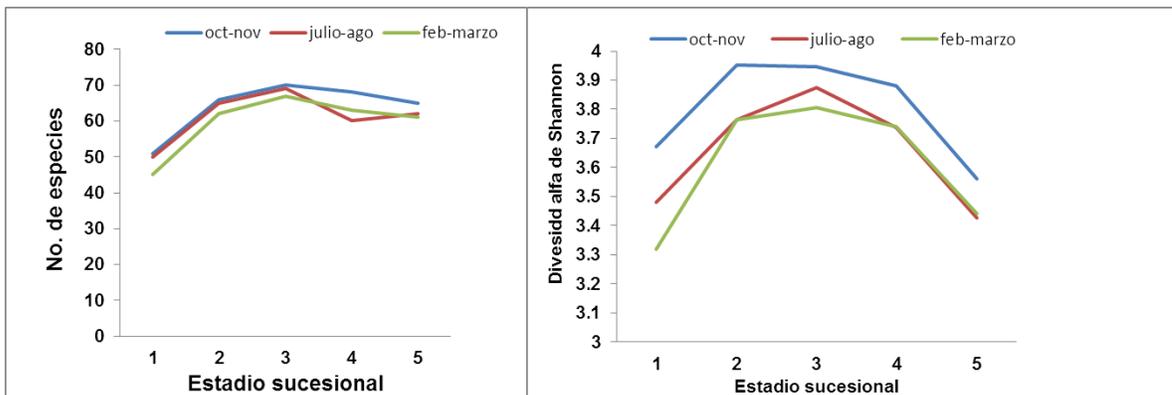
En el Cuadro 6 se presenta, por época de estudio, el número de especies reportadas por estadio sucesional y el índice de diversidad alfa de Shannon, dentro de cada uno de los estadios. En la primera columna ubicada a la par de la época se agrega N.S., que significa que en el análisis de varianza entre épocas a través de los estadios sucesionales no se presentó diferencia significativa. En cuanto a número de especies se encontró diferencia estadísticamente significativa ( $p < 0,01$ ) entre los cinco estadios sucesionales en las tres épocas, el estadio 1 tiene el menor número de especies y es estadísticamente diferente a las otras épocas. En el índice diversidad alfa, no hubo diferencia estadística significativa entre los estadios sucesionales, lo que significa que la diversidad vegetal es similar y lo que varía es el recambio de especies. El valor de los índices es relativamente alto, y está acorde a lo encontrado en otros estudios para bosques similares (Návar-Cháidez y González-Elizondo 2009).

**Cuadro 6.** Número de especies vegetales y diversidad alfa por estadio sucesional en las tres épocas estudiadas.

Época	Estadio				
	1	2	3	4	5
<b>Número especies</b>					
Octubre noviembre N.S.	51a	66b	70b	68b	65b **
Julio agosto N.S.	50a	65b	69b	60b	62b **
Febrero marzo N.S.	45a	62b	67b	63b	61b **
<b>Diversidad alfa Shannon</b>					
Octubre noviembre N.S.	3,67	3,95	3,94	3,88	3,56 N.S.
Julio agosto N.S.	3,48	3,76	3,88	3,74	3,43 N.S.
Febrero marzo N.S.	3,32	3,77	3,81	3,74	3,44 N.S.

\*\* : Significancia  $p < 0,01$  y N.S. no hubo diferencia significativa en el análisis de varianza. A la derecha el número los grupos **a** y **b** de la prueba de medias Tukey donde hubo significancia.

Para complementar lo anterior, en la Figura 5, se muestra la tendencia del número de especies y del índice de diversidad alfa a través de los cinco estadios sucesionales. La tendencia mostrada está acorde a lo propuesto en la teoría (Odum y Barrett, 2006), donde al hacer un análisis de la tendencia del número de especies y la diversidad, se espera encontrar que los primeros estadios tengan valores bajos, luego aumente y alcance el máximo en los estadios intermedios y finalmente disminuya en los estadios maduros; pero manteniendo valores más altos que al inicio, producto de la dominancia de las especies arbóreas. Similar situación encontró Tax (2005) en los estadios sucesionales intermedios de bosques secundarios de áreas subtropicales.



**Figura 5.** Tendencia del número de especies y del índice de diversidad alfa en cinco estadios sucesionales y tres épocas de estudio de la vegetación.

En el Cuadro 7 se presenta la diversidad beta entre los estadios sucesionales calculada con base en el índice de Dice, los valores más altos muestran mayor similitud entre los estadios y por lo tanto baja diversidad beta. En la época de octubre-noviembre el estadio 1 tiene mediana diversidad con relación a los demás estadios, en tanto que entre los estadios del 2 al 5 hay una baja diversidad beta. En la época de febrero-marzo se presenta una baja diversidad entre los estadios 1 y 2, mediana diversidad del estadio 1 con los demás, y entre los otros existe baja diversidad. En la época de julio-agosto el estadio 1 tiene una mediana diversidad con los restantes estadios y entre los demás se encuentra baja diversidad.

En términos generales la diversidad beta es mediana en el estadio 1 con respecto a los demás y baja entre los otros estadios. Esto se debe a que casi todas las especies están presentes a lo largo de la sucesión vegetal, y lo que cambia es la densidad y cobertura, por ejemplo, algunas especies anuales son dominantes en los primeros estadios, luego en el estadio maduro aparecen pero en forma esporádica y en el caso de las especies de árboles aumentan su densidad desde el estadio 3.

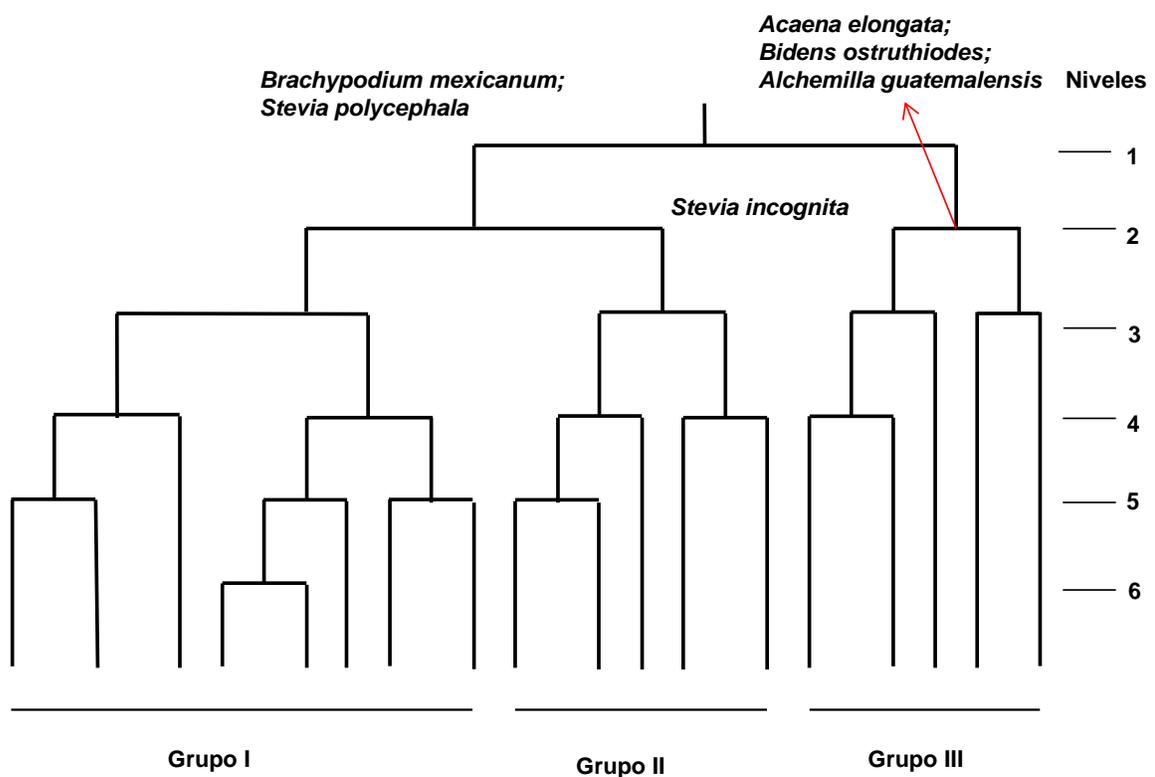
**Cuadro 7.** Índice de diversidad beta entre estadios sucesionales en tres épocas de estudio de la vegetación.

Diversidad beta															
Octubre-noviembre					Estadio sucesional Febrero-marzo					Julio-agosto					
1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	
1	1,00				1,00					1,00					
2	0,77	1,00			0,80	1,00				0,75	1,00				
3	0,71	0,87	1,00		0,71	0,85	1,00			0,70	0,91	1,00			
4	0,71	0,87	0,93	1,00	0,65	0,78	0,90	1,00		0,65	0,86	0,92	1,00		
5	0,74	0,87	0,86	0,90	1,00	0,73	0,85	0,87	0,87	1,00	0,70	0,85	0,86	0,87	1,00

Regla de decisión: índice de 0,0-0,25 diversidad beta muy alta; 0,26-0,50 alta; 0,51-0,75 mediana; 0,76-1,0 baja.

El dendrograma presentado en la Figura 6, muestra la clasificación que se hizo con base en la composición florística de los estadios sucesionales a través de las localidades, se puede interpretar de la siguiente manera: En el primer nivel de corte, se tiene como especies indicadoras, es decir aquellas que aunque no sean las más abundantes son características del lugar, a *Brachypodium mexicanum* y *Stevia polycephala*, en el lado izquierdo de la clasificación; en el segundo corte del lado izquierdo, *Stevia incognita* es la especie indicadora y del lado derecho *Acaena elongata*, *Bidens ostruthioides* y *Alchemilla guatemalensis* que caracterizan al grupo III. En el nivel de corte dos se conforma el grupo III y en el tercer nivel de corte los grupos I y II. El grupo I contiene los estadios sucesionales 3, 4 y 5, es decir, aquellos con cobertura arbórea y más recuperada del disturbio, el grupo II tiene a los estadios 1 y 2, que son áreas abiertas y sin presencia de árboles.

El grupo III contiene las parcelas de las localidades Camba, Ixcamal y Los Cuervos, que aparentemente están más deterioradas que las otras. En este grupo, el subgrupo del lado derecho, que se conforma en el nivel de corte tres, es el que contiene a los dos primeros estadios sucesionales de estas localidades y los estadios maduros están en los dos subgrupos del lado izquierdo.



**Figura 6.** Dendrograma de estadios sucesionales a través de las diez localidades estudiadas.

### 4.3 Índice de valor de importancia de Cottam

En el Apéndice 2, aparece el índice de valor de importancia (IVI) por especie en cada estadio sucesional y en cada una de las tres épocas del año. De las 85 especies el 54% tiene valores de importancia menores de 20 y el 96% tiene valores menores a 100.

En el Cuadro 8, en la primera columna, se presentan las especies con IVI igual o mayor a 20, en cuatro rangos (20-40, 40-60, 60-100, >100). En la segunda columna de izquierda a derecha, aparece el estrato de vegetación en que se clasificó la flora. Los números que aparecen en el cuerpo del cuadro corresponden a los estadios sucesionales donde se obtienen los valores de IVI en los rangos mencionados, y en la última columna se indica la época del año.

El 95% de las especies consideradas para este análisis presentan un índice de valor de importancia en el rango de 20-40, además se puede notar que varias de ellas están presentes en más de un estadio sucesional. En el rango de 40-60 se encuentra el 45% de especies y en el rango de 60-100 el 30%, dos especies de árboles y un musgo tienen valores de importancia mayores de 100 que representa el 4%. En general hay codominancia de especies en cada uno de los estadios, por lo que en la mayoría de áreas alrededor de los bosques de pinabete, se puede notar una fisonomía abundante en herbáceas y arbustivas, en tanto que las que producen la diferencia perceptible a la vista, en el gradiente sucesional, son las especies arbóreas. Como lo anota Galindo *et al.* (2003), para la vegetación de altura se presenta alta heterogeneidad y no existe una dominancia marcada de pocas especies como sucede en bajas altitudes.

**Cuadro 8.** Especies con valor de importancia mayor a 20, en cuatro estratos de vegetación y en tres épocas de estudio.

Especies	Estrato	Rango de valor de importancia				Época
		20-40	40-60	60-100	>100	
Estadio Sucesional						
<i>Alchemilla guatemalensis</i> Rothm.	HI	1,4	3,5			jul.-ago.
<i>Alchemilla pectinata</i> Kunth	HI	1,2,3,4,5				feb.-marzo
		3,4,5				oct.-nov.
<i>Brachypodium mexicanum</i> (Roem. & Schult.) Link	HI	2,3,4				feb.-marzo
		1,2,4				jul.-ago.
<i>Vesicularia vesicularis</i> (Schwägr.) Broth. var. <i>portoricensis</i> (Brid.) Buck.	HI	1				oct.-nov.
		2,3,4	2,3,5			feb.-marzo
<i>Houstonia serpyllacea</i> (Schltdl.) C. L. Sm. ex Greenm.	HI	2,5	1	4	1	jul.-ago.
			1,4			oct.-nov.
<i>Geranium repens</i> Moore	HI		3,4	1,2		feb.-marzo
			2,3,4	1		jul.-ago.
<i>Sematophyllum galipense</i> (C. Mull.) Mitt.	HI		2,3,4	1		oct.-nov.
		2	2			jul.-ago.
<i>Hypnum amabilie</i> (Mitt.) Hampe	HI	4	5			oct.-nov.
		3,4		5		feb.-marzo
<i>Weldenia candida</i> Schult.	HI	3,4				jul.-ago.
		1,3	1,2,5			oct.-nov.
<i>Bidens ostruthioides</i> (DC.) Sch. Bip.	HS	3,4		2,3,4		jul.-ago.
		1,5	1,4	2,3,5		oct.-nov.
<i>Bidens sp.</i> L.	HS	1,3				jul.-ago.
		3,4				oct.-nov.
<i>Cirsium radians</i> Benth.	HS	3,4,5				jul.-ago.
		1,2,3,4,5				oct.-nov.
<i>Eryngium cymosum</i> F. Dolaroche	HS	3	5			jul.-ago.
		1				oct.-nov.
<i>Cirsium radians</i> Benth.	HS	4	1			feb.-marzo
		2				oct.-nov.
<i>Eryngium cymosum</i> F. Dolaroche	HS	1,4,5				jul.-ago.
		1,2,3,4,5				oct.-nov.

Continúa Cuadro 8...

...Continuación Cuadro 8. Especies con valor de importancia mayor a 20, en cuatro estratos de vegetación y en tres épocas de estudio.

<i>Hackelia skutchii</i> I.M. Johnst.	HS	1,2,5			feb.-marzo
<i>Lopezia hirsuta</i> Jacq.	HS	2,3,4,5			oct.-nov.
<i>Muhlenbergia macroura</i> (H.B.K.) Hitchc.	HS	3 4			feb.-marzo jul.-ago.
<i>Piptochaetium</i> sp. L.	HS	3,4 1,2			oct.-nov. feb.-marzo
<i>Ranunculus geoides</i> HBK ex DC.	HS	1,2,4,5			jul.-ago.
<i>Salvia</i> sp. L.	HS		1,2,3,4,5		feb.-marzo
		3,4 1,2,4,5	1,2		jul.-ago. oct.-nov.
<i>Senecio callosus</i> Sch. Bip.	HS	1,2 3 1,3,4,5	3,4 4,5	5	feb.-marzo jul.-ago. oct.-nov.
<i>Sigesbeckia jorullensis</i> HBK	HS	3,4,5			feb.-marzo
<i>Stevia incognita</i> Grashoff	HS	2 2	2		feb.-marzo jul.-ago.
<i>Acaena elongata</i> L.	AR	3,4,5 3,4,5 2,3,4	2	1 1 1	feb.-marzo jul.-ago. oct.-nov.
<i>Baccharis vaccinioides</i> HBK	AR	1,2 1,2,3 1,2,3,4,5			feb.-marzo jul.-ago. oct.-nov.
<i>Fuchsia striolata</i> Lundell	AR	5 3,4,5			feb.-marzo jul.-ago.
<i>Lupinus ehrenbergii</i> Schlecht.	AR	1,2,3		1	feb.-marzo oct.-nov.
<i>Roldana heterogama</i> (Benth.) H. Rob. & Brettell	AR	2,4,5 4,5			feb.-marzo jul.-ago.
<i>Rubus trilobus</i> Ser.	AR	1 1,3 2,3			feb.-marzo jul.-ago. oct.-nov.

Continúa Cuadro 8...

...Continuación Cuadro 8. Especies con valor de importancia mayor a 20, en cuatro estratos de vegetación y en tres épocas de estudio.

<i>Salvia cinnabarina</i> Mart. & Gal.	AR	2,3,5 2,5 4,5		2		feb.-marzo jul.-ago. oct.-nov.
<i>Salvia gracilis</i> Benth.	AR	3,4,4 2,4 1	3	1		feb.-marzo jul.-ago. oct.-nov.
<i>Stevia polycephala</i> Bertol.	AR	4,5 2,4				feb.-marzo jul.-ago.
<i>Symphoricarpos</i> <i>microphyllus</i> HBK	AR	1,2 1				feb.-marzo jul.-ago.
<i>Verbesina apleura</i> S.F.Blake	AR	2,4 4				feb.-marzo oct.-nov.
<i>Verbesina hypoglauca</i> Sch. Bip. ex Klatt	AR	4,5				jul.-ago.
<i>Abies guatemalensis</i> Rehder	AB			3,4	5	En las tres épocas
<i>Alnus acuminata</i> Kuntz.	AB	3				En las tres épocas
<i>Neocupressus</i> <i>lusitanica</i> (Mill.) de Laub.	AB			3	4	En las tres épocas
<i>Pinus ayacahuite</i> Ehreb. ex Schldl.	AB	4	3			En las tres épocas
<i>Pinus rudis</i> Endl.	AB	3,4				En las tres épocas

Estratos: HI: Estrato herbáceo inferior; HS: Herbáceo superior; AR: Arbustivo; AB: Árbol. Estadios sucesionales: 1, áreas abiertas degradadas y/o con pastos o vegetación herbácea, 2, áreas con hierbas y arbustos, 3, áreas con arbustos y árboles, 4, áreas con árboles de otras especies forestales y pinabete, y 5, bosques maduro de pinabete. Épocas: jul.-ago.: julio-agosto; feb.-marzo; febrero-Marzo; oct.-nov.: octubre-noviembre.

El Cuadro 9 se elaboró como complemento del Cuadro 8, para visualizar las especies frecuentes, que pueden encontrarse en los bosques de pinabete y sus alrededores en las tres épocas del año estudiadas (cada época con cinco estadios) y en los diferentes estratos, excluyendo árboles.

Se estableció la siguiente escala: baja significa que están presentes en 1 a 5 estadios (puede ser más de una época), mediana de 6-10 estadios (puede ser dos o mas épocas) y alta de 11-15 estadios (en decir en las tres épocas).

Así en el primer grupo aparecen las especies que tienen presencia solo en uno a cinco estadios sucesionales (sin tomar en cuenta el grado de desarrollo ni la época), por lo que se les califica con baja frecuencia, de éstas hay dos en el estrato herbáceo inferior, diez en el estrato herbáceo superior y ocho en arbustos. El segundo grupo corresponde a las especies de mediana frecuencia, es decir, aquellas que están en 6 a 10 estadios sucesionales, se presentan cuatro en el estrato herbáceo inferior y dos en los estratos herbáceo superior y arbustos respectivamente. El tercer grupo, indica las especies que tienen alta probabilidad de aparecer en cualquier época del año, en casi todas las localidades y estadios sucesionales, hay tres en el estrato herbáceo inferior y dos en los estratos herbáceos superior y arbustos respectivamente.

De acuerdo con esto, las especies más frecuentes en el estrato herbáceo inferior son las especies de musgos. Es importante señalar que este grupo de especies, generalmente no son consideradas en los estudios florísticos, pero tienen un valor ecológico significativo en los ecosistemas estudiados, especialmente con la retención y lenta liberación del agua. También son importantes porque evitan la erosión excesiva del suelo (Rams 2008). Son un indicador de que las áreas estudiadas están excluidas del pastoreo de ganado ovino (Leege *et al.* 1981). Con respecto a herbáceas se tiene la presencia de *Salvia* sp. y *Senecio callosus*, dos especies que están presentes todo el año y en casi todos los estadios sucesionales. Las especies arbustivas *Acaena elongata* y *Baccharis vaccinioides* son muy frecuentes y tienen una función muy importante como especies nodrizas, que ayudan al establecimiento de otros arbustos y árboles.

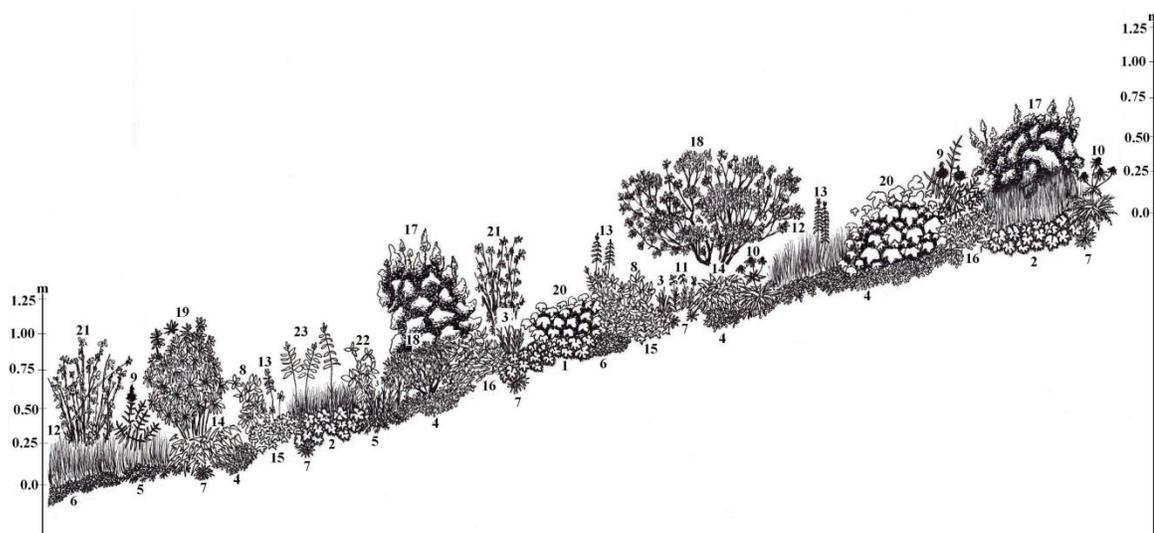
**Cuadro 9.** Frecuencia de especies con índice de valor de importancia mayor a 20, en los estadios sucesionales de las tres épocas y estratos de vegetación.

No. estadios en las tres épocas	Frecuencia	Especies		
		Estrato herbáceo inferior	Estrato herbáceo superior	Arbustos
1-5	Baja	<i>Geranium repens</i> y <i>Alchemilla guatemalensis</i>	<i>Bidens</i> sp., <i>Cirsium radians</i> , <i>Hackelia skutchii</i> , <i>Lopezia hirsuta</i> , <i>Muhlenbergia macroura</i> , <i>Piptochaetum</i> sp., <i>Ranunculus geoides</i> , <i>Senecio callosus</i> , <i>Sigesbeckia jorullensis</i> y <i>Stevia incognita</i>	<i>Fuchsia striolata</i> , <i>Lupinus ehrenbergii</i> , <i>Roldana heterogama</i> , <i>Rubus trilobus</i> , <i>Stevia polycephala</i> , <i>Symphoricarpos microphyllus</i> , <i>Vevesina apleura</i> y <i>Verbesina hypoglauca</i>
6-10	Mediana	<i>Alchemilla pectinata</i> , <i>Brachypodium mexicanum</i> , <i>Sematophyllum galipense</i> y <i>Weldenia candida</i>	<i>Bidens ostruthioides</i> y <i>Eryngium cymosum</i>	<i>Salvia cinnabarina</i> y <i>Salvia gracilis</i>
11-15	Alta	<i>Vesicularia vesicularis</i> , <i>Houstonia serpyllacea</i> y <i>Hypnum amabilie</i>	<i>Salvia</i> sp. y <i>Senecio callosus</i>	<i>Acaena elongata</i> y <i>Baccharis vaccinioides</i> .

#### 4.4 Caracterización descriptiva de los estadios sucesionales

Con base en las especies con mayor índice de valor de importancia de cada uno de los estadios sucesionales, se hizo un perfil de la vegetación según se presenta en las Figuras 7 a 11.

La fisonomía del estadio 1 se presenta en la Figura 7. Este es producto de áreas que anteriormente fueron utilizadas para alimento de ovejas, al año 2011 tenían en promedio cinco a siete años de estar excluidas de pastoreo. Para proteger y conservar a *Abies guatemalensis*, las comunidades y municipalidades acordaron ya no utilizarlas para pastoreo y en cambio se estimula el establecimiento. El aspecto general es de un área abierta, con altura de plantas hasta 1,25 m, en la parte cercana al suelo los musgos son los que dominan, funcionan como esponjas por la capacidad que tienen de retener y liberar lentamente el agua, cubren el suelo todo el año.

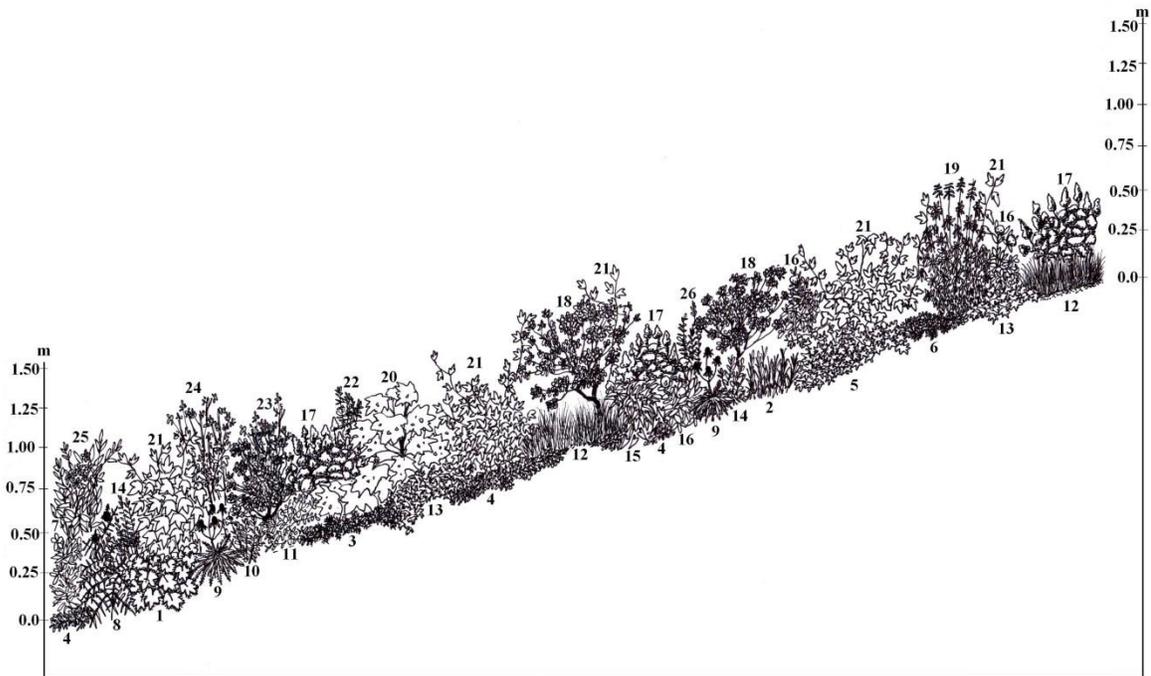


**Estrato herbáceo inferior** 1. *Alchemilla pectinata*, 2. *Alchemilla guatemalensis*, 3. *Brachypodium mexicanum* 4. *Houstonia serpyllacea*, 5. *Vesicularia vesicularis* var. *portoricensis*, 6. *Hypnum amabilie* y 7. *Weldenia candida*. **Estrato herbáceo superior** 8. *Bidens ostruthioides*, 9. *Cirsium radians*, 10. *Eryngium cymosum*, 11. *Hackelia skutchii*, 12. *Piptochaetium* sp., 13. *Salvia* sp., 14. *Senecio callosus*, 15. *Ranunculus geoides*, 16. *Stevia incognita*. **Estrato de arbustos** 17. *Acaena elongata*, 18. *Baccharis vaccinioides*, 19. *Lupinus ehrenbergii*, 20. *Rubus trilobus*, 21. *Symphoricarpos microphyllus*, 22. *Salvia cinnabarina* y 23. *Salvia gracilis*.

**Figura 7.** Estadio 1, vegetación alrededor de bosques de pinabete.

Las áreas fisonómicamente son dominadas por especies herbáceas del estrato superior, aun en la época seca algunas de estas plantas persisten, aunque ya hayan liberado su semilla.

Se puede notar que a pesar que se cataloga como un estadio temprano, no significa que esté totalmente degradado, pues con la exclusión de pastoreo, se empieza a notar presencia de arbustos jóvenes.

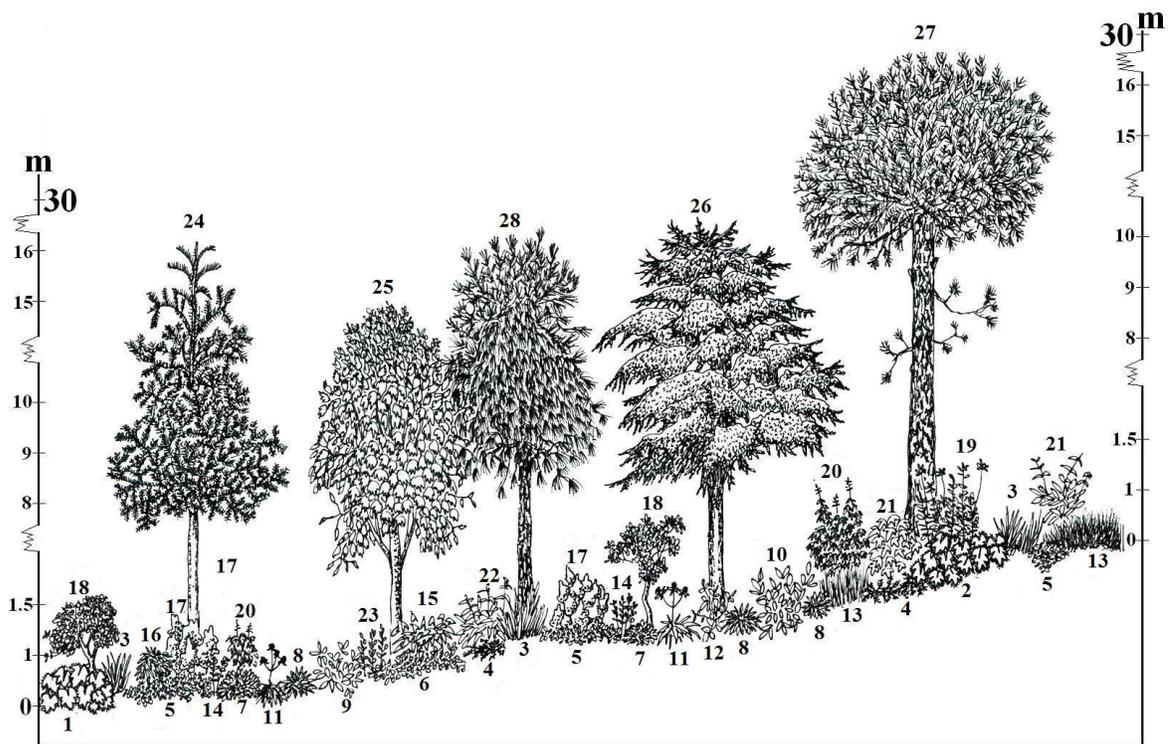


**Estrato herbáceo inferior** 1. *Alchemilla pectinata*, 2. *Brachypodium mexicanum*, 3. *Vesicularia vesicularis* var. *portoricensis*, 4. *Houstonia serpyllacea*, 5. *Geranium repens* y 6. *Hypnum amabilie*.  
**Estrato herbáceo superior** 7. *Bidens ostruthioides*, 8. *Cirsium radians*, 9. *Eryngium cymosum*, 10. *Hackelia skutchii*, 11. *Lopezia hirsuta*, 12. *Piptochaetium* sp., 13. *Ranunculus geoides*, 14. *Salvia* sp., 15. *Senecio callosus* y 16. *Stevia incognita*.  
**Estrato de arbustos** 17. *Acaena elongata*, 18. *Baccharis vaccinioides*, 19. *Lupinus ehrenbergii*, 20. *Roldana heterogama*, 21. *Rubus trilobus*, 22. *Stevia polycephala*, 23. *Symphoricarpos microphyllus*, 24. *Verbesina apleura*, 25. *Salvia cinnabarina* y 26. *Salvia gracilis*.

**Figura 8.** Estadio 2, vegetación alrededor de bosques de pinabete.

El estadio 2, se presenta en la Figura 8, tiene edades entre 8 a 15 años y la fisonomía es dominada por arbustos, en especial *Rubus trilobus*, *Baccharis vaccinioides* y *Acaena elongata*.

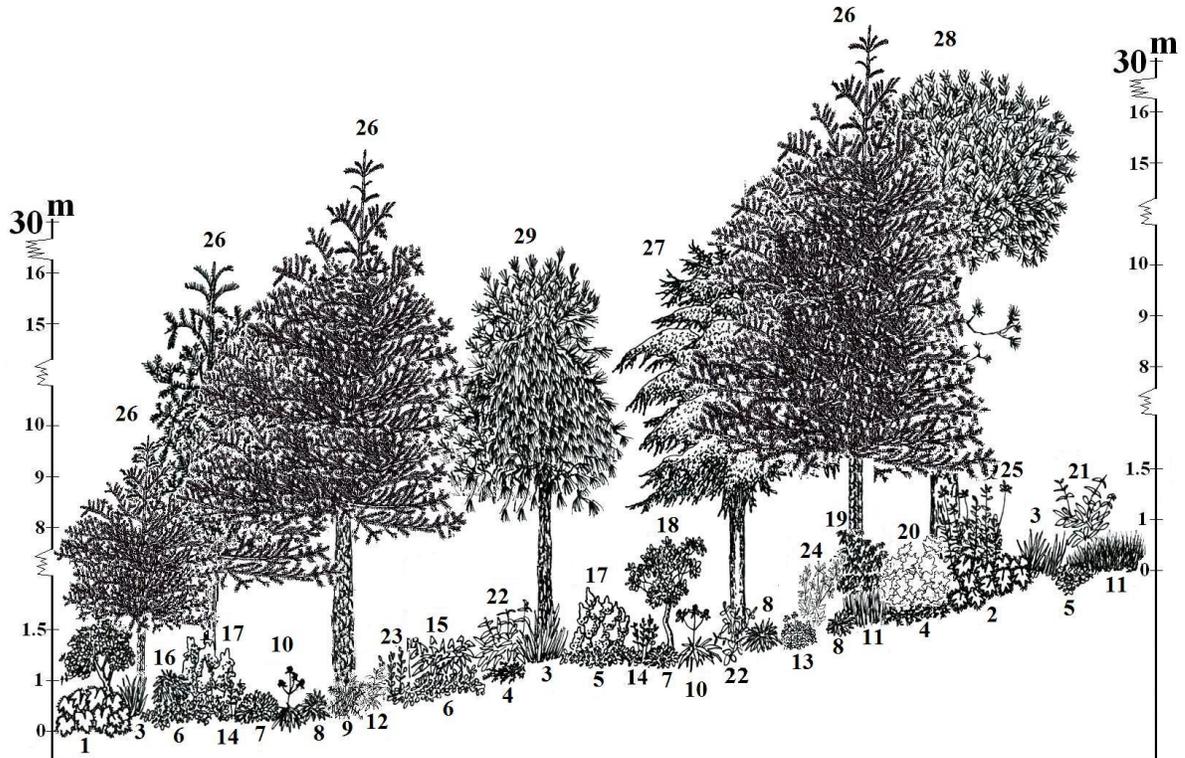
En esta etapa las especies del estrato inferior, sobreviven a lo largo del año a causa de la sombra y humedad que proporcionan los arbustos. Este estadio es propicio para la regeneración natural, sin embargo, en algunos lugares la cobertura es total y puede limitar este proceso. Otro aspecto importante es que se nota que hay aporte de hojas al suelo por parte de los arbustos.



**Estrato herbáceo inferior** 1. *Alchemilla pectinata*, 2. *Alchemilla guatemalensis*, 3. *Brachypodium mexicanum*, 4. *Vesicularia vesicularis* var. *portoricensis*, 5. *Houstonia serpyllacea*, 6. *Sematophyllum galipense*, 7. *Hypnum amabilie* y 8. *Weldenia candida*. **Estrato herbáceo superior** 9. *Bidens ostruthioides*, 10. *Bidens* sp., 11. *Eryngium cymosum*, 12. *Lopezia hirsute*, 13. *Muhlenbergia macroura*, 14. *Salvia* sp., 15. *Senecio callosus* y 16. *Sigesbeckia jorullensis*. **Estrato de arbustos** 17. *Acaena elongata*, 18. *Baccharis vaccinioides*, 19. *Fuchsia striolata*, 20. *Lupinus ehrenbergii*, 21. *Rubus trilobus*, 22. *Salvia cinnabarina* y 23. *Salvia gracilis*. **Estrato de árboles** 24. *Abies guatemalensis*, 25. *Alnus acuminata*, 26. *Neocupressus lusitanica*, 27. *Pinus ayacahuite* y 28. *Pinus rudis*.

**Figura 9.** Estadio 3, vegetación alrededor bosques de pinabete.

En la Figura 9, se representa el estadio 3 el cual tiene una edad aproximada de 15 a 40 años. La fisonomía es dominada por arbustos y árboles. En este estadio se presenta la diversidad más alta de árboles, que consiste en seis especies tanto de plantas de hoja ancha y angosta. También es más probable encontrar regeneración natural en comparación con los dos primeros estadios sucesionales.



**Estrato herbáceo inferior** 1. *Alchemilla pectinata*, 2. *Alchemilla guatemalensis*, 3. *Brachypodium mexicanum*, 4. *Vesicularia vesicularis* var. *portoricensis*, 5. *Houstonia serpyllacea*, 6. *Sematophyllum galipense*, 7. *Hypnum amabilie* y 8. *Weldenia candida*. **Estrato herbáceo superior** 9. *Cirsium radians*, 10. *Eryngium cymosum*, 11. *Muhlenbergia macroura*, 12. *Lopezia hirsuta*, 13. *Ranunculus geoides* 14. *Salvia* sp., 15. *Senecio callosus* y 16. *Sigesbeckia jorullensis*. **Estrato de arbustos** 17. *Acaena elongata*, 18. *Baccharis vaccinioides*, 19. *Fuchsia striolata*, 20. *Roldana heterogama*, 21. *Salvia cinnabarina*, 22. *Salvia gracilis*, 23. *Stevia polycephala*, 24. *Verbesina apleura* y 25. *Verbesina hypoglauca*. **Estrato de árboles** 26. *Abies guatemalensis*, 27. *Neocupressus lusitanica*, 28. *Pinus ayacahuite* y 29. *Pinus rudis*.

**Figura 10.** Estadio 4, vegetación alrededor bosques de pinabete.

El estadio 4 se presenta en la Figura 10, tiene una edad aproximada de 40 a 60 años. *Abies guatemalensis* empieza a ser dominante sobre las otras especies arbóreas. El estrato de arbustos a pesar de ser diverso, disminuye en cobertura comparado con los estadios anteriores, se puede notar más suelo descubierto. Aunque con menor cobertura, el estrato herbáceo inferior se mantiene durante todo el año y aquí el papel de los musgos en la liberación lenta del agua se hace más evidente.



**Estrato herbáceo inferior** 1. *Alchemilla pectinata*, 2. *Alchemilla guatemalensis*, 3. *Vesicularia vesicularis* var. *portoricensis*, 4. *Sematophyllum galipense*, y 5. *Hypnum amabilie*. **Estrato herbáceo superior** 6. *Bidens ostruthioides*, 7. *Bidens* sp., 8. *Eryngium cymosum*, 9. *Hackelia skutchii*, 10. *Lopezia hirsuta*, 11. *Ranunculus geoides*, 12. *Salvia* sp., 13. *Senecio callosus* y 14. *Sigesbeckia jorullensis*. **Estrato de arbustos** 15. *Acaena elongata*, 16. *Baccharis vaccinioides*, 17. *Fuchsia striolata*, 18. *Roldana heterogama*, 19. *Salvia cinnabarina*, 20. *Stevia polycephala* y 21. *Verbesina hypoglauca*. **Estrato de árboles** 22. *Abies guatemalensis*.

**Figura 11.** Estadio 5, vegetación de bosques de pinabete.

En la Figura 11, se tiene un esquema del estadio 5, constituido por los núcleos de bosque puro de pinabete. Tiene una edad de 80 a 200 años, se puede considerar como un bosque dañado, pues se nota que en el pasado hubo extracción selectiva, además de que se realizó pastoreo en el sotobosque. Se estima que sólo un 20% de los árboles sobrepasan los 200 años. La densidad de árboles permite que arbustos y hierbas sigan creciendo en el interior. El pinabete se comporta como semiperennifolio, siempre verde, aunque no se cuantificó, se estima que su aporte en hojarasca al suelo es bajo, posiblemente es otra razón que permite el crecimiento de plantas herbáceas en el sotobosque, pues el suelo no se acidifica por debajo de pH de 5,5.

Varias especies de estos bosques tienen usos por parte de los pobladores locales, y se mencionan algunos ejemplos con información obtenida en el campo, para considerarse en futuros estudios. *Baccharis vaccinioides* se utiliza como planta nodriza, para leña y medicina, *Dahlia imperialis* como medicinal para los riñones por la salvia que tiene en su tallo hueco. *Eryngium cymosum* para elaborar adornos en la época de navidad, *Gnaphalium liebmannii* como medicinal para afecciones respiratorias, *Lepechinia caulescens* útil en el caso de golpes externos. *Muhlenbergia macroura* para construcción de techos de casas. *Polystichum speciosissimum* como ornamental. *Prunus serotina* y *Rubus trilobus* alimento por sus frutos. *Stevia polycephala* medicinal y para baños por sus hojas, *Symphoricarpos microphyllus* para elaborar escobas. Otras especies se aprovechan como plantas de corte para alimento de ganado bovino y ovino, varios arbustos se utilizan para leña, todos los árboles se utilizan para leña y/o madera. En el caso del pinabete se utiliza su ramilla para elaborar árboles de navidad, su madera fue muy utilizada para hacer tejamanil para techos de casas.

#### 4.5 Características químicas del suelo y su relación con la sucesión.

La textura encontrada para todas las localidades fue franco arenosa. En el Cuadro 10 se presenta la información del análisis químico del suelo a través de los cinco estadios sucesionales. El pH promedio fue de 5,72, que se considera ácido, puede atribuirse, primero al material superficial del suelo que está comprendido en el orden Andisol (USDA 1998), segundo al alto contenido de materia orgánica, en proceso parcial de descomposición por las condiciones del clima, de baja temperatura y alta precipitación, (ver condiciones climáticas en el Apéndice 3). Así, se espera una baja disponibilidad y fijación de varios de los minerales, principalmente de P (Alcalá de Jesus 2009). No hay una tendencia clara del cambio de pH a través de la sucesión, sin embargo, de acuerdo con Bautista *et al.* (2003) se esperaría una tendencia hacia la acidificación en los estadios maduros. En el caso del fósforo (P), en promedio, se encontraron valores más altos en los primeros estadios sucesionales, donde es más reciente el abandono de pastoreo ovino, estas cantidades disminuyen en los estadios 4 y 5, lo que está acorde a lo señalado por Arbelo *et al.* (2002), en el sentido de que en áreas con árboles, hay menos aporte de fósforo al suelo. No hubo diferencia significativa en el análisis de varianza para P. Solo en el estadio 1, el valor del P está levemente por arriba de la cantidad mínima recomendada por el laboratorio de suelos para el desarrollo de las plantas (12-16 ppm); sin embargo, el valor de la desviación estándar, indica la alta variación a través de los diferentes sitios muestreados. De acuerdo con los valores de pH, la disponibilidad del P es baja, ya que el rango óptimo para su asimilación está en valores de pH de 6 a 7. Se esperaría entonces, que haya deficiencia, por fijación, pese a que la cantidad total reportada sea alta. A esto hay que agregar que siendo suelos de origen volcánico, presentan complejos de humus-aluminio y de arcillas amorfas que tienden a influir en la mayor fijación del P. Así también por el bajo pH, se reduce la solubilidad de fosfatos de hierro y aluminio y aumenta la solubilidad de las formas ligadas al calcio que no permiten que el P se asimile (Fassbender, 1975).

**Cuadro 10.** Propiedades químicas del suelo a través de cinco estadios sucesionales de bosque de pinabete.

Variable	Estadio sucesional				
	1	2	3	4	5
pH	5,72 ± 0,51	6,07 ± 0,67	5,75 ± 0,37	5,83 ± 0,29	6,00 ± 0,42 N.S
P (ppm)	12,86±28,53	10,609±9,45	9,89 ± 9,97	4,84 ± 2,35	8,36 ± 8,40 N.S.
K (ppm)	53,10±33,94b	90,90±40,60ab	88,80±43,92ab	69,9±23,48b	138,00±78,19a**
Ca (Meq*100g <sup>-1</sup> )	4,74 ± 2,27	7,02 ± 3,41	5,87 ± 3,20	6,18 ± 2,83	8,36 ± 3,51 N.S.
Mg (Meq*100g <sup>-1</sup> )	0,64 ± 0,38b	0,99 ± 0,52b	1,00 ± 0,37b	1,0 3± 0,43b	1,38 ± 0,54a*
Cu (ppm)	0,29 ± 0,60	0,18 ± 0,17	0,18 ± 0,17	0,22 ± 0,19	0,26 ± 0,21 N.S.
Zn ppm)	2,65 ± 1,76	3,0 5± 1,86	2,25 ± 1,48	2,40 ± 1,53	2,30 ± 0,95 N.S.
Fe (ppm)	4,55 ± 6,60	5,55 ± 3,01	6,50 ± 4,71	5,10 ± 3,00	7,35 ± 2,81 N.S.
Mn (ppm)	14,90 ± 7,19	19,95 ± 5,84	17,40 ± 9,20	20,95±8,04	23,95 ±7,05 N.S.
CIC (Meq*100g <sup>-1</sup> )	36,29±13,08	34,33±11,27	34,07±12,55	39,04±7,45	35,58 ±9,94 N.S.
Ca int. (Meq*100g <sup>-1</sup> )	6,14 ± 3 ,22	8,31 ± 4,05	7,33 ± 4,39	8,46 ± 3,90	10,88 ±4,85 N.S.
Mg int. (Meq*100g <sup>-1</sup> )	0,8 5 ± 0,51b	1,47 ± 0,83b	1,39 ± 0,69b	1,58 ± 0,72b	1,99 ± 0,96a*
Na int. (Meq*100g <sup>-1</sup> )	0,25 ± 0,04	0,33 ± 0,16	0,24 ± 0,07	0,24 ± 0,04	0,24 ± 0,04 N.S.
K int. (Meq*100g <sup>-1</sup> )	0,34 ± 0,17	0,44 ± 0,20	0,45 ± 0,16	0,45 ± 0,16	0,652 ±0,43 N.S
Al+H int. (Meq*100g <sup>-1</sup> )	0,26 ± 0,44	0,09 ± 0,22	0,07 ± 0,19	0,02 ± 0,04	0,00 ± 0,00 N.S.
SB (%)	25,86±19,49	34,61±26,44	27,14± 9,89	26,60±8,17	39,18±13,11N.S.
M.O. (%)	13,88 ±6,00	17,96 ± 8,80	13,34± 8,64	16,69±4,64	15,65 ±7,40 N.S.
N.T. (%)	0,57 ± 0,26	0,59 ± 0,20	0,65 ± 0,16	0,60 ± 0,21	0,51 ± 0,13 N.S.

Valores corresponden al promedio y su desviación estándar. En la última columna: N.S.: No significativa, \*\* altamente significativos ( $p < 0,01$ ) y \* significativos ( $p < 0,05$ ) ( $n=10$ ). pH: potencial de hidrógeno; P: fósforo disponible; K: potasio disponible; Ca: calcio disponible; Mg: magnesio disponible; Cu: Cobre disponible; Zn: zinc disponible; Fe: hierro disponible; Mn: Manganeseo disponible; CIC: capacidad de intercambio catiónico; Ca int.: calcio intercambiable; Mg int.: magnesio intercambiable; Na int.: sodio intercambiable; K int.: potasio intercambiable; Al+H int.: aluminio intercambiable; SB: porcentaje de saturación de bases; M.O.: porcentaje de materia orgánica; N.T.: porcentaje de nitrógeno total.

Para el contenido de potasio (K) se encontró diferencia altamente significativa a través de los estadios sucesionales. El estadio 5 es el que tiene las cantidades mayores seguido por el estadio 2 y 3, y luego los estadios 1 y 4 son tienen menores valores. Las cantidades promedio que se presentan, están por debajo de las recomendadas por el laboratorio de suelos (120-150 ppm) para áreas cultivadas. Por ser suelos cubiertos con material de erupciones volcánicas, se esperaría tener alta cantidad disponible de K; sin embargo, debe considerarse también la evolución del material parental original, que no es volcánico, influye estrechamente con las cantidades presentes (Mengel y Rahmutullan 1994). Además se trata de suelos franco arenosos con bajo porcentaje de arcilla, que es la fuente principal de K en el suelo (Sardi y Debreczeni 1992, Buhman 1993).

El calcio (Ca) y magnesio (Mg) se encuentran en cantidades adecuadas para el suelo, según el rango que maneja el laboratorio de suelos para áreas cultivadas (6-8 y 1,5-2,5 Meq\*100g<sup>-1</sup> para Ca y Mg respectivamente) y están en la relación cercana a la recomendada (Ca:Mg=6). Para Ca no se encontró diferencia significativa en el análisis de varianza y el menor valor se encontró en el estadio 1. Para Mg se tiene diferencia significativa; el estadio 1 es el que tiene el valor más bajo, significativamente diferente a los demás. Hay una tendencia al aumento conforme el estadio sucesional es más maduro.

La cantidad de los demás elementos químicos disponibles en el suelo, incluidos en el análisis presentado en el Cuadro 10 (Cu, Zn, Fe, Mn), están en los rangos recomendados para áreas cultivadas (Kass, 1998; Miranda, 1989). Para ninguno de ellos hay diferencia significativa en el análisis de varianza. La tendencia general fue de valores bajos en el estadio 1, con tendencia al aumento hacia el estadio 5. En cuanto a los cationes intercambiables (Ca, Mg, Na, K, Al+H) el análisis de varianza no mostró diferencia significativa, a excepción del caso de magnesio. Todos los valores de los cationes intercambiables, en los cinco estadios sucesionales se pueden considerar de medios a bajos (Kass 1998, Miranda 1989).

Cabe señalar que la acidez intercambiable representada por el valor de  $Al+H$  está en un rango bajo en todos los estadios, a pesar que el pH es ácido. En el caso de la capacidad de intercambio catiónico (CIC), los valores se pueden considerar de altos a muy altos (Fassbender, 1975), lo que significa que hay una adsorción de cationes, influenciada principalmente por el contenido de materia orgánica (Kass, 1998), a pesar de que la textura franco arenosa y los valores de pH ácido, no favorece valores altos de CIC.

El porcentaje de saturación de bases (SB), muestra valores relativamente bajos (<50% con lixiviación moderada) lo que indica que las posiciones de cambio están ocupadas principalmente por  $H^+$  y  $Al^{+++}$ , que representan la acidez intercambiable (Fassbender, 1975), esto es corroborado por los valores ácidos de pH. Se podría considerar un suelo pobre en nutrientes (Kass, 1998), sin embargo, con manejo, en especial con la corrección de pH, pueden responder bien a la aplicación de fertilizante, lo que puede suceder para el área de estudio, en el caso del establecimiento de pinabete y otras especies forestales de estos bosques con aplicación de abono, en intervenciones que se hagan en la restauración ecológica.

El porcentaje de materia orgánica se presenta por arriba del medio óptimo (5%) en todos los estadios, que está acorde a la función de Yenny que indica que el contenido de materia orgánica es mayor de acuerdo con la altitud y precipitación (Fassbender, 1975). Sin embargo, el grado de descomposición se supone bajo, que es característico de los ambientes de altitud y fríos (Fassbender, 1975) en donde, aunque exista descomposición de los materiales vegetales, la mineralización es bastante lenta por factores como el pH y la temperatura.

En el Cuadro 11 se presentan las correlaciones significativas entre las características químicas del suelo. El pH tiene positivas con P, K, Na int., K int. y SB, lo que significa que a mayor pH mayor cantidad de estos elementos

disponibles se espera, de estas las más interesantes son con el P, K y SB que confirman la estrecha interacción de estos elementos con el valor pH en el suelo. El pH tiene correlaciones significativas y negativas con la CIC y Al+H int., estas dos características tienen una alta dependencia con el pH, cuando los suelos son más ácidos hay mayor disponibilidad de Al+H que es considerado como la acidez intercambiable. En tanto en el caso de la correlación con la CIC, no parece lógica pues lo esperado es que a mayor valor de pH, la capacidad de intercambio catiónico tendería a aumentar porque hay menor presencia de la acidez intercambiable.

Además hay correlaciones significativas de la siguiente forma: P positivas con el pH, Cu, Mn, Fe, SB, de estas las más altas son con Cu y Fe, negativas con la CIC y NT. K tiene positivas con el pH, Ca, Mg, Mn, Ca int., Mg int., K int. y SB y negativa con Al+H int. El Ca positivas con K, Mg, Zn, Mn, Ca int., Mg int., K int. y SB, siendo las más altas con Mg, Ca int., Mg int. y SB. El Mg positivas con K, Ca, Fe, Mn, Ca int. Mg int., K int. y SB. El Cu positivas con el P, Fe, Mn y SB a la vez negativas con la CIC y NT. El Zn positivas con el Ca, Mn y Ca int. El Fe positivas con P, Mg, Cu, Mn y SB, negativas con el CIC y NT. El Mn positivas con P, K, Ca, Mg, Cu, Zn, Fe, Ca int., Mg int. y SB, y negativa con Al+H int. La CIC positivas con Ca int. M.O. y NT y negativas con pH, P, Cu, Fe y SB. El Ca int. positivas con K, Ca, Mg, Zn, Mn, CIC, Mg int., K int. y SB. El Mg int. positivas con K, Ca, Mg, Mn, Ca int., K int. y SB. Todo esto significa que se tienen diversas correlaciones que en determinado momento pueden utilizarse para el manejo de estos suelo.

**Cuadro 11.** Correlaciones entre las características químicas del suelo a través de diez localidades de cinco estadios sucesionales.

	pH	P	K	Ca	Mg	Cu	Zn	Fe	Mn	CIC	Caint	Mgint	Naint	Kint	AIH	SB	MO	NT
pH	1																	
P	0,30*	1																
K	0,43**	0,13	1															
Ca	0,25	0,11	0,48**	1														
Mg	0,248	0,23	0,64**	0,85**	1													
Cu	0,215	0,89**	0,11	0,07	0,18	1												
Zn	-0,18	0,07	-0,10	0,36**	0,21	0,13	1											
Fe	0,26	0,82**	0,20	0,17	0,30*	0,76**	-0,01	1										
Mn	0,14	0,42**	0,32*	0,50**	0,51**	0,49**	0,30*	0,63**	1									
CIC	-0,37**	-0,51**	-0,05	0,24	0,13	-0,48**	0,21	-0,53**	-0,06	1								
Caint	0,26	0,02	0,44**	0,97**	0,81**	-0,01	0,32*	0,10	0,46**	0,35*	1							
Mgint	0,26	0,17	0,56**	0,88**	0,96**	0,14	0,24	0,25	0,52**	0,26	0,88**	1						
Naint	0,40**	0,17	0,06	-0,00	0,03	-0,01	-0,07	0,12	0,06	-0,01	-0,01	0,03	1					
Kint	0,51**	-0,03	0,86**	0,50**	0,61**	-0,06	-0,17	0,01	0,13	0,06	0,52**	0,57**	0,09	1				
AIH	-0,51**	-0,10	-0,33*	-0,19	-0,26	-0,14	0,10	-0,19	-0,36*	0,15	-0,21	-0,26	-0,17	-0,36*	1			
SB	0,53**	0,58**	0,43**	0,74**	0,72**	0,48**	0,18	0,55**	0,49**	-0,34*	0,68**	0,70**	0,09	0,42**	-0,25	1		
MO	-0,14	-0,22	-0,17	0,17	0,03	-0,25	0,25	-0,20	0,04	0,39**	0,18	0,11	-0,03	-0,17	-0,04	-0,14	1	
NT	-0,03	-0,35*	-0,26	-0,12	-0,19	-0,40**	-0,09	-0,38**	-0,28	0,40**	-0,01	-0,04	-0,04	-0,07	-0,14	-0,31*	0,63**	1

\*\*valores de correlación significativos a  $p < 0.01$ , \*valores de correlación significativos a  $p < 0.05$ ,  $n = 50$ . pH: potencial de hidrógeno; P: fósforo disponible; K: potasio disponible; Ca: calcio disponible; Mg: magnesio disponible; Cu: Cobre disponible; Zn: zinc disponible; Fe: hierro disponible; Mn: Manganeseo disponible; CIC: capacidad de intercambio catiónico; Ca int.: calcio intercambiable; Mg int.: magnesio intercambiable; Na int.: sodio intercambiable; K int.: potasio intercambiable; Al+H int.: aluminio intercambiable; SB: porcentaje de saturación de bases; M.O.: porcentaje de materia orgánica; N.T.: porcentaje de nitrógeno total.

Adicionalmente hay otras correlaciones significativas: el Na int. positivas únicamente con el pH. El K int. positivas con pH, K, Ca, Mg, Ca int., Mg int. y SB y negativa con Al+H int. El Al+H int. negativas con pH, K, Mn y K int. La SB positivas con pH, P, K, Ca, Mg, Cu, Fe, Mn, Ca int., Mg int. y K int. y negativas con la CIC y NT. La MO positivas con la CIC y NT. El NT positivas con la CIC y MO, y negativas con P, Cu, Fe y SB.

**Cuadro 12.** Correlación de elementos químicos del suelo y características de la vegetación.

	K	Ca	Mg	Cu	Zn	Mn	CIC	Ca int.	Mg int.	Na int.	K int.	S.B.
Deninf	-0,10	0,00	-0,10	0,10	0,20	0,00	0,00	0,00	-0,10	-0,10	0,00	0,00
Densup	0,00	-0,20	-0,10	0,31*	0,00	0,00	-0,20	-0,20	-0,10	0,00	-0,10	0,00
Denarb	0,30*	0,61**	0,63**	-0,10	0,30	0,30	0,30*	0,62**	0,70**	0,00	0,34*	0,36*
Denarbol	0,10	0,10	0,20	0,00	-0,10	0,00	0,10	0,20	0,20	-0,10	0,20	0,00
Cobinf	0,10	-0,10	0,00	0,20	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	-0,20	0,10	0,00
Cobsup	-0,20	-0,20	-0,20	0,00	-0,10	-0,20	-0,10	-0,20	-0,20	-0,10	-0,10	-0,10
Cobarb	0,20	0,54**	0,55**	-0,10	0,31*	0,30	0,29*	0,54**	0,62**	-0,10	0,29*	0,30
Cobarbol	0,00	0,10	0,10	0,00	-0,10	0,00	0,10	0,10	0,10	-0,10	0,10	0,00
Div	-0,10	0,47**	0,37**	0,20	0,33*	0,20	0,30	0,49**	0,50**	-0,34*	0,00	0,34*
Esp	0,10	0,61**	0,53**	0,10	0,38**	0,33*	0,28*	0,63**	0,64**	-0,20	0,10	0,39**

\*\*valores de correlación significativos a  $p < 0,01$ , \*valores de correlación significativos a  $p < 0,05$ ,  $n=50$ . Deninf: Densidad estrato herbáceo inferior; Densup: Densidad estrato herbáceo superior; Denarb: Densidad arbustos; Denarbol: Densidad de árboles; Cobinf: Cobertura estrato herbáceo inferior; Cobsup: Cobertura estrato herbáceo superior; Cobarb: Cobertura arbustos; Cobarbol: Cobertura árboles; Div: índice diversidad Shannon; Esp: Número de especies. K: potasio disponible; Ca: calcio disponible; Mg: magnesio disponible; Cu: Cobre disponible; Zn: zinc disponible; Mn: Manganeseo disponible; CIC: capacidad de intercambio catiónico; Ca int.: calcio intercambiable; Mg int.: magnesio intercambiable; Na int.: sodio intercambiable; K int.: potasio intercambiable; SB: porcentaje de saturación de bases.

En el Cuadro 12 se presentan los valores de correlación y su significancia para densidad y cobertura de los estratos de vegetación, la diversidad alfa y el número de especies versus los elementos minerales del suelo. No se incluye al pH, P, Fe, Al+H, M.O. y N.T. porque no presentaron ninguna correlación significativa. En general se encontró baja correlación entre las variables de vegetación y las características químicas del suelo, en el caso de la correlaciones significativas los

valores están en el rango de 0,3-0,36 para  $p < 0,05$  y de 0,37-0,70 en el caso de  $p < 0,01$ . Se puede notar que con la densidad y cobertura del estrato herbáceo inferior, estrato herbáceo superior y de árboles no hay correlación con las características químicas del suelo, a excepción de una del cobre (Cu) con densidad del estrato herbáceo superior. La correlaciones más notorias se establecieron con la densidad y cobertura de arbustos, que puede atribuirse a que éstos son los que aportan mayor cantidad de hojarasca al suelo. La diversidad alfa de especies tuvo correlación significativa con Ca, Mg, Zn, Ca int., Mg int., Na int. y SB. En tanto que el número de especies las tuvo con Ca, Mg, Zn, Mn, CIC, Ca int., Mg int. y SB.

Se efectuó un análisis de componentes principales sobre la matriz de correlación, para las características químicas del suelo, con el objetivo de determinar cuales variables explican mejor la fertilidad natural y escoger estas para realizar un análisis posterior de correspondencias canónico.

En el Cuadro 13, se presenta la información resumida de estos resultados. Se obtuvo que el 94,42% de la varianza se acumula en los dos primeros ejes de ordenación, por lo tanto, es en ellos que hay que buscar las características de los suelos que mejor representan a esos ejes.

**Cuadro 13.** Varianza extraída en los primeros cinco componentes principales (CP) de las características químicas del suelo.

CP	Eigenvalue	% de Varianza	% de Varianza acumula
1	43,33	86,88	86,88
2	3,77	7,55	94,42
3	1,62	3,25	97,67
4	0,46	0,92	98,50
5	0,32	0,64	99,23

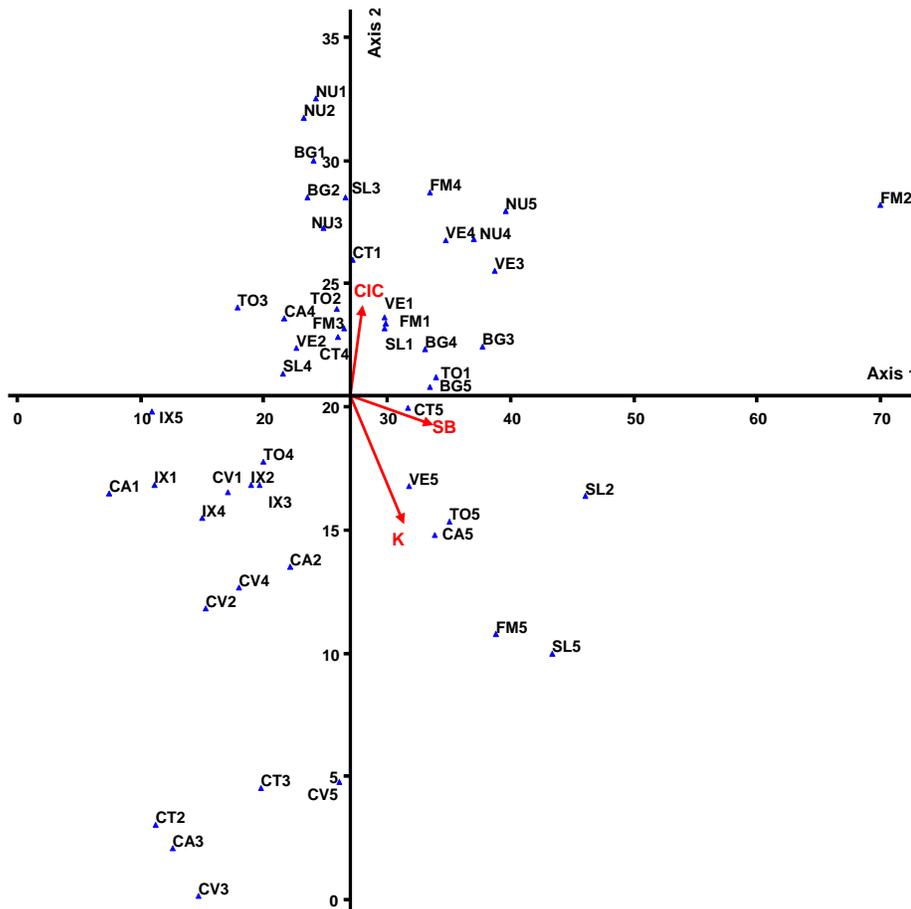
En el Cuadro 14, se presenta la participación en varianza en los dos primeros ejes de ordenación, de cada una de las características químicas del suelo. De éstas se puede notar que P, K, CIC, SB y MO son las que mejor explican la variabilidad capturada en los dos primeros componentes principales, por lo que se escogieron para realizar el análisis canónico de correspondencias con las especies vegetales del área de estudio.

**Cuadro 14.** Valor de la varianza explicada por cada característica química en los dos primeros componentes principales.

Característica química del suelo	Componentes Principales		Característica química del suelo	Componentes Principales	
	1	2		1	2
pH	2,14	0,09	CIC	-9,51	6,24
P	1,50	-1,09	Ca int.	1,48	0,17
K	-22,18	4,19	Mg int.	3,88	-0,59
Ca	2,13	-0,08	Na int.	4,28	0,65
Mg	4,03	-0,62	K int.	4,22	-0,67
Cu	4,30	0,69	Al+H	4,32	-0,62
Zn	3,38	0,14	SB	-6,14	0,98
Fe	2,36	0,59	M.O.	-1,82	2,39
Mn	-2,53	0,61	N.T.	4,14	-0,57

El análisis canónico de correspondencias que se presenta en la Figura 12, muestra la distribución en los dos primeros ejes de ordenación. Por una parte, las localidades de muestreo (cada una en los cinco estadios sucesionales), a través de su composición florística y por otra, por medio de vectores se presentan las variables químicas del suelo mejor correlacionadas. De las cinco características utilizadas solo K, CIC y SB, muestran correlación. El CIC tiene una correlación con las localidades que presentan mejores características de fertilidad natural y corresponde especialmente algunos estadios 1 pero en especial a estadios 3 y 5 y la SB y K están asociados a los estadios cinco de varias localidades.

Ixcamal, Camba y Cuervos se agrupan en un cuadrante que no tiene correlación con ninguna de las características químicas analizadas. Esto corrobora el alto deterioro que presenta el suelo de estas localidades.



Nombre de las localidades y el estadio sucesional: Bosque Grande BG1, BG2, BG3, BG4, BG5; Las Nubes NU1, NU2, NU3, NU4, NU5; Las Ventanas VE1, VE2, VE3, VE4, VE5; San Luis SL1, SL2, SL3, SL4, SL5; Canatzaj CT1, CT2, CT3, CT4, CT5; Toribio TO1, TO2, TO3, TO4, TO4; Flor de mayo FM1, FM2, FM3, FM4, FM5; Camba CA1, CA2, CA3, CA4, CA5, Ixcamal IX1, IX2, IX3, IX4, IX5 y Los Cuervos CV1, CV2, CV3, CV4, CV5.

**Figura 12.** Análisis Canónico de Correspondencias de los sitios de estudio de sucesión ecológica y características químicas del suelo.

#### 4 6. Contenido de microorganismos en el suelo

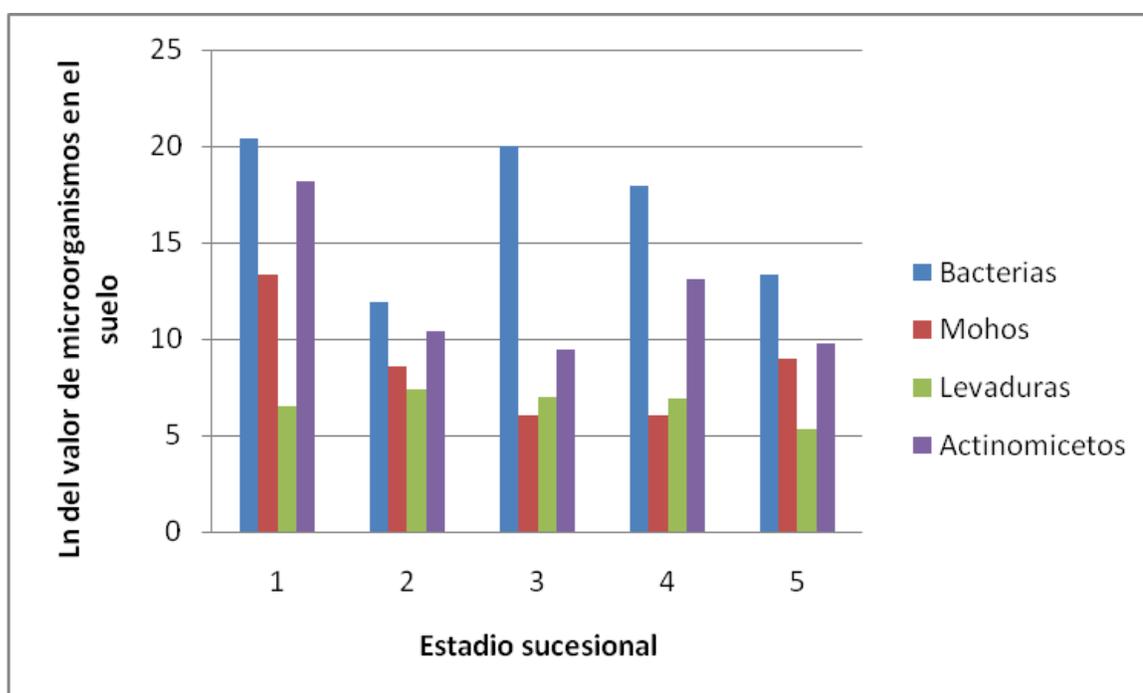
Para las bacterias aminolíticas y proteolíticas únicamente se hizo un análisis cualitativo y se determinó que están presentes en todos los estadios sucesionales, y de igual manera en todas las localidades a excepción de Ixcamal, donde no hubo presencia de bacterias proteolíticas. Para bacterias totales, mohos, levaduras y actinomicetos en el análisis de varianza, no se encontró diferencia significativa entre los estadios sucesionales.

En el Cuadro 15 se presenta el valor de las medias, desviación estándar (Desv. Std.) y el coeficiente de variación (Coef. Var.) para bacterias, mohos, levaduras y actinomicetos en los cinco estadios sucesionales. Tanto los valores de desviación estándar como los de coeficiente de variación son altos, lo que muestra que la variación natural entre estadios sucesionales es elevada.

**Cuadro 15.** Estadísticas de microorganismos del suelo a través de los estadios sucesionales.

Estadio sucesional	Bacterias			Mohos			Levaduras			Actinomicetos		
	Media	Desv. Std.	Coef. Var.	Media	Desv. Std.	Coef. Var.	Media	Desv. Std.	Coef. Var.	Media	Desv. Std.	Coef. Var.
1	7,01E+08	2,21E+09	37,00	6,0E+5	1,90E+06	90,66	645,9	1,56E+03	92,43	8,0E+7	2,53E+08	94,96
2	1,50E+05	2,15E+05	13,10	5113	1,58E+04	134,97	1623,1	3,49E+03	70,83	33405,4	6,44E+04	80,18
3	5,00E+08	1,58E+09	29,89	406,6	8,40E+02	113,90	1110,3	3,14E+03	91,21	12154,5	2,14E+04	69,03
4	6,02E+07	1,90E+08	35,01	406,5	1,26E+03	81,71	1009,2	3,16E+03	98,93	505910	1,58E+06	60,39
5	6,32E+05	1,89E+06	19,03	8106	2,53E+04	88,12	207,2	6,30E+02	120,86	17006,3	2,75E+04	87,63

El número de bacterias tiende a disminuir conforme se aumenta el estadio sucesional, en el caso de mohos hay una disminución del estadio 1 al 4 pero luego hay un aumento en el estadio 5. En el caso de levaduras la cantidad se mantiene similar con valores más bajos en los estadios 1 y 5, para actinomicetos el valor alto se presenta en el estadio 1 luego hay una disminución hacia el estadio 3 y posteriormente aumento hacia el estadio 4 y finalmente disminución en el estadio 5. Lo indicado anteriormente se puede observar en forma gráfica en Figura 13.



**Figura 13.** Comportamiento de los microorganismos degradadores de materia orgánica del suelo en cinco estadios sucesionales de bosques de pinabete.

El análisis de varianza efectuado para las cantidades de bacterias mohos, levaduras y actinomicetos encontradas en las localidades (Cuadro 16), muestra diferencia altamente significativa para todos los casos. En la prueba de medias, se aprecia que para bacterias, la localidad con mayor valor es Las Nubes y la que menos cantidad presenta es Bosque Grande.

En el caso de mohos Canatzaj y Los Cuervos forman un mismo grupo con los valores más altos, las demás localidades son estadísticamente iguales. Para levaduras Canatzaj y Los Cuervos tienen los más altos valores y las demás localidades forman un grupo similar. Para actinomicetos Flor de Mayo, Ixcamal y San Luis forman el primer grupo con los valores más altos, posteriormente Ixcamal, San Luis, Toribio y La Nubes el segundo grupo y las demás localidades un tercer grupo con los valores más bajos.

**Cuadro 16.** Prueba de medias de valores de microorganismos del suelo por localidad.

	Bacterias		Mohos		Levaduras		Actinomicetos	
Loc.	Media de UFC/g y grupo análisis de varianza							
NB	2,52E+09	A	1,21E+06	A	4601	A	1,61E+08	A
CV	1,27E+06	B	17600	A	4401	A	162000	AB
FM	1,24E+06	B	24,4	B	100	B	82005,4	AB
SL	6,42E+05	B	16	B	29,6	B	79800	B
IX	5,08E+05	B	9,2	B	19,6	B	12117,6	BC
CB	3,38E+05	B	8,2	B	12,6	B	2205,4	C
VE	1,30E+05	B	7,4	B	10,4	B	2007,2	C
CT	1,12E+05	B	5,4	B	9,8	B	9,2	C
TR	9,60E+04	B	3,2	B	3	B	9,2	C
BG	1,86E+04	C	3	B	2,8	B	9,2	C
<b>Sig.</b>	<b>0,001043</b>		<b>4,71E-09</b>		<b>1,77E-07</b>		<b>9,51E-06</b>	

Localidades (Loc): Bosque Grande: BG; La Nubes: NB; Las Ventanas: VE; Canatzaj: CT; Flor de Mayo: FM; Toribio: TR; San Luis: SL; Camba: CB; Los Cuervos: CV e Ixcamal: IX. A, B y C grupos de acuerdo a la prueba estadística de medias Tukey.

En forma general se puede indicar que Canatzaj y los Cuervos tienen mayores valores de mohos y levaduras, las Nubes tiene alto valor de bacterias pero en el caso de hongos sus valores son bastante bajos. Finalmente el contenido de actinomicetos en el suelo presenta alta variación entre las localidades estudiadas.

Se efectuó un análisis de correlación de la cantidad de microorganismos en los cinco estadios sucesionales y se encontró que ninguna fue significativa, por lo que no se presenta la información. En el Cuadro 17 se muestran los resultados obtenidos de las correlaciones encontradas del recuento de colonias de microorganismos del suelo y las características de la vegetación. Los datos muestran que hay pocas correlaciones, las que se encontraron son negativas y con valores significativos a  $p < 0,05$ , a excepción de mohos con número de especies que es altamente significativa a  $p < 0,01$ .

**Cuadro 17.** Correlación de microorganismos del suelo y características de la vegetación.

	No. especies	Div. alfa	Den. estrato inferior	Cob. inferior	Den. arbustos	Cob. arbustos	Cob. árboles
<b>Bacterias</b>	-0,20	-0,15	-0,32	-0,93*	-0,55	-0,47	-0,44
<b>Mohos</b>	-0,99**	-0,91*	0,48	0,24	-0,81	-0,77	-0,04
<b>Levaduras</b>	0,24	-0,11	-0,91*	-0,25	-0,14	-0,22	-0,90*
<b>Actinomicetos</b>	-0,76	-0,74	0,18	-0,21	-0,89*	-0,94*	-0,40

\*\* Correlación significativa al 1%. \* Correlación significativa al 5%. Div.:Diversidad; Den.: Densidad; Cob.:Cobertura.

Estas correlaciones indican que a medida que hay menor número de especies, menos diversidad y densidad y cobertura de la vegetación, la cantidad de microorganismos sería mayor, pero la mayoría de investigaciones señalan lo contrario (Insam y Domsch 1988). Sin embargo, Gömöryová *et al.* (2009), encontraron que la actividad microbiana decrece conforme hay mayor cobertura vegetal, probablemente por la disminución de la incidencia solar, en el caso de los bosques estudiados; además habría que señalar que al menos, para el caso de los árboles de pinabete, el aporte de materia orgánica como hojarasca es bajo.

En el Cuadro 18, se presenta la información obtenida de la correlación entre los microorganismos y características químicas del suelo. Sólo se encontraron correlaciones significativas de las bacterias con el pH y saturación de bases, por el valor negativo que tienen, se puede indicar que a mayores valores de estos parámetros se esperaría menor presencia de bacterias, lo cual está relacionado con la acidez del suelo, es decir, en suelos ácidos se esperaría mayor cantidad de bacterias que en los alcalinos. A pesar de haber otras correlaciones altas, no son significativas, lo que indica que lo que existe es una relación casual.

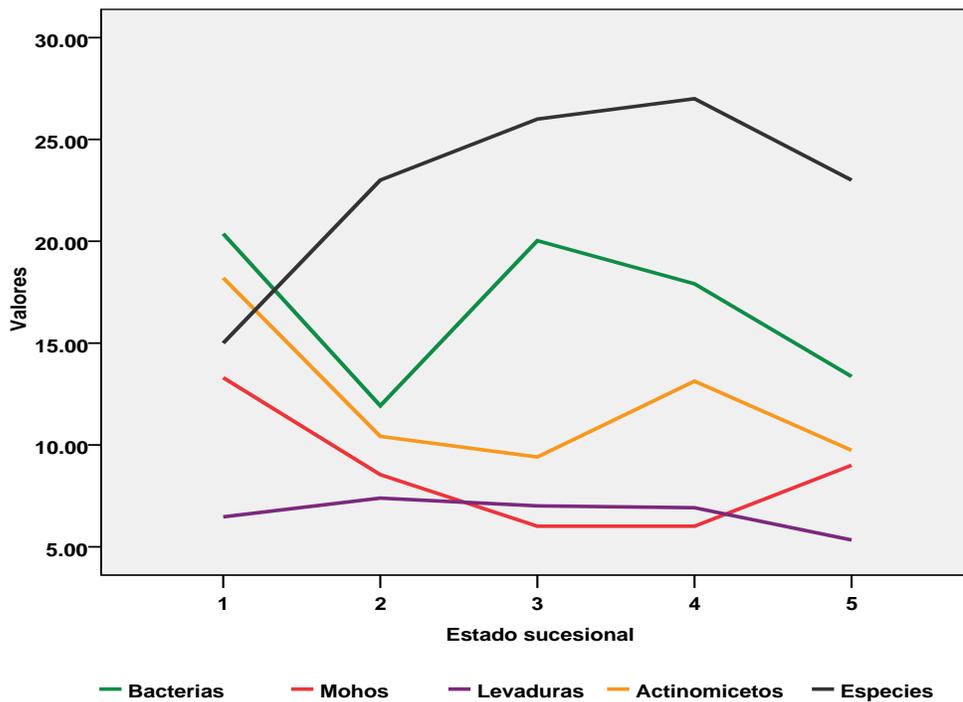
**Cuadro 18.** Correlación de microorganismos y propiedades químicas del suelo.

	pH	P	K	Ca	Mg	CIC	SB	MO	NT
<b>Bacterias</b>	<b>-0,999**</b>	<b>0,141</b>	<b>-0,665</b>	<b>-0,843</b>	<b>-0,618</b>	<b>0,25</b>	<b>-0,890*</b>	<b>-0,804</b>	<b>0,5</b>
<b>Mohos</b>	<b>-0,136</b>	<b>0,739</b>	<b>-0,261</b>	<b>-0,315</b>	<b>-0,518</b>	<b>-0,067</b>	<b>0,003</b>	<b>-0,226</b>	<b>-0,526</b>
<b>Levaduras</b>	<b>-0,101</b>	<b>0,063</b>	<b>-0,613</b>	<b>-0,483</b>	<b>-0,521</b>	<b>-0,102</b>	<b>-0,521</b>	<b>0,238</b>	<b>0,822</b>
<b>Actinomicetos</b>	<b>-0,564</b>	<b>0,355</b>	<b>-0,763</b>	<b>-0,735</b>	<b>-0,791</b>	<b>0,477</b>	<b>-0,584</b>	<b>-0,26</b>	<b>-0,135</b>

\*\* Correlación significativa al 1%. \* Correlación significativa al 5%.

Se procedió a mostrar en forma gráfica la tendencia de las cantidades de microorganismos en relación a dos variables, número de especies y materia orgánica del suelo, por ser explicativas del estado microbial del suelo. En la Figura 16 se presentan las tendencias encontradas entre el número de especies vegetales por estadio sucesional y la cantidad de bacterias, mohos, levaduras y actinomicetos. El comportamiento del número de especies vegetales va en aumento del estadio 1 y alcanza sus mayores valores en el estadio 3 y 4, luego disminuye en el estadio 5. Cuando el número de especies es bajo, se obtuvo una cantidad alta de bacterias, pero luego sus valores se encuentran con una baja en el estadio 2, y de ahí en adelante el comportamiento es similar a la curva de número de especies vegetales, pero con valores por debajo de esta. La curva que dibuja, la cantidad de mohos tiene un comportamiento inverso al número de especies vegetales, pues de una cantidad alta, en el estadio 1 tiende a disminuir y luego en el estadio 5 vuelve a aumentar.

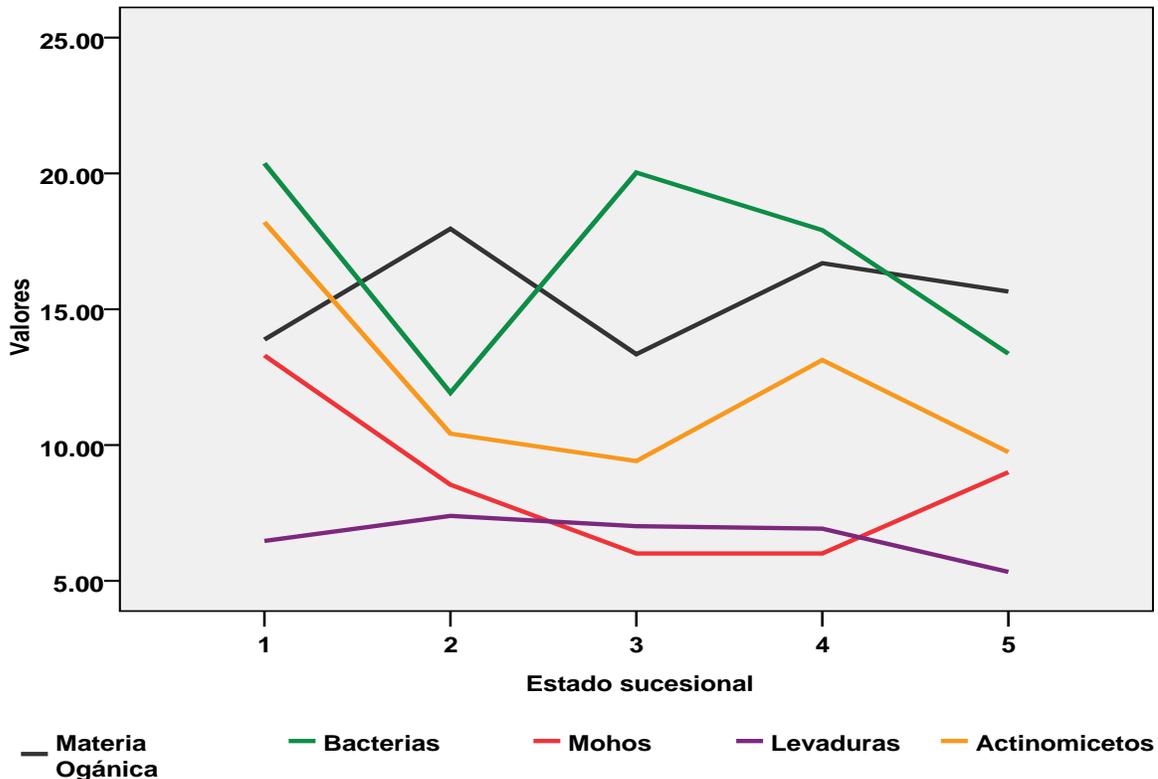
El comportamiento de las curvas de levaduras y actinomicetos es más estable a lo largo de los cinco estadios, presenta así poca relación con el comportamiento del número de especies vegetales.



**Figura 14.** Relación entre el número de especies vegetales por estadio sucesional y la cantidad de bacterias, levaduras, mohos y actinomicetos en el suelo.

En la Figura 15 se presenta la tendencia de la cantidad de bacterias, mohos, levaduras y actinomicetos con relación a la materia orgánica en el suelo. La cantidad de bacterias disminuye conforme la materia orgánica aumenta y tiende a ser mayor cuando la materia orgánica disminuye. En el caso de los actinomicetos, tiende a disminuir a partir del estadio 1, pero luego la tendencia es a seguir en forma paralela, el comportamiento de la curva de la materia orgánica.

Los mohos van disminuyendo en los estadios intermedios para luego aumentar en el estadio cinco. El comportamiento de la curva de las levaduras es homogéneo a través de los cinco estadios, muestra poca relación con el aumento o disminución de la materia orgánica.



**Figura 15.** Relación de la materia orgánica con el contenido de microorganismos en el suelo a través de cinco estadios sucesionales.

Los microorganismos del suelo forman grupos funcionales que descomponen materia orgánica (Sivila y Angulo, 2006). Como se nota en los datos de este estudio, hay una relación muy marcada en el comportamiento de los cuatro grupos de microorganismos con la cantidad de materia orgánica presente.

El análisis microbiológico muestra que hay presencia de los principales grupos funcionales descomponedores de la materia orgánica; sin embargo, se carece de información que pueda indicar si esas cantidades son las adecuadas. De todas maneras éstos están contribuyendo en las cadenas tróficas debajo del suelo que ayudan en la descomposición de la materia orgánica.

En este estudio, las poblaciones de bacterias se mantienen altas en todos los estadios en relación a los otros grupos de microorganismos. La función básica de las bacterias es la descomposición y mineralización de los residuos orgánicos, de donde obtienen su fuente energética y alimenticia. Mediante su metabolismo liberan al ambiente sustancias como enzimas, proteínas, reguladores de crecimiento, metabolitos y algunos nutrientes de beneficio para los vegetales (Atlas y Bartha, 2002). Maharning *et al.* (2009) al hacer una revisión de los cambios en las comunidades sucesionales de pastizales, indican que la tendencia general es que la biomasa de bacterias disminuye conforme se avanza la sucesión, en tanto que la de los hongos aumenta. Considerando que los mohos y levaduras también son grupos de hongos, se puede decir que en este estudio se cumple lo aseverado en el estudio mencionado.

Entre las reacciones químicas que llevan a cabo las bacterias del suelo están la oxidación de compuestos inorgánicos de azufre, por medio de las bacterias heterótrofas, actinomicetos y hongos en ciertas condiciones. Además también realizan la oxidación del hierro. La reducción del hierro férrico la realizan las bacterias aerobias y anaerobias facultativas como *Bacillus*, *Clostridium* y *Pseudomonas*, por lo que se podría inferir que estas son las bacterias frecuentemente encontradas en el suelo por su actividad (Atlas y Bartha, 2002; García *et al.* 2003).

El número de bacterias tiene una estrecha relación con algunas propiedades físicas del suelo, como la textura, estructura, porosidad, aireación y retención de

humedad, ya que su actividad se beneficia con una mayor disponibilidad de oxígeno, principalmente en aquellos suelos con poca compactación y sin excesos de agua, algo de esto posiblemente sucede en el estadio 2, donde los niveles fueron más bajos. A pesar de ser suelos que fueron utilizados anteriormente para pastoreo, la compactación no es alta como lo mostró el análisis al azar realizado en diferentes estadios sucesionales, donde el peso específico se encuentra de 0,66 a 0,87, que indica que aún hay suficiente aireación para dar cabida a la supervivencia de estos microorganismos que realizan cambios biológicos y químicos en el suelo.

Dentro de las propiedades químicas que favorecen la actividad de las bacterias se encuentra un pH cercano a la neutralidad, altos contenidos de materia orgánica y alta disponibilidad de algunos elementos necesarios para su metabolismo como N, Ca y Mg. De acuerdo con lo reportado en el análisis de suelo, los valores de pH no coinciden con lo indicado en la literatura, ya que en este caso son suelos con pH ácido a relativamente ácido. También se deben tomar en cuenta los factores que pueden afectar negativamente las poblaciones de bacterias, dentro de éstos está la presencia de otros organismos antagónicos y de sustancias contaminantes en el suelo, así como la aplicación de agroquímicos (Atlas y Bartha, 2002), este último puede descartarse en el caso de este estudio.

## **5. DISCUSIÓN DE RESULTADOS**

La composición florística del área de estudio corresponde a una vegetación montana, que en su mayoría tiene grupos taxonómicos con mecanismos morfológicos, anatómicos y fisiológicos que le permite adaptarse a las condiciones de temperatura (Cuevas-Guzmán *et al.* 2011), en especial a las heladas que se presentan de noviembre a marzo. La vegetación encontrada coincide con estudios florísticos realizados por Véliz *et al.* (2001) para esta zona. También está acorde a lo consignado por González (1979) y Díaz (1993), en trabajos desarrollados en comunidades de bosques de pinabete del altiplano occidental de Guatemala.

Asimismo hay bastante afinidad florística con bosques de *Abies* del sur y centro de México, en especial a nivel de familias y géneros (Madrigal 1967, Sánchez-Velásquez *et al.* 1991, Mendoza 2003, Sánchez-González *et al.* 2005, Sánchez-González *et al.* 2006). Además Islebe *et al.* (1994) y Velásquez e Islebe (1995) hacen un reconocimiento de la similitud de la flora de las partes altas del occidente de Guatemala con las del sur y centro de México. Sin embargo, aunque existan tales semejanzas, hay particularidades influenciadas por el microclima y la latitud que deben tomarse en cuenta al momento del manejo y conservación de estas áreas (Sánchez-González *et al.* 2005).

Al comparar la riqueza de especies vegetales de estos ecosistemas con los de áreas de baja altitud, puede decirse que el número es bajo, lo cual coincide con Galindo *et al.* (2003), donde se indica que el número de especies va en disminución, conforme se incrementa la altitud de las áreas sobre el nivel del mar.

Hay elementos de la vegetación del área, como la presencia de altas coberturas de especies de musgos en el estrato herbáceo inferior, que forman un mantillo en el suelo que retienen la humedad y evita la erosión, al disminuir la fuerza cinética de las gotas de agua. Alrededor de sus órganos almacenan agua para su subsistencia, que constituye varias veces su peso (Glime 2007).

Los musgos tienen un papel ecológico para el ecosistema consistente en la retención de gran cantidad de agua que se libera lentamente y que ayuda a que el ciclo hidrológico se lleve a cabo con normalidad. Además, mejoran la retención de nutrientes disueltos en el agua, son hogar y alimento de mucha fauna minúscula y sirven de reguladores térmicos de plantas, plántulas y animales pequeños (Rams 2008). Su presencia es un indicador de áreas que están excluidas de pastoreo (Leege *et al.* 1981) y en este estudio se les pudo encontrar en todos los estadios sucesionales estudiados.

Otro aspecto de hacer notar es el nodricismo (Padilla y Pugnaire 2006), que se refiere a la relación planta-planta responsable del establecimiento de árboles en este ambiente, lo que permite el cambio fisonómico de vegetación arbustiva a arbórea en la sucesión vegetal. Las plantas nodrizas ofrecen protección a sus plántulas o a las de otras especies, para alta radiación, heladas, nutrientes, humedad y herbivoría (Castro *et al.* 2004).

La relación de nodricismo se notó en el establecimiento de pino (*Pinus* spp.), ciprés (*Neocupressus lusitanica*) y pinabete (*Abies guatemalensis*), proporcionada por los arbustos *Baccharis vaccinioides*, *Stevia polycephala*, *Symphoricarpos microphyllus*, *Lupinus ehrenbergii*, *Acaena elongata*, *Rubus trilobus* y *Buddleia megaloccephala*.

De igual forma, este fenómeno se observa en muchas partes del mundo y en diferentes ambientes; sin embargo, las causas del proceso no se han estudiado a profundidad y más bien son sólo experiencias locales. Cornejo-Tenorio *et al.* (2003) encontraron que *Baccharis heterophylla* sirve como estadio sucesional previo al desarrollo de *Abies religiosa* en áreas contiguas a relictos de estos bosques, al permitir que la regeneración natural de esta última especie se establezca bajo la plantas de ese arbusto.

De igual manera Ramírez-Marcial *et al.* (1996) estudiaron el establecimiento natural de *Pinus* sp. y *Quercus* sp. en matorrales de *Baccharis vaccinioides* en los altos de Chiapas, México, donde encontraron que la mayor parte de plantas que sobrevivieron se habían establecido a menos de un metro del tronco del arbusto, asimismo señalan que un factor clave para la supervivencia de las plantas arbóreas fue la exclusión del pastoreo.

El estudio de las especies vegetales de ésta área contribuye al conocimiento de la flora nacional, en especial ahora que Guatemala fue incluido entre los países con mega diversidad (UNEP 2010). Esta investigación también contribuye a detectar especies que pueden ser útiles en alimentación, combustible, medicina, industria, etc. Asimismo proporciona elementos para la estrategia nacional de pinabete (CONAP 2010), en el conocimiento florístico de sus bosques, en elementos para la restauración ecológica y en general para su conservación.

El análisis desde la materia orgánica del suelo y en otros casos desde carbono orgánico (Martínez *et al.* 2008), sirve para integrar la discusión del comportamiento de la vegetación y los nutrientes y microorganismos del suelo. La dinámica de descomposición de la materia orgánica en el clima del área de estudio tiene características especiales (Aranguren y Monasterio 1997, Drewnik 2006, Rivas *et al.* 2007), pues la temperatura y humedad de las tierras altas provoca que aunque la cantidad presente sea elevada, el nivel de mineralización sea bajo, pues como lo demuestran Klimek y Niklińska (2010) y Lillo *et al.* (2011), disminuye la tasa de respiración, es decir la actividad microbiana, y por lo tanto la velocidad de descomposición disminuye conforme la altitud. También hay diferencia conforme la profundidad del suelo, siendo más acelerada la descomposición, en los primeros diez centímetros (Qingqiang *et al.* 2002). En este escenario, como lo explican Bottner *et al.* (2006), lo que se presenta es una alta fijación de materia orgánica que se evidencia por la desfavorable microestructura del suelo y acidez, que inhiben la actividad física y química de los microorganismos.

La mayoría de elementos químicos analizados estuvieron por arriba de los rangos críticos (al menos los recomendados para suelos cultivados), a lo largo de los estadios sucesionales, sin presentar una tendencia sucesional clara, pues hay casos en que los primeros estadios tienen mejores condiciones nutricionales que los estadios intermedios y maduros. El tema de la dinámica de nutrientes a lo largo de la sucesión tiene escaso apoyo en estudios científicos, como señala Walker (2005), por lo que con certeza no se puede señalar si el comportamiento encontrado es o no el correcto; sin embargo, Llambi y Sarmientos (1998) encontraron resultados similares en condiciones de suelos de los Andes que pueden considerarse similares a los estudiados.

Aunque las cantidades de elementos químicos del suelo puedan considerarse adecuadas, debe tomarse en cuenta la disponibilidad de los mismos. De acuerdo al ambiente, el ciclaje de nutrientes está regido en especial, por la temperatura y humedad, a lo que debe agregarse la influencia de la naturaleza física y química de la materia orgánica del suelo (Prescott 2002). Por ejemplo, en el caso del fósforo (P), las cantidades encontradas representan P orgánico, ya que la actividad de las enzimas fosfatasas provenientes de la actividad bacteriana actúan en baja velocidad para liberar el orto fosfato mineral, que es la forma asimilable (Criquet *et al.* 2004); además con el valor de pH cercano a seis se inhibe su asimilación hacia las plantas.

Los elementos químicos del suelo tuvieron correlaciones significativas con la densidad y cobertura de arbustos, diversidad y riqueza de especies similar a lo encontrado por Coccon *et al.* (2002). Aunque no se encontraron correlaciones interesantes de la composición química del suelo con los microorganismos, se deja la propuesta de continuar con estos estudios siguiendo metodologías como la de Bengston *et al.* (2007) que permite encontrar relaciones espaciales entre la actividad microbiana y los contenidos minerales del suelo por medio de auto correlación.

El recuento de colonias de bacterias, mohos, levaduras y actinomicetos realizado en este estudio, cumple con tener un primer acercamiento para discutir el comportamiento microbiano en el proceso sucesional de bosques de pinabete; sin embargo, para futuros estudios se podría profundizar en la actividad de estas comunidades microbiológicas en el suelo según el planteamiento de Coleman *et al.* (2002) y Sánchez *et al.* (2005) y en el comportamiento de la biomasa microbiana siguiendo el trabajo de Insam (2001).

El contenido microbiológico del suelo del área estudiada puede considerarse adecuado, acorde con suelos en recuperación y de bosque (Sivila y Hervé, 1994, Olalde y Aguilera, 1998). Su comportamiento fue variable entre los estadios sucesionales, sin mostrar una tendencia sucesional definida. Diferente a trabajos como el de Insam y Domsch (1988), donde hay una mejora en la tasa de carbono microbial/carbono orgánico después de 50 años de recuperación de un suelo, lo cual generalmente está acompañado de una disminución en la tasa de respiración microbial.

Insam y Haselwandter (1989) y Zak *et al.* (2004), muestran como en los estadios tardíos de sucesión de varios ambientes hay mejora en la actividad microbiológica, en relación con la cantidad de carbono orgánico del suelo. Como lo demostraron Gömöryová *et al.* 2009, a pesar de que se puede tener evidencia de actividad microbiana durante la sucesión vegetal, la dinámica aún es compleja y sin una explicación sólida.

El hecho de que el recuento de las comunidades de bacterias y actinomicetos fuera mayor que el de mohos y levaduras, indica que la materia orgánica de estos suelos ya pasó por la descomposición inicial de los hongos y está en un proceso de humificación (Julca-Otiniano *et al.* 2006).

Por otra parte se esperaría que en condiciones de bosque, las poblaciones de hongos tiendan a ser mayores sobre las de bacterias y actinomicetos (Zabala y Gómez 2010, Maharning *et al.* 2009), situación que no se notó en estos suelos, y que puede explicarse porque el pH fue moderadamente ácido y las poblaciones de hongos en bosques aumentan en condiciones de mayor acidez (Julca-Otiniano *et al.* 2006). Ramos y Zúñiga (2008) encontraron que la actividad microbiana es óptima en pH neutro; también Yu *et al.* (2012), resaltan el papel del pH del suelo, tanto en términos de biomasa y de la composición de la comunidad de microorganismos.

Asimismo Gartzia (2009) explica cómo la materia orgánica con bajo grado de descomposición provoca pH ácido, que a su vez puede disminuir la actividad de algunos grupos microbianos. Un factor clave en la actividad de bacterias y hongos del suelo es la temperatura, con rangos óptimos cercanos a 25°C (Pietikäinen *et al.* 2005, Ramos y Zúñiga 2008). Esto contribuye a que la tasa de mineralización de la materia orgánica en el área de estudio (temperatura promedio de 12°C) sea baja (Llambi y Sarmientos 1998), lo que a la vez hace que haya poca humificación de la materia orgánica del suelo (Belkys *et al.* 2005, Armado *et al.* 2009).

Como se evidencia en los resultados, en la dinámica sucesional por encima y debajo del suelo, hay situaciones que no coinciden totalmente con la teoría clásica de la sucesión ecológica propuesta por Clements (Weaver y Clements 1950) y que es criticada por varios autores, entre ellos Elliot (2007).

La sucesión ecológica observada es acorde con autores como Veblen *et al.* (2004) que sugieren que dicho fenómeno no siempre es aquel donde se esperaría, que a lo largo del tiempo existan cambios evidentes, desde estadios tempranos hasta un estadio clímax (Clements 1936, Whittaker 1953), representado sobre el suelo por especies de flora y fauna que se sustituyen unas a otras y por debajo de éste.

Al inicio se observa baja disponibilidad de elementos químicos y poblaciones de microorganismos, que aumenta conforme se producen los cambios hacia un estadio maduro. Sin embargo, si se pudo reconocer el cambio fisonómico en la vegetación producto del tiempo y el espacio (Drury y Nisbet 1973); y que como lo señalan Guariguata y Ostertag (2001) fue relativamente fácil predecir la secuencia del proceso sucesional, no así otras variables en el proceso del desarrollo del ecosistema, donde es necesario hacer análisis como los planteados en la hipótesis de las alternativas del estado estable del ecosistema (Beisner *et al.* 2003), que están fuera del paradigma inicial de la sucesión ecológica, o bien a través de la hipótesis de disturbio intermedio expuesto por Roxburg *et al.* (2004).

En la dinámica, hay especies de hierbas y arbustos como *Alchemilla pectinata*, *Bidens ostruthioides*, *Eryngium cymosum*, *Ranunculus geoides*, *Senecio callosus*, *Baccharis vaccinioides* y *Acaena elongata* que están presentes desde el estadio temprano, hasta el sotobosque del estadio maduro. Esto podría sugerir que la sucesión corresponde a lo planteado por Egler (1954) sobre la composición florística inicial, que indica que en un área de bosque después de un disturbio, la sucesión se inicia a partir de los propágulos que quedaron en el suelo, donde hay semillas de todos los estadios sucesionales y que lo que varía es la importancia relativa (Drury y Nisbet 1973), sin embargo, el modelo falla cuando se hace el análisis de las especies arbóreas. En primer lugar no se observa regeneración de estas especies en los dos primeros estadios sucesionales y en segundo lugar, su presencia en los estadios intermedios y tardíos de la sucesión, es producto de lluvia de semillas reciente y no de propágulos que estén previamente en el suelo. Esto apoya las discusiones al respecto del desacoplamiento que se nota en el modelo de la composición florística inicial en diferentes causas del disturbio inicial (Collins *et al.* 1995) y aún en sitios de estudio de campos abandonados, el modelo no predice adecuadamente (Breugel *et al.* 2007).

El área de estudio tiene una larga historia de disturbios, producto principalmente del sobrepastoreo de ovejas, que se ve reflejado en la composición de especies y la estructura de las comunidades a través de la alteración del balance competitivo y del éxito de reclutamiento (Vargas *et al.* 2002). Esto evidencia que la modelación de la vegetación es producto del régimen de disturbio, determinado por el tipo, intensidad, tamaño del área de disturbio, y la frecuencia con que se produce (Dale *et al.* 1998, Turner *et al.* 1998, Karyne *et al.* 2005), lo que da paso a estados de equilibrio y no equilibrio (Connell 1978, Fariña *et al.* 1997) que se refleja en este caso, por etapas sucesionales que se mantienen por varios años, sin que cambien hacia un estadio superior. La cantidad de ganado ovino que se tuvo por años, hizo que la presión sobre los bosques fuera intensa, a tal grado que la mayor parte de la región está deforestada.

Por razones poco claras, pero que van en relación a la conservación de fuentes de agua y protección de *Abies guatemalensis*, se mantienen parches de bosque de esta especie, en regular estado de conservación ya que se nota que hubo tala selectiva e inclusión de ganado ovino en el sotobosque, que explica la presencia de especies como *Alchemilla pectinata* desde el primer estadio sucesional hasta el bosque, lo que algunos autores como Grulke (1995), Mendoza (2008) y Ugalde *et al.* (2008), reconocen como autosucesión. Este proceso consiste en que la mayoría de especies colonizadoras son dominantes en todos los sitios de la cronosecuencia y en la comunidad madura.

La pregunta que cabe hacerse aquí es si los bosques de pinabete hubieran sido talados en su totalidad: ¿será que la ruta sucesional hubiera convergido a bosques de esta especie nuevamente? Es difícil de predecir, pero si se toma en cuenta las condiciones encontradas para cada estadio sucesional, da lugar a pensar que difícilmente ocurriría, especialmente por las fuentes de lluvia de semilla y las condiciones de micro sitio para su establecimiento.

Esto sugiere que lo que se produce es una retrosucesión o disclimax (Pickett y McDonnell 1989), es decir a través del disturbio se provoca hacia las orillas de los bosques de pinabete, un mosaico de estadios sucesiones en un gradiente ambiental (Drury y Nisbet 1973, Matlack 1994), donde que cada uno de ellos podría representar un estado semiestable (Laycock 1991, Beisner *et al.* 2003), que necesita una fuerza exógena para cambiar a un estado sucesional superior. Explicado de otra manera, por las condiciones de clima del área, los ecosistemas maduros son estables pero con baja resiliencia a los disturbios, en especial al pastoreo que provoca desviaciones del estado estable a otros estados en equilibrio, que es difícil que cambien sin la ayuda de una intervención (Vargas *et al.* 2002).

Entonces, de acuerdo con Drury y Nisbet (1973), la sucesión no es tan notoria en el tiempo, sino en el espacio, donde de acuerdo con el grado de disturbio del pastoreo y la cercanía a los núcleos de bosque, la vegetación va mostrando un mosaico de estadios sucesionales. A partir de esto, debe verse al disturbio como necesario, porque en los bosques maduros que carecen de éste por cientos de años, tienden a la retrogresión, que tiene como consecuencia la declinación de la productividad primaria neta, descomposición y tasas de ciclos de nutrientes (Whittaker 1953, Wardle *et al.* 2008, Peltzer *et al.* 2010), situación que no sucede en los núcleos de bosque de pinabete, ya que la composición de edades muestra que existió aprovechamiento selectivo, que permitió la regeneración natural.

El problema fue talar completamente partes del bosque, porque es aquí donde se nota como de acuerdo con la intensidad y frecuencia de los disturbios, provocan estados semiestables de sucesión.

Desde hace siete a diez años, se eliminó el factor de disturbio provocado por deforestación y pastoreo, pero quedó la influencia antrópica en la tendencia del proceso normal de sucesión (Mageau 1998).

El panorama es que en las orillas de los bosques se presenta un hábitat humanizado (González-Espinosa *et al.* 2009) con predominio creciente de elementos arvenses, ruderales y aquellos propios de las comunidades secundarias tempranas y hacia el núcleo del parche se muestran diferentes grados de sucesión vegetal, que posiblemente se han mantenido por años y es seguro que además de los cambios por arriba del suelo también se produzcan por debajo de éste (Bautista *et al.* 2003).

El hecho de que alrededor de los bosque, aparentemente no se cultiva, permite que no se tenga una alta degradación por la erosión del suelo, más bien desde los estadios iniciales hay presencia de musgos, que provocan que la sucesión del área, tenga diferencias con aquella que se inicia partir de terrenos sometidos a cultivo y luego abandonados (Boccanelli *et al.* 1999, Abadín 2002, Jaimes y Sarmientos 2002). Por tal motivo, el primer estadio, al menos en las partes de influencia de los bosques de pinabete, no corresponde a terrenos totalmente desnudos, sino que hay una mezcla de gramíneas semiperennes, musgos, especies anuales y algunos arbustos, indicio de la exclusión de ganado ovino (Vargas *et al.* 2002), pero se nota que el cambio hacia el siguiente estadio puede ser lento, por lo que para acelerarlo se deberá tener fuerzas externas que lo provoquen. Esto podría lograrse por medio de la restauración ecológica, que resuma el tiempo de la sucesión natural, por medio de la intervención con establecimiento de especies y posiblemente barbecho de suelo.

De todas formas los bosques templados tienen una recuperación más lenta que los bosques tropicales (Martin *et al.* 2004) y por otra parte se debe considerar que la recuperación de un bosque obedece a interacciones complejas de factores ambientales del sitio y del paisaje, de la estructura de la flora del área y de las historias de vida de cada especie (Chazdon *et al.* 2007) que se producen tanto en la vegetación, fauna y suelo (Dunn 2004, Yepes *et al.* 2010).

En el cambio fisonómico que se presenta de las orillas hacia el núcleo de bosque, hay áreas abiertas donde a simple vista se nota la presencia de musgos, *Alchemilla* spp., *Haustonia serpinta* y plantas anuales, después la presencia de arbustos (*Baccharis vaccinioides*, *Acaena elongata*, *Roldana heterogama*, *Symphoricarpos microphyllus* y *Rubus trilobus*, entre las principales) y luego la dominancia de árboles, que produce la idea de que el nivel de disturbio por el pastoreo fue en gradiente, es decir mayor cantidad de ovejas de acuerdo a la distancia del núcleo de bosque hacia las orillas, lo que probablemente produjo los estadios sucesionales en el espacio que se presentan actualmente. En relación a los mecanismos de cambio en las especies a lo largo de la sucesión, la explicación se puede dar a la luz de la propuesta de Connell y Slatyer (1977), sin perder de vista que hay críticas a la misma hechas por Pickett et al. (1987), que también son consideradas en esta explicación. Por ejemplo la facilitación (Brooker et al. 2008, Lebrija-Trejos et al. 2010), se observa con la presencia de pastos como *Piptochaetium fimbriatum* al inicio, que dan paso posteriormente a las siguientes especies, y como puede notarse, éstos ya no están al final de la sucesión. La tolerancia se pudo notar en el paso de arbustos a árboles, que toleran el crecimiento de especies arbóreas debajo de su dosel, y promueven cambio en la vegetación cuando sobresalen por arriba de los arbustos. El modelo de la inhibición también se pudo observar, especialmente en especies no tolerantes a la sombra, ya que conforme se va produciendo la sucesión hay especies heliófilas que proporcionan el espacio para aquellas más tolerantes a la sombra.

Ahora estos procesos son explicados y entendidos adecuadamente por la segunda ley de la termodinámica, Würtz y Annala (2010) exponen cómo las características más sobresalientes de la sucesión ecológica, por ejemplo el cambio en biomasa, riqueza y distribución de especies, pueden explicarse como consecuencia de la búsqueda universal en la disminución de diferencias de densidad de energía en el tiempo que llevan a los estadios maduros.

Las especies son los mecanismos que conducen la energía a lo largo de gradientes, por medio de depósitos de energía representados por las poblaciones en varios niveles térmicos. A través de la sucesión hay transducción de energía por medio de las redes alimenticias, que se organizan disminuyendo eficazmente la energía libre con la adquisición de especies más efectivas en la transducción de esa energía, que las que están en los estadios anteriores, lo que muestra una retroalimentación negativa suelo-planta en los estadios sucesionales iniciales, retroalimentación neutral en los estadios intermedios y positiva en los estadios maduros (Kardol *et al.* 2006).

El conocimiento de la sucesión ecológica es un pilar fundamental para iniciar procesos de restauración ecológica (Bartha *et al.* 2004, Walker 2005, Leiva *et al.* 2009). Para el caso del área de estudio, la información generada es utilizada para realizar trabajos prácticos y más investigación en restauración ecológica a partir de parches de bosque (Williams-Linera *et al.* 2002, Peña-Becerril *et al.* 2005). Así se han iniciado áreas de establecimiento de pinabete, utilizando las plantas nodrizas recomendadas por este estudio. Todas estas actividades son participativas entre la Universidad, municipalidades, instituciones estatales y las ONG. Con la información generada, se procura hacer incidencia política a partir del Consejo de la Estrategia Nacional de Pinabete y en la actual consulta para procurar que quede incluido dentro del pago por incentivos a la reforestación, aquellas áreas con restauración ecológica de pinabete.

## **6. CONCLUSIONES**

La vegetación representada a través de cinco estadios sucesionales en los bosques de pinabete (*Abies guatemalensis*), muestra una flora montana con 85 especies, característica de estos ambientes y acorde a la vegetación encontrada en otros de bosques similares. La mayor parte corresponde al estrato herbáceo, en tanto que solo se tienen siete especies de árboles.

Hay diferencia estadística del número de especies a través de los sitios estudiados, lo que significa que el grado de disturbio no es uniforme, sin embargo en las tres épocas estudiadas no se encontró diferencia estadística significativa en el número de especies, aunque como era de esperarse en la época seca el número es menor. Se encontró diferencia estadística significativa en la riqueza de especies a través de los estadios sucesionales que demuestra que el recambio de especies que se produce a lo largo de la cronosecuencia sucesional ésta reflejado en la fisonomía.

En relación a la diversidad alfa no hubo diferencia significativa entre los estadios sucesionales, en tanto que la diversidad beta se puede calificar de mediana a baja, lo que indica que la mayoría de especies están a lo largo de todo el gradiente sucesional y lo que va cambiando es su densidad y cobertura.

Se presenta una codominancia de especies, que en el 96% tienen índice de valor de importancia inferior a 100, que tiene como consecuencia que la fisonomía de la vegetación se observe a simple vista como similar en los estratos herbáceos y arbustivos aunado a que varias de estas especies se mantienen a lo largo de la sucesión, de tal manera que el cambio en fisonomía es establecido principalmente por las especies arbóreas.

En las áreas estudiadas las especies de briofitas son las que tienen el mayor valor de índice de importancia en el estrato inferior, juegan un papel ecológico importante en la retención y liberación lenta del agua y evitan la erosión del suelo.

Las propiedades químicas del suelo del área de estudio, están determinadas inicialmente por el tipo de suelo y clima, que provocan que se presente un pH ácido y alto contenido de materia orgánica con baja mineralización producto de una baja actividad microbiana.

Los valores de la capacidad de intercambio catiónico, se consideran altos y están influenciados principalmente por el contenido de materia orgánica, en tanto que el porcentaje de saturación de bases es relativamente bajo influenciado por los valores de acidez del suelo.

Los valores obtenidos de elementos mayores y menores del suelo están por lo general, arriba de los rangos recomendados en el laboratorio de suelos para tierras cultivadas, a excepción de K, Mg y Mg intercambiable (int.) no hubo diferencia significativa a través de los estadios sucesionales y tampoco presentan una tendencia sucesional definida. El K, Ca, Mg, Cu, Zn, Mn, CIC, Ca int., Mg int., Na int., K int. y S.B., correlacionan significativamente con la densidad y cobertura de arbustos, riqueza y diversidad de especies.

Se estableció cualitativamente que hay presencia de bacterias aminolíticas y proteolíticas en todos los estadios sucesionales. Por medio de recuento de microorganismos se encontró que las poblaciones de bacterias totales y actinomicetos, superan a las de mohos y levaduras, esas cantidades no presentan diferencia significativa a través de los estadios sucesionales ni una tendencia sucesional clara. Tienen correlación significativa negativa con las características de la vegetación y sólo las bacterias totales tienen correlaciones significativas negativas con pH y porcentaje de saturación de bases.

El proceso de sucesión ecológica es similar en las 10 localidades estudiadas. No sigue un patrón sencillo como el que se produce en áreas abandonadas después de cultivo. Las condiciones ambientales en especial la altitud, temperatura, materia orgánica y pH del suelo, imprimen características especiales a la dinámica de la vegetación, actividad microbológica y disponibilidad de elementos químicos del suelo.

La mayoría de especies vegetales están presentes en los diferentes estadios sucesionales representando lo que se conoce como autosucesión. Más que en el tiempo, la sucesión se presenta en el espacio, representada por un mosaico de estadios sucesionales alrededor de los núcleos de bosque de pinabete, de tal forma que el disturbio ha provocado un disclimax donde cada estadio sucesional representa un estado semiestable y por lo tanto necesita fuerzas exógenas para cambiar a un estado sucesional superior.

## **7. RECOMENDACIONES**

La información obtenida puede ser utilizada para desarrollar proyectos de restauración ecológica alrededor de los bosques de pinabete, a través de la intervención en el proceso de sucesión ecológica. Así se recomienda que en las áreas abiertas de los estadios iniciales, se establezca primero plantas nodrizas como *Baccharis vacinioides*, *Stevia polycephala*, *Symphoricarpos microphyllus*, *Lupinus ehrenbergii*, *Acaena elongata*, *Rubus trilobus* y *Buddleia megalcephala*. En los estadios con arbustos establecer árboles de aliso (*Alnus* spp.), ciprés (*Neocupressus lusitanica*), encino (*Quercus* spp.), pino (*Pinus* spp.) y pinabete (*Abies guatemalensis*) y en los estadios donde ya hay árboles, establecer pinabete.

Las características climáticas y de disturbio que tienen las áreas de borde de los bosques de pinabete, difícilmente promueven el cambio de un estadio a otro en condiciones naturales, por lo que se sugiere su manejo para obtener recuperación de la función y estructura de los bosques de pinabete. Para ésto en el proceso de restauración ecológica se debe tomar en cuenta el manejo de la diversidad vegetal y de las características del suelo, como pH y baja mineralización de materia orgánica.

Se recomienda continuar trabajos para comprender mejor la dinámica del suelo, a través de la investigación de la respiración, fijación de CO<sub>2</sub>, biomasa de los microorganismos y dinámica de la descomposición de la materia orgánica. Además de los estudios de los hongos micorrízicos de los bosques que pueden ser una fuente de ingresos económicos a las comunidades locales.

## **8. BIBLIOGRAFÍA**

Abadín, J; González-Prieto, SJ; Sarmientos, L; Villar, MC; Carballas, T. 2002. Successional dynamics of soil characteristics in a long fallow agricultural system of the high tropical Andes. *Soil Biology & Biochemistry* 34:1739-1748.

Aguirre-Planter, E; Furnier, GR; Eguiarte, LE. 2000. Low levels of genetic variation within and high levels of genetic differentiation among populations of species of *Abies* from southern Mexico and Guatemala. *American Journal of Botany* 87(3):362-371.

Aguilar C, JM; Ponciano, I; Dary, JM. 1988. Las coníferas de Guatemala. Guatemala, USAC, Dirección General de Investigación. 80 p. (Cuaderno de Investigación no. 12-87).

Alcalá de Jesús, M; Hidalgo M, C; Gutiérrez C, MC. 2009. Mineralogía y retención de fosfatos en Andisoles. *Terra Latinoamericana* 27(4):275-286.

Allen, M; Allen, E; Gomez-Pompa, A. 2005. Effects of micorrizae and nontarget organism and restoration of a seasonal tropical forest in Quintana Roo, Mexico: factors limiting tree stablishment. *Restoration Ecology* 13(2):325-333.

Andersen, US; Prado, JP; Sorensen, M; Kollmann, J. 2008. Conservation through utilization: a case study of the vulnerable *Abies guatemalensis* in Guatemala. *Orix* 42(2):206-213.

Aranguren, A; Monasterio, M. 1997. Aspectos de la dinámica del nitrógeno de parcelas con diferentes tiempos de descanso en el páramo de Gavidia (Andes venezolanos). *In* Liberman, M; Baied, C. eds. Desarrollo sostenible de ecosistemas de montaña: manejo de áreas frágiles en los Andes. Mérida, Venezuela, Universidad de las Naciones Unidas. p. 171-179.

Arbelo, CD; Rodríguez, A; Guerra, JA; Mora, JL. 2002. Calidad del suelo y sucesión vegetal en andosoles forestales de las islas canarias. *Edafología* 9(1):31-38.

Armado, AJ; Contreras, F; García-Lugo, P. 2009. Fraccionamiento químico de carbono orgánico y su relación con la actividad microbológica, biomasa microbiana y cantidad de ADN en suelos cacaoteros venezolanos. *Rev Soc. Quím. Perú* 75 (1):44-53.

Arturi, MF; Grau, HR; Aceñolaza, PG; Brown AD. 1998. Estructura y sucesión en bosques montanos del noroeste de Argentina. *Revista Biología Tropical* 46(3):525-532.

Atlas, R; Bartha, R. 2002. *Ecología microbiana y microbiología ambiental*. 2 (ed.) Madrid, España, Addison Wesley. 696 p.

Baar, J; Kuyper, T. 1998. Restoration aboveground ectomycorrhizal flora in stand *Pinus sylvestris* (scots pine) in The Netherlands by removal of litter and humus. *Restoration Ecology* 6(3):227-237.

Bardgett, RD; Bowman, WD; Kaufmann, R; Schmidt, SK. 2005. A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 20(11):634-641.

Bartha, S; Campetella, G; Canullo, R; Bódis, J; Mucina, L. 2004. On the importance of fine-scale spatial complexity in vegetation restoration studies. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 30:101-116.

Bautista, A; Castillo, RF Del; Gutiérrez, C. 2003. Patrones de desarrollo del suelo asociados con sucesión secundaria en un área originalmente ocupada por bosque mesófilo de montaña (en línea). Ecosistemas 12(3). Consultado 3 set. 2009. Disponible en <http://www.aeet.org/ecosistemas/033/investigacion1.htm>

Bazzaz, FA. 1979. The physiological ecology of plant succession. Annals Review Ecology Systematic 10:351-371.

Beisner, BE; Haydon, DT; Cuddington, K. 2003. Alternative stable states in ecology Front. Ecol. Environ. 1(7):376-382.

Bengtson, P; Basiliko, N; Prescott, CE; Grayston, SJ. 2007. Spatial dependency of soil nutrient availability and microbial properties in a mixed forest of *Tsuga heterophylla* and *Pseudotsuga menziesii*, in coast British Columbia, Canada. Soil Biology and Biochemistry 39(10):2429-2435.

Bertsch, F. 1995. La fertilidad de los suelos y su manejo. San José, Costa Rica, Asociación Costarricense de la Ciencia del Suelo. 157 p.

Boccanelli, SI; Pire, EF; Torres, PS; Lewis, JP. 1999. Cambios en la vegetación de un campo abandonado después de un cultivo de trigo. Pesquisa Agropecuaria Brasileira 34(2):151-157.

Braak, CJF ter. 1994. Canonical community ordination. Part I: basic theory and linear methods. Ecoscience 1(2):127-140.

Breugel, M van; Bongers, F; Martínez Ramos, M. 2007. Species dynamics during early secondary forest succession: recruitment, mortality and species turnover. Biotropica 35(5):610–619.

Brooker, RW; Maestre, FT; Callaway, RM, Lortie, CL; Cavieres, LA; Kunstler, G; Liancourt, P; Tielbörger, K; Travis, JMJ; Anhelme, F; Armas, C; Coll, L; Corcket, E; Delzon, S; Forey, E; Kikvidze, Z; Olofsson, J; Pugnaire, F; Quiroz, CL; Saccone, P; Schiffers, K; Seifan, M; Touzard, B; Michalet, R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96:8-34.

Capers, RS; Chazdon, RL; Redondo, A; Vilchez, B. 2005. Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. *Journal of Ecology* 93:1071-1084.

Castro, J; Zamora, R.; Hódar, JA; Gómez, JM; Gómez-Aparicio, B. 2004. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology* 12(3):352-358.

Chazdon, RL; Letcher, SG; Van Breugel, M; Martínez, M; Bongers, F; Finegal, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362:273-289.

Christensen, NL; Peet, RK. 1984. Convergence during secondary forest succession. *Journal of Ecology* 72:25-36.

Clements, FE. 1936. Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology* 24(1):252-284.

Coccon, E; Olmsted, I; Campos, J. 2002. Vegetación y propiedades del suelo en dos bosques tropicales secos de diferente estado de regeneración en Yucatán. *Agrociencia* 36(5):621-631.

Coleman, DC; Hunterm MD; Hutton, J; Poleroy, S; Swift Jr.; L. 2002. Soil respiration from four aggrading forested watersheds measured over a quarter century. *Forest Ecology and Management* 157:247–253.

Collins, SL; Glenn, SM; Gibson, DJ. 1995. Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: decoupling cause and effect. *Ecology* 76(2):486-492.

CONAP (Consejo Nacional de Áreas Protegidas, GT). 2006. Listado de especies de flora y fauna silvestres CITES de Guatemala: convención sobre el comercio internacional de especies amenazadas de fauna y flora silvestres. Guatemala. 18 p.

\_\_\_\_\_. 2008. Diagnóstico del contexto institucional, ambiental y forestal para la conservación y fomento de los bosques naturales y plantaciones de pinabete (*Abies guatemalensis* Rehder). Guatemala, Consultores en Proyectos de Desarrollo Ecológico Sostenible (ECODESA). 72 p.

\_\_\_\_\_. 2010. Estrategia nacional para la conservación del pinabete (*Abies guatemalensis* Rehder), 2008-2017. Guatemala, Guatemala, CONAP. 106 p.

Connell, JH; Slatyer, RD. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111:1119-1144.

\_\_\_\_\_. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199(4335):1302-1310.

Cornejo-Tenorio, G; Casas, A; Farfán, B; Villaseñor, JL; Ibarra, G. 2003. Flora y vegetación de la zonas núcleo de la reserva Biosfera Mariposa Monarca, México. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* 73:43-62.

Cotler, H; Priego, A. 2004. El análisis del paisaje como base para el manejo integrado de cuencas: el caso de la cuenca Lerma-Chapala. *In* Cotler, H (ed.). El manejo integral de cuencas en México: estudios y reflexiones para orientar la política ambiental. México, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología. p. 63-74.

Cottam, G. 1949. The phytosociology of an oak wood in Southwestern Wisconsin. *Ecology* 30(3):271-287.

Cox, A; Girón, C. 1988. Diagnóstico preliminar sobre el estado del pinabete (*Abies guatemalensis* Rehder) en el altiplano occidental del país. Guatemala, Dirección General de Bosques (DIGEBOS). 20 p.

Criquet, S; Ferre, E; Farne, AM; Petit; JL. 2004. Annual dynamics of phosphatase activities in an evergreen oak litter: influence of biotic and abiotic factors. *Soil Biology and Biochemistry* 36(7):1111-1118.

Cuevas-Guzmán, R; Cisneros-Lepe, EA; Jardel-Peláez, EJ; Sánchez-Rodríguez, EV; Guzmán-Hernández, L; Núñez-López, NM; Rodríguez-Guerrero, C. 2011. Análisis estructural y de diversidad en los bosques de *Abies* de Jalisco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:1219-1233.

Cutler, NA; Belyea, LR; Dugmore, AJ. 2008. The spatiotemporal dynamics of a primary succession. *Journal of Ecology* 96:231-246.

Dale, VH; Lugo, AE; MacMahon, JA; Pickett, STA. 1998. Ecosystem management in the context of large, infrequent disturbances. *Ecosystems* 1(6):546-557.

Díaz Velásquez, AL. 1993. Estudio de la reducción del bosque de pinabete (*Abies guatemalensis* Rehder) y sus condiciones microclimáticas de germinación *in situ* en Palestina de los Altos, Quetzaltenango. Tesis Ing. Agr. Guatemala, Universidad de San Carlos de Guatemala. 108 p.

Drewnik, M. 2006. The effect of environmental conditions on the decomposition rate of cellulose in mountain soils. *Geoderma* 132(1-2):116-130.

Drury, WH; Nisbet, ICT. 1973. Succession. *Journal of the Arnold Arboretum* 54(3):331-368.

Dunn, RR. 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology* 18(2):302-309.

Elías Gramajo, S. 1997. Autogestión comunitaria de recursos naturales: estudio de caso en Totonicapán. Guatemala, Facultad Latinoamericana de Ciencias Sociales (FLACSO). 45 p.

Eliot, C. 2007. Method and metaphysics in Clements's and Gleason's ecological explanations. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 38(1):85-109.

Evans C, MA. 2006. Caracterización de la vegetación natural de sucesión primaria en el Parque Nacional Volcán Pacaya y Laguna de Calderas, Guatemala. Tesis MSc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 91 p.

Fariña, JM; Castilla, JC; Camus, PA. 1997. Los conceptos de equilibrio y no equilibrio en la ecología de comunidades. *Revista Chilena de Historia Natural* 70:321-339.

Farrell, TM. 1991. Models and mechanisms of succession: an example from a rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 61(1):95-113.

Fassbender, HW. 1975. Química de suelos con énfasis en los suelos de América Latina. Turrialba, Costa Rica, IICA. 398 p.

Ferguson, B. 2001. Post-agricultural tropical forest succession: patterns, processes and implications for conservation and restoration. Thesis PhD. Michigan, US, The University of Michigan. 205 p.

Galindo, R; Betancur, J; Cadena, J. 2003. Estructura y composición florística de cuatro bosques andinos del santuario de flora y fauna Guanentá-Alto río Fonce, cordillera oriental colombiana. *Caldasia*. 25:313-335.

García, A; Kauffer, EF. 2011. Las cuencas compartidas entre México, Guatemala y Belice: un acercamiento a su delimitación y problemática general. *Frontera Norte* 23(45):131-162.

García, C; Gil, F; Hernández, T; Trasar, C. 2003. Técnicas de análisis de parámetros bioquímicos en suelos: medida de actividades enzimáticas y biomasa microbiana. Madrid, España, Mundi-Prensa. 371 p.

Gartzia B, N. 2009. Estructura y dinámica de la materia orgánica del suelo en ecosistemas forestal templados: de lo particular a lo general. Tesis Dh D. Vitoria-Gasteiz, España, Universidad del país Vasco. 167 p.

Gauch, HG. 1982. Multivariate analysis in community ecology. New York, US, Cambridge University Press. 297 p.

Glime, JM. 2007 Economic and ethnic uses of bryophytes. *In* Flora of North America Editorial Committee eds. Flora of North America North of Mexico. New York, US. v. 27, p. 14-41.

Granados, D; López, G. 2000. Sucesión ecológica: dinámica del ecosistema. Chapingo, México, Universidad Autónoma de Chapingo. 197 p.

Gömöryová, E; Hrivnák, R; Janisová, M; Ujházy, K; Gömöry, D. 2009. Changes of the functional diversity of soil microbial community during the colonization of abandoned grassland by a forest. *Applied Soil Ecology* 43:191-199.

González, JH. 1979. Caracterización ecológica de las comunidades de pinabete (*Abies guatemalensis* Rehder) en Guatemala. Tesis Ing. Agr. Guatemala, Universidad de San Carlos de Guatemala (USAC). 79 p.

González-Espinosa, M; Ramírez-Marcial, N; Galindo-Jaimes, L; Camacho-Cruz, A; Golicher, D; Cayuela, L; Rey-Benayas, RM. 2009. Tendencias y proyecciones del uso del suelo y la diversidad florística en Los Altos de Chiapas, México. *Investigación Ambiental* 1(1):40-53.

Grukke, NE. 1995. Distribution of *Phippsia algida* and autosuccession in the polar semidesert, canadian high arctic. *Arctic and Alpine Research* 27(2):172-179.

Guariguata, MR; Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forests succession: changes in structural and functional characteristics. *Forests Ecology and Managements* 148:185-206.

\_\_\_\_\_. 2002. Sucesión secundaria. *In* Guariguata, MR; Kattam, GH eds. Ecología y conservación de bosques neotropicales. Cartago, Costa Rica, Editorial Tecnológica de Costa Rica. p. 591-624.

Halpern, CB. 1989. Early successional patterns of forest species: interactions of life history traits and disturbance. *Ecology* 70(3):704-720.

Hammer, O; Harper, DAT; Ryan, PD. 1999. PAST: paleontological statics. Oslo, Noruega, University of Oslo, Natural History Museum. 225 p.

Harris, J. 2009. Soil microbial communities and restoration ecology: facilitators or followers?. *Science* 325:573-574.

Ibarra, P; Barron, G; Longares, LA; Pérez F; Sese, P. 1994. Dinámica vegetal de la pradera-tamarizal en el galacho de Juslibol (Zaragoza). *Geographica* 31:115-126.

INAB (Instituto Nacional de Bosques, GT). 1977. Estrategia para la conservación y protección del pinabete (*Abies guatemalensis*). Guatemala. s.p.

INAB (Instituto Nacional de Bosques, GT); CONAP (Consejo Nacional de Áreas Protegidas, GT). 1999. Diagnóstico de las poblaciones naturales de pinabete (*Abies guatemalensis* Rehder) en Guatemala y estrategia para su conservación. Guatemala. 60 p. (Documento no. 11).

Insam, H; Domsch, KH. 1988. Relationship between soil organic carbon and microbial biomass on chronosequences of reclamation sites. *Microbial Ecology* 15(2):177-188.

Insam, H; Haselwandter, K. 1989. Metabolic quotient of the soil microflora in relation to plant succession. *Oecologia* 79(2):174-178.

Insam, H. 2001. Developments in soil microbiology since the mid 1960s. *Geoderma* 100:389-402.

Islebe, GA; Cleef, AM; Velázquez A. 1994. Especies leñosas de la sierra de los Cuchumatanes y de la cadena montañosa, Guatemala. *Acta Botánica Mexicana* 29:83-92.

Jaimes, V; Sarmiento, L. 2002. Regeneración de la vegetación de páramo después de un disturbio agrícola en la cordillera oriental de Colombia. *Ecotrópicos* 15(1):61-74.

Jaramillo-Correa, JP; Aguirre-Planter, E; Khasa, DP; Eguiarte, LE; Piñero, D; Furnier, JR; Bousquet, J. 2008. Ancestry and divergence of subtropical montane forest isolates: molecular biogeography of the genus *Abies* (Pinaceae) in southern México and Guatemala. *Molecular Ecology* 17:2476-2490.

Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113(2):363-365.

Julca-Otiniano, A; Meneses-Florían, L; Blas-Sevillano, R; Bello-Amez, S. 2006. La materia orgánica, importancia y experiencias de uso en agricultura. *Idesia* 25:49-61.

Kandus, P. 1999. El concepto de sucesión vegetal y su aplicación en sistemas de humedales deltaicos. *In* Malvárez, AI (ed.). Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de sudamerica. Montevideo, Uruguay, Oficina Regional de Ciencia y Tecnología de la UNESCO para América Latina y el Caribe (ORCYT). p. 162-177.

Kardol, P; Martijn, T; Putten, WH van der. 2006. Temporal variation in plant–soil feedback controls succession. *Ecology Letters* 9:1080-1088.

Karyne, B; Domon, G; Bouchard, A. 2005. Vegetation composition and succession of abandoned farmland: effects of ecological, historical and spatial factors. *Landscape Ecology* 20(6):627-647.

Kass, DCL. 1998. Fertilidad de suelos. San José, Costa Rica, Editorial Universidad Nacional a Distancia (EUNED). 272 p.

Kauffer, EF. 2010. La cuenca del río Suchiate: entre inundaciones y movilidad de la frontera México-Guatemala. *In* Cotler, H (ed.). *Las cuencas hidrográficas de México: Diagnóstico y priorización*, México, DF, México, Instituto Nacional de Ecología. p. 198-200.

Klimek, B; Niklińska, M. 2010. How decomposition of organic matter from two soil layers along an altitudinal climatic gradient is affected by temperature and moisture. *Polish J. of Environ. Stud.* 19(6):1229-1237.

Kollef, P. 2003. Measuring beta diversity for presence–absence data. *Journal of Animal Ecology* 72:367-382.

Laycock, WA. 1991. Stable estates and thresholds of range condition on North American rangelands: a viewpoint. *Journal of Range Management* 44(5):427-433.

Lebrija-Trejos, E; Meave, JA; Poorter, L; Pérez-García, EA; Bongers, F. 2010. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12(4):267-275.

Leege, TA; Herman, DJ; Zamora, B. 1981. Effects of cattle grazing on mountain Meadows in Idaho. *Journal of Range Management* 34(4):324-328.

Leiva, JA; Mata, R; Rocha, OJ, Gutiérrez S, MV. 2009. Cronología de la regeneración del bosque tropical seco en Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. I. Características edáficas. *Biología Tropical* 57(3):801-815.

Lillo, A; Ramírez; H; Reyes, F; Ojeda, N; Alvear; M. 2011. Actividad biológica del suelo de bosque templado en un transecto altitudinal, Parque Nacional Conguillío (38° S), Chile. *Bosque* 32(1):46-56.

Llambi, LD; Sarmientos, L. 1998. Biomasa microbiana y otros parámetros edáficos en una sucesión secundaria de los páramos venezolanos. *Ecotrópicos* 11(1):1-14.

MacLeod, M. 1980. Historia socioeconómica de la América Central Española 1520-1720. Guatemala, Piedra Santa. 522 p.

Madrigal, X. 1967. Contribuciones al conocimiento de la ecología de los bosques de oyamel (*Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. & Cham. en el valle de México. Boletín Técnico No. 18. México DF, México, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. 94 p.

Mageau, MT; Constanza, R; Ulanowicz, RE. 1998. Quantifying the trends expected in developing ecosystems. *Ecological Modeling* 112(1):1-22.

Maharning, AR; Mills, AAS; Adl, SM. 2009. Soil community changes during secondary succession to naturalized grasslands. *Applied Soil Ecology* 41:137-147.

Margalef, R. 2002. Teoría de los sistemas ecológicos. 2 ed. México, Alfaomega. p. 233-250.

Martin, PH; Sherman, RE; Fahey, TJ. 2004. Forty year of tropical forest recovery from agriculture structure and floristics of secondary and old growth riparian forests in the Dominican Republic. *Biotropica* 36(3):2297-317.

Martínez, E; Fuentes, JP; Acevedo; E. 2008. Carbono orgánico y propiedades del suelo. *Suelo y Nutrición Vegetal* 8(1):68-96.

Martiñon, CM. 2008. Estructura y diversidad genética de *Chamaecrista chamaecristoides* (Colladon) I. & B.: una leguminosa pionera de las dunas costeras de México. Tesis MSc. Veracruz, México, Instituto de Ecología. 75 p.

Matlack, G. 1994. Vegetation dynamics of the forest edge-tends in space and successional time. *Journal of ecology* 84:113-123.

Matteucci, SD; Colma, A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Washington, D.C., US, OEA. p. 51-54.

McCune, B; Mefford, MJ. 2002. PC-ORD: multivariate analysis of ecological data, version 5. Gleneden Beach, Oregon, US, MjM Software. 1 CD.

Mendoza, I. 2008. Regeneración de la biodiversidad de especies leñosas en un marco de degradación de hábitats mediterráneos de montaña: combinación de interacciones ecológicas y manejo humano. Tesis PhD. Granada, España, Universidad de Granada. 228 p.

Miranda A, A. 1989. Consideraciones para informar los resultados de un análisis químico de suelos. San José, Costa Rica, IICA. 33 p.

Molina R, A. 1975. Enumeración de las plantas de Honduras. *Ceiba* 9(1):1-118.

Montilla, M; Monasterio, M; Sarmiento, L. 2002. Dinámica sucesional de la fitomasa y los nutrientes en parcelas en sucesión-regeneración en un agroecosistema de páramo. *Ecotropicos* 15(1):75-84.

Moral, R Del. 2007. Limits to convergence of vegetation during early primary succession. *Journal of Vegetation Science* 18:479-488.

Moral, R Del; Saura, JM; Emenegger, JN. 2010. Primary succession trajectories on a barren plain, Mount St. Helens, Washington. *Journal of Vegetation Science* 21:857-867.

Morales, J; Sarmiento, L. 2002. Dinámica de los macroinvertebrados edáficos y su relación con la vegetación en una sucesión secundaria en el páramo venezolano. *Ecotrópicos* 15(1):99-110.

Moreno, CE. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. Zaragoza, España, Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología (CYTED), v. 1, 84 p.

Mueller-Dombois, D; Ellenberg, H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. New York, US, John Wiley. 547 p.

Myster, RW; Pickett, STA. 1994. A comparison of rate of succession over 18 yr in 10 contrasting old fields. *Ecology* 75(2):387-392.

Návar-Cháidez, J.; González-Elizondo, S. 2009. Diversidad, estructura y productividad de bosques templados de Durango, México. *Polibotánica* 27:71-87.

Nüsslein, K; Tiedje, JM. 1999. Soil bacterial community shift correlated with change from forest to pasture vegetation in a tropical soil. *Applied Environmental Microbiology* 65(8):3622-3626.

Odum, E. 1995. *Ecología peligra la vida*. 2 ed. México D.F., México, McGraw-Hill Interamericana. p. 167-196.

Odum, E; Barret, G. 2006. *Fundamentos de ecología*. 5 ed. México, D.F., México, Thomson. p. 336-373.

Odum, E; Sarmientos F. 1998. *Ecología el puente entre la ciencia y la sociedad*. México, D.F. México, McGraw-Hill Interamericana. p. 211-242.

Olalde, V; Aguilera, LI. 1998. Microorganismos y biodiversidad. *Terra* 16(3):289-292).

Orantes, AP. 1995. *Comparación y caracterización preliminar de 3 etapas sucesionales de bosque secundario, en campos abandonados después de cultivar maíz en la Reserva de la Biosfera Maya*. Tesis Lic.Biol. Guatemala, Universidad de San Carlos de Guatemala (USAC). 87p.

Ortuño, T; Beck, S; Sarmiento, L. 2006 Dinámica sucesional de la vegetación en un sistema agrícola con descanso largo en el altiplano central boliviano. *Ecología en Bolivia* 41(3):40-70.

Padilla, FM; Pugnaire, FI. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers Ecology Environment* 4(4):196-202.

Palmer, MA; Falk, DA; Zedler, JB. 2006. Ecological theory and restoration ecology. *In* Falk, DA; Palmer, MA; Zedler, JB eds. Foundations of restoration ecology., Washington, D.C., US, Island Press, Society for Ecological Restoration International 379 p.

Parrish, JA; Bazzaz, FA. 1982. Responses of plants from three successional communities to a nutrient gradient. *The Journal of Ecology* 70(1):233-248.

Peña-Becerril, JC; Monroy-Ata. A; Álvarez-Sánchez, FJ; Orozco-Almanza; MS. 2005. Uso del efecto de borde de la vegetación para la restauración ecológica del bosque tropical. *Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas* 8(2):91-98.

Peltzer, DA; Wardle, DA; Allison, VJ; Baisden, WT; Bardgett, RD; Chadwick, OA; Condon, LM; Parfitt, RL; Porder, S; Richardson, SJ; Turner, BL; Vitousek, PM; Walker, J; Walker, LR. 2010. Understanding ecosystem retrogression. *Ecological Monographs* 80:509-529.

Pickett, STA; Collins, SL; Armesto, JJ. 1987. Mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review* 53(3):335-371.

Pickett, STA. 1989. Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. *In* Likens, GE. (ed.) Long-term studies in ecology, approaches and alternatives. Nueva York, US, Springer-Verlag. p. 110-135.

Pickett, STA; McDonnell, MJ. 1989. Changing perspectives in community dynamics: a theory of successional forces. *Tree* 4(8):241-245.

Pietikäinen, J; Pettersson, M; Bååth, E. 2005. Comparison of temperature effects on soil respiration and bacterial and fungal growth rates. *FEMS Microbiology Ecology* 52:49-58.

Pinazo, MA; Gasparri, NI; Goya, JF; Arturi, MF. 2003. Caracterización estructural de un bosque de *Podocarpus parlatorei* y *Juglans australis* en Salta, Argentina. *Biología Tropical* 5(2):361-368.

Prach, K; Walker, LR. 2011. Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends in Ecology & Evolution* 26(3):119-123.

Prescott, CE. 2002. The influence of forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiology* 22:1193-1200.

Qingqiang, Ch; Yanmin S; Cheng, Sh; Shaolin, P; Weixi Y; Zhi'an, L; Mantao, J. 2002. Organic matter turnover rates and CO<sub>2</sub> flux from organic matter decomposition of mountain soil profiles in the subtropical area, south China. *Catena* 49:217-229.

Ramírez-Marcial, N; González-Espinoza, M; García-Moya, E. 1996. Establecimiento de *Pinus* sp. y *Quercus* sp. en matorrales y pastizales de los altos de Chiapas, México. *Agrociencia* 30(2):177-186.

Ramos Vásquez, E; Zúñiga Dávila, D. 2008, Efecto de la humedad, temperatura y pH del suelo en la actividad microbiana a nivel de laboratorio. *Ecología Aplicada* 7(1-2):123-130.

Rams, S. 2008 El papel ecológico de los briófitos. (En línea) *Eubacteria* 20:15-18, Consultado 15 jun 2011. Disponible en <http://www.um.es/eubacteria/Eubacteria.html>

Rivas, Y; Godoy, R; Valenzuela, E; Leiva, J; Oyarzún, C; Alvear, M. 2007. Actividad biológica del suelo en dos bosques de *Nothofagus* del centro sur de Chile. *Gayana Botany* 64(1):81-92.

Ronce, O; Brachet, S; Olivieri, I; Gouyon, PH; Clobert, J. 2005. Plastic changes in seed dispersal along ecological succession: theoretical predictions from an evolutionary model. *Journal of Ecology* 93:431-440.

Sánchez, B; Ruiz, M; Ríos, MM. 2005. Materia orgánica y actividad biológica del suelo en relación con la altitud, en la cuenca del río Maracay, estado Aragua. *Agronomía Tropical* 55(4):507-534.

Sánchez-González, A; López-Mata, L; Granados-Sánchez, D. 2005. Semejanza florística entre los bosques de *Abies religiosa* (H.B.K.) Cham. & Schltdl. de la Faja Volcánica Transmexicana. *Boletín Instituto Geográfico* 56:62-76.

Sánchez-González, A; López-Mata, L; Vibrans, H. 2006. Composición y patrones de distribución de la flora del bosque de oyamel del cerro Tlaloc, México. *Boletín Sociedad Botánica Mexicana* 79:67-78.

Sánchez-Velásquez, LR; Pineda, MR; Hernández, MA. 1991. Distribución y estructura de la población de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. & Cham., en el Cofre de Perote, estado de Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana* 16:45-55.

Sánchez-Velásquez, LR. 2003. Un modelo para inferir mecanismos de sucesión en bosques. *Agrociencia* 37(5):533-543.

Sivila, R; Hevé, CD. 1994. El estado microbiológico del suelo, indicador de una restauración de la fertilidad. *In* Hervé, CD; Rivière, GG. eds. *Dinámicas del descanso de la tierra en los Andes*. La Paz, Bolivia, IBTA-ORSTOM. p. 185-197.

Sivila, R; Angulo, W. 2006. Efecto del descanso agrícola sobre la microbiota del suelo (Patarani - altiplano central boliviano). *Ecología en Bolivia* 41(3):103-115.

SPSS (Statistical Product and Service Solutions, US). 2006. Manual del usuario de SPSS base 15.0. Chicago, US. 637 p.

Standley, P; Steyermark, J. 1958. Flora of Guatemala. Chicago, US, Chicago Natural Museum, Fieldiana Botany, v. 24.

Strandby, U; Christensen, KI; Sørensen, M. 2009. A morphometric study of the *Abies religiosa–hickelii–guatemalensis* complex (Pinaceae) in Guatemala and Mexico. *Plant Systematic Evolution* 280:59-76.

Turner, MG; Baker, WL; Peterson, CJ; Peet, RK. 1998. Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems* 1(6):511-523.

Ugalde Ávila, J; Granados-Sánchez, D; Sánchez-González, A. 2008. Sucesión en el matorral desértico de *Larrea tridentata* (DC) Cov. en la sierra De Catorce, San Luis Potosí, México. *Terra-Latinoamericana* 26(2):153-160.

UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, SW). 2009. Caso sistematización de normas consuetudinarias para bosque comunal Las Ventanas. San Marcos, Guatemala, Proyecto Tacaná. 18 p.

UNEP (United Nations Environment Program, US). 2010. Conferencia de las partes en el convenio sobre la diversidad biológica: décima reunión Convenio sobre diversidad biológica. Nagoya, Japón. UNEP/CBD/COP/10/27. 368 p.

USDA, US. 1998. Keys to soil taxonomy, 8 ed. Washington, D.C, US, Soil Survey Staff, Natural Resources Conservation Service. p. 83-102.

Vargas, O; Premauer; J; Cárdenas, C. 2002. Efecto del pastoreo sobre la estructura de la vegetación en un paramo húmedo de Colombia. *Ecotrópicos* 15(1):33-48.

Vega P, EV. 2005. Algunos conceptos de la ecología y sus vínculos con la restauración. *In* Sánchez, O; Peters, E; Marquez-Huitzii, R; Vega, E; Portales, G; Valdez, M; Azuara, D eds. Temas sobre restauración ecológica. México, D.F. México, Instituto Nacional de Ecología. p. 147-157.

Veblen, TT; Kitzberger, T; Villalba, R. 2004. Nuevos paradigmas en ecología y su influencia sobre el conocimiento de la dinámica de los bosques del sur de Argentina y Chile. *In* Goya, JF; Frangi, JL; Arturi, MF. eds. Ecología y manejo de los bosques de Argentina. La Plata, Argentina, Universidad Nacional de La Plata. p. 1-48.

Velázquez, A; Islebe, GA. 1995. Comparación fitogeográfica entre las montañas del centro de México y Guatemala. *Caldasia* 17:501-508.

Véliz, M; Gallardo, N; Vásquez, M; Luarca, R. 2001. La vegetación montana de Guatemala. *Ciencia y Tecnología* 6:3-61.

Vidal, I; Etchevers, J; Fischer, A. 1997. Biomasa microbiana en un suelo sometido a diferentes manejos de labranza y rotación. *Agricultura Técnica* 57(4):272-281.

Walker, LR. 2005. Margalef y la sucesión ecológica (en línea). *Ecosistemas* 14(1):66-78. Consultado 13 abr. 2009. Disponible en <http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?ld=70>

Walker, LR; Wardle, DA; Bardgett, RD; Clarkson, BD. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98:725-736.

Wardle, DA; Bardgett, RD; Walker, LR; Peltzer, DA; Lagerström, A. 2008. The response of plant diversity to ecosystem retrogression: evidence from contrasting long-term chronosequences. *Oikos* 117:93-103.

Weaver, J; Clements, F. 1950. *Ecología vegetal*. Buenos Aires, Argentina, Acme Agency. p. 63-100.

Whittaker, RH. 1953. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecological Monographs* 23(1):41-78.

Williams-Linera, G; Manson, RH; Insuza, E. 2002. La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Jalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques* 8(1):73-89.

Wüertz, P; Anilla, A. 2010. Ecological succession as an energy dispersal process. *Biosystems* 100(1):70-78.

Yepes, AP; Valle del, JI; Jaramillo, SL; Orrego, SA. 2010. Recuperación estructural en bosques sucesionales andinos de Porce (Antioquia, Colombia). *Rev. Biol. Trop.* 58 (1):427-445.

Yu, TW; Gutknecht; J; Nadrowski, K; Geigler, C; Kühn, P; Scholten; T; Both, S; Erfmeier, A; Böhnke, M; Bruelheide; H. 2012. Relationships between soil microorganisms, plant communities, and soil characteristics in Chinese subtropical forests. *Ecosystems* 15(4):624-636.

Zabala, M; Gómez, Y. 2010 Biomasa fúngica y bacteriana como indicadores del secuestro de C en suelos de sabanas sustituidos por pinares en Uverito, Venezuela. *Biología Tropical* 58 (3):977-989.

Zak, D; Tilman, D; Parmenter; RR; Rice ChW; Fisher FM; Vose, J; Milchunas, D; Martin, CW. 1994. Plant production and soil microorganisms in late-successional ecosystems: a continental-scale study. *Ecology* 75(8):2333-2347.

Zamora, R. 2002. La restauración ecológica: una asignatura pendiente (en línea). *Ecosistemas* 11(1). Consultado 13 set 2009. Disponible en <http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?id=306>

Zornoza, R; Guerrero, C; Mataix-Solera, J; Scow; KM; Arsenegui, V; Mataix-Beneito; J. 2009. Changes in soil microbial community structure following the abandonment of agricultural terraces in mountainous areas of eastern Spain. *Applied Soil Ecology* 42:315–323.

## **9. APÉNDICES**

## APÉNDICE 1

Lista de especies por división, familia y estrato, registradas en las parcelas de estudio de la sucesión en bosques de pinabete (*Abies guatemalensis*).

Familia	Nombre Científico	Estrato
<b>DIVISIÓN</b>	<b>BRIOPHYTA</b>	
Hypnaceae	<i>Hypnum amabilie</i> (Mitt.) Hampe	HI
Hypnaceae	<i>Vesicularia vesicularis</i> (Schwägr.) Broth. var <i>portoricensis</i> (Brid.) Buck.	HI
Hypopterygiaceae	<i>Hypopterygium tamariscinum</i> (Hedw.) Brid.	HI
Sematophyllaceae	<i>Sematophyllum galipense</i> (C. Mull.) Mitt.	HI
<b>DIVISIÓN</b>	<b>PTERIDOPHYTA</b>	
Alpeniaceae	<i>Asplenium costaneum</i> Schltld. & Cham.	HI
Dryopteridaceae	<i>Polystichum fournieri</i> A.R. Sm.	AR
Pteridaceae	<i>Cheilanthes</i> sp. Sw.	HI
<b>DIVISIÓN</b>	<b>PINOPHYTA</b>	
Cupressaceae	<i>Neocupressus lusitanica</i> (Mill.) de Laub.	AB
Pinaceae	<i>Abies guatemalensis</i> Rehder	AB
Pinaceae	<i>Pinus ayacahuite</i> C. Ehrenb. ex Schltld.	AB
Pinaceae	<i>Pinus rudis</i> Endl.	AB
<b>DIVISIÓN</b>	<b>MAGNOLIOPHYTA</b>	
<b>CLASE</b>	<b>LILIOPSIDA</b>	
Alstroemeriaceae	<i>Bomarea hirtella</i> (Kunth) Herb.	HS
Asparagaceae	<i>Echeandia matudae</i> Cruden	HI
Asparagaceae	<i>Smilacina scilloidea</i> M. Martens & Galeotti	HI
Cyperaceae	<i>Carex donnell-smithii</i> L.H. Bailey	HS
Iridaceae	<i>Tigridia immaculata</i> (Herb.) Ravenna	HS
Juncaceae	<i>Luzula carisina</i> E. Meyer	HS
Poaceae	<i>Brachypodium mexicanum</i> (Roem. & Schult.) Link	HI
Poaceae	<i>Bromus exaltatus</i> Bernh.	HI
Poaceae	<i>Muhlenbergia macroura</i> (Kunth) Hitchc.	HS
Poaceae	<i>Piptochaetium fimbriatum</i> (Kunth) Hitchc.	HS
Poaceae	<i>Piptochaetium</i> sp. J. Presl	HS
<b>CLASE</b>	<b>MAGNOLIOPSIDA</b>	
Apiaceae	<i>Arracacia atropurpurea</i> (Lehm.) Benth. & Hook. f. ex Hemsl.	HS

Apiaceae	<i>Eryngium carlinae</i> F. Delaroché	HI
Apiaceae	<i>Eryngium cymosum</i> F. Dolaroché	HS
Araliaceae	<i>Hydrocotyle mexicana</i> Schltldl. & Cham.	HI
Asteraceae	<i>Baccharis vaccinioides</i> Kunth	AR
Asteraceae	<i>Bidens ostruthioides</i> (DC.) Sch. Bip.	HS
Asteraceae	<i>Bidens</i> sp. L.	HS
Asteraceae	<i>Cirsium radians</i> Benth.	HS
Asteraceae	<i>Dahlia imperialis</i> Roezl ex Ortgies	AR
Asteraceae	<i>Eupatorium</i> sp. L.	AR
Asteraceae	<i>Fleishmannia</i> sp. Sch. Bip.	AR
Asteraceae	<i>Gamochaeta standleyi</i> (Steyerm.) G.L. Nesom sp. Wedd.	HS
Asteraceae	<i>Gnaphalium liebmannii</i> Sch. Bip. ex Klatt	HS
Asteraceae	<i>Montanoa pteropoda</i> S.F. Blake	AR
Asteraceae	<i>Roldana heterogama</i> (Benth.) H. Rob. & Brettell	AR
Asteraceae	<i>Senecio callosus</i> Sch. Bip.	HS
Asteraceae	<i>Senecio godmanii</i> Hemsl.	HS
Asteraceae	<i>Sigesbeckia jorullensis</i> Kunt	HS
Asteraceae	<i>Stevia incognita</i> Grashoff	HS
Asteraceae	<i>Stevia polycephala</i> Bertol.	AR
Asteraceae	<i>Tagetes foetidissima</i> DC.	HS
Asteraceae	<i>Verbesina apleura</i> S.F. Blake	AR
Asteraceae	<i>Verbesina hypoglauca</i> Sch. Bip. ex Klatt	AR
Betulaceae	<i>Alnus acuminata</i> Kunt	AB
Boraginaceae	<i>Hackelia skutchii</i> I.M. Johnst.	HS
Campanulaceae	<i>Lobelia umbellifera</i> McVaugh	HS
Caprifoliaceae	<i>Symphoricarpos microphyllus</i> Kunth	AR
Caryophyllaceae	<i>Cerastium brachypodum</i> (Engelm. ex A. Gray) B.L. Rob. ex Britton	HS
Commelinaceae	<i>Weldenia candida</i> Schult. f.	HI
Ericaceae	<i>Gaultheria</i> sp. L.	AR
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia orizabae</i> Boiss.	HS
Fabaceae	<i>Lupinus ehrenbergii</i> Schltldl.	AR
Fagaceae	<i>Quercus skinneri</i> Benth.	AB
Gentianaceae	<i>Halenia decumbens</i> Benth.	HS
Geraniaceae	<i>Geranium alpicola</i> Loes.	HI
Geraniaceae	<i>Geranium repens</i> H.E. Moore	HI
Hydrophyllaceae	<i>Phacelia platycarpa</i> (Cav.) Spreng.	HI
Lamiaceae	<i>Lepechinia caulescens</i> (Ortega) Epling	HI
Lamiaceae	<i>Salvia lavanduloides</i> Kunth	AR
Lamiaceae	<i>Salvia</i> sp. L.	HS
Lamiaceae	<i>Salvia cinnabarina</i> M. Martens & Galeotti	HS

Lamiaceae	<i>Salvia gracilis</i> Benth.	AR
Lamiaceae	<i>Stachys calcicola</i> Epling	HS
Onagraceae	<i>Lopezia hirsuta</i> Jacq.	HS
Onagraceae	<i>Fuchsia splendens</i> Zucc.	AR
Onagraceae	<i>Fuchsia striolata</i> Lundell	AR
Orobanchaceae	<i>Castilleja integrifolia</i> var. <i>alpigena</i> L.O. Williams	HS
Orobanchaceae	<i>Lamourouxia xalapensis</i> Kunt	HS
Oxalidaceae	<i>Oxalis alpina</i> (Rose) Rose ex R. Kunth	HI
Polygalaceae	<i>Monnina xalapensis</i> Kunt	HS
Polygonaceae	<i>Rumex acetosella</i> L.	AR
Ranunculaceae	<i>Ranunculus geoides</i> Kunt ex DC.	HS
Rosaceae	<i>Alchemilla guatemalensis</i> Rothm.	HI
Rosaceae	<i>Alchemilla pectinata</i> Kunth	HI
Rosaceae	<i>Alchemilla vulcanica</i> Schltld. & Cham.	HI
Rosaceae	<i>Acaena elongata</i> L.	AR
Rosaceae	<i>Holodiscus argenteus</i> (L.f.) Maxim.	AR
Rosaceae	<i>Rubus trilobus</i> Moc. & Sessé ex Ser.	AR
Rosaceae	<i>Prunus serotina</i> Ehrh.	AB
Rubiaceae	<i>Houstonia serpyllacea</i> (Schltld.) C.L. Sm. ex Greenm.	HI
Scrophulariaceae	<i>Buddleia megalcephala</i> Donn.Sm.	AR
Solanaceae	<i>Solanum agrimoniifolium</i> (Ruiz & Pav. ex. Dunal) J.F. Macbr.	HS
Solanaceae	<i>Cestrum guatemalense</i> Francey	AR

---

HI: Estrato herbáceo inferior; HS: Estrato herbáceo superior; AR: Estrato de arbustos; AB: Estrato de árboles.

## APÉNDICE 2

Valor de importancia de las especies por estadio sucesional, época y estrato de vegetación.

### Estrato herbáceo inferior

	Nombre científico	E1	E2	E3	E4	E5
feb-mar		1,80	0	0	0	9,51
julio-ago	<i>Alchemilla guatemalensis</i> Rothm.	20,22	15,97	44,97	37,90	43,36
oct-nov		1,53	0	0	9,74	8,89
		25,05	21,24	23,47	23,30	27,02
	<i>Alchemilla pectinata</i> Kunth	1,65	3,22	0	0	0
		17,56	13,14	24,38	22,75	30,00
		20,46	5,16	7,64	6,70	3,97
	<i>Alchemilla vulcanica</i> Schltld. & Cham.	28,68	3,58	7,49	12,30	5,37
		10,30	14,19	4,83	0	2,41
		1,89	17,69	12,67	16,45	16,56
	<i>Asplenium costaneum</i> Schltld. & Cham.	2,15	13,23	18,49	16,60	14,54
		3,46	8,96	12,94	14,07	7,78
		13,37	22,08	38,06	30,46	16,22
	<i>Brachypodium mexicanum</i> (Roem. & Schult.) Link	26,51	21,00	18,22	25,40	15,21
		23,49	17,21	15,08	13,74	13,20
		12,13	5,82	5,77	2,83	3,05
	<i>Bromus exaltatus</i> Bernh	11,68	5,72	9,10	1,57	1,66
		10,66	5,34	8,49	1,55	1,57
		5,76	13,80	9,83	15,74	8,22
	<i>Cheilanthes</i> sp.	4,74	8,04	8,01	12,90	4,94
		11,40	8,02	7,13	12,88	4,66

<i>Vesicularia vesicularis</i>	2,28	43,53	54,25	70,68	54,05
(Schwägr.) Broth. var	45,06	35,33	21,12	32,40	14,44
<i>portoricensis</i> (Brid.)					
Buck.	52,53	25,52	43,03	66,58	27,14
	0	0	0	0	0
<i>Echendia matudae</i>	2,32	3,40	0	0	1,79
Cruden	0	0	0	0	0
	2,55	0	0	0	1,43
<i>Eryngium carlinae</i> F.	3,99	0	0	0	0
Delaroche	3,81	0	0	0	0
	5,76	6,77	6,41	0	4,25
<i>Geranium alpicola</i> Loes.	0	0	0	9	7,12
	0	0	0	0	6,93
	7,40	4,38	3,10	9,59	2,79
<i>Geranium repens</i> Moore	7,69	54,56	5,40	0	3,77
	17,05	25,11	12,59	6,36	6,44
<i>Houstonia serpyllacea</i>	96,55	71,16	52,87	40,08	17,67
(Schltdl.) C. L. Sm. ex	69,04	27,68	22,87	27,50	14,72
Greenm.	50,26	35,11	30,85	22,19	8,91
	2,40	3,01	1,68	3,88	4,33
<i>Hydrocotyle mexicana</i>	2,55	10,25	1,93	0	8,54
Schltdl. & Cham.	2,43	6,26	1,79	2,72	6,01
	22,61	6,31	4,46	1,42	1,46
<i>Lepechinia caulescens</i>	11,80	11,69	7,68	1,58	4,16
(Ort.) Epling.	16,00	6,03	4,32	1,57	1,47

<i>Sematophyllum galipense</i> (C. Mull.) Mitt.	13,52	11,78	16,89	23,44	42,43
	0	10,32	25,27	34,80	99,32
	13,51	17,84	26,66	26,87	66,06
	0	2,06	5,46	3,92	6,98
<i>Oxalis</i> sp.	6,52	2,04	7,24	6,56	8,53
	2,22	4,28	11,50	6,82	8,70
	0	0	0	0	0
<i>Phacelia platycarpa</i> (Cav.) Spreng.	2,68	3,86	2,63	1,88	1,71
	0	0	0	0	0
<i>Hypopterygium tamariscinum</i> (Hedw) Brid.	0	0	0	0	13,26
	0	0	0	0	10,22
	0	2,81	0	0	6,91
	44,31	42,36	35,04	28,54	46,92
<i>Hypnum amabilie</i> (Mitt.) Hampe	24,53	56,29	62,91	57,30	32,15
	43,56	86,37	66,14	51,44	70,9
	4,72	13,47	10,87	13,78	17,11
<i>Smilacina scilloidea</i> Martens & Galeotti	7,03	6,85	15,29	6,73	21,96
	7,74	10,83	8,19	15,62	15,93
	17,42	9,38	11,52	9,18	2,76
<i>Weldenia candida</i> Schult.	21,18	6,97	21,37	15,70	8,43
	12,49	12,98	22,08	25,08	6,09

Estrato herbáceo superior

Nombre científico	E1	E2	E3	E4	E5
	8.74	0	0	0	13.92
<i>Arracacia atropurpurea</i> Benth. & Hook.f. ex Hemsl.	4.45	0	0	0	13.68
	6.88	0	0	0	9.92
	3.82	11.8	4.84	0	7.25
<i>Bidens ostruthioides</i> (DC.) Sch. Bip.	9.19	14.52	35.2	22.20	21.74
	19.99	35.19	36.33	39.77	33.96
	0	5.57	12.51	7.914	0
<i>Bidens</i> sp.	7.17	18.07	31.33	5.43	53.59
	3.13	8.2	7.8	5.91	29.27
	0	3.05	0	0	2.57
<i>Bomarea hirtella</i> (Kunth) Herb.	0	4.78	4.31	0	17.69
	0	3.86	10.48	2.51	20.26
	0	0	0	0	0
<i>Castilleja integrifolia</i> var. <i>alpigena</i> L.Wms.	0	0	6.86	7.77	0
	0	0	9.34	7.05	0
	6.16	2.03	5.12	0	0
<i>Cerastium brachypodum</i> (Engelm. ex A. Gray) Rob.	7.29	2.98	0	0	0
	8.99	8.78	0	0	0
	40.43	19.50	17.08	26.66	13.53
<i>Cirsium radians</i> Benth.	14.96	15.62	10.98	10.90	7.39
	17.95	23.55	8.24	6.71	6.68
	8.342	11.60	12.91	12.36	3.05
<i>Eryngium cymosum</i> F. Dolaroche	26.39	15.84	16.04	26.80	20.99
	26.69	23.99	31.27	23.53	29.07
<i>Gnaphalium liebmannii</i>	11.15	19.30	4.80	0	0

<i>Schultz-Bip. ex Klatt</i>	5.71	3.44	0	0	0
	15.41	12.61	4.88	0	0
	0	2.99	4.43	8.23	7.13
<i>Euphorbia orizabae Boiss.</i>	9.87	5.38	8.19	10.10	12.80
	2.88	0	0	0	2.72
	4.57	2.80	5.06	4.55	0
<i>Gamochaeta standleyi</i> (Steyerm.) G.L. Nesom	9.91	4.18	8.66	7.36	3.25
	2.52	1.96	5.91	2.41	2.18
	25.48	24.1	15.51	6.94	23.70
<i>Hackelia skutchii</i> I.M. Johnst.	6.2	18.66	16.9	9.91	4.47
	14.15	16.79	15.18	6.38	3.31
	0	0	0	0	0
<i>Halenia decumbens Benth.</i>	0	8.76	10.44	6.52	0
	0	0	4.92	2.77	6.97
	0	10.40	9.56	2.80	3.67
<i>Lamourouxia xalapensis</i> HBK	0	10.42	6.82	12.40	5.36
	0	21.65	13.2	21.23	9.29
	2.82	0	0	0	0
<i>Lobelia umbellifera</i> McVaugh	6.95	0	3.56	0	0
	6.58	0	2.15	0	0
	0	0	0	0	0
<i>Lopezia hirsuta</i> Jacq.	0	0	0	0	0
	16.08	21.41	23.62	34.39	25.18

	0	0	3.50	6.18	6.86
<i>Luzula carisina</i> E. Meyer	7.78	10.53	2.13	0	13.54
	5.14	2.70	0	6.49	7.72
	15.46	18.8	22.34	12.01	11.17
<i>Muhlenbergia macroura</i> (H.B.K.) Hitchc.	12.3	6.56	19.58	27.9	7.48
	13.67	7.7	30.6	23.09	10.79
	28.15	37.3	0	12.8	0
<i>Piptochaetium</i> sp.	6.83	3.22	0	10	0
	3.93	2.61	0	1.95	0
	10.69	1.67	2.436	0	0
	2.72	2.06	1.79	0	0
<i>Piptochaetium fimbriatum</i> (Kunth.) Hitchc	7.12	1.49	1.65	0	0
	7.917	5.09	6.324	7.089	19.27
<i>Ranunculus geoides</i> HBK ex DC.	29.28	28.3	14.58	25.5	37.98
	7.87	4.18	2	7.01	10.57
	0	3.7	0	3.342	0
<i>Carex donnell-smithii</i> L.H. Bailey	0	0	5.96	0	0
	0	3.24	3.06	2.28	0
	4.876	0	0	0	0
<i>Rumex acetosella</i> L.	4.94	0	0	0	0
	2.68	0	0	0	0
	0	0	0	6.255	4.084
<i>Salvia lavanduloides</i> Kunth	0	4.57	0	0	0
	14.84	7.13	7.5	5.19	6.92

	56.42	44.3	50.44	52.75	50.86
<i>Salvia</i> sp.	42.86	47.43	20.42	32.3	10.3
	37.21	28.41	18.26	33.63	28.76
	31.94	26.2	46.27	52.04	60.23
<i>Senecio callosus</i> Sch. Bip.	18.16	19.91	24.76	49.9	43.4
	23.63	18.28	23.27	23.92	29.34
	0	2.21	2.398	0	0
<i>Senecio godmanii</i> Hemsl.	0	5.69	4.97	0	0
	0	4.28	0	0	0
	17.39	11.7	23.61	33.86	20.56
<i>Sigesbeckia jorullensis</i> HBK	4.22	5.62	5.48	13.8	9.5
	4	9.36	5.01	13.66	8.52
	0	0	0	0	0
<i>Solanum agrimoniifolium</i> (Ruiz & Pav. ex. Dunal) J. F. Macbr.	0	4.11	0	0	0
	0	4.87	0	0	0
	5.839	5.29	19.66	4.556	23.76
<i>Stachys calcicola</i> Epling.	11.07	3.16	12.2	0	0
	13.62	8.14	16.14	6.15	0
	9.818	19.9	11.72	14.75	0
<i>Stevia incognita</i> Grashoff	44.01	25.57	10.44	0	5.83
	18.19	7.76	9.34	13.12	2.33
	0	6.94	17.1	19.48	20.69
<i>Tagetes foetidissima</i> DC	0	0	8.02	13.7	2.28
	0	3.76	2.4	2.1	5.98

	0	3.9	2.385	5.409	7.706
<i>Trigridia immaculata</i> (Harb.) Ravenna	7.75	10.6	4.13	7.38	8.73
	6.84	8.09	7.44	8.75	10.26

---

#### Arbustos

Nombre científico	E1	E2	E3	E4	E5
	91.99	51.50	38.17	27.17	21.29
<i>Acaena elongata</i> L.	60.70	4.49	21.23	36.10	25.40
	76.87	36.43	34.69	32.28	31.96
	35.52	29.66	41.67	18.82	9.20
<i>Baccharis vaccinioides</i> HBK	35.18	35.63	23.88	10.70	7.77
	32.01	27.34	36.83	24.43	22.28
	0	2.75	8.28	4.78	5.19
<i>Buddleia megalocephala</i> Donn.-Sm.	0	1.88	11.72	7.28	4.90
	0	2.49	4.01	3.72	4.32
	0	18.34	8.98	9.90	12.46
<i>Cestrum</i> sp.	0	35.42	0.00	0.00	4.89
	0	13.27	4.68	10.89	8.97
	0	1.66	8.37	11.78	7.48
<i>Dahlia imperialis</i> Roezli ex Ortgies	0	0	6.65	5.81	5.24
	0	1.54	6.75	9.62	6.08

---

	0	8.24	18.53	15.09	17.02
<i>Eupatorium</i> sp.	0	25.02	5.36	10.40	4.03
	0	7.11	7.21	11.64	16.95
	0	0	0	0	0
<i>Fleischmania</i> sp.	0	0	0	0	0
	0	0	2.95	0	0
	0	8.30	7.09	13.19	10.44
<i>Fuchsia splendens</i> Zucc.	0	11.78	19.21	25.50	17.24
	0	8.08	14.56	16.75	11.73
	0	4.88	9.59	12.18	24.65
<i>Fuchsia striolata</i> Lundell	0	11.56	32.25	22.40	23.65
	0	3.11	8.53	15.47	13.33
	0	8.46	5.44	2.60	6.88
<i>Gaultheria</i> sp.	0	16.70	4.01	1.75	2.73
	0	8.85	11.01	11.25	9.22
	0	2.73	2.90	0	0
<i>Holodiscus argenteus</i> (L. f.) Maxim.	0	3.03	5.36	0	0
	0	2.48	2.82	0	0
	84.46	12.87	13.00	13.10	9.57
<i>Lupinus ehrenbergii</i> Schlecht.	0.00	1.87	6.70	8.20	5.61
	26.21	34.21	27.18	17.63	15.98
	0	6.54	3.59	7.13	15.15
<i>Monnina xalapensis</i> HBK	45.85	2.13	7.39	6.67	9.83
	0	5.95	5.96	4.6	15.68

	0	0	0	0	0
<i>Montanoa pteropoda</i> S. F. Blake	0	2.23	14.23	4.79	22.91
	0	1.76	0	4.24	0.99
<hr/>					
<i>Polystichum speciosissimum</i> (A. Braum ex Kunze) Copel	0	8.31	14.84	11.69	18.04
	0	7.71	7.79	12.90	20.30
	0	9.87	10.81	11.21	14.90
<hr/>					
<i>Roldana heterogama</i> (Benth.) H.Rob. & Brettell	0	20.92	12.22	21.83	23.87
	0	3.69	15.41	36.30	21.90
	0	14.77	12.39	17.6	19.82
<hr/>					
	30.65	10.21	8.30	13.38	8.66
<i>Rubus trilobus</i> Ser.	29.09	3.80	25.15	11.20	18.35
	17.80	25.88	28.66	10.24	10.06
<hr/>					
	12.76	21.77	31.86	18.40	24.74
<i>Salvia cinnabarina</i> Mart. & Gal.	30.97	63.32	15.53	11.70	30.71
	10.49	17.58	19.58	34.71	33.81
<hr/>					
	12.76	11.55	27.13	24.34	33.48
<i>Salvia gracilis</i> Benth.	97.58	27.37	53.13	27.20	16.94
	26.59	8.88	19.83	10.67	14.84
<hr/>					
	4.82	19.81	17.31	23.21	22.13
<i>Stevia polycephala</i> Bertol.	8.79	23.96	10.80	22.40	17.76
	5.08	13.32	13.22	11.68	11.93
<hr/>					
	27.05	21.35	8.89	17.26	9.74
<i>Symphoricarpos microphyllus</i> HBK	27.03	6.19	7.41	12.20	12.48
	15.98	16.80	7.17	9.96	9.18

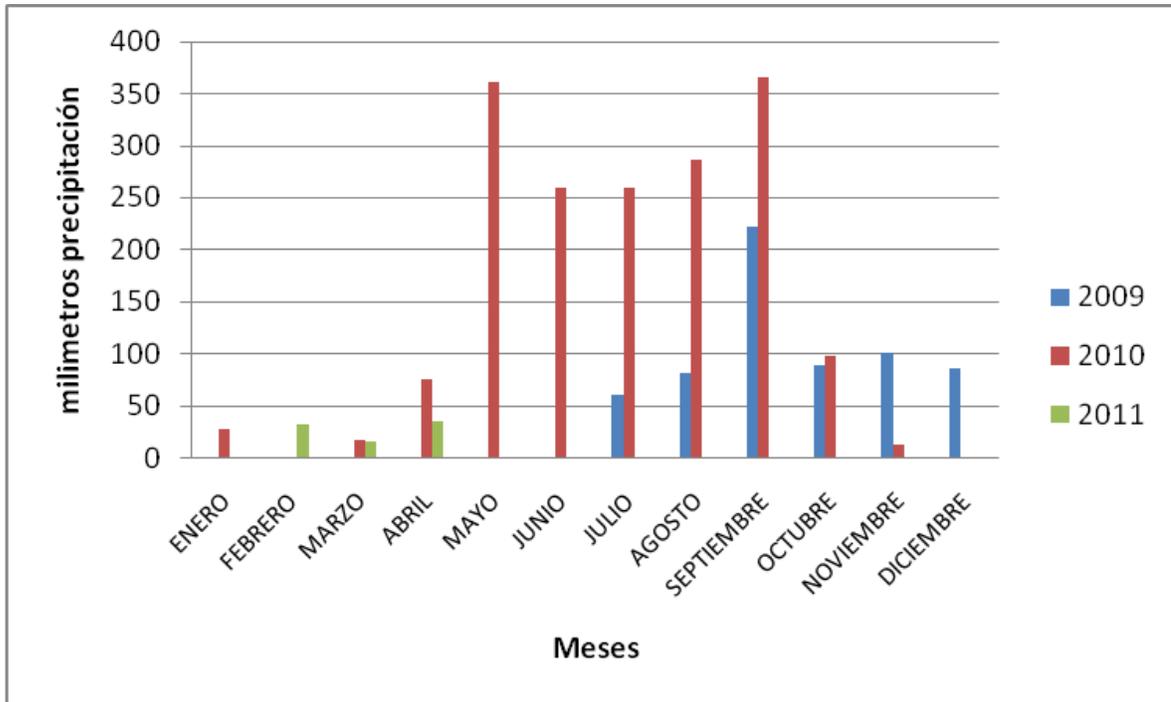
	0	21.60	10.10	31.69	13.97
<i>Verbesina apleura</i> S.F.Blake	0	0	0	0	0
	0	12.87	12.21	23.30	17.43
	0	8.56	3.77	2.45	6.04
<i>Verbesina hypoglauca</i> Sch. Bip. ex Klatt	0	12.23	10.53	26.50	32.31
	0	18.15	8.84	8.11	10.55

#### Arboles

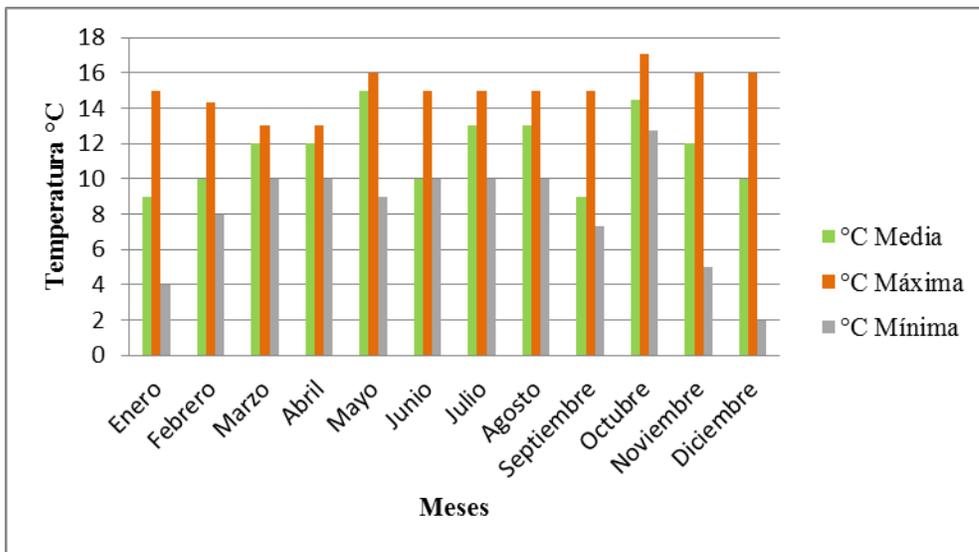
Nombre científico	E1	E2	E3	E4	E5
<i>Abies guatemalensis</i> Rehder			79.55	97.37	280.87
<i>Alnus acuminata</i> Kuntz.			33.09	18.82	
<i>Neocupressus lusitanica</i> (Mill.) de Laub.			84.50	108.82	
<i>Pinus ayacahuite</i> Ehrenb. ex Schltldl.			46.82	35.05	9.16
<i>Pinus rudis</i> Endl.			37.00	26.27	9.98
<i>Prunus serotina</i> Ehrh.			8.01	6.84	
<i>Quercus skinneri</i> Benth.			11.03	6.84	

### Apéndice 3

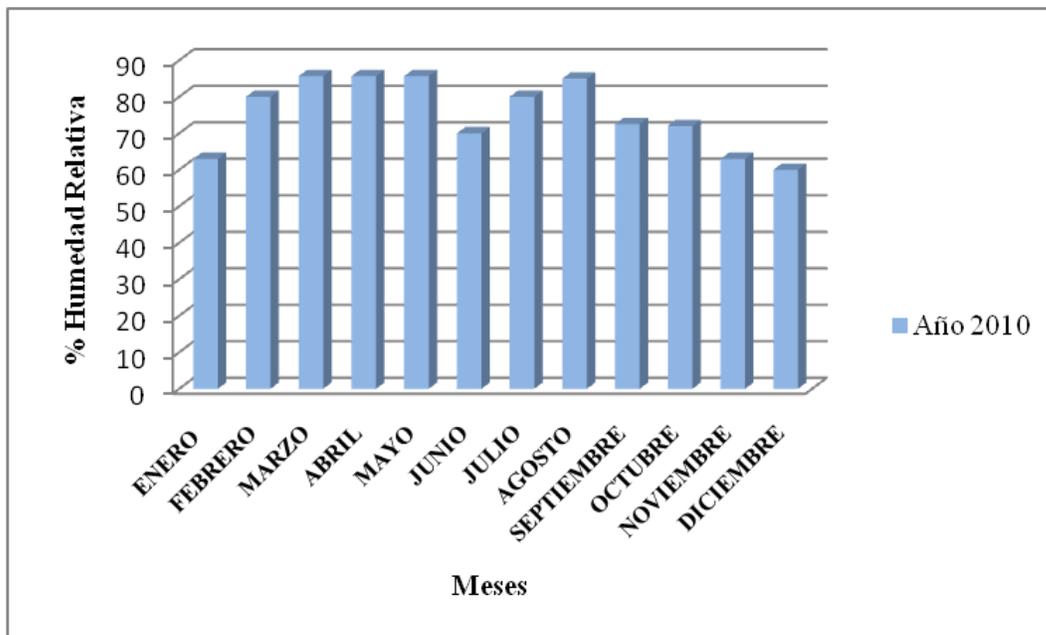
#### Características climáticas durante el período de estudio



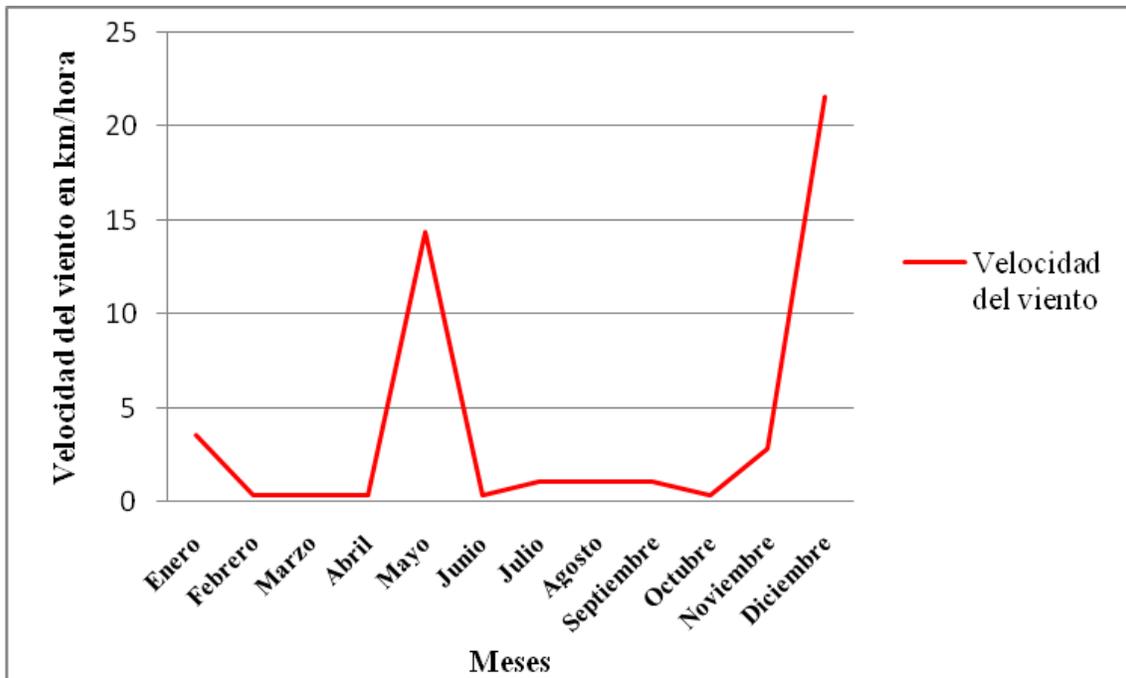
**Figura 1.** Comportamiento de la precipitación durante el periodo de toma de datos en el campo en la parte alta de San Marcos.



**Figura 2.** Comportamiento de la temperatura durante el año 2010 en la parte alta de San Marcos.



**Figura 3.** Comportamiento de la humedad relativa durante el año 2010.



**Figura 4.** Comportamiento de la velocidad del viento durante el año 2010, en la parte alta de San Marcos.

Se careció de datos climáticos históricos del área de estudio. La estación meteorológica más cercana estuvo ubicada en la aldea Serchil de San Marcos, pero dejó de funcionar desde hace diez años y las otras cercanas están en la cabecera de San Marcos y en Cuilco pero por la altitud no son datos adecuados para el área, por estas razones fue necesaria la generación de información propia. En las Figuras 1 a la 4 se presenta la tendencia del comportamiento de la temperatura, humedad relativa, velocidad del viento y precipitación que se presentaron durante el período de la investigación.

En términos generales las condiciones del área son: precipitación entre 1500 a 2000 mm con mayo-junio y septiembre como los meses con mayor precipitación; temperatura mínima 8°C, máxima de 15°C y media de 12°C, con temperaturas extremas por debajo de 0°C que provocan heladas de diciembre a febrero. Con humedad relativa de 70 a 80% con promedio de 75%. La velocidad del viento, en

especial en el área de Ixchiguan, es alta en los meses de abril a junio y de noviembre a enero. Las condiciones del clima variaron notablemente entre el año 2009 y 2010, en especial con la precipitación que fue muy baja durante el año 2009 y al siguiente año las precipitaciones registradas fueron de las más altas en los últimos años, que provocaron diferentes catástrofes a nivel nacional. Esto definitivamente influye en el comportamiento de la vegetación.