

**PROGRAMA DE EDUCACIÓN PARA EL DESARROLLO
Y LA CONSERVACIÓN
ESCUELA DE POSGRADO**

**Caracterización de la vegetación natural de sucesión
primaria en el Parque Nacional Volcán Pacaya y Laguna de
Calderas, Guatemala**

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado, Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza como requisito para optar por el grado de:

Magister Scientiae en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad

Por

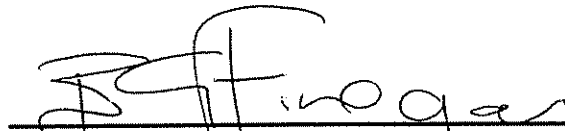
María Antonieta Evans Cabrera

Turrialba, Costa Rica, 2006

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por el Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación y la Escuela de Posgrado del CATIE, y aprobada por el Comité Consejero del estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

**Magister Scientiae en Manejo y Conservación de Bosques
Tropicales y Biodiversidad**

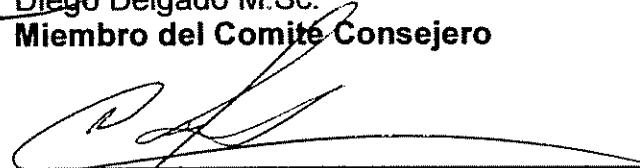
FIRMANTES:



**Bryan Finegan Ph.D.
Consejero Principal**



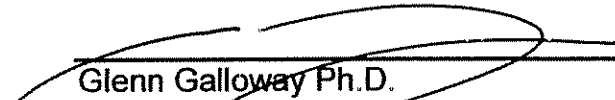
**Diego Delgado M.Sc.
Miembro del Comité Consejero**



**Fernando Carrera M.Sc.
Miembro del Comité Consejero**



**Sergio Velásquez M.Sc.
Miembro del Comité Consejero**



**Glenn Galloway Ph.D.
Decano de la Escuela de Posgrado**



**María Antonieta Evans Cabrera
Candidata**

DEDICATORIA

A mis papás Luis Roberto y Ana María por los esfuerzos, sacrificios, alegrías y tristezas que significaron la culminación de este trabajo, este éxito les corresponde principalmente a ellos.

A mi hija Mariana, a mi esposo Mario, y a mi angelito, quien desafortunadamente no pudo acompañarme en el final de esta etapa de mi vida.

AGRADECIMIENTOS

A todas las personas e instituciones que de una u otra forma hicieron posible la realización de este estudio, principalmente al personal administrativo del Parque Nacional Volcán Pacaya y Laguna de Calderas.

CONTENIDO

| | |
|--|-----|
| DEDICATORIA | III |
| AGRADECIMIENTOS..... | IV |
| CONTENIDO | V |
| RESUMEN..... | VII |
| SUMMARY..... | IX |
| ÍNDICE DE CUADROS..... | XI |
| ÍNDICE DE FIGURAS..... | XII |
| 1 INTRODUCCIÓN | 1 |
| 1.1 Objetivos del estudio..... | 2 |
| 1.1.1 <i>Objetivo General</i> | 2 |
| 1.1.2 <i>Objetivos específicos</i> | 2 |
| 1.2 Hipótesis del estudio..... | 2 |
| 1.3 Justificación | 3 |
| 2 MARCO CONCEPTUAL | 4 |
| 2.1 Caracterización de las sucesiones | 4 |
| 2.1.1 <i>Sucesiones ecológicas</i> | 4 |
| 2.1.2 <i>Modelos de sucesiones</i> | 5 |
| 2.1.3 <i>Funcionamiento en las sucesiones</i> | 8 |
| 2.1.4 <i>Mecanismos sucesionales</i> | 9 |
| 2.1.4.1 Estrategias de regeneración, y capacidad de colonización, crecimiento y desarrollo | 9 |
| 2.1.4.2 Facilitación, tolerancia e inhibición | 9 |
| 2.1.5 <i>Sucesiones primarias</i> | 10 |
| 2.1.6 <i>Las sucesiones ecológicas en la diversidad de paisajes</i> | 16 |
| 3 MATERIALES Y MÉTODOS..... | 18 |
| 3.1 Descripción del área de estudio | 18 |
| 3.1.1 <i>Localización y aspectos biofísicos</i> | 18 |
| 3.1.2 <i>Acontecimientos geológicos del volcán Pacaya</i> | 21 |
| 3.1.2.1 Generalidades | 21 |
| 3.1.2.2 Cono ancestral..... | 22 |
| 3.1.2.3 Vulcanismo intermedio | 22 |
| | V |

| | | |
|---------|--|----|
| 3.1.2.4 | Vulcanismo moderno | 22 |
| 3.1.3 | <i>Ocurrencia de fenómenos excepcionales y erupciones objeto del presente estudio..</i> | 23 |
| 3.1.3.1 | Generalidades | 23 |
| 3.1.3.2 | Erupción de 1965..... | 23 |
| 3.1.3.3 | Erupción de 1987..... | 24 |
| 3.1.3.4 | Erupción del 2000..... | 24 |
| 3.2 | Caracterización de la vegetación en estado de sucesión primaria | 25 |
| 3.2.1 | <i>Fase I</i> | 25 |
| 3.2.1.1 | Selección de sitios de estudio | 25 |
| 3.2.1.2 | Ubicación geográfica de las parcelas..... | 26 |
| 3.2.2 | <i>Fase II</i> | 28 |
| 3.2.2.1 | Diseño de muestreo y toma de datos..... | 28 |
| 3.2.2.2 | Atributos y variables medidos en las parcelas | 29 |
| 3.2.3 | <i>Fase III: Análisis de datos</i> | 29 |
| 3.2.3.1 | Modelo estadístico para comparación de tratamientos..... | 29 |
| 3.2.3.2 | Evaluación de la estructura de la vegetación | 30 |
| 3.2.3.3 | Evaluación de la composición de la vegetación | 30 |
| 3.2.3.4 | Diversidad y riqueza de especies..... | 33 |
| 3.2.3.5 | Modelo de sucesión para el área de estudio..... | 34 |
| 4 | RESULTADOS Y DISCUSIÓN | 35 |
| 4.1 | Estructura de la vegetación | 35 |
| 4.2 | Composición de la vegetación..... | 41 |
| 4.2.1 | <i>Generalidades</i> | 41 |
| 4.2.2 | <i>Identificación y caracterización de tipos de bosques</i> | 41 |
| 4.2.3 | <i>Caracterización general de los tipos de bosque de acuerdo a las especies de mayor peso ecológico de la categoría fustal</i> | 45 |
| 4.2.4 | <i>Especies que contribuyen a la diferenciación de los tipos de bosque</i> | 49 |
| 4.3 | Riqueza y diversidad de la vegetación | 51 |
| 4.4 | Modelo de sucesión propuesto para el PNVP-LC | 55 |
| 4.4.1 | <i>Etapas de la sucesión</i> | 56 |
| 5 | CONCLUSIONES..... | 62 |
| 6 | RECOMENDACIONES | 64 |
| 7 | BIBLIOGRAFÍA | 65 |
| | ANEXOS | 72 |

RESUMEN

Con el objeto de contribuir al conocimiento del desarrollo de la vegetación en sucesiones primarias originadas a partir de deposiciones de materiales volcánicos se realizó la presente investigación en el Parque Nacional Volcán Pacaya y Laguna de Calderas. Para realizar el presente estudio se identificaron cuatro sitios para realizar el muestreo, tres de los cuales se han visto perturbados por erupciones volcánicas en diferentes ocasiones (año 1965, 1987 y 2000), y un Testigo, utilizado como referencia para las comparaciones, ubicado en un sitio que no ha sido afectado al menos durante los últimos 100 años por la actividad volcánica. La hipótesis planteada fué: Los valores de biodiversidad vegetal como estructura y diversidad son menores en sitios donde se desarrollan sucesiones primarias. En cada uno de los sitios identificados se establecieron 36 parcelas temporales de medición en las que se censaron, evaluaron y midieron todos los individuos con altura ≥ 1.30 m.

El análisis estructural del bosque se basó en los valores relativos de cada individuo de acuerdo a las categorías de tamaño de la vegetación previamente definidas (fustal, latizal alto, latizal bajo y brinzal), y en su distribución por clase diamétrica. Las variables evaluadas fueron: densidad, área basal y altura. Para todas las categorías de tamaño de la vegetación en las parcelas de muestreo se registraron 1,860 individuos, pertenecientes a 36 familias y 49 géneros. El 89% del total de la muestra (1,657 individuos) fue identificado a nivel de especie. El 11% restante se identificó a nivel de género. La composición de los bosques mostró una estructura mixta, y se evaluó a partir de la identificación de cuatro tipos de bosque de acuerdo al valor indicador de las especies registradas por tipo de bosque, los cuales se utilizaron para clasificarlos y describirlos como: Bosque de *Hedyosmum*, *Quercus* y *Nectandra* (1); Bosque de *Alnus* (2); Bosque de *Rubus*, *Annona* y *Styrax* (3), y Bosque de *Malachra*, *Wigandia* y *Fuchsia* (4). A partir de esta clasificación se estimó la diversidad de especies utilizando cuatro índices: α de Fisher, Shannon-Wiener, Simpson, y Equitatividad. El bosque menos diverso fue el de *Alnus*, el cual presentó una sola especie indicadora asociada con 4 especies. Los bosques de *Hedyosmum*, *Quercus* y *Nectandra*; de *Rubus*, *Annona* y *Styrax*; y, de *Malachra*, *Wigandia*; y *Fuchsia* mostraron similitud en su diversidad florística y riqueza de especies. En el

PNVP-LC las perturbaciones provocadas por la actividad volcánica, son factores determinantes que afectan y modifican los patrones de la vegetación de las sucesiones en etapa de sucesión primaria. Dicho efecto va disminuyendo conforme la sucesión avanza en el tiempo, siempre y cuando no la precedan otras perturbaciones. A partir del análisis de los resultados obtenidos de estructura, composición y diversidad de los cuatro tipos de bosque, se elaboró un modelo de la sucesión en el área objeto del presente estudio, en el cual la observación de comunidades que se asumen, tienen condiciones iniciales de sitio similares, y que han sufrido perturbaciones catastróficas en diferentes oportunidades, permitió recrear una secuencia de etapas para interpretar el proceso de las sucesiones en el PNVP-LC. Dicha secuencia inicia en el momento que se produce la deposición de un sustrato estéril (acumulación de lava) producto de la actividad volcánica, y finaliza en el momento que el ecosistema alcanza una estabilidad o equilibrio, el cual es producto de la interacción de procesos como migración y establecimiento de especies, competencia y reacción de las mismas, y en los cuales los mecanismos que afectan la dinámica de la vegetación pueden ser intra (estrategias de regeneración y, capacidad de colonización, crecimiento y desarrollo), o inter (facilitación, tolerancia e inhibición) específicos.

SUMMARY

With the object of contributing to the knowledge of the development of the vegetation in primary successions originated from the depositions of volcanic materials, the following investigation took place in the Pacaya Volcano National Park and The Calderas Lagoon. To make the following study four sites were identified to take samples. Three of the sites have been disturbed by volcanic eruptions in different occasions (1965, 1987 and 2000), and one witness was used as reference to compare, and it was located in an area that has not been affected, at least during the last 100 years, by volcanic activity. The hypothesis stated was: The values of the vegetation biodiversity as a structure and diversity are less in sites where the primary successions have been developed. In each one of the identified sites, 36 temporary plots were established and they were censused, evaluated and measured with the individuals measuring a height of ≥ 1.30 m.

The structural analysis of the forest was based on the relative values of each individual according to the categories of vegetation size previously defined (tree, tall pole, small pole and sapling), and in their distribution by diametrical class. The following variables were evaluated: density, trunk diameter and height. In all of the different size categories of vegetation the sample plots were registered as 1,860 individuals belonging to 36 families and 49 genders. Eighty-nine percent of the total sample (1657 individuals), were identified at a species level. The remainder 11% was identified at a gender level. The diversity of the forest showed a mixed structure and was evaluated beginning with the identification of four types of forests according to the value indicator of species registered by types of forests, which were used to classify and describe them as: Forest of *Hedyosmum*, *Quercus* and *Nectandra* (1); *Alnus* Forest (2); *Rubus*, *Annona* and *Styrax* Forest (3), and *Malachra*, *Wigandia* and *Fuchsia* Forest (4). Starting from the classification we estimated the diversity of the species using four categories: Fisher, Shannon-Wiener, Simpson and Equitability. The forest with less diversity was the *Alnus*, which showed only one species associated with four other species. The *Hedyosmum*, *Quercus* and *Nectandra*

Forest, the *Rubus*, *Annona* and *Styrax* Forest and the *Malachra*, *Wigandia* and *Fuchsia* Forest showed a similarity in their flowering diversity and species richness. In the PNVP-LC the perturbations provoked by the volcanic activity are determining factors that affect and modify the vegetation patterns of the successions in each stage of the primary succession. This effect decreases as each succession advances in time, as long as there are no other perturbations. Beginning with the analysis of the results obtained by the structure, composition and diversity of the four types of forests, we elaborated a model of succession in the area where the study took place, where the observation of communities that were assumed had the initial conditions of similar sites and that had suffered catastrophic perturbations in different opportunities, it allowed to recreate a succession of stages to interpret the process of succession in the PNVP-LC. This sequence initiates in the moment that a deposition is produced in a sterile substrate (lava accumulation) produced by the volcanic activity, and it ends in the moment that the ecosystem obtains an stability or equilibrium that is a product of the interaction of process as migration and establishment of species, within their competition and reaction and where the mechanisms affect the dynamic of the vegetation can be intra (regeneration strategies and the capacity to colonize, grow and develop) or inter (to provide, tolerate and inhibited) specific.

ÍNDICE DE CUADROS

| | |
|--|----|
| Cuadro 1. Componentes de un régimen de perturbación en sucesos grandes, infrecuentes y de gran intensidad. | 13 |
| Cuadro 2. Ubicación geográfica y referencia de las parcelas temporales de muestreo establecidas en el PNVP-LC. | 26 |
| Cuadro 3. Categorías de las etapas de desarrollo de los individuos evaluados..... | 28 |
| Cuadro 4. Densidad promedio y desviación estándar de individuos por sitio muestreado de acuerdo a la categoría de tamaño de la vegetación..... | 35 |
| Cuadro 5. Densidad promedio y desviación estándar de individuos fustales por hectárea por sitio muestreado de acuerdo a la clase diamétrica. | 37 |
| Cuadro 6. Altura total promedio y desviación estándar de los individuos fustales por sitio muestreado..... | 39 |
| Cuadro 7. Área basal promedio y desviación estándar de la vegetación fustal por clase diamétrica por hectárea por sitio muestreado..... | 40 |
| Cuadro 8. Especies indicadoras por tipo de bosque. | 49 |
| Cuadro 9. Índices de diversidad y equitatividad, y riqueza de los tipos de bosque muestreados en parcelas de 0.04 ha para la vegetación fustal. | 52 |

ÍNDICE DE FIGURAS

| | |
|--|----|
| Figura 1. Localización geográfica del PNVP-LC..... | 19 |
| Figura 2. Mapa de ubicación de las parcelas de muestreo en sitios identificados de acuerdo al año de deposición de material volcánico, y sitio de referencia en la imagen Landsat 2003. | 27 |
| Figura 3. Distribución de la densidad por clase diamétrica por sitio muestreado en individuos fustales..... | 38 |
| Figura 4. Distribución promedio del área basal por hectárea por sitio muestreado para la categoría de fustales..... | 40 |
| Figura 5. Dendrograma resultante del análisis de conglomerados (Método Flexible Beta) de la vegetación fustal en 36 parcelas de 0.04 ha en bosques del PNVP-LC.. | 42 |
| Figura 6. Diagrama de ordenación NMS de la vegetación ≥ 10 cm de Dap en las 36 parcelas de 0.04 ha en bosques del PNVP-LC..... | 44 |
| Figura 7. Especies de mayor peso ecológico según el IVI para los cuatro tipos de bosque identificados en el PNVP-LC. | 46 |
| Figura 8. Curvas de rarefacción para los cuatro tipos de bosque según el área muestreada cada 0.04 ha en el PNVP-LC. | 54 |
| Figura 9. Curva de rango-abundancia de las especies en las parcelas de muestreo de acuerdo al tipo de bosque identificado..... | 55 |
| Figura 10. Modelo de sucesión propuesto para el PNVP-LC. | 61 |

1 INTRODUCCIÓN

Una perturbación es un evento relativamente discreto en tiempo y espacio, que altera la estructura de poblaciones, comunidades y ecosistemas (Walker y del Moral 2003). Puede alterar la densidad, biomasa o la distribución espacial de la biota, afectar la disponibilidad de recursos y producir cambios en el ambiente físico (Walker y del Moral 2003). Las erupciones volcánicas presentan una de las perturbaciones más severas sobre la tierra. De los 3000 volcanes que se consideran activos, entre 60 y 70 se encuentran en erupción al menos una vez al año, afectando directamente 500 millones de personas. Las superficies volcánicas inician en ausencia total de nitrógeno y materia orgánica, entre tanto muchos otros minerales están presentes, con los cuales, en proporciones adecuadas, se pueden desarrollar suelos ricos en nutrientes (Walker y del Moral 2003). El impacto de la actividad volcánica puede ser muy variable. Puede cubrir completamente paisajes con acumulaciones de lava o provocar mortalidades localizadas de la vegetación como consecuencia de una caída leve de ceniza (Scatena 2002). De los volcanes que actualmente se encuentran en actividad en Centro América (GVP 2006), dos se encuentran en Guatemala. En estos términos, el Volcán Pacaya, ubicado dentro del Parque Nacional Volcán Pacaya y Laguna de Calderas (PNVP-LC) reviste gran importancia debido a que es uno de los volcanes que presenta actividad eruptiva constante.

En el PNVP-LC existen remanentes de bosque en su mayoría compuestos por especies de hoja ancha, vegetación que está siendo reducida principalmente por su conversión para fines agrícolas, uso extractivo de madera, y como resultado de la actividad volcánica en el área. La pérdida de cobertura vegetal ha impactado la biodiversidad de la zona, no solo en términos de su vegetación sino también en cuanto a fauna, pues tal vegetación constituye el hábitat natural de diversas especies de aves, mamíferos y reptiles (CONAP inédito). Las erupciones en el volcán se caracterizan por explosiones relativamente regulares de moderada intensidad, que lanzan al aire lava en estado incandescente, acompañados de vapores blancos. Además se producen coladas de lava y gran cantidad de piroclastos (Lira 2005). Un rasgo volcánico muy importante del área que vale la pena mencionar es la deposición de ceniza volcánica, hecho que contribuye a la permeabilidad de los suelos en las áreas mas desarrolladas; la deposición en los recientes flujos de

basalto también ha contribuido al desarrollo vegetativo (Pereira 1990). Derivado de la constante actividad volcánica en el PNVP-LC, y de las condiciones ambientales cambiantes en el área, la presente investigación pretende determinar el estado de la vegetación, en términos de estructura, composición, y diversidad, de diferentes sucesiones originadas a partir de deposiciones de materiales volcánicos en diferentes períodos de tiempo, durante al menos los últimos cincuenta años.

Siendo uno de los objetivos de manejo en el parque el mantenimiento de los procesos naturales de orden geológico y biológico que permitan el desarrollo de investigaciones relacionadas con estos campos, se hace necesario el conocimiento de dichos procesos como base para la identificación de áreas de importancia ecológica, y así lograr la conservación de los bosques y su biodiversidad.

1.1 Objetivos del estudio

1.1.1 Objetivo General

Contribuir al conocimiento del desarrollo de la vegetación en sucesiones primarias originadas a partir de la deposición de materiales volcánicos.

1.1.2 Objetivos específicos

- Determinar el estado de la vegetación en términos de estructura, composición, y diversidad, en sitios de diferentes edades de sucesión primaria impactados por la actividad volcánica en el Parque Nacional Volcán Pacaya y Laguna de Calderas (PNVP-LC).
- Con base en la información generada proponer un modelo de la sucesión primaria en el sitio, e identificar sus implicaciones para el manejo del parque.

1.2 Hipótesis del estudio

- Los valores de estructura, composición y diversidad vegetal varían en sitios con diferentes edades en donde se desarrollan sucesiones primarias.

1.3 Justificación

Existen numerosos estudios (Castillo y Campos 1991), registros históricos, y reportes del Instituto Nacional de Sismología Vulcanología Meteorología e Hidrología (INSIVUMEH) de la actividad volcánica en el Parque Nacional Volcán Pacaya y Laguna de Calderas, que inician alrededor del año 1565. En algunos de estos estudios se estiman los daños que la actividad volcánica ha causado en los poblados ubicados dentro de los límites del Parque, especialmente de los ubicados cerca del cono volcánico. Sin embargo, las investigaciones acerca de los daños ocasionados a las comunidades vegetales asociadas al macizo volcánico son escasas y poco detalladas.

Las perturbaciones naturales por el efecto de la actividad volcánica a menudo son consideradas como factores negativos que afectan la vegetación en dichas áreas. Con el presente estudio se pretende enfocar el efecto de dichas perturbaciones como el factor que determina la variación en los patrones de comunidades vegetales que generan paisajes heterogéneos de sucesión temprana, y así lograr su representatividad ecológica en el sistema de áreas protegidas, específicamente dentro del PNVP-LC.

En este contexto, el estudio en determinadas áreas del Parque contribuirá a determinar el impacto de este fenómeno sobre la vegetación existente que ha sido afectada en diferentes períodos de tiempo por la constante actividad volcánica, y su papel en la generación y mantenimiento de la biodiversidad en el área.

2 MARCO CONCEPTUAL

2.1 Caracterización de las sucesiones

2.1.1 Sucesiones ecológicas

El término sucesión frecuentemente es utilizado para describir cambios en diferentes tipos de vegetación en escalas temporales y espaciales. En los sitios con poblaciones forestales, la sucesión es definida como el cambio directo con el tiempo de la composición de especies y fisionomía vegetal de un sitio en el cual el clima permanece efectivamente constante (Finegan 1984). Whittaker (1970) define una sucesión como el proceso de desarrollo de una comunidad, causado en diferentes grados, fuera y dentro de dicha comunidad. Muchas sucesiones implican ambas causas y sus recíprocas influencias. Varias tendencias o desarrollos progresivos implícitos se deben a procesos sucesionales. Huston y Smith (1987) definen una sucesión como un cambio secuencial en las abundancias relativas de las especies dominantes en una comunidad (con base en la biomasa). El cambio secuencial implica que las especies, o un grupo de especies, una vez dominantes, no volverán a serlo a menos que una perturbación u otro cambio ambiental intervengan. Gleason (citado por Pickett *et al* 1987) mantiene que una sucesión es un proceso de reemplazo individual, un cambio en función del individuo. Los cambios sucesionales son principalmente demográficos, y tienen relaciones complejas en el ambiente biótico y físico. Estos procesos tienen resultados significativos en la estructura y función a nivel de comunidad y ecosistema. Wiegleb y Felinks (2001) definen una sucesión como un cambio secuencial (o direccional) del número de especies, composición y estructura de la comunidad, incluyendo relaciones de dominancia, y tipos de comunidad en un sitio.

En el proceso de una sucesión ocurren cambios que no en todos los casos es lineal y pocas veces alcanza el equilibrio. La direccionalidad ocurre sólo en el sentido de que existe un cambio en las especies presentes, no en el sentido de exista una tendencia conocida a un final predecible. La sucesión puede incorporar diferentes tipos de trayectoria incluyendo la cíclica, convergente, divergente, paralela o reticulada. Las perturbaciones a menudo redireccionan o reinician las trayectorias sucesionales, conduciendo a la observación de que los puntos finales estables se

consiguen raras veces. La perturbación inicia, dirige y puede detener o redireccionar la sucesión, por lo que se dificulta conocer los patrones de las sucesiones. La amplitud del tema dificulta definirlo de manera precisa aún, a pesar de su relevancia para interpretar el cambio temporal (Walker y del Moral 2003). Ambos términos interactúan; la perturbación es un evento relativamente discreto en tiempo y espacio, que altera la estructura de una población, comunidad o estructura de un ecosistema. Una perturbación puede alterar la densidad, biomasa o distribución espacial de la biota, afectando de esta manera la disponibilidad de recursos, hecho que puede producir cambios en el ambiente físico. Al igual que la sucesión, las escalas temporales y espaciales de los componentes de interés deben ser definidos. La perturbación es definida por su frecuencia, extensión y magnitud (Walker y del Moral 2003).

2.1.2 Modelos de sucesiones

La ausencia de una teoría general sobre la sucesión ecológica obstaculiza el logro de un mayor conocimiento en la materia, crea confusión en torno a los conceptos fundamentales de la disciplina, y fomenta el diseño de modelos inadecuados. Un modelo de sucesión es una construcción conceptual para explicar patrones de las sucesiones, combinando varios mecanismos y especificando su interrelación, y las diferentes etapas de estos patrones (Pickett *et al* 1987). Para Walker y del Moral (2003) los modelos de sucesiones tentativamente explican trayectorias o eventos pasados y predicen eventos futuros, y son herramientas flexibles que pueden aplicarse a un ser dado. Hay varias maneras de definir y clasificar los modelos de sucesión, pero su clasificación es arbitraria. El acercamiento más claro es definiendo los parámetros del modelo de interés. Primero se deberán describir verbalmente los modelos que concuerdan con las características de las especies, comunidades o ecosistemas, sin asignar valores a los componentes individualmente. Posteriormente se subdividirán estos modelos verbales en modelos que se enfoquen en cambios sucesionales dirigidos por la interacción de especies (modelos autogénicos) y los que se enfoquen en una combinación de procesos autogénicos y alogénicos (modelos de procesos), para después pasar a la discusión de los modelos matemáticos donde las probabilidades pueden ser asignadas a las variables como cobertura relativa de

especies o biomasa, riqueza de especies, tasas de descomposición o distribución espacial de especies. Modelar es por lo tanto, un proceso en el que se trata de encontrar un modelo simplificado del comportamiento observado o el examen de una idea conceptual.

Para Finegan (2004) las causas o mecanismos de la sucesión han sido objeto de controversia desde el nacimiento de la ciencia ecológica. Tal controversia radica en que la duración de cualquier sucesión forestal suma varias vidas humanas, y que la mayoría de sucesiones han sido estudiadas de manera indirecta a través de la comparación de bosques de diferentes edades creciendo sobre el mismo sustrato (método de cronosecuencia). Por lo anterior, los mecanismos de sucesión han sido deducidos y no determinados directamente, a discreción de los prejuicios del deductor. El proceso basado en una interpretación formulada a inicios del siglo 20, conocido como una sucesión de relevo (SR) se fundamenta en que cada comunidad prepara el ambiente y “entrega” el sitio a la siguiente, de manera que las especies presentes no podían regenerarse y la regeneración de las especies de la comunidad siguientes era facilitada. Su mecanismo principal era la facilitación, el cambio autogénico (causado por las plantas mismas) del ambiente físico. Dicho modelo se fundamentó principalmente en observaciones de sucesiones primarias en zonas templadas y frías (Finegan 2004).

Hace aproximadamente 50 años surge una nueva interpretación de la sucesión, la cual descarta el énfasis sobre el cambio ambiental autogénico como mecanismo de facilitación de la sucesión, observándose que a menudo, plántulas de las especies de comunidades sucesionales avanzadas se encuentran creciendo al inicio de la sucesión. A partir de estas observaciones, se plantea que las diferencias ecológicas entre las especies de los diferentes gremios forestales pueden causar sucesiones, sin tomar en cuenta cambios ambientales autogénicos; si estos cambios tienen importancia, es solo con respecto a la sombra, y este factor, en lugar de facilitar la sucesión la retrasa, pues el crecimiento de las especies tolerantes es reducido o suprimido (Finegan 2004).

El modelo de sucesión de relevo es entonces reemplazado por el denominado composición florística inicial (CFI), el cual plantea la colonización del sitio al inicio de la sucesión por todas las especies que llegarán a dominar la vegetación en años posteriores. Se desarrolla una sucesión porque un grupo de especies pioneras crece

más rápidamente y alcanza la madurez antes de las especies de la etapa siguiente de sucesión, y estas especies, más rápidamente que las especies de la etapa subsiguiente, y así sucesivamente. El modelo se fundamenta en el supuesto de que las especies de una determinada etapa son menos tolerantes que las de la siguiente y no se regeneran bajo su propia sombra, razón por la cual desaparecen del sitio. A la importancia de diferentes grados de tolerancia como mecanismo de sucesión se agrega la idea de la inhibición. A menudo la radiación solar en el sotobosque de los bosques tropicales es tan deficiente, que el crecimiento de individuos de regeneración es suprimido o inhibido. Es posible que en algunas sucesiones la presencia de los árboles dominantes de una determinada etapa inhiba totalmente el crecimiento de colonizadores de otras especies, y que este efecto se mantenga hasta que la población de dominantes entre en decadencia, provocando la apertura del dosel superior.

De la evaluación de los modelos planteados con anterioridad Finegan (1984) concluye que ninguno explica todos los procesos sucesionales descritos. Señala que los diferentes mecanismos de sucesión (facilitación, inhibición y tolerancia, entre otros) son interdependientes; pueden operar simultánea o sucesivamente, y diferentes factores pueden afectar el mismo árbol en diferentes etapas de su ciclo de vida. La importancia de los diferentes factores que pueden afectar las sucesiones forestales, depende de las condiciones que se presenten en un determinado sitio. Es poco probable que la modificación del suelo por las especies pioneras facilite las sucesiones secundarias sobre suelos maduros no degradados. De la misma manera, tampoco es muy probable que las especies forestales típicas de bosques maduros sean capaces de crecer y desarrollarse normalmente en las condiciones extremas de sustrato al inicio de sucesiones primarias, o sobre suelos muy degradados. En este caso, la facilitación toma importancia, aunque sea solo al inicio de las sucesiones. La tolerancia es muy importante en todos los esquemas de sucesión, pues las especies pioneras no son tolerantes y no pueden regenerarse a la sombra, razón por la cual desaparecen del rodal (Finegan 2004). En bosques primarios, las especies tolerantes a la sombra son por lo general abundantes, debido a que la tolerancia a la sombra implica que hay muchos más lugares en el bosque donde pueden regenerarse y crecer. Por el contrario, las especies demandantes de luz pueden ser poco comunes en los mismos bosques, debido en parte a que las

intensidades lumínicas altas que requieren para la regeneración ocurren ocasionalmente (Finegan 2004).

2.1.3 Funcionamiento en las sucesiones

La teoría clásica describe el proceso de sucesión como una serie de etapas que convergen en un final o “climax”, en el cual existe una gran estabilidad. Clements (citado por Walker y del Moral 2003) propone seis procesos que conducen la sucesión: la *nudación* o *denudación*, que consiste en la creación de un área desnuda, *migración* que consiste en la llegada y establecimiento de propágulos (plantas intactas, rizomas, esporas, semillas), *écesis* con el establecimiento de organismos a un sitio, *competencia* que conlleva la interacción de las especies, y *reacción*, que es la modificación o cambio en el hábitat, producido por las especies vegetales. La última etapa es la de *estabilización* o etapa de equilibrio, la cual es el resultado de los cinco anteriores procesos (Walker y del Moral 2003). Un punto de vista más moderno considera que los procesos sucesionales operan a diferentes niveles o escalas para un lugar y tiempo dados. El ecosistema es el nivel más amplio, e incluye al clima, la vegetación representativa y la geografía. En una escala menor, el funcionamiento es a nivel de condiciones de sitio y régimen (frecuencia e intensidad) de perturbaciones. A nivel de especies, el funcionamiento sucesional se explica a través de las estrategias de dispersión, regeneración, capacidad de establecimiento y el patrón de desarrollo de cada especie. La dirección y velocidad con que ocurren los cambios en la vegetación en un espacio y tiempo determinados, son producidos y controlados por:

- Las condiciones climáticas y geográficas de la tierra que generan gran diversidad de paisajes
- El régimen de perturbaciones (frecuencia e intensidad) asociado a una región o localidad en particular que genera sustratos para sucesiones primarias y afecta periódicamente la dirección y velocidad del proceso sucesional
- El grado de adaptación de los organismos colonizadores a nivel de información genética, longevidad, procesos fisiológicos y estrategias de regeneración, en relación a las condiciones de sitio y el régimen de perturbación

- La relación entre biocenosis (seres vivos que coexisten en un lugar determinado, y las relaciones que se establecen entre ellos) y ambiente
- La competencia e interacciones entre los organismos.

En sitios perturbados por la actividad volcánica, la interacción entre biocenosis y ambiente, en los suelos producto del material volcánico, los cambios sucesionales se traducen en sustratos ricos en nutrientes, con mayor contenido de nitrógeno, fósforo y potasio, mayor contenido de humedad, disminución del pH, aumento de carbono y en suelos altamente permeables. Sin embargo, carecen de materia orgánica y algunos minerales no están disponibles en una forma soluble. Estas variaciones pueden ejercer una significativa influencia en los patrones de la sucesión vegetal (Whittaker *et al* 1989).

2.1.4 Mecanismos sucesionales

Los mecanismos que afectan la dinámica de la vegetación en el proceso de sucesión pueden ser intra (estrategias de regeneración y, capacidad de colonización, crecimiento y desarrollo), o inter (facilitación, tolerancia e inhibición) específicos.

2.1.4.1 Estrategias de regeneración, y capacidad de colonización, crecimiento y desarrollo

La sucesión es una función de las estrategias de regeneración de cada especie. El éxito del proceso para una especie específica, está determinado genéticamente y limitado por las condiciones de sitio. En los árboles dichas estrategias incluyen tolerancia a la sombra, producción y tamaño de semillas, dispersión de las mismas, tasa de crecimiento y longevidad, resistencia a plagas y enfermedades, producción de biomasa, y requerimientos nutricionales. Las condiciones de sitio que regulan la regeneración son la disponibilidad de nutrientes y luz. La colonización de una especie en un ecosistema depende de la cercanía de la especie al sitio, las condiciones de éste, el régimen de perturbación y la eficacia de la especie para colonizarlo (Tilman 1993).

2.1.4.2 Facilitación, tolerancia e inhibición

Todas las plantas tienen requerimientos de luz, nutrientes, agua y espacio, los cuales difieren de una especie a otra, y difiere durante la vida de cada especie. En la

facilitación las especies de las primeras etapas de la sucesión modifican el ambiente a favor de las especies de las etapas posteriores, ya sea enriqueciendo el suelo, disminuyendo el estrés del medio o por cambios estructurales. La tolerancia se refiere a situaciones en las que las especies iniciales modifican el medio, pero estos cambios tienen pequeños o ningún efecto en el establecimiento y crecimiento de etapas posteriores. A menudo el término se relaciona con la capacidad de tolerar bajos niveles de recursos. La inhibición consiste en el efecto negativo de una especie sobre otra. La especie inhibidora detiene o disminuye el cambio sucesional, obstaculizando el establecimiento de especies de la siguiente etapa de la sucesión (Walker y del Moral 2003).

2.1.5 Sucesiones primarias

El término sucesión frecuentemente es utilizado para describir cambios en diferentes tipos de vegetación en escalas temporales y espaciales. En los sitios con poblaciones forestales, la sucesión es definida como el cambio directo con el tiempo de la composición de especies y fisionomía vegetal de un sitio en el cual el clima permanece efectivamente constante (Finegan 1984). Whittaker (1970) define una sucesión como el proceso de desarrollo de una comunidad, causado en diferentes grados, fuera y dentro de dicha comunidad. Muchas sucesiones implican ambas causas y sus recíprocas influencias. Varias tendencias o desarrollos progresivos implícitos se deben a procesos sucesionales. En el caso de las sucesiones primarias, la vegetación se desarrolla en sustratos recién formados o recién expuestos sin legado biológico y baja fertilidad, especialmente en sustratos bajos en nitrógeno. La sucesión implica cambios en la composición de especies, densidad y cobertura de la vegetación, riqueza y diversidad, y normalmente implican un reemplazo gradual y sucesivo de especies, incluyendo las del dosel. En una sucesión primaria el legado biológico es reducido o no existe, lo que se traduce en sustratos sin plantas, animales o microbios del suelo sobrevivientes (Elias y Dias 2004).

Existen vacíos de información acerca de las interacciones iniciales en el proceso de sucesión, específicamente en el subsecuente desarrollo de la vegetación y composición de comunidades vegetales. Entre las interacciones bióticas que ejercen

influencia sobre el desarrollo sucesional se pueden mencionar la facilitación, tolerancia e inhibición entre otras. La facilitación puede ocurrir por varios mecanismos, incluyendo los recursos y la modificación del sustrato, y la protección contra organismos herbívoros. En sucesiones primarias las plantas colonizadoras facilitan el crecimiento de otras plantas que se establecen subsecuentemente, mejorando el sustrato durante la colonización por medio de plantas fijadoras de nitrógeno, o mejorando la fertilidad y materia orgánica. La inhibición es causada por la competencia (nutrientes y luz) por la vegetación residente. Ambas interacciones (facilitación e inhibición) a menudo ocurren de una manera simultánea durante la sucesión, y se presume que el balance de estos procesos es un factor determinante en la composición vegetal subsecuente (Bellingham *et al* 2001).

Elias y Dias (2004) definen una sucesión primaria como el desarrollo de vegetación en sustratos recién formados o recién expuestos sin legado biológico y baja fertilidad, especialmente en sustratos bajos en nitrógeno. La sucesión implica cambios en la composición de especies, densidad y cobertura de la vegetación, riqueza y diversidad de especies, y normalmente implican un reemplazo gradual y sucesivo de especies, incluyendo las del dosel. En una sucesión primaria el legado biológico es reducido o no existe, lo que se traduce en sustratos sin plantas, animales o microbios del suelo sobrevivientes. En el proceso de sucesiones primarias el desarrollo del ecosistema se realiza en superficies estériles donde severas perturbaciones han removido la mayoría de los vestigios de la actividad biológica, e incluye el desarrollo de sistemas complejos de componentes bióticos y abióticos (no biológicos) (Walker y del Moral 2003).

La sucesión primaria inicia cuando las plantas, animales y microbios colonizan nuevas superficies. El proceso está influenciado por las condiciones locales, contexto e historia del lugar. La sucesión secundaria inicia cuando un legado biológico continúa a una perturbación inicial. La sucesión primaria no es fácil de diferenciar de la secundaria, pero son puntos en un *continuum* para el desarrollo de un ecosistema en sustratos estériles (lava) o sustratos casi estériles (morrenas glaciares) que evolucionan en suelos bien establecidos, seguidos en muchos casos por el fuego y claros en el bosque (aprovechamiento o conversión a agricultura). La sucesión secundaria en sustratos bajos en nutrientes puede ser muy parecida a la

sucesión primaria en sustratos fértiles. Diferentes perturbaciones pueden tener resultados similares. Cuando surge la sucesión como resultado de la combinación de varias perturbaciones, a menudo interactuando, el conocimiento del régimen de perturbación es esencial.

Una sucesión autogénica ocurre cuando el mecanismo que conduce el cambio en las especies se deriva de un organismo dentro de la comunidad (pe competencia). La sucesión alogénica ocurre cuando factores abióticos (generalmente fuera del sistema) conducen el cambio en la especie (pe sedimentos de un deslave, deposición de ceniza volcánica). El cambio en las especies en las primeras etapas de la sucesión primaria se debe principalmente a mecanismos alogénicos, pero internos, los mecanismos autogénicos adquieren importancia en la medida que la sucesión avanza (Walker y del Moral 2003). El estudio de la sucesión forestal se dificulta debido a la longevidad del organismo. Las descripciones de las sucesiones son usualmente deducidas a partir de estudios de la vegetación en sitios adyacentes de diferentes edades, lo que hace necesario asumir que los sitios difieren solamente en edad, y no en tipo de suelo, historia climática, perturbaciones pasadas o introducción de plagas. Aunque a menudo la validez de estos supuestos no está bien fundamentada, los estudios descriptivos de campo pocas veces proporcionan suficiente información de los mecanismos de sucesión, los cuales permanecen hipotéticos (Finegan 1984).

Los eventos de perturbación varían en intensidad, tamaño y frecuencia. Los procesos sucesionales que ocurren después de una perturbación poco frecuente difieren con los de las perturbaciones de mayor magnitud en cuanto a la variabilidad espacial, pues a menudo conducen hacia modelos sucesionales heterogéneos de los organismos sobrevivientes. Estos organismos dan la pauta de muchos de los modelos sucesionales iniciales en grandes perturbaciones, en donde las oportunidades de dispersión de las semillas en medio de la perturbación, son limitadas. Las definiciones de los componentes de un régimen de perturbación, especialmente en las grandes, infrecuentes y de gran intensidad se presentan en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Componentes de un régimen de perturbación en sucesos grandes, infrecuentes y de gran intensidad.

| TÉRMINO | DEFINICIÓN |
|----------------|--|
| Frecuencia | Promedio de eventos en un período de tiempo, o fracción de eventos por año; el tiempo intermedio entre perturbaciones se obtiene de la frecuencia inversa. |
| Tamaño | Área perturbada, que puede expresarse como área media por evento. |
| Intensidad | Energía física del evento por área por tiempo (<i>pe</i> el calor liberado por área por un período de tiempo provocado por el fuego, o velocidad del viento en tormentas); características de la perturbación, más que el efecto ecológico. |
| Severidad | Efecto del evento de la perturbación en el organismo, comunidad o ecosistema; estrechamente relacionado con la intensidad, pues las perturbaciones más intensas generalmente son más severas. |
| Residuos | Organismos o propágulos que sobreviven al evento de las perturbaciones; también se refiere al legado biológico. Los residuos son medidos por su severidad, de la misma manera (al menos en una perturbación) que un índice de intensidad. |

Fuente: Turner *et al* (1998).

Turner *et al* (1998) proponen que la tendencia en una sucesión con distancias mayores de los sitios semilleros cuando una perturbación es suficientemente amplia presenta las siguientes características:

- Menor densidad inicial de organismos
- Los procesos en los que los parches regenerados actúan como focos para colonizaciones adicionales y se expanden, serán mas importantes
- La clasificación competitiva será de menor importancia, de acuerdo a la posibilidad de su llegada en determinación de la composición de la comunidad
- La composición de la comunidad será inicialmente menos predecible
- La tasa de recuperación de la composición de la comunidad será más lenta.

La predicción de una sucesión derivada de una perturbación amplia que no considera contingencias como la abundancia, tipos, y la distribución espacial de los residuos, y la distancia de la fuente semillera probablemente no será exitosa para grandes extensiones del paisaje. La definición de una perturbación como devastadora o no devastadora, depende de la interacción entre la magnitud espacial del área perturbada y la capacidad de dispersión de las especies de interés. De la misma manera, la frecuencia de la perturbación puede ser clasificada de acuerdo con algunas medidas de tiempo, o edad de la primera reproducción (Paine *et al* 1998). Las erupciones volcánicas están estrechamente ligadas al concepto de perturbación, ya sea creando nuevos paisajes e iniciando procesos de sucesiones primarias, o

alterando las existentes por medio de caídas de arena, materiales piroclásticos u otros materiales. El resultado final del proceso de recuperación/regeneración es predecible (Paine *et al* 1998). Este tipo de fenómeno natural es uno de los que causan mayores perturbaciones, o perturbaciones extremas sobre la tierra. Estas se extienden por todo el mundo generalmente, pero no están exclusivamente asociadas con las zonas de subducción de la corteza terrestre. De los 3,000 volcanes que se consideran activos, entre 60 y 70 erupcionan anualmente, afectando directamente 500 millones de personas. Las superficies volcánicas son tan extremas porque inician con una ausencia absoluta de nitrógeno o materia orgánica. Sin embargo, muchos otros minerales como calcio, hierro, manganeso, potasio y fósforo están presentes, los cuales con adiciones adecuadas de nitrógeno, fósforo y humedad, pueden desarrollar suelos ricos en nutrientes (Walker y del Moral 2003).

Existen estudios de perturbaciones devastadoras provocadas por incendios, huracanes, tornados, erupciones volcánicas e inundaciones, en términos de los procesos físicos que involucran, el daño de los modelos que crean en paisajes con cobertura forestal, y los impactos potenciales que estos modelos causan en el desarrollo forestal subsecuente.

El modelo del paisaje resultante está controlado por las interacciones entre la perturbación específica, el ambiente abiótico (especialmente la topografía), la composición y estructura de la vegetación existente al momento de la perturbación. Las diferentes naturalezas de estas interacciones ocasionan modelos espaciales y temporales diferentes, y demandan que los ecologistas aumenten el conocimiento de las características físicas de los procesos de perturbación (Foster *et al* 1998).

Los incendios e inundaciones pueden ocurrir durante períodos prolongados de tiempo, mientras que las erupciones volcánicas y eventos provocados por el viento a menudo tienen duraciones de pocas horas o días. Los tornados e inundaciones producen modelos lineales con picos, pero los incendios, erupciones volcánicas y huracanes pueden afectar áreas más amplias, a menudo con transiciones graduales de intensidad de perturbación. En todos los casos, la evidencia sugiere que las grandes perturbaciones infrecuentes generan legados duraderos en la estructura física y biológica que influencia los procesos ecosistémicos por décadas o siglos (Foster *et al* 1998).

Las islas Krakatau, en Indonesia, fueron afectadas por erupciones volcánicas excepcionalmente destructivas en 1883; se produjeron una serie de tsunamis, y dos tercios de las islas desaparecieron. Las tres islas fueron totalmente descubiertas de la vegetación. Un año más tarde de la catástrofe la única forma de vida encontrada en el área por los científicos fue una araña. Los primeros signos de vida vegetal fueron encontrados 16 meses más tarde. El potencial de las islas como un experimento natural en la eficiencia de dispersión y restauración de ecosistemas fue evidente desde hace mucho tiempo y desde entonces el desarrollo de la vegetación y la flora han sido monitoreados. A partir de la erupción de 1883, una serie de erupciones han ocurrido, lo que ha permitido a los científicos estudiar sucesiones primarias de vegetación, perturbaciones crónicas, cambios en la biodiversidad, y dinámicas ecológicas entre otras (Whittaker *et al* 1999). La erupción del Mount St. Helens (Washington) de 1980 ha permitido estudiar las comunidades. Sucesiones primarias y secundarias han sido estudiadas por medio de parcelas permanentes para monitorear la riqueza de especies, cobertura y sus similitudes, y han permitido concluir que la vegetación cambia más rápidamente en seguida del impacto, y a medida que pasa el tiempo se va volviendo más lenta. De cada comunidad se ha podido estudiar la estructura única, secuencias de desarrollo y las dinámicas de poblaciones locales (del Moral 1985).

En el caso del Volcán Usu (Japón), erupciones ocurridas en 1977 y 1978 también han permitido monitorear la vegetación en sucesiones primarias. De los estudios realizados se ha podido concluir que en este caso, el establecimiento de las semillas fue restringido por la erosión del suelo. La micro topografía, reflejada en la distribución de partículas en la superficie controlan el modelo del establecimiento de las semillas, y que el aspecto de los nutrientes pasa a un segundo plano. Además, los herbívoros a menudo influyen los modelos de crecimiento de las plantas y estructura de comunidades en las primeras etapas de sucesión (Haruki y Tsuyuzaki 2001).

2.1.6 Las sucesiones ecológicas en la diversidad de paisajes

Los factores que mantienen la biodiversidad en un hábitat son similares a los que conducen las dinámicas sucesionales. Las perturbaciones que provocan sucesiones producen grandes impactos en la biodiversidad. El número de especies que coexisten en un hábitat depende del número de especies que tienen disyuntivas apropiadas respecto a las condiciones ambientales específicas de dicho hábitat (Tilman 1993).

En paisajes fragmentados la falta de propágulos puede reducir la tasa de recuperación del bosque, y puede resultar en paisajes dominados por una vegetación de escasa diversidad o una regresión a las primeras etapas de sucesión. La colonización puede estar potencialmente limitada por la escasez de semilla, ocasionada por limitaciones de polen en poblaciones vegetales de baja densidad, grandes distancias a las fuentes semilleras, ausencia de organismos o sitios dispersores de semilla, o una tasa alta de mortalidad después de la dispersión. Estas limitaciones en el proceso de colonización vegetal pueden determinar potencialmente la composición de especies, los tipos de desarrollo vegetativo, y diferentes procesos en los ecosistemas (McClanahan y Wolfe 1993).

Las limitaciones en el reclutamiento y colonización son muy importantes en paisajes fragmentados en los cuales los parches de bosque son pequeños, las distancias hacia las fuentes semilleras son largas, y el banco de semillas es inexistente, como en el caso de las sucesiones primarias. La información biológica (biodiversidad) es la causa principal de la sucesión ecológica y su dispersión vincula la dependencia espacial, mientras que su introducción y desarrollo son procesos temporalmente dependientes (McClanahan y Wolfe 1993).

La reducción de hábitats apropiados o convenientes genera paisajes heterogéneos compuestos por parches de hábitat de diferentes calidades que encajan en matrices hostiles. Usualmente este proceso resulta en la pérdida de hábitat y efectos de fragmentación, y consecuentemente en pérdida de hábitats originales, lo que se traduce en cambios en la composición del paisaje. Dichos cambios causan una pérdida de individuos y efectos de fragmentación como efectos adicionales resultantes de la composición del hábitat (Wiegand *et al* 2005). Se presume que

varios factores contribuyen a la coexistencia de especies y en mantener una "historia" de diversidad en comunidades vegetales. Esto incluye la especialización en requerimientos de regeneración y las interacciones bióticas entre especies, y la importancia de la posibilidad de acontecimientos aunados a las limitaciones de reclutamiento de las comunidades (Dalling y Hubbell 2002).

Estudios realizados en diferentes bosques fragmentados de la Florida (McClanaham y Wolfe 1993) sugieren que la sucesión ecológica puede ser obstaculizada por la falta de semillas pero que la abundancia de deposición de semillas y la diversidad de las plantas dispersadas puede aumentar por diferentes factores tales como aves, y mecanismos que facilitan la dispersión de la semilla entre otros.

3 MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Descripción del área de estudio

3.1.1 Localización y aspectos biofísicos

Debido a que la información existente del área es escasa, la descripción del área de estudio se basa principalmente en la información que se encuentra en el diagnóstico del Parque realizado por Castro (1998).

El volcán Pacaya, al igual que la mayoría de conos volcánicos en Guatemala, fue declarado como zona de veda en 1956, para posteriormente ser declarado en el año de 1963 como Parque Nacional el Volcán de Pacaya y la Laguna Calderas. A partir de 1974 se han venido elaborando propuestas de planes de manejo, diagnósticos y planes de ordenamiento en el área del parque. En 1998 se elaboró un diagnóstico y una propuesta de Plan de Manejo para el Parque, en el cual se definen los programas de manejo que deberán ser ejecutados en el área, en el que los objetivos para el manejo y desarrollo en el área son entre otros:

- Proteger y manejar los rasgos geomorfológicos y la biodiversidad del volcán Pacaya
- Proporcionar servicios de educación ambiental e interpretación sobre los recursos del monumento
- Manejar adecuadamente el área mediante técnicas que conserven y protejan suelo y el agua
- Promover actividades de asistencia técnica
- Fomentar el estudio y la investigación sobre los recursos naturales del área
- Fomentar la recuperación de áreas degradadas
- Contribuir a desarrollar modelos de manejo sostenible

A pesar de que existen propuestas de planes de manejo y zonificación en el área, las poblaciones asentadas dentro del parque pueden afectar de alguna manera el desarrollo de la vegetación por la práctica de actividades agrícolas y ganaderas, las cuales se traducen en disminución del área con bosque, y/o por el uso de la madera para leña.

El Parque Nacional Volcán Pacaya y Laguna de Calderas (PNVP-LC) se encuentra ubicado entre los Municipios de Amatitlán y Villa Canales, ambos jurisdicción del departamento de Guatemala, y el municipio de San Vicente Pacaya, jurisdicción del departamento de Escuintla, tal y como se muestra en la Figura 1.

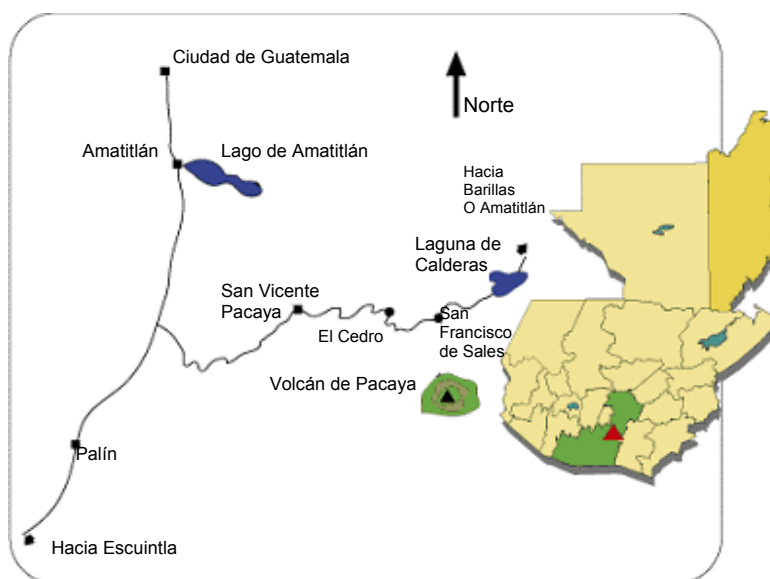


Figura 1. Localización geográfica del PNVP-LC.

Según el Instituto Nacional de Bosques (INAB), administrador del área, actualmente el parque cuenta con un área delimitada de aproximadamente 4,390 hectáreas. La delimitación definitiva del área se encuentra en proceso de elaboración por parte de las entidades administradoras, y quedará definida al momento de ser aprobado el Plan Maestro del PNVP-LC.

El Volcán Pacaya alcanza una altura de 2,552 metros sobre el nivel del mar, y forma parte del anillo sur de la caldera de Amatitlán. La elevación de su base aproximadamente es de 1,600 metros. El Parque está formado por el Volcán Pacaya y flujos de lava de erupciones ocurridas en diferentes períodos de tiempo, y la Laguna de Calderas (Castro 1998). Se ubica dentro de la cuenca del río María Linda y no posee ninguna corriente hídrica permanente, solamente las temporales que son formadas durante la ocurrencia de precipitaciones, y disminuyen o aumentan su caudal, con base en la intensidad de las mismas (Pereira 1990). De acuerdo a la

clasificación de Zonas de Vida de Holdridge (1982) el área del Parque se encuentra ubicada en la zona de vida denominada Bosque húmedo Sub tropical (templado). La precipitación pluvial, es mayor durante los meses de junio a septiembre, y alcanza un promedio de 2,000 mm/año. Los meses que tienen poca o ninguna precipitación son de diciembre a marzo. El promedio anual de la humedad relativa es de 80%. El área se considera como una zona climatológica Sub-Tropical. Los datos obtenidos de la estación meteorológica tipo "B" ubicada en la aldea de San José Calderas reportan una temperatura media de 17.5° C, precipitación anual de 1309 mm, y evapotranspiración de 1240mm (Pereira 1990). Los terrenos correspondientes a esta región son de relieve ondulado, accidentado y escarpado. La vegetación característica del área esta constituida por bosques de *Pinus oocarpa* y *Quercus* spp (Fitzpatrick 1975, citado por Castro 1998). Según la clasificación de WWF (World Wide Fund for Nature), el área de estudio pertenece a la ecoregión "*Bosques mesoamericanos de pino-encino*". Esta se encuentra ubicada en la ecozona del Neotrópico, y se diferencia de la del Neártico por su flora y fauna debido a su prolongada separación con el continente norteamericano. Dicha ecoregión se extiende desde México, Guatemala, atravesando El Salvador, Honduras y Nicaragua (WWF 2004). Un rasgo volcánico importante del área que vale la pena mencionar es la deposición de ceniza volcánica. Esto contribuye a la permeabilidad de los suelos en las áreas mas desarrolladas; la deposición de flujos de basalto ha ayudado al desarrollo de diferentes tipos vegetativos (Pereira 1990).

Con base en el estudio a nivel de reconocimiento de los suelos de la República de Guatemala efectuado por Simmons *et al* (1959), los suelos corresponden a la serie Alotenango (Al), cuyo material madre es ceniza volcánica (máfica) color oscuro. El suelo superficial es de color café oscuro a café muy oscuro, con textura franco arenosa, de consistencia suelta, espesor de 25 a 40 centímetros, y pH de 6 a 6.5. El sub suelo es de color café grisáceo oscuro, también de consistencia suelta, pero con espesor aproximado de 40 a 50 cm. El declive dominante es de 12 a 40%, con drenaje a través del suelo muy rápido. Los suelos presentan alto peligro de erosión, con fertilidad natural regular. En el área también se identificaron las series: Pacaya, que ocupan relieves moderadamente inclinados a altitudes medianas al sur de Guatemala; y, Cimas volcánicas, que consisten en ceniza volcánica o escoria máfica

típica sin modificar y suelta. Ocupan pendientes inclinadas (65%), cortadas por barrancos profundos de laderas muy inclinadas (Simmons *et al* 1959). Debido a la variabilidad del uso de los suelos, su desarrollo, y actividad geológica, entre otros, una alta variedad de tipos vegetativos se presentan en el área. Aproximadamente el 20% del área del Parque esta cultivada de café y maíz (Pereira 1990). Dentro del Parque se encuentra una diversidad muy amplia de tipos vegetativos sucesionales, provocados por las periódicas erupciones del volcán, las cuales la han destruido en varias áreas, causando una reversión a la etapa primaria de sucesión (Fitzpatrick 1975, citado por Castro 1998). La destrucción antropogénica de la vegetación natural en la región también ha afectado profundamente la biodiversidad del área (CONAP inédito).

3.1.2 Acontecimientos geológicos del volcán Pacaya

3.1.2.1 Generalidades

El Volcán Pacaya se encuentra dentro de la región fisiográfica Pendiente Volcánica del Pacífico. Es parte de una zona de historia tectónica reciente, cuya actividad geológica está asociada con las fallas geológicas paralelas a la zona costera, a lo largo de las laderas del costado sur de la cadena volcánica. La geología en el área del Parque es exclusivamente volcánica del período Cuaternario (Atlas Nacional de Guatemala 1972). La micro cuenca de la Laguna de Calderas, también dentro del Parque, se ubica a unos cuantos metros del volcán; su forma presenta claros indicios de ser el resultado de actividades volcánicas ocurridas siglos atrás. Este volcán está constituido por una serie de relieves superpuestos (cráteres, conos, domos) que en total suman 14, espigas volcánicas, calderas, y flujos de lava, entre otros, cuya formación ocurrió en distintos momentos. Se conformó a través del apilamiento de materiales piroclásticos, intercalados con coladas de lava (Castro 1998). Visto en conjunto, el macizo esta compuesto por los siguientes rasgos sobresalientes:

- El Cono Volcánico, activo desde 1961 y llamado McKenney, que actualmente emite gas y vapor, tiene un cráter por el cual han salido flujos de lava durante la actividad volcánica.
- Formaciones inactivas, tales como el Cerro Grande, Cerro Chiquito y Cerro Chino, que a su vez están montadas sobre un relieve volcánico más antiguo.

- Fumarolas y sulfataras, ricas en materiales arcillosos, y las cuales aparecen en el propio cono y en la franja a lo largo de la falla del Cerro Hoja de Queso.

La Laguna de Calderas (geológicamente reciente), formada en el fondo de una caldera; mide alrededor de 32.40 hectáreas, y constituye la única fuente de agua en el área del Parque (Castro 1998).

3.1.2.2 Cono ancestral

El remanente del cono ancestral del volcán se localiza en lo que hoy corresponde al Cerro Hoja de Queso. Los Productos volcánicos esparcidos en los riscos arriba de la Laguna de Calderas y depósitos de pómez en la ladera Norte del Cerro Hoja de Queso, manifiestan que este era la localidad de una chimenea mayor. La actividad ancestral culmina con erupciones de pómez dacítica provocando el derrumbe de la mayor porción del cono, dejando al descubierto la caldera del volcán (Castro 1998).

3.1.2.3 Vulcanismo intermedio

La actividad más significativa en esta etapa la constituye la presencia de flujo basáltico y erupciones de pómez dacítica. Existe un mínimo de 14 domos en el área del complejo del Pacaya. El domo más grande del complejo corresponde al Cerro Grande que es la parte más alta dentro de la cuenca de la Laguna (Castro 1998).

3.1.2.4 Vulcanismo moderno

La etapa eruptiva más reciente se inició con la erupción de lava basáltica y piroclastos, poco antes de la terminación de Cerro Grande. Las erupciones originaron varias chimeneas. El flujo de lava más antiguo se encuentra al Sur del Pacaya; la configuración indica una chimenea ahora cubierta por el Cerro Grande. Dos flujos pequeños se extienden al Norte desde otras chimeneas en Cerro Chiquito cerca del área de La Meseta; uno formó una presa impidiendo la salida de agua de la caldera existente, originando la formación de la laguna (Castro 1998).

En 1961 el Volcán Pacaya erupcionó después de un período de inactividad de 80 años aproximadamente. En 1962 empezó a derrumbarse una porción de la ladera oeste del cono, formando así el cráter o "boca". A partir de 1965 se inició el apareamiento de lava incandescente en el cráter; desde ese tiempo la actividad ha continuado casi constantemente. El vulcanismo alterna generalmente con actividad explosiva del tipo "Estromboleano" a períodos largos de actividad ligera del tipo "Vulcaniano"

(Fitzpatrick 1975, citado por Castro 1998). Desde hace 42 años, hasta la presente fecha, el Volcán Pacaya ha mantenido una constante actividad. A pesar de que en el sitio representativo de la erupción del año 2000 del presente estudio la vegetación no fue totalmente destruida, las dos últimas erupciones consideradas entre las más fuertes de la historia, sucedieron, los días 16 de enero y el 29 de febrero de este mismo año.

3.1.3 Ocurrencia de fenómenos excepcionales y erupciones objeto del presente estudio

3.1.3.1 Generalidades

La actividad volcánica del Volcán Pacaya ha formado más de 80 kilómetros cúbicos de roca densa, a través de las 16 grandes erupciones. Otros fenómenos naturales de ocurrencia dentro del parque son las actividades geotérmicas naturales que se desarrollan a través de fumarolas y solfataras (tipo de fumarola que expulsa gases característicamente sulfurosos) tanto en los depósitos de lava recientes como en formaciones geomorfológicas antiguas (Castro 1998). Si bien es cierto que existen registros de la constante actividad volcánica reciente, la información de cada una de ellas no es lo suficientemente detallada en cuanto al total de área afectada y su cobertura. Además, dicha información se enfoca principalmente en los daños que la actividad ha causado a la agricultura y poblaciones cercanas al cono en las diferentes erupciones. De las principales actividades ocurridas a partir del período de reposo se seleccionaron tres, las cuales dieron origen a los sitios de estudio seleccionados, por lo que se describen a continuación.

3.1.3.2 Erupción de 1965

Luego de un período de reposo de la actividad volcánica, en los meses de agosto y diciembre de 1965 se produjo una colada de lava relativamente viscosa que se deslizó nuevamente sobre las laderas al sureste del volcán. En este año hubo constante actividad eruptiva durante los meses de enero, mayo, junio y julio, principalmente flujos de lava que afectaron bosques. Además se produjo actividad fumarólica y el crecimiento de un cono de escoria dentro del hundimiento mencionado anteriormente. El ensanchamiento del foco eruptivo provocó el

incremento de explosiones y lava (INSIVUMEH 2000). A pesar de que no se encontró información escrita de que el área representativa en la que se establecieron parcelas temporales de muestreo (Cerro Grande) corresponda a este año de deposición del material volcánico, pobladores y técnicos forestales del área confirmaron la destrucción total de la vegetación.

3.1.3.3 Erupción de 1987

En el período de 1983-1991 la actividad volcánica provocó la caída de materiales volcánicos en diferentes comunidades del Parque. En 1987 la actividad fué principalmente de tipo estromboliana, caracterizada por explosiones ocasionales y erupciones con flujos de lava, además de la formación de columnas de ceniza de alrededor de 8 km de altura. En la actividad de este año (el 21 y 25 de enero) flujos de escoria y ceniza volcánica afectaron entre otros, el Cerro Chino, sitio en el que se establecieron las parcelas temporales de muestreo, y que fue tomado como área representativa para este año de actividad volcánica en el presente estudio. A pesar de que no existen estudios del daño ocasionado a la vegetación por la actividad volcánica en este año específicamente en este sitio, en boletines de la actividad volcánica se menciona que en este año flujos de lava corrieron en esa dirección (INSIVUMEH 2004).

3.1.3.4 Erupción del 2000

En este año la actividad inició en el mes de enero con la erupción de un flujo incandescente de lava acompañado de nubes ardientes que alcanzaron la base del cono. Se produjo la deposición de escoria basáltica hasta casi 7 km de distancia, y una nube oscura de ceniza muy fina dificultó la visibilidad y tránsito en carreteras relativamente cercanas al Parque. En el mes de agosto se produjeron erupciones con columnas de entre 600 y 2,000 m de altura, con caídas de ceniza en la montaña Las Granadillas, sitio utilizado en el presente estudio como representativo de la deposición de material volcánico en este año, en el cual se establecieron las parcelas temporales de muestreo. En este mismo mes la parte superior del volcán creció aproximadamente 7 m, y en repetidas ocasiones las constantes explosiones aportaron gases, los cuales con las erupciones y columnas produjeron una lluvia ácida que volvió a dañar el pasto en el área. En los documentos encontrados que

hacen referencia a la erupción de este año, no se menciona el efecto de la actividad en el bosque. Una nueva erupción estromboleana con pequeñas explosiones produjo una columna de partículas finas de 1,500 m de altura y caída de ceniza que alcanzó varios municipios cercanos y el sur de la Ciudad Capital. Los daños ocasionados en esta oportunidad por la actividad volcánica fueron básicamente por la deposición de moderadas cantidades de ceniza muy fina (INSIVUMEH 2004).

3.2 Caracterización de la vegetación en estado de sucesión primaria

La metodología se dividió en 3 fases o etapas. La primera de éstas se enfocó en la identificación y selección de los sitios en los que se realizó el estudio. En una segunda fase se establecieron las unidades muestrales en las áreas seleccionadas y se colectó información sobre la vegetación. En la tercera fase, se analizó la información obtenida en el campo.

3.2.1 Fase I

3.2.1.1 Selección de sitios de estudio

Se realizó una recopilación de la información disponible de los registros históricos de la actividad volcánica del Volcán Pacaya en el Instituto Nacional de Vulcanología, Meteorología e Hidrología (INSIVUMEH) y otras fuentes de información disponibles tales como bibliotecas y centros de documentación. Además se adquirió la hoja cartográfica de la zona (No. 2059 II) a escala 1:50,000 en el Instituto Geográfico Nacional (IGN). El Ing. Agrónomo Estuardo Lira facilitó la Imagen Landsat orthorectificada del año 2003.

También se realizaron entrevistas personales a los pobladores, técnicos forestales y administradores del área para identificar por orden histórico, la ubicación aproximada de las áreas de deposición del material volcánico en el Parque. Según la información proporcionada por técnicos forestales del Parque y estudios de la vegetación del área, actualmente se tienen identificados al menos tres sitios en los que se evidencia la deposición de material volcánico de diferentes eventos eruptivos en diferentes fechas. Los de mayor intensidad, que se presume ocasionaron mayores daños a la vegetación, ocurrieron en 1965, 1987 y 2000, mismos que fueron considerados para

el presente estudio (sección 3.1.3). Además se identificó un sitio que por la topografía del área (hecho que dificulta el acceso) aparenta ser poco perturbado por actividades antropogénicas (cosecha de madera por ejemplo), y que no ha sido impactado por la actividad volcánica al menos en los últimos 100 años. Este último sitio se tomó como referencia de áreas no perturbadas para las comparaciones entre sitios. En la actualidad el volcán se encuentra en constante actividad eruptiva, hecho que se consideró al momento de seleccionar el sitio de referencia. Los sitios para realizar el estudio se seleccionaron con base en los siguientes criterios:

- Año de ocurrencia de la última deposición de materiales volcánicos. Se pretendió abarcar sitios cuyos años de deposición comprendan el período 1965-2000.
- Áreas grandes adecuadas para comparaciones.
- Áreas seleccionadas con poca/sin evidencia de impactos antropogénicos como cosecha de madera e incendios, entre otros.

3.2.1.2 Ubicación geográfica de las parcelas

Tomando como base la imagen Landsat 2003, y con el apoyo de material cartográfico a escala 1:50,000 del área, por medio del programa ArcView GIS 3.3 se ubicaron los puntos de muestreo para contar con una representación gráfica de las áreas identificadas para realizar el estudio.

A partir de la selección de los sitios para la ubicación de las parcelas temporales de muestreo, de acuerdo a los criterios planteados en la Fase I del presente trabajo (ver sección 3.2.1), se ubicaron los puntos de muestreo en la imagen Landsat 2003 (Figura 2) tomando diferentes puntos de referencia. En el Cuadro 2 se muestra la ubicación de las parcelas temporales de muestreo de cada uno de los tratamientos.

Cuadro 2. Ubicación geográfica y referencia de las parcelas temporales de muestreo establecidas en el PNVP-LC.

| SITIO | AÑO DE DEPOSICIÓN DEL MATERIAL VOLCÁNICO | REFERENCIA | ALTITUD PROMEDIO (msnm) |
|-------|--|------------------------|-------------------------|
| 1 | 1965 | Cerro Grande | 2200 |
| 2 | 1987 | Cerro Chino | 2165 |
| 3 | 2000 | Las Granadillas | 2085 |
| 4 | Testigo | San Francisco de Sales | 2185 |



Figura 2. Mapa de ubicación de las parcelas de muestreo en sitios identificados de acuerdo al año de deposición de material volcánico, y sitio de referencia en la imagen Landsat 2003.

3.2.2 Fase II

3.2.2.1 Diseño de muestreo y toma de datos

Se consideró un área de bosque primario no afectado, al menos durante los últimos 100 años por la actividad volcánica, y otras tres áreas que fueron afectadas por la actividad volcánica en diferentes años (1965, 1987 y 2000). Las áreas, como ya se especificó, fueron identificadas en la Fase I del presente trabajo, y serán referidas en adelante como “los tratamientos”. En cada uno de los tratamientos se establecieron tres transectos, separados entre sí por una distancia de 100 metros aproximadamente. Se realizó un reconocimiento rápido de la vegetación en los diferentes sitios seleccionados, y se instalaron en cada transecto un juego de parcelas temporales para evaluar la vegetación, separadas entre sí por una distancia de 50 m aproximadamente. De esta forma se instalaron en cada uno de los transectos tres parcelas de 20 m x 20 m, y dentro de estas parcelas se colocaron en forma anidada, una subparcela de 10 m x 10 m, dos de 5 m x 5 m, y dos de 2 m x 2 m. Las parcelas temporales de medición fueron marcadas con cintas de plástico rojo y amarillo para facilitar la ubicación de la vegetación a medir dentro de las mismas. Cada transecto en cada uno de los tratamientos se tomó como una repetición (unidad muestral), teniéndose tres réplicas por tratamiento. Las parcelas fueron georeferenciadas con un GPS para poder ubicarlas en la imagen Landsat del año 2003. Para cada tamaño de parcela se evaluó un tamaño de vegetación específico, según una escala adaptada de Camacho (2000). De esta manera, en las parcelas de 20 m x 20 m se evaluó la vegetación fustal; en las de 10 m x 10 m los latizales altos; en las de 5 m x 5 m los latizales bajos, y en las de 2 m x 2 m los brinzales. En el Cuadro 3 se describen los tamaños de vegetación evaluados.

Cuadro 3. Categorías de las etapas de desarrollo de los individuos evaluados.

| CATEGORÍA DE TAMAÑO | CARACTERÍSTICAS | TAMAÑO DE PARCELA DE EVALUACIÓN |
|---------------------|----------------------------------|---------------------------------|
| Brinzal | 0.3 m \geq altura < 1.5 m | 2 m x 2 m |
| Latizal bajo | Altura \geq 1.5 m y dap < 5 cm | 5 m x 5 m |
| Latizal alto | 5 cm \geq 9.9 cm de dap | 10 m x 10 m |
| Fustal | \geq 10 cm de dap | 20 m x 20 m |

Fuente: Camacho (2000).

3.2.2.2 Atributos y variables medidos en las parcelas

En cada parcela se registró el número de individuos enraizado dentro, según la categoría de tamaño. Se identificó cada individuo a nivel de nombre común, nombre científico. Para la identificación se partió del conocimiento local de la especie, con el apoyo *in situ* del técnico forestal del Parque Joaquín Peralta Quiñónez y el Ing. Agr. Bruno Enrique Arias Rivas, dasónomo y conocedor del área. Además se contó con el apoyo del Biólogo David Mendieta, curador del Herbario de la Universidad de San Carlos de Guatemala.

Para los individuos de las categorías de fustal y latizal alto se midieron las alturas con clinómetro y cinta métrica. En el caso de los latizales bajos y brinzales se midieron las alturas con cinta métrica, con una precisión de ± 1 centímetro. Para aquellos individuos de latizales bajos y brinzales cuyos tamaños lo permitieron, se tomó además el dato de dap (medido a 1.30 m), con una cinta diamétrica.

La información se colectó en hojas de campo para posteriormente ingresarla en una base de datos en el programa Excel. Para todas las categorías de tamaño de la vegetación, las variables medidas fueron: conteo de individuos, nombre científico y común de la especie, y, altura total y diámetro de los individuos.

3.2.3 Fase III: Análisis de datos

3.2.3.1 Modelo estadístico para comparación de tratamientos

Con los datos de la vegetación obtenidos en el campo se realizaron evaluaciones descriptivas y estadísticas, por categoría de tamaño, para cada una de las variables que caracterizaron la estructura, composición, diversidad y riqueza de la vegetación muestreada en los tratamientos. Se pretendió tener varios niveles de análisis: nivel de rodal, de especies individuales o de agrupamientos de especies de acuerdo a criterios taxonómicos (familias, géneros), para probar la hipótesis principal del trabajo. Se utilizó un diseño completamente aleatorizado (DCA) sin restricciones, con cuatro tratamientos (sitios de deposición de materiales volcánicos en diferentes años y sitio no afectado por la actividad volcánica durante los últimos 100 años) y tres repeticiones (transectos); la unidad experimental fue cada uno de los transectos.

El modelo estadístico de análisis para el presente estudio es el siguiente:

$$Y_{ij} = \mu + t_i + \varepsilon_{ij}$$

Donde: Y_{ij} = variable de respuesta del i -ésimo tratamiento en la j -ésima repetición; μ =media general; t_i = efecto del i -ésimo tipo de bosque y ε_{ij} = término de error aleatorio $\approx N(0, \sigma^2)$.

3.2.3.2 Evaluación de la estructura de la vegetación

Se calcularon y compararon, para cada tratamiento, y para cada tamaño de vegetación, los parámetros estructurales de densidad (número de individuos/ha), altura (m) y área basal (m²/ha) total. Para el caso de fustales se analizó además la distribución del número de individuos por clase diamétrica (10-19; 20-29; 30-39; 40-49; 50-59 y ≥ 60).

También se realizaron comparaciones estadísticas entre tratamientos con el Programa estadístico SAS v 6.1. De acuerdo al modelo matemático anteriormente descrito (ver sección 3.2.3) se realizaron pruebas de la hipótesis del estudio. La densidad promedio por sitio muestreado fue la única variable evaluada con $\alpha = 0.1$, parámetro aceptable a nivel ecológico en campo debido a la variabilidad de la vegetación. Las variables restantes fueron evaluadas con $\alpha = 0.05$. En el caso de que el análisis de varianza (ANDEVA) indicara diferencias entre tratamientos, se hicieron comparaciones con la prueba de Duncan ($\alpha = 0.05$) y se elaboraron cuadros de resumen con el cálculo de las medias y desviación estándar.

3.2.3.3 Evaluación de la composición de la vegetación

Para la caracterización y clasificación de los bosques de acuerdo a su composición florística se determinó para la categoría de tamaño fustal, el Índice de Valor de Importancia (IVI) propuesto por Curtis y McIntosh (1951, citado por Lamprecht 1990) para cada especie registrada dentro de las parcelas. Dicho análisis permitió establecer las especies más importantes por tratamiento. El IVI considera:

- Abundancia: número de árboles por especie. Se distingue entre abundancias absolutas (número de individuos/especie) y relativas (proporción porcentual de cada especie del número total de árboles)
- Frecuencia: existencia o falta de una especie en determinada subparcela. La frecuencia absoluta se expresa en porcentajes (100% = existencia en todas

las subparcelas). La frecuencia relativa de una especie se calcula como su porcentaje en la suma de las frecuencias absolutas de todas las especies.

- Dominancia: o grado de cobertura de las especies, es la expresión del espacio ocupado por ellas. Para este estudio se calculó a partir del DAP la dominancia absoluta de una especie, la cual es definida por la suma de las áreas basales individuales, expresadas en m²/ha. La dominancia relativa se calcula como la proporción de una especie en el área basal total evaluada (100%) (Lamprecht 1990).

Para el análisis de composición de la vegetación para las categorías de tamaño de latizal alto, latizal bajo y brinzal se calculó la abundancia y frecuencia de especies registradas, y se incluyó en la clasificación determinada por el IVI para la categoría de tamaño fustal.

Para la descripción de la variación de la vegetación, se utilizaron análisis de clasificación y ordenación de la vegetación, considerando las especies presentes en dos o más parcelas (que en total sumaron 29 especies), y con el Programa Microsoft Visual FoxPro v 5.0 se elaboró una matriz de IVI's para cada una de ellas por parcela. Con esta matriz se corrió un análisis de conglomerados con el programa PC-ORD v 4.25, estableciéndose 4 tipos de bosques con la medida de distancia de Sorensen (Bray Curtis), empleando el método de agrupación Flexible Beta (McCune y Grace 2002), con la opción de *autopiloto*.

El resultado de este análisis se expresa en un dendrograma en el cual se muestran de manera gráfica las agrupaciones entre parcelas similares de acuerdo al IVI, a partir del cual se definieron los tipos de bosque.

El número adecuado de tipos de bosque para agrupar las parcelas se calculó con el Programa estadístico SAS v 6.1, el cual se definió a partir de una prueba Pseudo t. La prueba se interpreta mediante un gráfico que indica la cantidad de grupos recomendados a formar, de acuerdo al punto donde los valores de "t" caen.

Para visualizar la interrelación entre las parcelas y las especies más importantes en ellas, se realizó un análisis de ordenación con el método Nonmetric Multidimensional Scaling (NMS), que es un método utilizado para evaluar la dimensionalidad de los

datos (McCune y Grace 2002). Para el análisis se utilizó la medida de distancia de Sorensen (Bray Curtis) en la opción de *autopiloto*, nuevamente con el programa PC-ORD v 4.25. La configuración inicial aleatoria y el número de dimensiones usado en la ordenación final fue dado por el proceso que realiza el *autopiloto*, el cual empleó 40 corridas de los datos reales y 50 corridas con los datos aleatorizados ($\alpha=0.05$). El proceso partió de seis dimensiones, de las cuales se emplearon dos para la ordenación final con 400 iteraciones máximas y un criterio de estabilidad de 0.000010 (desviación estándar del estrés sobre las últimas 15 iteraciones) (McCune y Grace 2002). El análisis dio como resultado un diagrama que representa de una manera gráfica la relación entre las parcelas y las especies de acuerdo a los valores de Índice de Valor de Importancia (IVI) por parcela. En el diagrama las parcelas más similares tienden a agruparse, a su vez, con las especies más importantes en ellas.

Las especies indicadoras se definen como las especies características de cada grupo (previamente definido de acuerdo a la relación entre las parcelas y las especies por parcela que de acuerdo al IVI, tienden a agruparse), que sobre todo se encuentran en un grupo en particular de la tipología y presente en la mayoría de los sitios que pertenecen a este grupo (Dufrêne y Legendre 1997). Para determinar las especies indicadoras por tipo de bosque, se realizó un análisis de especies indicadoras con el programa PC-ORD v 4.25 con la prueba de significancia de Monte Carlo (con 1000 aleatorizaciones) por el método de Dufrêne y Legendre, el cual considera el IVI de las especies presentes en los diferentes grupos (Dufrêne y Legendre 1997), y calcula un valor indicador (VI). Este método combina la abundancia relativa de las especies con la frecuencia relativa de ocurrencia en los grupos, y asigna un valor que aumenta conforme los individuos de las especies se encuentran en más parcelas, y señala los niveles principales de una clasificación jerárquica de los sitios. Dicho valor es un indicador simétrico (Dufrêne y Legendre 1997). Este método permitió caracterizar los tipos de bosque identificados en el análisis de conglomerados (bosque 1, 2, 3 y 4) de acuerdo a sus especies dominantes. El análisis de especies indicadoras con la prueba de significancia de Monte Carlo, calculado por el método de Dufrêne y Legendre (McCune y Grace

2002) identificó las especies, que de acuerdo a los tipos de bosque identificados, los caracterizan.

3.2.3.4 Diversidad y riqueza de especies

Para todas las categorías de tamaño de la vegetación (fustal, latizal alto, latizal bajo y brinzal), se calculó el número de especies por tipo de bosque. Para la categoría de fustal por tipo de bosque se calcularon además los índices de diversidad de Alfa de Fisher, y Shannon-Weiner, de dominancia de Simpson (Magurran 1988), y el índice de Equitatividad (Moreno 2001). Para dichos cálculos se empleó el programa Estimates v 7.0 (Colwell 2004), considerando las parcelas de 20 x 20 por tipo de bosque (ver sección 3.2.3.3). Las fórmulas utilizadas fueron:

- Índice de Diversidad de Fisher
 $\Delta = \ln (1 + N/ \Delta)$
- Índice de Diversidad de Shannon – Weiner
 $H' = \sum p_i \ln p_i$
- Índice de Dominancia de Simpson
 $O = \sum p_i^2$
- Índice de Equitatividad
 $J = H'/\ln S$

Donde: Δ = índice de diversidad de Fisher; H' = índice de diversidad de Shannon; O = índice de dominancia de Simpson; J = índice de Equitatividad; N = número de individuos censados; p_i = proporción de individuos encontrados en la i -ésima especie con respecto al total; \ln = logaritmo en la base e . S = número total de especies registradas en cada parcela.

Para determinar si existían diferencias estadísticamente significativas en la riqueza (número de especies) y los índices calculados (Fisher, Shannon-Weiner, Simpson y Equitatividad) por tipo de bosque, se realizaron las pruebas detalladas en la sección 3.2.3.

Finalmente, se realizaron curvas de rarefacción (área-especie) considerando las parcelas de 0.04 ha, y de rango-abundancia con el programa EstimateS v7 (Colwell 2004) y Sigma Plot v6 (Brannan 2000).

3.2.3.5 Modelo de sucesión para el área de estudio

La elaboración del modelo de una sucesión es una herramienta utilizada para predecir la composición futura de una comunidad vegetal, y es una construcción conceptual para explicar patrones de las sucesiones, combinando varios mecanismos y especificando su interrelación, y las diferentes etapas de estos patrones (Pickett *et al* 1987). Como es imposible monitorear los cambios en un ecosistema por un período muy prolongado de tiempo (décadas o siglos), la inferencia sobre las tendencias sucesionales a partir de escenarios de distintas edades (método de cronosecuencia) resulta ser un método para aproximarse a la realidad. Este método es un acercamiento tradicional para describir la naturaleza de una trayectoria, en el que se analizan los cambios en la vegetación observados en sitios de diferentes edades en un paisaje, y se asume que las variaciones en este representan diferentes etapas de desarrollo en la sucesión actual. Este método comúnmente se refiere a una sustitución de espacio por tiempo, y ha sido muy utilizado principalmente para vegetación longeva, pues asume que el presente repite al pasado. Una de las desventajas de este método es que los sitios con edades más avanzadas en la sucesión pueden tener historias diferentes que los sitios más recientes. (Walker y del Moral 2003).

Derivado del análisis de los resultados de la evaluación de los parámetros que determinan el desarrollo de la vegetación en diferentes etapas de sucesión, se modeló el desarrollo de la vegetación en función de la comparación de los sitios que presentan diferentes edades de sucesión, producto de la actividad volcánica en el área, y el área que no ha sido afectada por dicha actividad.

4 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Debido a que los estudios en bosques templados subtropicales son escasos, la mayoría de comparaciones en el presente trabajo se realizaron con estudios llevados a cabo en bosques tropicales.

4.1 Estructura de la vegetación

La actividad volcánica ocurrida en diferentes años ha afectado el paisaje en el PNVP-LC, determinando un mosaico de sitios impactados en diferentes épocas y con distintos grados de destrucción, hecho que ha influido de una u otra manera, en la estructura de la vegetación del Parque. En cada rodal estudiado se presentan diferentes situaciones, las cuales a su vez, pueden condicionar el desarrollo subsecuente de la vegetación definiendo el patrón de desarrollo en cada sitio.

Los datos de densidad (N/ha) por sitio, por categoría de tamaño de la vegetación se presentan en el Cuadro 4.

Cuadro 4. Densidad promedio y desviación estándar de individuos por sitio muestreado de acuerdo a la categoría de tamaño de la vegetación.

| AÑO DE DEPOSICIÓN DEL MATERIAL VOLCÁNICO | DENSIDAD PROMEDIO (N/ha) Y DESVIACIÓN ESTÁNDAR POR CATEGORÍA DE TAMAÑO DE LA VEGETACIÓN* | | | |
|--|---|------------------|--------------------|-------------------------|
| | FUSTAL | LATIZAL ALTO | LATIZAL BAJO | BRINZAL |
| 1965 | 355.5 ± 21.69 | 411.1 ± 111.11 b | 7,733.3 ± 1,533.82 | 17,777.8 ± 6,130.02 b |
| 1987 | 372.2 ± 48.43 | 111.1 ± 22.22 b | 6,888.9 ± 747.67 | 48,611.1 ± 1,689.66 a |
| 2000 | 383.3 ± 62.91 | 522.2 ± 77.77 b | 8,133.3 ± 1,887.19 | 33,888.9 ± 12,912.93 ab |
| TESTIGO | 408.3 ± 87.53 | 711.1 ± 98.76 a | 3,911.1 ± 992.813 | 13,333.3 ± 4,166.67 b |
| Pr > F | 0.9604 | 0.0017 | 0.1520 | 0.0314 |

*Letras diferentes entre sitios indican diferencias significativas ($\alpha=0.05$).

En la categoría de fustal y latizal bajo no existen diferencias entre tratamientos. Pueden existir dos posibles explicaciones por las cuales no existieron diferencias estadísticamente significativas en ambas categorías de tamaño de la vegetación. La primera es que la vegetación de los sitios ha tenido una buena recuperación a partir de la fecha de la deposición del material volcánico. La segunda explicación es que la vegetación en ambas categorías de tamaño no sufrió un impacto significativo con la deposición del material volcánico, por lo que el sitio 1987 y 2000 a pesar de ser sitios perturbados recientemente, y por lo tanto ser bosques más jóvenes, no difieren del

Testigo y del sitio 1965, los cuales se supone, son bosques maduros, lo cual se determinó mediante la comparación de los individuos por clase diamétrica. En la categoría de latizal alto el Testigo difiere de los otros sitios pues tiene una mayor densidad, probablemente porque este sitio no ha sido impactado al menos durante los últimos 100 años por la actividad volcánica, hecho que pudo haber permitido un mejor desarrollo de la vegetación en esta categoría de tamaño.

Como afirman Marañón *et al* (2004), la abundancia de brinzales alcanza un máximo en los bosques donde no se ha producido el cierre completo del dosel, y disminuye en los bosques maduros. Para Lamprecht (1990) el éxito de cualquier regeneración en el caso de los bosques tropicales, depende de varias premisas, que con frecuencia son muy diferentes, según la especie arbórea de que se trate, pero son imprescindibles las siguientes condiciones: cantidades suficientes de semillas viables y condiciones micro climáticas y edáficas adecuadas para la germinación y el desarrollo.

En el caso específico de estos bosques se podría agregar el efecto de la deposición de material volcánico en el área. En la categoría de tamaño brinzal, la vegetación del sitio 1987, que ha sido afectado recientemente por la actividad volcánica, presenta mayor abundancia de individuos que los sitios 1965 y Testigo, posiblemente por su carácter de bosque joven, en el cual, como se pudo observar en campo, no hay árboles grandes, hecho que permite que se desarrollan especies pioneras, demandantes de luz. Perturbaciones naturales y antropogénicas que provocan apertura del dosel generalmente producen un aumento en la densidad de brinzales, pues algunos árboles mayores son reemplazados por los pequeños demandantes de luz, y de las condiciones que se han creado a partir de los claros (Denslow 1995).

Con relación al análisis de abundancia por clase diamétrica solo se presentaron diferencias significativas entre tratamientos ($\alpha=0.1$) en la clase ≥ 60 cm de dap (Cuadro 5). En esta clase diamétrica el Testigo tiene mayor densidad que los tratamientos 1987 y 2000. El tratamiento 1965 no difiere de ninguno de los tratamientos restantes. Los sitios 1987 y 2000 no reportaron presencia de individuos de esta clase diamétrica, lo cual indica que producto de la actividad volcánica no ha

habido recuperación de árboles grandes. Para la clase 50-59 en el sitio 2000 se reportaron individuos, posiblemente porque la actividad volcánica ocurrida en este año no removió la totalidad de los individuos, permaneciendo árboles remanentes.

Cuadro 5. Densidad promedio y desviación estándar de individuos fustales por hectárea por sitio muestreado de acuerdo a la clase diamétrica.

| AÑO DE DEPOSICIÓN DEL MATERIAL VOLCÁNICO | DENSIDAD PROMEDIO (N/ha) Y DESVIACIÓN ESTÁNDAR POR CLASE DIAMÉTRICA | | | | | | |
|--|---|---------------|---------------|--------------|-------------|------------|----|
| | 10-19 | 20-29 | 30-39 | 40-49 | 50-59 | ≥60* | |
| 1965 | 133.3 ± 17.35 | 50.0 ± 4.81 | 105.6 ± 15.47 | 44.4 ± 14.70 | 13.9 ± 10.0 | 8.3 ± 4.8 | ab |
| 1987 | 122.2 ± 7.35 | 147.2 ± 40.06 | 94.4 ± 24.22 | 8.3 ± 8.33 | 0.0 ± 0 | 0.0 ± 0 | b |
| 2000 | 141.7 ± 22.05 | 111.1 ± 16.90 | 97.2 ± 22.74 | 27.8 ± 7.35 | 5.56 ± 5.6 | 0.0 ± 0 | b |
| TESTIGO | 186.1 ± 28.19 | 108.3 ± 33.68 | 61.1 ± 29.00 | 27.8 ± 10.01 | 11.1 ± 7.3 | 13.9 ± 5.6 | a |
| Pr > F | 0.1869 | 0.1148 | 0.4740 | 0.1526 | 0.4452 | 0.0726 | |

*Letras diferentes entre sitios indican diferencias significativas ($\alpha=0.1$).

Todos los tratamientos muestran mayor número de individuos en clases diamétricas menores, lo cual es típico en bosques maduros y recientemente perturbados. En este sentido solo cabe destacar dos aspectos. El primero, que el sitio 2000 posee una estructura horizontal típica, en la cual la distribución del número de árboles por clase diamétrica es la jota invertida, y conforme aumenta el diámetro disminuye el número de individuos, y de una manera casi similar, el Testigo. En estudios realizados en bosques secundarios neotropicales (Jari en la Amazonía Brasileña, y la Tirimbina en Costa Rica), las variaciones en la distribución diamétrica en ambos bosques presentan la misma tendencia que en el área de estudio; en los primeros años de la sucesión los árboles se concentraron en las primeras clases diamétricas, para posteriormente pasar a las clases diamétricas superiores, comportamiento natural por la competencia que enfrentan los árboles en clases diamétricas menores (Gomide *et al* sf). Esta misma tendencia es señalada por Finegan (1996) en bosques secundarios neotropicales (al noreste de Brasil, parte alta del Río Negro en Colombia y Venezuela, Isla Barro Colorado en Panamá, y Guyana Francesa), en los cuales, el número de individuos pioneros colonizadores, demandantes de luz en áreas perturbadas por la extracción de madera, es mayor en los primeros años luego de dicha perturbación, y disminuye en la medida que un menor número de especies tolerantes a la sombra sobreviven.

El segundo aspecto a destacar es la ausencia de vegetación grande (≥ 50 cm de dap) en el tratamiento 1987, lo cual se pueda deber al efecto de la actividad volcánica caracterizada por explosiones que originaron flujos de lava y a la deposición de ceniza en este sitio (Figura 3).

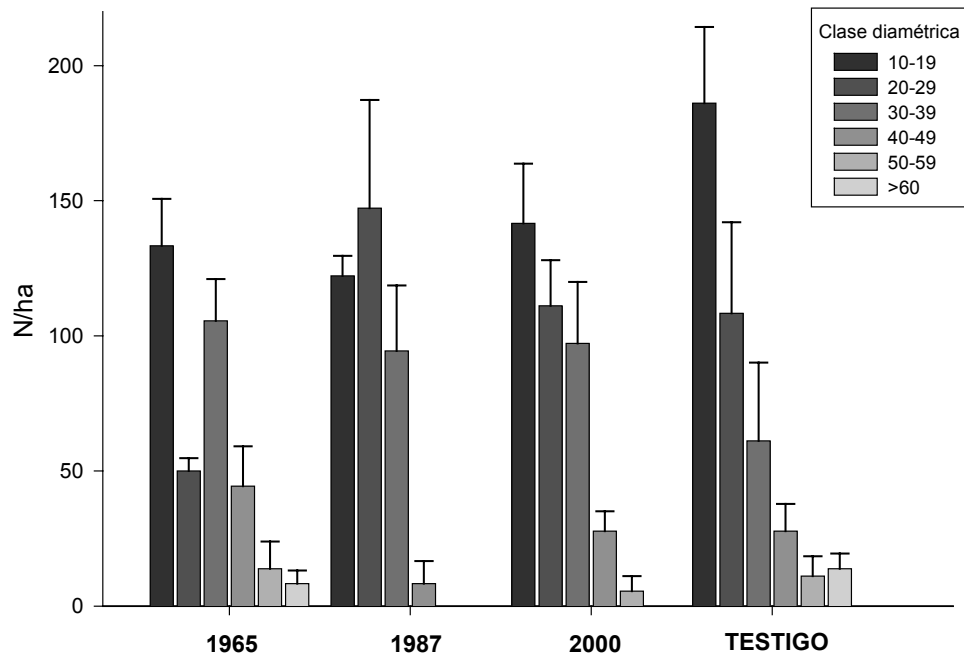


Figura 3. Distribución de la densidad por clase diamétrica por sitio muestreado en individuos fustales.

En la categoría de fustales, la altura total promedio no presentó diferencias significativas ($\alpha=0.05$) entre tratamientos. Para Valladares *et al* (2004) un estimador de crecimiento como el incremento en altura del tallo principal puede dar una información incorrecta, ya que lejos de indicar crecimiento puede en muchos casos, indicar simplemente una elongación como respuesta de escape a la sombra que no conlleva un incremento de biomasa sino una diferente repartición de la misma. En este caso el presunto crecimiento indicaría intolerancia de sombra. Un estimador de vitalidad como la abundancia de follaje y el correspondiente autosombreado entre las hojas puede ser el resultado, tanto de una planta en activo crecimiento, como el de una planta poco vigorosa incapaz de ajustar la disposición de las hojas para maximizar la captación de luz en la sombra. En bosques tropicales secundarios estudiados en Florencia de San Carlos, Costa Rica, Herrera (1996) concluye que en las poblaciones de dos especies dominantes estudiadas, la altura dominante

presenta correlación con variables dasométricas (dap, altura total y área basal), además de estar vinculada con variables ambientales.

Aunque de manera general, Pereira (1990) plantea que la ceniza volcánica que expulsa el volcán en el área, forma depósitos sobre las ramas de los árboles grandes, y que el peso ocasiona que las mismas se rompan, hecho que pudo haber afectado el desarrollo de la vegetación en el área. Otra posibilidad de las bajas alturas promedio para la categoría de tamaño fustal pueda ser la respuesta a factores ambientales (intolerancia de las especies a la luz). Los resultados de altura en promedio por sitio muestreado se presentan en el Cuadro 6.

Cuadro 6. Altura total promedio y desviación estándar de los individuos fustales por sitio muestreado.

| AÑO DE DEPOSICIÓN DEL MATERIAL VOLCÁNICO | ALTURA PROMEDIO DE ÁRBOLES Y DESVIACIÓN ESTÁNDAR |
|--|--|
| 1965 | 10.3 ± 1.5 |
| 1987 | 6.9 ± 0.4 |
| 2000 | 7.1 ± 0.03 |
| TESTIGO | 8.3 ± 1.1 |
| Pr > F | 0.1054 |

Para todo el rodal, el área basal total promedio (m²/ha) entre tratamientos no difiere estadísticamente (P=0.4032), tal y como se muestra en la *Figura 4. Distribución promedio del área basal por hectárea por sitio muestreado para la categoría de fustales*. Las barras verticales representan el promedio de área basal (m²/ha) de acuerdo al sitio de muestreo de la vegetación, y las líneas sobre ellas, la desviación estándar.

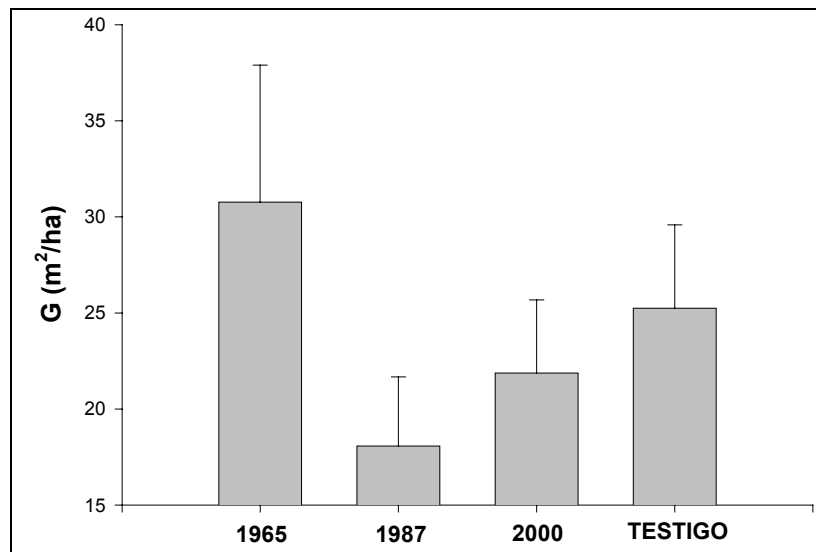


Figura 4. Distribución promedio del área basal por hectárea por sitio muestreado para la categoría de fustales. Las barras verticales representan el promedio de área basal (m²/ha) de acuerdo al sitio de muestreo de la vegetación, y las líneas sobre ellas, la desviación estándar.

Para el área basal por clase diamétrica (Cuadro 7) tampoco resultaron diferencias significativas ($\alpha=0.05$) entre tratamientos.

Cuadro 7. Área basal promedio y desviación estándar de la vegetación fustal por clase diamétrica por hectárea por sitio muestreado.

| AÑO DE DEPOSICIÓN DEL MATERIAL VOLCÁNICO | ÁREA BASAL PROMEDIO (m ² /ha) Y DESVIACIÓN ESTÁNDAR POR CLASE DIAMÉTRICA | | | | | |
|--|---|------------|------------|------------|------------|------------|
| | 10-19 | 20-29 | 30-39 | 40-49 | 50-59 | >60 |
| 1965 | 2.3 ± 0.22 | 2.1 ± 0.26 | 9.9 ± 1.32 | 6.4 ± 2.06 | 2.9 ± 2.06 | 7.2 ± 4.12 |
| 1987 | 2.3 ± 0.13 | 6.5 ± 1.91 | 8.3 ± 2.48 | 1.0 ± 8.33 | 0.0 ± 0 | 0.0 ± 0 |
| 2000 | 2.8 ± 0.40 | 5.3 ± 0.87 | 8.9 ± 2.25 | 3.8 ± 0.92 | 1.1 ± 1.09 | 0.0 ± 0 |
| TESTIGO | 3.3 ± 0.52 | 4.6 ± 1.34 | 5.5 ± 2.57 | 3.8 ± 1.43 | 2.4 ± 1.66 | 5.6 ± 2.85 |
| Pr > F | 0.1985 | 0.0970 | 0.4906 | 0.1283 | 0.4539 | 0.1307 |

Las variables estructurales de altura y área basal, aparentemente se han recuperado rápidamente de eventos de deposiciones de material volcánico, pues como afirman Whittaker *et al* (1989), las variaciones en suelos perturbados por dicha actividad se traducen en factores tales como aumento de humedad en el suelo y sustratos ricos en nutrientes con mayor contenido de nitrógeno, fósforo y potasio, ambos como

producto de la deposición de arena, que en este caso es común por la constante actividad volcánica, hecho que genera un sustrato productivo.

4.2 Composición de la vegetación

4.2.1 Generalidades

Del total de la muestra, considerando todos los tamaños de la vegetación, se registraron 1,860 individuos pertenecientes a 36 familias y 49 géneros. El 89% del total de la muestra (1,657 individuos) fue identificado a nivel de especie. El 11% restante se identificó a nivel de género. De estos individuos identificados a nivel de género, 142 pertenecen a una especie del género *Alnus*, 8 a dos especies de *Cedrela*, 13 a una especie de *Eugenia*, 2 a una especie de *Pinus*, 14 a una especie de *Quercus*, 1 a una especie de *Trichilia*, y 23 individuos a una especie del género *Vernonia*. A pesar de que Standley (1946) reporta cuatro especies del género *Alnus* para Guatemala (*A. agruta*, *A. ferruginea*, *A. jorullensis* y *A. firmifolia*), en el sitio de estudio solamente se encontró una, la cual no se pudo clasificar a nivel de especie.

4.2.2 Identificación y caracterización de tipos de bosques

El análisis de conglomerados se realizó para la categoría de tamaño fustal ($dap \geq 10$ cm) considerando las 36 parcelas de 0.04 ha en bosques del PNVP-LC. En el análisis se identificaron cuatro grupos, siendo este número el indicado para realizar las agrupaciones con base en la interpretación del gráfico de la prueba Pseudo t (Anexo 1). El análisis del dendrograma muestra la identificación de cuatro tipos de bosque en el área de muestreo. Los tipos de bosque corresponden de manera similar al año de deposición del material volcánico en los sitios (1965, 1987 y 2000) y al Testigo (*Figura 5*). La diferenciación de colores en el gráfico corresponde a los grupos o cluster resultantes. El bosque 1 está conformado por 11 parcelas, con un área de muestreo total de 0.44 ha. En su mayoría agrupó parcelas del sitio 1965, aunque también mostró similitud con el sitio 2000 (agrupando 3 parcelas), y con el Testigo (1 parcela). En el bosque 2, conformado por 10 parcelas (0.4 ha), predomina el sitio 1987, aunque comparte una parcela con el sitio 2000. El bosque 3 tiene 7 parcelas (0.28 ha), y estuvo conformado principalmente por parcelas del sitio 2000 y

agrupó 2 parcelas del sitio 1965. Por último el bosque 4 que sumó 0.32 ha muestreadas, agrupó 8 parcelas, todas del Testigo. Las parcelas del bosque 2 fueron las más similares entre sí y le sigue el bosque 4. En el dendrograma se puede notar que el bosque 2 se distingue marcadamente del resto, debido a la dominancia de una sola especie (*Alnus*), la cual es significativamente menos abundante en los otros bosques.

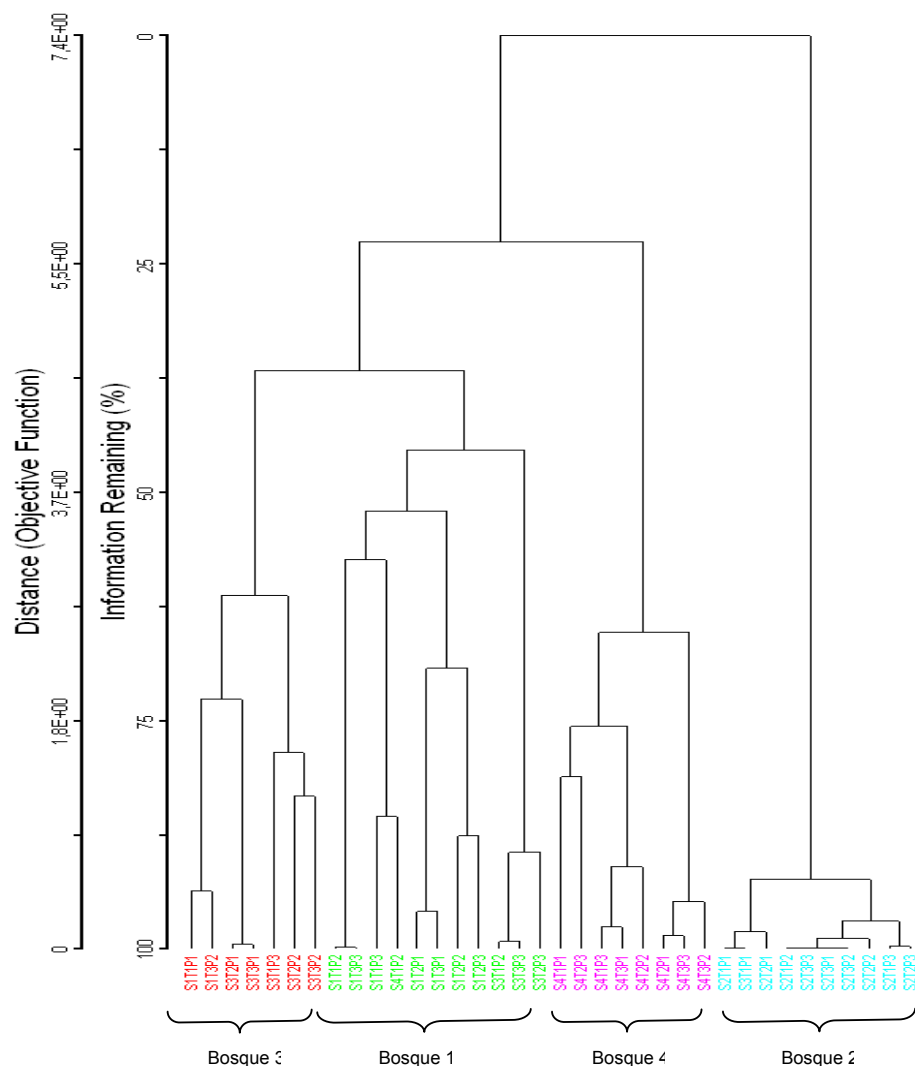


Figura 5. Dendrograma resultante del análisis de conglomerados (Método Flexible Beta) de la vegetación fustal en 36 parcelas de 0.04 ha en bosques del PNVP-LC. Los códigos de las parcelas deben leerse de la siguiente forma: S1T1P1: sitio 1 transecto 1 parcela 1, y así sucesivamente, donde sitio 1=1965, sitio 2=1987, sitio 3=2000, y sitio 4=Testigo.

Con el análisis de ordenación NMS (Nonmetric Multidimensional Scaling) para la vegetación fustal se pudo visualizar la interrelación entre las parcelas y las especies más importantes en cada una de ellas. La ordenación resultó ser bi-dimensional (dos ejes), y mostró un estrés final de 16.7, con una inestabilidad final de 0.00329 y 400 iteraciones, punto en el cual el estrés se estabilizó. McCune y Grace (2002) recomiendan un criterio de inestabilidad $< 10^{-4}$. En el caso del presente estudio resultó ser una solución estable, pues los valores de inestabilidad fueron bajos. El análisis NMS dio como resultado un diagrama de ordenación de dos ejes (*Figura 6*), en el que el coeficiente de determinación r^2 (correlación entre las distancias del espacio original n -dimensional y las distancias de ordenación del espacio) indica que el Eje 1 representa el 62.1% de la varianza, y el Eje 2 representa el 9.3%. En total los Ejes 1 y 2 de la ordenación explicaron el 71.4% de los datos florísticos en las parcelas. McCune y Grace (2002) consideran satisfactorio el porcentaje acumulado cuando éste puede explicar más del 50% de la varianza, por lo que se considera que en este caso el porcentaje es satisfactorio, pues sobrepasa el porcentaje acumulado deseado.

La tendencia de agrupamiento de los bosques que se observó en el análisis de conglomerados se observó de manera similar en el diagrama de ordenación, asociando de igual forma las parcelas, además con las especies más importantes en las mismas. Las parcelas del bosque 1 fueron muy dispersas en el gráfico, distribuyéndose básicamente entre 0 y -1.0 en el Eje 2. Las parcelas del bosque 2 se distribuyeron sobre el Eje 1 entre 0.5 y 1.5 de una manera menos dispersa que las del bosque 1. El bosque 3 también fue muy disperso, mientras que el bosque 4 fue el único que se separó de una manera clara sobre el Eje 1, básicamente entre -1.5 y -1.0 .

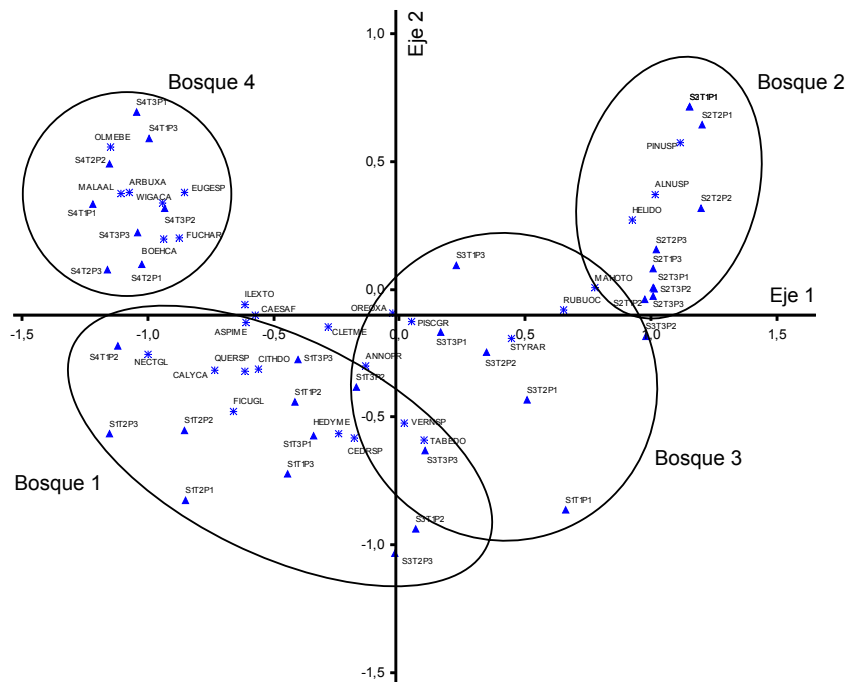


Figura 6. Diagrama de ordenación NMS de la vegetación ≥ 10 cm de Dap en las 36 parcelas de 0.04 ha en bosques del PNVP-LC. El diagrama muestra la relación entre las 36 parcelas de 0.04 ha y las 29 especies que resultaron ser las más importantes para la categoría de fustales. Los triángulos representan las parcelas con sus respectivos códigos (ver sección 4.2.2). Las especies están representadas por asteriscos con sus respectivos códigos, y se nombran a continuación: *Alnus* sp (ALNUSP), *Annona primigenia* (ANNOPR), *Arbutus xalapensis* (ARBUXA), *Aspidosperma megalocarpon* (ASPIME), *Boehmeria caudata* (BOEHCA), *Caesalpinia affinis* (CAESAF), *Calycophyllum candidissimum* (CALYCA), *Cedrela* spp (CEDRSP), *Citharexylum donnell-smithii* (CITHDO), *Clethra mexicana* (CLETME), *Eugenia* sp (EUGESP), *Ficus glabra* (FICUGL), *Fuchsia arborescens* (FUCHAR), *Hedyosmum mexicanum* (HEDYME), *Heliocarpus donnellsmithii* (HELIDO), *Ilex toluhana* (ILEXTO), *Mahonia paniculata* (MAHOTO), *Malachra alceifolia* (MALAAL), *Nectandra globosa* (NECTGL), *Olmediella betschleriana* (OLMEBE), *Oreopanax xalapensis* (OREOXA), *Pinus* sp (PINUSP), *Piscidia grandifolia* (PISCGR), *Quercus* sp (QUERSP), *Rubus occidentalis* (RUBUOC), *Styrax argenteus* (STYRAR), *Tabebuia donnell-smithii* (TABEDO), *Vernonia* sp (VERNSP), y *Wigandia caracasana* (WIGACA). Los círculos encierran las parcelas correspondientes a los tipos de bosque delimitados por el análisis cluster.

4.2.3 Caracterización general de los tipos de bosque de acuerdo a las especies de mayor peso ecológico de la categoría fustal

Las especies más importantes por tipo de bosque (definidos anteriormente en el análisis de conglomerados como bosque 1, 2, 3 y 4) se determinaron con base en el Índice de Valor de Importancia (IVI) (Anexo 2). En el Anexo 3 se listan, agrupadas por familia, las especies encontradas en los cuatro sitios de muestreo.

En el bosque 1 las principales especies de acuerdo al IVI fueron *Hedyosmum mexicanum* (Chloranthaceae), *Nectandra globosa* (Lauraceae), *Quercus* sp (Fagaceae), *Styrax argenteus* (Styracaceae) y *Fuchsia arborescens* (Onagraceae). De 11 parcelas que corresponden a este bosque, *Hedyosmum mexicanum* estuvo presente en 9 de ellas y obtuvo el IVI más alto. Otras especies presentes en su orden de importancia fueron: *Aspidosperma megalocarpon* (Apocynaceae), *Ilex tolucana* (Aquifoliaceae), *Ficus glabra* (Moraceae), *Annona primigenia* (Annonaceae), *Caesalpinia affinis* (Caesalpinaceae), *Cedrela* spp (Meliaceae), y *Tabebuia donnell-smithii* (Bignoniaceae).

En el bosque 2 destacaron 5 especies, que en su orden de importancia fueron: *Alnus* sp (Betulaceae), que estuvo presente en todas las parcelas y obtuvo el mayor IVI para este bosque, *Styrax argenteus*, *Rubus occidentalis* (Rosaceae), *Pinus* sp (Pinaceae) y *Heliocarpus donnell-smithii* (Tiliaceae). *Pinus* sp únicamente se encontró en este bosque. En especies de este género, generalmente la humedad edáfica es más determinante para su desarrollo que la disponibilidad de nutrientes. Son especies pioneras, longevas y heliófitas que se desarrollan en suelos ácidos arenosos de bosques tropicales (Lamprecht 1990).

En el bosque 3 las principales especies halladas fueron *Styrax argenteus*, *Rubus occidentalis*, *Annona primigenia*, *Alnus* sp y *Vernonia* sp (Solanaceae). Otras especies importantes fueron: *Piscidia grandifolia* (Fabaceae), *Aspidosperma megalocarpon*, *Oreopanax xalapensis* (Araliaceae), *Clethra mexicana* (Clethraceae), *Tabebuia donnell-smithii*, y *Hedyosmum mexicanum*.

Al igual que el bosque 1, el bosque 4 presentó valores de importancia bastante homogéneos. En este bosque destacaron las especies: *Fuchsia arborescens*, *Wigandia caracasana*, *Malachra alceifolia* (Urticaceae), *Arbutus xalapensis* (Ericaceae) y *Eugenia* sp (Myrtaceae). Otras especies importantes fueron: *Caesalpinia affinis*, *Olmediella betschleriana* (Flacourtiaceae), *Aspidosperma megalocarpon*, *Boehmeria caudata* (Urticaceae), *Ilex toluhana*, y *Cedrela pacayana* (Meliaceae), la cual solo se encontró en este bosque y es endémica de la zona. Las cinco especies de mayor valor ecológico de acuerdo al IVI, con sus respectivos valores, para los cuatro tipos de bosque se presentan en la Figura 7.

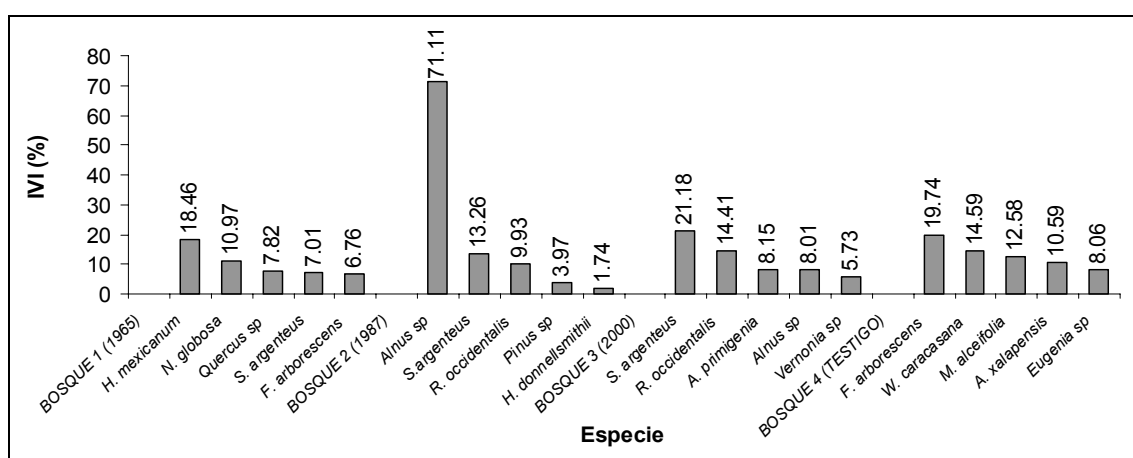


Figura 7. Especies de mayor peso ecológico según el IVI para los cuatro tipos de bosque identificados en el PNVP-LC.

A partir de la identificación de los cuatro tipos de bosque para la categoría de fustales (ver sección 4.2.2) se analizó la composición (abundancia y frecuencia de especies registradas) de la vegetación para las categorías de latizal alto, latizal bajo y brinzal. Los tipos de bosque fueron definidos con base en el IVI y se describen a continuación:

Bosque 1: Las especies más abundantes en la categoría de latizal alto fueron: *Calycophyllum candidissimum*, la cual presentó el mayor número de individuos (7) en esta categoría, seguida por *Tabebuia donnell-smithii* (con 6 individuos). En la categoría de latizal bajo el mayor número de individuos encontrados (79) fueron de la especie *Buddleia dentata*, seguido por *Schoepfia vacciniiflora* (con 36 individuos). Otras especies encontradas en esta categoría de tamaño fueron: *Styrax argenteus*, *Leandra subseriata*, y *Lantana camara*. En la categoría de brinzal las especies más

abundantes, al igual que en la categoría de latizal bajo, fueron *Buddleia dentata* (con 62 individuos), y *Schoepfia vacciniiflora* (con 16 individuos). Otras especies encontradas en esta categoría de tamaño fueron: *Annona primigenia*, *Aspidosperma megalocarpon*, *Calycophyllum candidissimum* y *Tabebuia donnell-smithii*. De las principales especies encontradas para la categoría de fustales de acuerdo al IVI, *Styrax argenteus* y *Fuchsia arborescens* están presentes en todas las categorías de tamaño, lo cual sugiere que son especies que se están regenerando en este bosque. Otras especies menos importantes, que al igual que las anteriores, se encontraron en todas las categorías de tamaño fueron: *Calycophyllum candidissimum*, *Leandra subseriata*, *Malachra alceifolia*, *Schoepfia vacciniiflora*, y *Tabebuia donnell-smithii*.

Bosque 2: En este bosque la categoría de tamaño latizal alto fue la menos frecuente (15 individuos) en relación a todas las categorías de tamaño de la vegetación. En esta categoría de tamaño la especie más abundante fue *Styrax argenteus* (con 6 individuos). Otras especies encontradas fueron: *Vernonia* sp, *Rubus occidentalis*, y *Tabebuia donnell-smithii*. En la categoría de latizal bajo la especie más abundante fue *Buddleia dentata* (con 62 individuos), seguida por *Tabebuia donnell-smithii* (con 54 individuos). Otras especies encontradas fueron: *Calycophyllum candidissimum*, *Leandra subseriata*, *Alnus* sp, y *Schoepfia vacciniiflora*. En la categoría de brinzal, la especie más abundante fue *Festuca indigesta* (con 99 individuos), seguida por *Sporobolus poiretii* (con 58), y *Buddleia dentata* (con 44 individuos). Otras especies encontradas fueron: *Calycophyllum candidissimum*, *Acalypha alopecuroides*, *Cnidocolus tubulosus* y *Solanum nigrum*. Las únicas dos especies que se encontraron en todas las categorías de tamaño fueron *Tabebuia donnell-smithii* y *Vernonia* sp. Resulta interesante resaltar que *Alnus* sp, que fue la especie más importante de acuerdo al IVI en la categoría de fustal, solamente se encontró en la categoría de latizal bajo y brinzal, y fue una de las menos frecuentes en ambas categorías. Esta especie demandante de luz, regenera en espacios abiertos (Niembro 1986), hecho que facilita su crecimiento pero limita su abundancia. La mayor abundancia de individuos se encontró en la categoría de brinzal, pues como afirman Marañón *et al* (2004), esta alcanza un máximo en los bosques donde no se ha producido el cierre completo del dosel, en este caso, como

producto de una perturbación relativamente reciente (deposición de ceniza en el año 2000).

Bosque 3: Las especies encontradas en la categoría de tamaño latizal alto fueron: *Styrax argenteus*, *Tabebuia donnell-smithii*, *Fuchsia arborescens* y *Calycophyllum candidissimum*. En la categoría de tamaño latizal bajo se encontró el mayor número de individuos de todas las categorías de tamaño, que en su mayoría pertenecieron a las especies: *Buddleia dentata* (59 individuos), *Schoepfia vacciniiflora* (12), *Leandra subseriata* (11), y *Calycophyllum candidissimum* (10). En la categoría de Brizal, las especies más abundantes fueron *Buddleia dentata* (31 individuos), y *Festuca indigesta* (28). De las cinco especies más importantes de acuerdo al IVI, solamente *Rubus occidentalis*, *Styrax argenteus* y *Vernonia* sp se encontraron en alguna de estas categorías de tamaño, y no presentaron mayor abundancia. Las únicas dos especies presentes en todas las categorías de tamaño fueron *Calycophyllum candidissimum* y *Tabebuia donnell-smithii*.

Bosque 4: Las especies más abundantes en la categoría de tamaño latizal alto fueron *Wigandia caracasana* (25 individuos), y *Fuchsia arborescens* (21). Otras especies presentes fueron *Malachra alceifolia* y *Caesalpinia affinis*. La categoría de latizal bajo presentó la mayor abundancia en relación a todas las categorías de tamaño de la vegetación, principalmente en las especies: *Fuchsia arborescens* (19 individuos), *Calycophyllum candidissimum* (17), y *Wigandia caracasana* (17). Otras especies que se encontraron en este bosque, en esta categoría de tamaño fueron: *Buddleia dentata*, *Malachra alceifolia*, *Leandra subseriata* y *Lantana camara*. La especie más abundante en la categoría de brinzal fue *Malachra alceifolia* (27 individuos), seguida por *Buddleia dentata* (25), y *Calycophyllum candidissimum* (17). De las especies más importantes de acuerdo al IVI, solamente *Malachra alceifolia* estuvo presente en todas las categorías de tamaño, lo cual sugiere que se está regenerando en este bosque. *Callycophyllum candidissimum* también estuvo presente en todas las categorías de tamaño de la vegetación, aunque no es una especie importante de acuerdo al IVI. En relación a los cuatro tipos de bosque, el bosque 4 fue el menos abundante.

4.2.4 Especies que contribuyen a la diferenciación de los tipos de bosque

La información resultante del análisis de especies indicadoras por tipo de bosque previamente identificado (sección 4.2.2) se presenta en el Cuadro 8. El valor de *P* indica el resultado de la prueba de significancia de Monte Carlo, y las especies que de acuerdo a los tipos de bosque identificados, los caracterizan.

Cuadro 8. Especies indicadoras por tipo de bosque.

| ESPECIE | BOSQUE | VALOR INDICADOR | <i>P</i> |
|---------------------------------|----------------|-----------------|----------|
| <i>Hedyosmum mexicanum</i> | 1 | 69.8 | 0.0010 |
| <i>Quercus</i> sp | (1965) | 47.7 | 0.0070 |
| <i>Nectandra globosa</i> | | 44.1 | 0.0130 |
| <i>Alnus</i> sp | 2 (1987) | 86.4 | 0.0010 |
| <i>Rubus occidentalis</i> | | 61.0 | 0.0020 |
| <i>Annona primigenia</i> | | 51.9 | 0.0040 |
| <i>Styrax argenteus</i> | 3 | 51.4 | 0.0020 |
| <i>Piscidia grandifolia</i> | (2000) | 37.0 | 0.0050 |
| <i>Vernonia</i> sp. | | 34.4 | 0.0180 |
| <i>Mahonia paniculata</i> | | 28.6 | 0.0380 |
| <i>Tabebuia donnell-smithii</i> | | 27.4 | 0.0410 |
| <i>Malachra alceifolia</i> | | 79.6 | 0.0010 |
| <i>Wigandia caracasana</i> | | 73.5 | 0.0010 |
| <i>Fuchsia arborescens</i> | | 64.9 | 0.0010 |
| <i>Arbutus xalapensis</i> | 4 (TESTIGO) | 54.9 | 0.0020 |
| <i>Boehmeria caudata</i> | | 40.6 | 0.0120 |
| <i>Caesalpinia affinis</i> | | 34.8 | 0.0360 |
| <i>Eugenia</i> sp | | 33.8 | 0.0370 |

El análisis, al igual que los demás, evidencia un patrón “agregado” de distribución de las especies (Mostacedo y Fredericksen 2000). Utilizando como base la asociación de las especies por tipo de bosque, éstos se nombraron de acuerdo a las especies con mayor valor indicador según la prueba de significancia de Monte Carlo (Cuadro 8). El valor indicador aumenta en la medida que la ocurrencia de individuos de las especies en las parcelas es mayor, así mismo, cuando las especies aparecen en más parcelas de un grupo o tipo de bosque (Dufrêne y Legendre 1997). Los tipos de bosque fueron definidos con base en este valor indicador y se describen a continuación:

Bosque de *Hedyosmum*, *Quercus* y *Nectandra* (bosque 1): En este bosque, el cual fue perturbado por la actividad volcánica en el año 2000, la especie con mayor valor indicador fue *Hedyosmum mexicanum*, y también contó con el mayor IVI en el bosque (sección 4.2.3). Esta especie arbórea tiene una tasa de crecimiento alta, y es poco tolerante a la sombra (Ramírez-Marcial *et al* sf), hecho que posiblemente determina su ocurrencia en bosques de dosel superior. A esta especie se encontraron asociadas otras, que de acuerdo a su valor indicador en su orden decreciente fueron: *Quercus* sp y *Nectandra globosa*.

Bosque de *Alnus* (bosque 2): Este bosque, perturbado por la actividad volcánica en el año 1987, fue el único con una sola especie indicadora (Valor indicador = 86.4), *Alnus* sp, la cual también presentó el mayor IVI en el grupo. Esta especie arbórea forma parte del bosque mesófilo de montaña (Niembro 1986), y es marcadamente pionera de rápido crecimiento, demandante de luz que regenera en áreas abiertas. En Guatemala se encuentra en bosques naturales en asociación con especies del género *Pinus*. Coloniza suelos desnudos, expuestos y perturbados, pero es sensible a la sequía, por lo que crece en laderas húmedas (Cordero *et al* 2003). Aunque con menor abundancia, *Alnus* sp también se encontró en los bosques 1 y 3.

Bosque de *Rubus*, *Annona* y *Styrax* (bosque 3): En este bosque, perturbado por la actividad volcánica en el año 1965, se encontraron 7 especies indicadoras. La que obtuvo el mayor valor indicador fue *Rubus occidentalis*, que también se encontró en los bosques 1 y 2. Otras especies indicadoras fueron: *Annona primigenia*, *Styrax argenteus*, *Piscidia grandifolia*, *Vernonia* sp, *Mahonia paniculata* y *Tabebuia donnell-smithii*. Esta última forma parte de selvas medianas subcaducifolias en suelos de origen volcánico y metamórfico o sedimentario, y es vegetación riparia primaria en suelo arenoso pedregoso (Niembro 1986).

Bosque de *Malachra*, *Wigandia* y *Fuchsia* (bosque 4): En este bosque, utilizado como referencia en la presente investigación, también se encontraron 7 especies indicadoras y fue el más homogéneo en cuanto a los valores indicadores. Las especies indicadoras en su orden decreciente de valor indicador fueron: *Malachra alceifolia*, *Wigandia caracasana*, *Fuchsia arborescens*, *Arbutus xalapensis*,

que es un árbol perennifolio que forma parte del matorral xerófilo del bosque (Niembro 1986), *Boehmeria caudata*, *Caesalpinia affinis*, y *Eugenia* sp.

4.3 Riqueza y diversidad de la vegetación

Los resultados del ANDEVA ($\alpha=0.05$) mostraron diferencias estadísticamente significativas (<0.0001) en el número de especies encontradas en la categoría de fustal, en los diferentes bosques (Cuadro 9). Los bosques de *Hedyosmum*, *Quercus*, y *Nectandra*; *Rubus*, *Annona*, y *Styrax*; y de *Malachra*, *Wigandia*, y *Fuchsia* fueron similares en cuanto al número de especies. El bosque de *Alnus* tuvo menor riqueza que el resto de bosques, debido a la dominancia de esta especie. El bosque de *Hedyosmum*, *Quercus* y *Nectandra* presentó el mayor número de especies para las categorías de latizal alto, latizal bajo y brinzal, y el que presentó menor número de especies para todas las categorías de tamaño fue el bosque de *Malachra*, *Wigandia* y *Fuchsia*.

Las variaciones en los patrones de diversidad entre comunidades vegetales durante la sucesión se deben a los efectos de selección en las estrategias de vida bajo diferentes patrones de perturbación (Denslow 1980). Las perturbaciones naturales en comunidades vegetales son simultáneamente una fuente de mortalidad para algunos individuos, y de sitios de establecimiento para otros, y determinan la variabilidad en riqueza y diversidad de especies. La diversidad disminuye luego de una perturbación severa, pero aumenta en el transcurso del tiempo (Denslow 1980).

En el presente estudio se evidenció que los bosques en fases tempranas de sucesión primaria poseen menor diversidad que las de las fases tardías.

Los resultados del ANDEVA en la categoría de fustales mostraron diferencias estadísticamente significativas ($\alpha=0.05$) entre los cuatro tipos de bosque (*Hedyosmum*, *Quercus*, y *Nectandra*; *Rubus*, *Annona*, y *Styrax*; y *Malachra*, *Wigandia*, y *Fuchsia*) para los índices de diversidad y dominancia calculados (Fisher, Shannon-Weiner, y Simpson) y el índice de Equitatividad. Con la prueba de Duncan ($\alpha=0.05$), se encontró que para el índice de Fisher y Simpson el bosque de *Hedyosmum*, *Quercus* y *Nectandra* y el bosque de *Rubus*, *Annona* y *Styrax* son más

diversos que el bosque de *Alnus*, en tanto estos no difieren del bosque de *Malachra*, *Wigandia* y *Fuchsia*. El índice de Shannon mostró diferencias estadísticamente significativas ($\alpha=0.05$) entre los bosques, de igual manera, el bosque de *Alnus* fue el menos diverso. El índice de Equitatividad que muestra en que medida las especies son abundantes por igual, también presentó diferencias estadísticamente significativas ($\alpha=0.05$). El bosque de *Alnus* muestra la menor “equitatividad” o uniformidad en cuanto a las abundancias de las especies. En el Cuadro 9 se muestran los resultados del ANDEVA en la categoría de fustales para el número de especies, e índices de diversidad (Fisher, Shannon-Weiner y Simpson) y equitatividad calculados.

Cuadro 9. Índices de diversidad y equitatividad, y riqueza de los tipos de bosque muestreados en parcelas de 0.04 ha para la vegetación fustal.

| ÍNDICE | BOSQUE DE <i>Hedyosmum</i> , <i>Quercus</i> y <i>Nectandra</i> (1965) | | BOSQUE DE <i>Alnus</i> (1987) | | BOSQUE DE <i>Rubus</i> , <i>Annona</i> y <i>Styrax</i> (2000) | | BOSQUE DE <i>Malachra</i> , <i>Wigandia</i> y <i>Fuchsia</i> (TESTIGO) | | Pr>F |
|---------------|---|---|----------------------------------|---|--|---|--|----|---------|
| Fisher | 10.23 ± 3.68 | a | 0.90 ± 0.15 | b | 8.49 ± 1.82 | a | 6.24 ± 1.09 | ab | 0.0403 |
| Shannon | 1.85 ± 0.09 | a | 0.47 ± 0.10 | b | 1.84 ± 0.13 | a | 1.73 ± 0.07 | a | <0.0001 |
| Simpson | 11.92 ± 4.12 | a | 1.51 ± 0.13 | b | 10.46 ± 2.60 | a | 8.12 ± 1.42 | ab | 0.0460 |
| Equitatividad | 0.63 ± 0.01 | a | 0.39 ± 0.05 | b | 0.63 ± 0.01 | a | 0.62 ± 0.01 | a | <0.0001 |
| N especies | 7.91 ± 0.68 | a | 2.40 ± 0.27 | b | 7.86 ± 0.86 | a | 7.00 ± 0.38 | a | <0.0001 |

Como ya se mencionó al inicio de esta sección, por la falta de estudios en bosques subtropicales templados, las comparaciones en cuanto a la variabilidad de la vegetación, se realizaron con estudios llevados a cabo en bosques tropicales.

Comparando los datos de riqueza y diversidad con estudios realizados en bosques húmedos tropicales por Ramos (2004) y Murrieta (2006), puede decirse que los bosques del PNVP-LC son poco diversos. Es importante resaltar que la diversidad en bosques templados es mucho menor que en bosques tropicales de tierras bajas. En el caso de las islas Krakatau (Whittaker *et al* 1989), que es el caso mejor documentado de monitoreo de sucesiones a partir de grandes eventos de perturbación, también por erupciones volcánicas, la diversidad de especies de vegetación en el bosque como conjunto disminuyó dramáticamente luego de la perturbación severa por la actividad volcánica. En este caso solo cabe mencionar

que el bosque no perturbado (de *Malachra*, *Wigandia* y *Fuchsia*) tiene mayor riqueza y diversidad que uno de los perturbados recientemente (de *Alnus*).

Los hábitats que alojan mayor número de individuos pueden mantener más poblaciones y más especies que los que cuentan con menor número de individuos, pues en el establecimiento e incremento de densidad que preceden a la perturbación, hay a menudo un aumento gradual en la diversidad de especies. Las curvas de rarefacción se utilizan para comparar patrones con cambios en diversidad y densidad (Denslow 1995). Generalmente en bosques templados esta curva alcanza un curso horizontal rápidamente; en bosques tropicales por el contrario, por su alta diversidad, la curva se mantiene en constante aumento (Mostacedo y Fredericksen 2000).

La curva de rarefacción para los bosques de *Hedyosmum*, *Quercus*, y *Nectandra*; de *Rubus*, *Annona*, y *Styrax*; y de *Malachra*, *Wigandia*, y *Fuchsia*, y en menor grado para el bosque de *Alnus*, coincide con el modelo de MacArthur y Wilson (citado por Denslow 1995), pues en la medida que el área de muestreo va aumentando, las poblaciones y las especies van aumentando. De esta manera dicha curva permite visualizar la representatividad del área de muestreo. En el bosque de *Alnus*, por ser un sitio dominado básicamente por una especie, la curva tiende a mantenerse horizontal, sin presentar mayor aumento en el número de especies registradas conforme va aumentando el área muestreada. Por su parte, los bosques de *Hedyosmum*, *Quercus* y *Nectandra*; y de *Malachra*, *Wigandia* y *Fuchsia* resultaron ser sitios con mayor riqueza de especies, y presentan una tendencia al aumento del número de especies conforme aumenta el área muestreada. A pesar de que las comparaciones estadísticas para las parcelas de 0.04 ha sugieren que los bosques no difieren en su riqueza de especies, las curvas indican que el bosque de *Malachra*, *Wigandia* y *Fuchsia* (no perturbado por la actividad volcánica) tendió a ser menos diverso que el de *Hedyosmum*, *Quercus* y *Nectandra*; y de *Malachra*, *Wigandia* y *Fuchsia* (Figura 8).

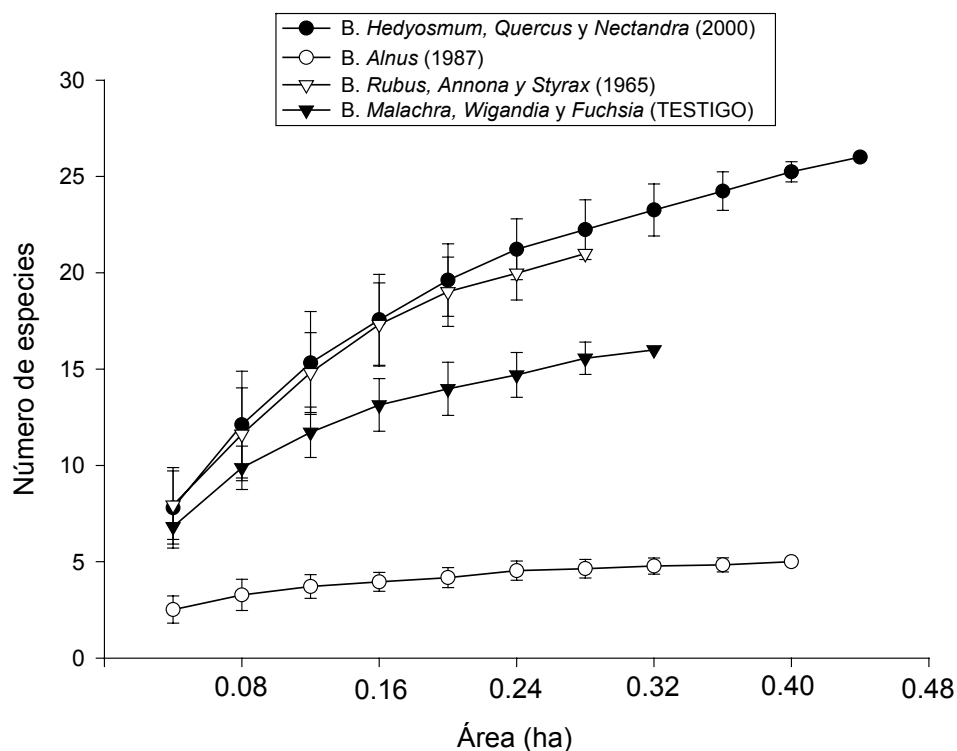


Figura 8. Curvas de rarefacción para los cuatro tipos de bosque según el área muestreada cada 0.04 ha en el PNVP-LC. Las barras verticales en las curvas indican la desviación estándar.

En cuanto a la distribución de la abundancia de las especies por tipo de bosque, en el gráfico de rango-abundancia (Figura 9) se muestra la distribución de las abundancias relativas de las especies registradas en las parcelas de muestreo por tipo de bosque. Este es un modelo útil cuando como en el presente estudio, se realizan muestreos de áreas relativamente pequeñas (Moreno 2001). Las especies de los bosques de *Hedyosmum*, *Quercus* y *Nectandra*, de *Rubus*, *Annona* y *Styrax*; y de *Malachra*, *Wigandia* y *Fuchsia*, presentan abundancias más homogéneas, por lo que las líneas aparentan caer de manera “suavizada” o menos drástica. Por el contrario, el bosque de *Alnus* tiene una distribución poco homogénea del número de individuos por especie, hecho que se confirma con el índice de equitatividad anteriormente calculado, y se evidencia en la caída abrupta de la línea conforme se ordenan las especies de menor a mayor abundancia (Figura 9).

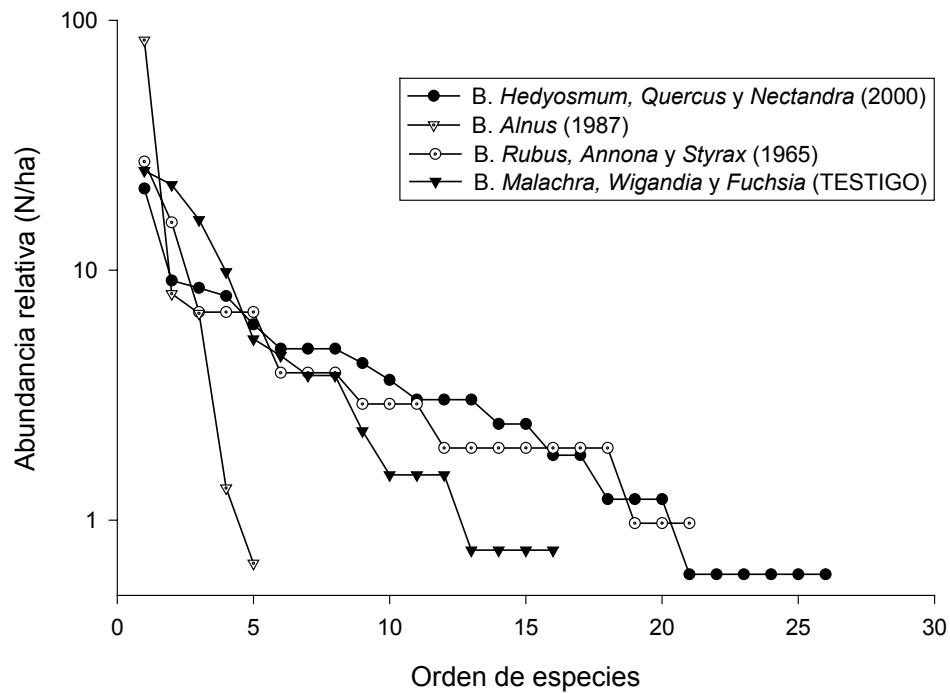


Figura 9. Curva de rango-abundancia de las especies en las parcelas de muestreo de acuerdo al tipo de bosque identificado.

4.4 Modelo de sucesión propuesto para el PNVP-LC

Con el presente modelo se intenta explicar los procesos que se dan en los cambios sucesionales, los factores que los regulan y los mecanismos que operan a nivel de especies vegetales. Se explica el concepto de etapa y el proceso de cambio entre una etapa y la siguiente, además de incluir las observaciones realizadas en el PNVP-LC. En el sitio objeto de la presente investigación, las diferentes condiciones microclimáticas, de suelos, y las perturbaciones causadas por la actividad volcánica, son los factores que junto a las características adaptativas de cada especie, generan un mosaico de diferentes comunidades vegetales.

De acuerdo a la agrupación de elementos como condiciones climáticas y geográficas, régimen de perturbaciones, grado de adaptación de los organismos colonizadores a las condiciones del sitio, y competencia e interacción entre organismos, se puede representar la forma en que funcionan las sucesiones en el PNVP-LC: (1) Luego de la perturbación por la actividad volcánica, se crea un nuevo terreno sin vegetación (sustrato estéril en este caso), el cual está disponible para una

recolonización. En el caso que la perturbación no sea suficientemente severa, la vegetación remanente continúa con su crecimiento. (2) Algunas especies de áreas cercanas al área perturbada inician a colonizar el sitio de diferentes formas (pe. dispersión de semillas por el viento o por aves, o propágulos vegetativos si han sobrevivido en el suelo). (3) Las plantas invasoras mueren o se establecen. (4) Las interacciones de competencia y mutualismo entre las plantas afectan su establecimiento y posterior desarrollo. (5) Simultáneamente, las plantas producen variaciones en las condiciones del sitio (luz, temperatura y propiedades del suelo), hecho que puede, o no, afectarlas en su continua interacción con otras plantas y animales. (6) Perturbaciones como la actividad volcánica, que son específicas del sitio (en tipo, frecuencia y severidad), modifican los procesos con efectos que difieren a través del tiempo. (7) En el transcurso del tiempo algunas especies permanecen, en este caso *Alnus*, la cual se desarrolló y llegó a ser dominante en un momento dado, en tanto otras perdieron resistencia y disminuyen en cuanto a su abundancia, en un corto o largo período de tiempo, y pueden o no, crear las condiciones favorables para el establecimiento de otras. Específicamente en este caso, la actividad volcánica es la causa principal de los cambios en las sucesiones, adicionalmente a los cambios que normalmente ocurren en la vegetación.

4.4.1 Etapas de la sucesión

En el caso del PNVP-LC, en base al análisis de la vegetación muestreada, se pudieron identificar cuatro fases o etapas de la sucesión primaria, la cual inicia con la sobreposición de lava (sustrato estéril) en la vegetación existente, proceso denominado por Clements (citado por Walker y del Moral 2003) como *nudación* o *denudación*. Luego de la migración y establecimiento de organismos que toleran las condiciones del sitio, tales como algas y líquenes, se inicia el proceso en el cual se crean las condiciones necesarias para el establecimiento (*écesis*) de especies pioneras que se dispersan hacia el sitio. La colonización de especies se inicia a partir de la dispersión de semillas por el viento o por la fauna existente en el sitio. Si ocurren actividades fumarólicas, es posible que estas provoquen una regresión a la etapa inicial de la sucesión.

Por las características que presenta el bosque de *Alnus*, se asume que solamente en este sitio se desarrolló la sucesión en un sustrato estéril, producto de la actividad volcánica del año 1987, hecho que generó las diferencias en cuanto a la estructura, composición y diversidad de la vegetación, con respecto a los otros tres bosques identificados en el presente estudio. Debido a que el modelo propuesto en el presente estudio se basa en la comparación de la vegetación de diferentes sitios que se supone, son de diferentes edades, se asume que las condiciones iniciales de sitio en los bosques de *Hedyosmum*, *Quercus* y *Nectandra*; de *Rubus*, *Annona* y *Styrax*; y de *Wigandia*, *Malachra* y *Fuchsia*, son similares.

En esta primera etapa existe una competencia por los individuos demandantes de luz, y el dosel superior se encuentra dominado por *Alnus* sp, que coloniza suelos desnudos, expuestos y perturbados, es una especie pionera de rápido crecimiento que regenera en áreas abiertas, la cual corresponde en el área de estudio al bosque de *Alnus* (bosque 2), el cual como ya se mencionó, fue perturbado por la actividad volcánica en el año 1987. Esta especie pionera fija nitrógeno del aire, por lo que no requiere de fertilización del mismo. Además coloniza sustratos estériles, y se adapta a suelos pedregosos (Murillo 1997). En estudios de sucesiones primarias en glaciares (Fastie 1995), especies del género *Alnus*, son especies importantes que colonizan, regeneran y dominan la vegetación que se establece en estos sitios. A pesar de que no se encontraron estudios en sustratos similares al del bosque de *Alnus*, según lo observado en campo, se asume que la especie tiene el mismo comportamiento que en sitios de glaciares.

El estrato inferior del bosque en esta etapa de la sucesión se compone por especies, en su orden de importancia, tales como *Festuca indigesta*, *Sporobolus poiretii*, *Buddleia dentata*, *Calycophyllum candidissimum*, y *Acalypha alopecuroides*. En el estrato medio del bosque se encuentra principalmente *Buddleia dentata*, *Tabebuia donnell-smithii*, *Styrax argenteus* y *Vernonia* sp. La abundancia y frecuencia de la mayoría de las especies disminuye como consecuencia de una estructura horizontal típica, en la cual la distribución del número de árboles por clase diamétrica es la jota invertida, y conforme aumenta el diámetro disminuye el número de individuos. El dosel superior se encuentra dominado por *Alnus* sp, la cual es especie indicadora en

esta etapa de la sucesión, y también la más importante. Con esta especie aparecen otras especies importantes pero no indicadoras, tales como: *Rubus occidentalis*, *Styrax argenteus*, *Heliocarpus donnell-smithii* y *Pinus* sp. Esta última coloniza suelos desnudos, expuestos y perturbados, pero crece en laderas húmedas porque es sensible a la sequía, por lo que su crecimiento se podría ver favorecido, como ya se mencionó, en caso de que ocurran deposiciones eventuales de ceniza volcánica, pues se produce un aumento en la permeabilidad del suelo.

Por su parte, en los sitios que se asume, no inician la sucesión en sustratos estériles, la etapa inicial de la sucesión corresponde al bosque de *Rubus*, *Annona* y *Styrax* (bosque 3), el cual fue perturbado por la actividad volcánica en el año 2000. En esta etapa inicia la colonización de especies arbustivas como *Buddleia dentata*, y pastos como *Festuca indigesta*. Ambas especies se adaptan a malas condiciones de sustratos tales y, se establecen en suelos de origen volcánico (Niembro 1986). La densidad de la especie *Festuca indigesta* va disminuyendo conforme la sucesión avanza en el tiempo, probablemente para facilitar el establecimiento de otras especies. La especie *Buddleia dentata* se presenta con mayor frecuencia en las etapas iniciales de la sucesión, y se reduce conforme el bosque madura. Además aparecen especies arbustivas como *Rubus occidentalis*. Inicia el establecimiento de especies como *Schoepfia vaccinflora*, *Leandra subseriata* y *Calycophyllum candidissimum*, que pasarán a formar parte de la vegetación en el estrato medio de la siguiente etapa de la sucesión. La composición del dosel superior en esta etapa está caracterizado principalmente por especies como *Styrax argenteus* y *Tabebuia donnell-smithii*. Son especies indicadoras en esta etapa de la sucesión las siguientes: *Rubus occidentalis*, *Annona primigenia*, *Styrax argenteus*, *Piscidia grandifolia*, *Vernonia* sp, *Mahonia paniculata*, y *Tabebuia donnell-smithii*. *Alnus* sp es también importante pero no indicadora.

Luego de la etapa de colonización de especies pioneras, los tipos vegetativos que han logrado establecerse hasta el momento facilitan el establecimiento de otras especies, y es en este momento cuando ocurre la transición de una sucesión de relevo a una sucesión de composición florística inicial. En la siguiente etapa de la

sucesión empiezan a colonizar y desarrollarse (en el caso de que hayan estado presentes en la etapa anterior), en las áreas en las que las condiciones del sustrato lo permiten y el sotobosque está más desarrollado, especies como *Buddleia dentata*, *Schoepfia vacciniiflora*, *Calycophyllum candidissimum*, *Tabebuia donnell-smithii* y *Aspidosperma megalocarpon*. El estrato medio de la vegetación se encuentra dominado por *Buddleia dentata*, y *Schoepfia vacciniiflora*. El dosel superior se encuentra dominado por *Hedyosmum mexicanum*, *Nectandra globosa*, *Quercus* sp, *Styrax argenteus* y *Fuchsia arborescens*. Algunas especies también presentes en el dosel superior en esta etapa, se desarrollan y en el transcurso de la sucesión van disminuyendo en frecuencia y abundancia, al punto de no presentarse en la siguiente etapa de la sucesión. Estas especies son: *Annona primigenia*, *Alnus* sp, *Tabebuia donnell-smithii*, *Hedyosmum mexicanum*, *Piscidia grandifolia*, *Cedrela* sp, *Trichilia* spp, *Ficus glabra*, *Rubus occidentalis*, *Vernonia* sp, *Styrax argenteus* y *Citharexylum donnell-smithii*.

De las especies que se establecen en el sitio, *Hedyosmum mexicanum*, *Quercus* sp y *Nectandra globosa* pasan a ser indicadoras. En el presente estudio, el bosque de *Hedyosmum*, *Quercus* y *Nectandra* (bosque 3), corresponde a esta etapa de la sucesión, y fue perturbado por la actividad volcánica en el año 1965.

En caso de que otro acontecimiento volcánico ocurra, y dependiendo del tipo, intensidad y severidad, este podría provocar una regresión a una etapa de sucesión anterior. Los estratos inferiores en esta etapa están conformados principalmente por *Buddleia dentata*, *Lantana camara*, *Schoepfia vacciniiflora*, y *Styrax argenteus*.

Se da paso a otra etapa de la sucesión en la que empiezan a colonizar especies como *Buddleia dentata*, *Calycophyllum candidissimum*, y *Malachra alceifolia*, las cuales presentan también una estructura horizontal típica. El estrato medio de la vegetación está conformado por *Fuchsia arborescens*, *Calycophyllum candidissimum* y *Wigandia caracasana*. Especies como *Malachra alceifolia*, *Wigandia caracasana*, *Fuchsia arborescens*, *Arbutus xalapensis*, *Boehmeria caudata*, *Caesalpinia affinis*, y *Eugenia* sp, presentes en la etapa anterior, pasan a ser indicadoras en esta etapa y forman parte del dosel superior. Las anteriores se encuentran asociadas con especies tales como: *Aspidosperma megalocarpon*, *Ilex toluicana*, *Clethra mexicana*,

Olmediella betschleriana y *Cedrela pacayana*, la cual es endémica del área. En esta etapa de la sucesión, como resultado de las estrategias de regeneración, capacidad de colonización, crecimiento y desarrollo de la vegetación, y la interacción de procesos como facilitación, tolerancia e inhibición, el ecosistema encuentra una estabilidad o *equilibrio*, en el que todos los factores anteriormente mencionados se encuentran interactuando, y modifican el ecosistema, y pueden o no favorecer el desarrollo de la vegetación. El bosque denominado en el presente estudio como bosque de *Malachra*, *Wigandia* y *Fuchsia* (bosque 4), pertenece a esta etapa de la sucesión, y en el presente estudio se utilizó como referencia para las comparaciones, pues no ha sido perturbado al menos durante los últimos cien años por la actividad volcánica.

El método de cronosecuencia, utilizado en el presente estudio para realizar una parte del modelo de la sucesión, presenta inconvenientes tales como la ignorancia de las condiciones iniciales de sitio en cada uno de los puntos muestreados, hecho que como se pudo observar en el campo, no permite que dicho método se adapte totalmente a las condiciones del área de estudio. Como se mencionó anteriormente, debido a que la duración de cualquier sucesión forestal puede sumar varias vidas humanas, dicho método, permite estudiar las sucesiones de manera indirecta a través de la comparación de bosques de diferentes edades, asumiendo que éstos crecen sobre un sustrato relativamente similar.

En la Figura 10 se presenta un esquema del modelo de sucesión propuesto para el PNVP-LC. Como se mencionó anteriormente, existe la posibilidad de que el bosque de *Alnus* pertenezca a una sucesión diferente, motivo por el cual se ubicó separado del resto de las sucesiones estudiadas.

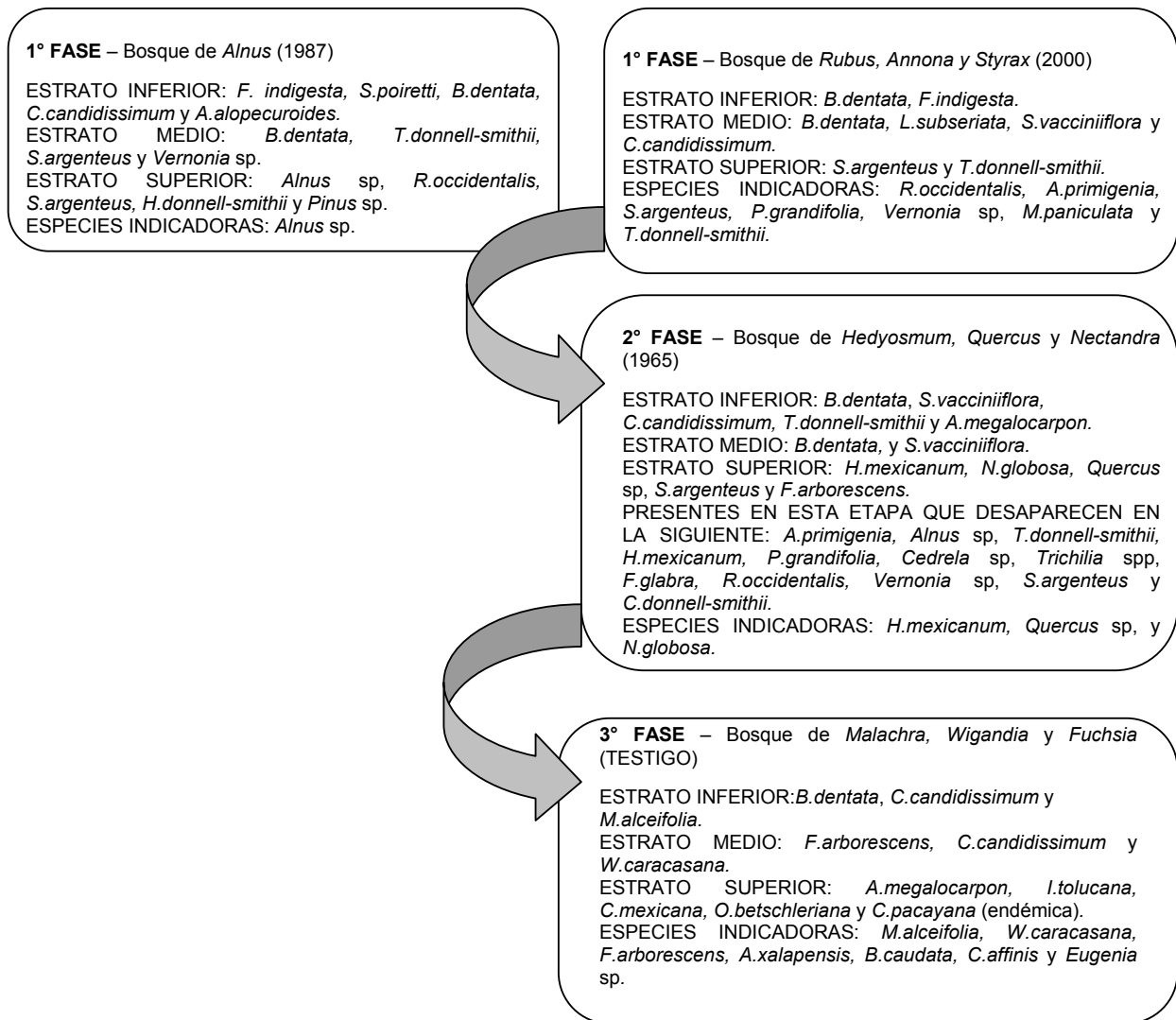


Figura 10. Modelo de sucesión propuesto para el PNVP-LC.

5 CONCLUSIONES

- El estado de la vegetación en bosques de sucesión primaria del Parque Nacional Volcán Pacaya y Laguna de Calderas (PNVP-LC) varía en términos de estructura, composición, y diversidad en sitios impactados por perturbaciones ocasionadas por la actividad volcánica, de acuerdo a la edad de la sucesión.
- Las erupciones volcánicas en el PNVP-LC generan un mosaico de comunidades de flora con características estructurales y de composición particulares.
- En sitios no perturbados por la actividad volcánica la densidad de individuos con dap $>5 < 10$ cm es mayor que en sitios impactados. Por el contrario, en la vegetación pequeña (altura ≥ 0.3 m < 1.5 m) la densidad disminuye.
- La densidad de vegetación grande (≥ 60 cm dap) es menor en sitios recientemente perturbados por la actividad volcánica.
- En el PNVP-LC las erupciones volcánicas no afectan los parámetros estructurales de altura y área basal en la vegetación en los sitios estudiados, posiblemente por las condiciones que se presentan en estos, pero no se descarta la posibilidad de que en otras comunidades vegetales del parque estos parámetros varíen.
- La composición de la vegetación en los sitios muestreados permitió identificar cuatro tipos de bosque en el área de estudio nombrados de la siguiente forma: (1) bosque de *Hedyosmum*, *Quercus*, y *Nectandra*; (2) bosque de *Alnus*; (3) bosque de *Rubus*, *Annona*, y *Styrax*; y (4) bosque de *Malachra*, *wigandia*, y *Fuchsia*.
- En contraste con el sitio no perturbado por la actividad volcánica, uno de los sitios recientemente perturbado (año 2000) presenta menor riqueza de especies. En cambio, dos de los bosques sucesionales presentan mayor riqueza.
- Los bosques no impactados recientemente por la actividad volcánica presentan una distribución más homogénea con respecto al número de individuos por especie. Esto hace que la diversidad en estos sitios tienda a ser mayor, comparado con los sitios recientemente impactados.
- La observación de comunidades vegetales que han sufrido perturbaciones drásticas en diferentes oportunidades por la actividad volcánica, permitió recrear una secuencia de etapas para interpretar el proceso sucesional en el PNVP-LC, y hacer inferencias sobre las mismas. Dicha secuencia inicia con la destrucción total de la

vegetación por la deposición de material inicialmente estéril, continúa con la colonización de especies pioneras que dominan el sitio, y avanza con el incremento en el número de especies e incremento en la equidad en cuanto a la abundancia por especie, aspecto que se toma como indicador de estabilidad del ecosistema.

- El método de cronosecuencia es la única forma, que a corto plazo, permite realizar estudios de sucesiones de vegetación. Sin embargo, presenta limitantes si no se tiene exactitud de que las condiciones de sitio iniciales sean similares en los sitios de diferentes edades de la sucesión.

- No se descarta la posibilidad de que en el PNVP-LC se puedan encontrar sucesiones diferentes a las estudiadas, debido principalmente a la variabilidad en la dinámica de las comunidades vegetales, y la constante actividad volcánica en el área.

6 RECOMENDACIONES

- La presente investigación se podría enriquecer con la combinación de estudios edafológicos, topográficos y climatológicos en el área, para realizar inferencias de mayor complejidad en cuanto a la vegetación y los procesos de desarrollo de la misma.
- Proponer estudios de fauna del parque asociada a las diferentes etapas sucesionales.
- Con base en la información generada en el presente documento, proponer a los administradores del parque que en el plan de manejo del PNVP-LC se contemplen las etapas sucesionales estudiadas para proteger las diferentes comunidades vegetales, las cuales se presentan como producto de los diferentes procesos e interacciones de las mismas con la actividad volcánica.
- En la zonificación definitiva del parque se debe considerar la protección y manejo del rango de las diferentes etapas sucesionales.
- Las metas de conservación en el plan de manejo deben abarcar las diferentes edades de la sucesión.
- Es necesario realizar estudios similares al presente para ampliar la disponibilidad de información de sucesiones primarias en bosques templados.

7 BIBLIOGRAFÍA

- Atlas Nacional de Guatemala. 1972. Ministerio de Comunicaciones y Obras Públicas. Instituto Geográfico Nacional. GUA. 52 p.
- Bellingham, PJ; LR Walker; DA Wardle. 2001. Differential facilitation by a nitrogen-fixing shrub during primary succession influences relative performance of canopy tree species. *Journal of Ecology* 89: 861-875.
- Brannan, T. 2000. SigmaPlot 2000 for Windows. Versión 6.0.
- Camacho, M (comp). 2000. Parcelas permanentes de muestreo en bosque natural tropical: Guía para el establecimiento y medición. CATIE. Serie Técnica. Manual Técnico No. 42. Turrialba, CR. 52 p.
- Castro, F. 1998. Diagnóstico del Parque Nacional Volcán de Pacaya y Propuesta de Plan de Manejo. INAB (Instituto Nacional de Bosques). GUA. 55 p.
- Colwell, R. 2004. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7. Users guide and application (en línea). Disponible en <http://www.viceroy.eeb.ucnn.edu/estimates>. Consultado 24 ene 2005.
- CONAP (Consejo Nacional de Áreas Protegidas). Inédito. Parque Nacional Volcán de Pacaya y Laguna de Calderas: Plan Maestro para su manejo. GUA. 59 p.
- Cordero, J, DH Boshier eds. 2003. Árboles de Centro América: un manual para extensionistas. Oxford Forestry Institute-CATIE. Oxford RU. 1079 p.
- Dalling, JW; SP Hubbell. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 90: 557-568.

- Del Moral, R. 1985. Succession and local species turnover on Mount St. Helen, Washington. *Acta Phytogeogr. Suec.* 85.
- Denslow, JS. 1995. Disturbance and diversity in tropical rain forests. The density effect. *Ecological Applications* 5 (4): 962-968.
- Denslow, JS. 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia* 46: 18-21.
- Dufrêne, M, P Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67 (3): 345-366.
- Elias, RB; E. Dias. 2004. Primary succession on lava domes on Terceira (Azores). *Journal of Vegetation Science* 15: 331-338.
- Fastie, CL. 1995. Causes and ecosystem consequences of multiple pathways of primary succession at Glacier Bay, Alaska. *Ecology* 76 (6): 1899-1916.
- Finegan, B. 2004. Manejo para metas de conservación: principios y aplicaciones. *Apuntes del curso Ecología y Biología de la conservación. Escuela de Posgraduados, CATIE. Turrialba, CR.*
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of sucesión. *Trends in Ecology and Evolution* 11 (3): 119-124.
- Finegan, B. 1984. Forest succession. *Nature* 312 (8): 109-114.
- Foster, DR; DH Knight; JF Franklin. 1998. Landscape patterns and legacies resulting from large, infrequent forest disturbances. *Ecosystems* 1: 497-510.

- Global Volcanism Program (GVP). 2006. How many active volcanoes are there in the world? (en línea). Museo Nacional de Historia Natural del Instituto Smithsonian. Disponible en <http://www.volcano.si.edu/faq/index.cfm?faq=03>
- Gomide, GL; B Finegan; CR Sanquetta; JN Silva. Sf. Cambios en la estructura, patrones de reclutamiento y mortalidad en dos bosques secundarios neotropicales durante la segunda fase de sucesión *In* Simpósio Internacional da IUFRO. Manejo Integrado de Florestas Úmidos Neotropicais por Indústrias e Comunidades. 124-139.
- Haruki, M; S Tsuyuzaki. 2001. Woody plant establishment during the early stages of volcanic succession on Mount Usu, northern Japan. *Ecological Research* 16: 451-457.
- Herrera, B. 1996. Evaluación del efecto del sitio en la productividad de las poblaciones de dos especies dominantes en un bosque tropical de la tercera fase de la sucesión secundaria en Costa Rica. Tesis Mg Sc CATIE, Turrialba, CR. 152 p.
- Holdridge, L. 1982. Ecología basada en zonas de vida. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas (IICA). San José, CR. 216 p.
- Huston, M; T Smith. 1987. Plant succession: life history and competition. *The American Naturalist* 130 (2): 168-198.
- INSIVUMEH (Instituto Nacional de Sismología, Vulcanología, Meteorología e Hidrología, GT). 2004. Boletín Volcán de Pacaya. Departamento de Investigación y servicios Geofísicos, GU. 2° ed. 8 p.
- INSIVUMEH. 2000. Volcanes en Guatemala. Departamento de Investigación y Servicios Geofísicos, GU. 16 p.

- Lamprecht, H. 1990. Silvicultura en los trópicos. Cooperación Técnica – República Federal de Alemania GTZ. GR. 335 p.
- Lira, EE. 2005. Propuesta de Ordenamiento Territorial del Parque Nacional Volcán de Pacaya. Tesis Lic. Ing. Agrónomo. Guatemala. Universidad de San Carlos de Guatemala, Facultad de Agronomía. 129 p.
- Magurran, AE. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, New Jersey. 179 p.
- Marañón, T *et al.* 2004. Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración In Valladares, F. 2004. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF S.A. Madrid. Disponible en <http://www.globimed.net/publicaciones/LibroEcoIndice.htm>.
- McClanahan, TR; RW Wolfe. 1993. Accelerating forest succession un a fragmented landscape: the role of birds and perches. Conservation Biology 7(2): 279-288.
- McCune, B, JB Grace. 2002. Analysis of Ecological Communities. MjM Software Design. Oregon, USA. 300 p.
- Moreno, CE. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA, vol.1. Zaragoza, ES. 84 p.
- Mostacedo, B; TS Fredericksen. 2000. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal. Proyecto de Manejo Forestal Sostenible BOLFOR. BOL. 87 p.
- Murillo, O. 1997. Genetic investigations in natural populations of *Alnus acuminata* spp *agruta* (Schlectendal) Furlow from Central America. Cuvillier Verlag, Göttingen, GER. 145 p.

- Murrieta Arévalo, E. 2006. Caracterización de cobertura vegetal y propuesta de una red de conectividad ecológica en el Corredor Biológico Volcánica Central-Talamanca, Costa Rica. Tesis Mg Sc CATIE, Turrialba, CR. 125 p.
- Niembro, A. 1986. Árboles y arbustos útiles de México. Limusa. México DF. 206 p.
- Paine, RT; MJ Tegner; EA Jonson. 1998. Compounded perturbations yield ecological surprises. *Ecosystems* 1: 535-545.
- Pereira, LF. 1990. Plan preliminar para el manejo de la microcuenca de la laguna Calderas, Guatemala. Tesis Lic. Ing. Agrónomo. Guatemala. Universidad de San Carlos de Guatemala, Facultad de Agronomía. 135 p.
- Pickett, ST; SL Collins; JJ Armesto. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review* 53 (3): 334-371.
- Ramírez-Marcial, N, A Camacho-Cruz, M González Espinosa. Sf. Guía para la propagación de especies leñosas nativas de los Altos y montañas del Norte de Chiapas. El Colegio de la Frontera Sur. Consultado 26 oct 2006. Disponible en http://www.unep-wcmc.org/forest/restoration/pdfs/Ram%C3%ADrez-Marcial_et_al_2003_Gu%C3%ADa_Restauraci%C3%B3n_HR.pdf.
- Ramos, Z. 2004. Estructura y composición de un paisaje boscoso fragmentado: Herramienta para el diseño de estrategias de conservación de la biodiversidad. Tesis Mg Sc CATIE, Turrialba, CR. 114 p.
- Scatena, F. 2002. El bosque neotropical desde una perspectiva jerárquica In Guariguata, MR y Bonse, GH. (eds). 2002. Ecología y conservación de bosques neotropicales. Ediciones LUR. Cartago, CR. 691 p.

- Simmons, Ch; JM Tarano; JH Pinto. 1959. Clasificación de reconocimiento de los suelos de la República de Guatemala. Traducido por Pedro Tirado. José de Pineda Ibarra. Guatemala. 1000 p.
- Standley, PC; JA Steyermarcj. 1946. Flora de Guatemala. Chicago, Field Museum of Natural History, Fieldiana Botany 24: 357-364.
- Tilman, D. 1993. Community diversity and succession: the roles of competition, dispersal and habitat modification In Schulze, ED; HA Mooney (eds). Biodiversity and ecosystem function. Springer-Verlag, Berlin. P 327-344.
- Turner, MG; WL Baker; CHJ Peterson; RK Peet. 1998. Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances. Ecosystems 1: 511-523.
- Valladares, F; I Aranda; D Sánchez-Gómez. 2004. La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua *In* Valladares, F. 2004. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF S.A. Madrid. Disponible en <http://www.globimed.net/publicaciones/LibroEcoIndice.htm>.
- Walker, LR; R. del Moral. 2003. Primary succession and ecosystem rehabilitation. Cambridge University Press, UK. 456 p.
- Whittaker, RJ; T Partomihardjo; SH Jones. 1999. Interesting times on Krakatau: stand dynamics in the 1990s. The Royal Society 354 (1391): 1857-1867.
- Whittaker, RJ; MB Bush; K Richards. 1989. Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatau islands, Indonesia. Ecological Monographs 59 (2): 59-123.

Whittaker, RH. 1970. *Communities and ecosystems*. The Macmillan Company. New York, USA. 158 p.

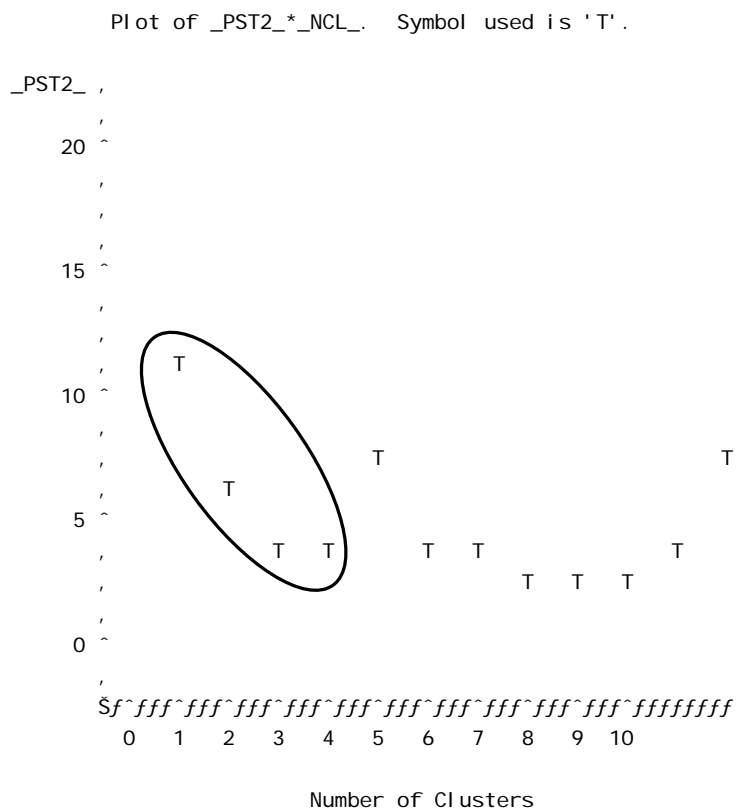
Wiegand, T; E Revilla; KA Moloney. 2005. Effects of habitat loss and fragmentation on population dynamics. *Conservation Biology* 19(1): 108-121.

Wiegand, G; B Felkins. 2001. Primary succession in post-mining landscapes of Lower Lusatia: change or necessity. *Ecological Engineering* 17: 199-217.

WWF. 2004. Eco región 63 (en línea). Consultado 29 oct 2004. Disponible en http://www.panda.org/about_wwf/where_we_work/ecoregions/mesoamerican_pineoak_forests.cfm

ANEXOS

Anexo 1. Gráfico de la Prueba de Pseudo t para identificar el número de agrupaciones de bosque.



NOTE: 59 obs out of range.

Anexo 2. Índice de Valor de Importancia por sitio para la categoría de fustal.

| GRUPO | ESPECIE | IVI (%) |
|-----------------------------|-------------------------------------|---------|
| 1 | <i>Hedyosmum mexicanum</i> | 18.46 |
| | <i>Nectandra globosa</i> | 10.97 |
| | <i>Quercus</i> sp | 7.82 |
| | <i>Styrax argenteus</i> | 7.01 |
| | <i>Fuchsia arborescens</i> | 6.76 |
| | <i>Aspidosperma megalocarpon</i> | 5.98 |
| | <i>Ilex toluhana</i> | 4.72 |
| | <i>Ficus glabra</i> | 4.32 |
| | <i>Annona primigenia</i> | 3.68 |
| | <i>Caesalpinia affinis</i> | 3.52 |
| | <i>Cedrela</i> spp | 3.08 |
| | <i>Tabebuia donnell-smithii</i> | 3.06 |
| | <i>Eugenia</i> sp | 2.73 |
| | <i>Clethra mexicana</i> | 2.71 |
| | <i>Calycophyllum candidissimum</i> | 2.36 |
| | <i>Boehmeria caudata</i> | 1.55 |
| | <i>Arbutus xalapensis</i> | 1.55 |
| | <i>Rubus occidentalis</i> | 1.52 |
| | <i>Citharexylum donnell-smithii</i> | 1.50 |
| | <i>Malachra alceifolia</i> | 1.42 |
| | <i>Vernonia</i> sp | 1.33 |
| | <i>Trichilia hirta</i> | 0.90 |
| | <i>Trichilia</i> sp | 0.84 |
| <i>Alnus</i> sp | 0.80 | |
| <i>Piscidia grandifolia</i> | 0.74 | |
| <i>Wigandia caracasana</i> | 0.68 | |
| 2 | <i>Alnus</i> sp | 71.11 |
| | <i>Styrax argenteus</i> | 13.26 |
| | <i>Rubus occidentalis</i> | 9.93 |
| | <i>Pinus</i> sp | 3.97 |
| | <i>Helicarpus donnell-smithii</i> | 1.74 |
| 3 | <i>Styrax argenteus</i> | 21.18 |
| | <i>Rubus occidentalis</i> | 14.41 |
| | <i>Annona primigenia</i> | 8.15 |
| | <i>Alnus</i> sp | 8.01 |
| | <i>Vernonia</i> sp | 5.73 |
| | <i>Piscidia grandifolia</i> | 4.99 |
| | <i>Aspidosperma megalocarpon</i> | 4.77 |
| | <i>Oreopanax xalapensis</i> | 4.60 |
| | <i>Clethra mexicana</i> | 3.64 |
| | <i>Tabebuia donnell-smithii</i> | 3.22 |
| | <i>Hedyosmum mexicanum</i> | 3.11 |
| | <i>Fuchsia arborescens</i> | 2.59 |
| | <i>Mahonia paniculata</i> | 2.29 |
| | <i>Wigandia caracasana</i> | 2.28 |
| | <i>Eugenia</i> sp | 2.27 |
| | <i>Cedrela</i> spp | 2.07 |
| | <i>Ficus glabra</i> | 1.65 |

| | | |
|----------|-------------------------------------|-------|
| | <i>Pimenta dioica</i> | 1.50 |
| | <i>Caesalpinia affinis</i> | 1.42 |
| | <i>Citharexylum donnell-smithii</i> | 1.06 |
| | <i>Heliocarpus donnell-smithii</i> | 1.06 |
| | <hr/> | |
| | <i>Fuchsia arborescens</i> | 19.74 |
| | <i>Wigandia caracasana</i> | 14.59 |
| | <i>Malachra alceifolia</i> | 12.58 |
| | <i>Arbutus xalapensis</i> | 10.59 |
| | <i>Eugenia</i> sp | 8.06 |
| | <i>Caesalpinia affinis</i> | 7.25 |
| | <i>Olmediella betschleriana</i> | 4.98 |
| 4 | <i>Aspidosperma megalocarpon</i> | 4.75 |
| | <i>Boehmeria caudata</i> | 4.48 |
| | <i>Ilex toluhana</i> | 3.03 |
| | <i>Nectandra globosa</i> | 2.76 |
| | <i>Clethra mexicana</i> | 2.63 |
| | <i>Quercus</i> sp | 1.39 |
| | <i>Oreopanax xalapensis</i> | 1.26 |
| | <i>Calycophyllum candidissimum</i> | 0.97 |
| | <i>Cedrela pacayana</i> | 0.94 |
| | <hr/> | |

Anexo 3. Especies registradas en las parcelas temporales de muestreo para todas las categorías de tamaño de la vegetación en el PNVP-LC.

| FAMILIA/Especie | BOSQUE DE <i>Hedyosmum</i> , <i>Quercus</i> y <i>Nectandra</i> (2000) | | | | BOSQUE DE <i>Alnus</i> (1987) | | | | BOSQUE DE <i>Rubus</i> , <i>Annona</i> y <i>Styrax</i> (1965) | | | | BOSQUE DE <i>Malacara</i> , <i>Wigandia</i> y <i>Fuchsia</i> (Testigo) | | | |
|---|--|--------------|--------------|---------|-------------------------------|--------------|--------------|---------|--|--------------|--------------|---------|---|--------------|--------------|---------|
| | Fustal | Latizal Alto | Latizal Bajo | Brinzal | Fustal | Latizal Alto | Latizal Bajo | Brinzal | Fustal | Latizal Alto | Latizal Bajo | Brinzal | Fustal | Latizal Alto | Latizal Bajo | Brinzal |
| | IVI (%) | N total | N total | N total | IVI (%) | N total | N total | N total | IVI (%) | N total | N total | N total | IVI (%) | N total | N total | N total |
| ANNONACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Annona primigenia</i> Standl. & Steyerm. | 3.7 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | 3 | 0 | 8.2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| APOCYNACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Aspidosperma megalocarpon</i> Müll. | 6.0 | 4 | 9 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4.8 | 0 | 2 | 1 | 4.8 | 0 | 0 | 0 |
| AQUIFOLIACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Ilex toluicana</i> Benth | 4.7 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 3.0 | 0 | 0 | 0 |
| ARALIACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Oreopanax xalapensis</i> (Kunth) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4.6 | 0 | 0 | 0 | 1.3 | 0 | 0 | 0 |
| ASCLEPIADACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Asclepias similis</i> Hemsl. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| BERBERIDACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Mahonia paniculata</i> Oerst. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2.3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| BETULACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Alnus</i> sp | 0.8 | 0 | 0 | 0 | 71.1 | 0 | 9 | 1 | 8.0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| BIGNONIACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Tabebuia donnell-smithii</i> (Rose) | 3.1 | 6 | 2 | 4 | 0 | 2 | 54 | 6 | 3.2 | 7 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| CAESALPINACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Caesalpinia affinis</i> Hemsl. | 3.5 | 0 | 3 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1.4 | 0 | 0 | 2 | 7.3 | 2 | 0 | 0 |
| CHLORANTHACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Hedyosmum mexicanum</i> C. | 18.5 | 0 | 6 | 2 | 0 | 0 | 0 | 5 | 3.1 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| CLETHRACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Clethra mexicana</i> A. DC. | 2.7 | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 | 3.6 | 1 | 0 | 0 | 2.6 | 0 | 0 | 0 |

DILLENiaceae

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------------------------------|----------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|
| <i>Curatella americana</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
|-------------------------------|----------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|

ERICACEAE

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|------------------------------------|------------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|-------------|---|---|---|
| <i>Arbutus xalapensis</i> Kunth | 1.6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10.6 | 0 | 0 | 0 |
|------------------------------------|------------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|-------------|---|---|---|

EUPHORBIACEAE

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|----------|---|---|---|----------|---|---|----|----------|---|---|---|----------|---|---|---|
| <i>Acalypha</i> <i>alopecuroides</i> Jacq. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 14 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
|---|----------|---|---|---|----------|---|---|----|----------|---|---|---|----------|---|---|---|

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--|----------|---|---|---|----------|---|---|----|----------|---|---|---|----------|---|---|---|
| <i>Cnidocolus tubulosus</i> (M. Arg.) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 13 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
|--|----------|---|---|---|----------|---|---|----|----------|---|---|---|----------|---|---|---|

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--|----------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|
| <i>Euphorbia lancifolia</i> Schldl. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 |
|--|----------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|

FABACEAE

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|
| <i>Haematoxylum</i> <i>campechianum</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--|------------|---|---|---|----------|---|---|---|------------|---|---|---|----------|---|---|---|
| <i>Piscidia grandifolia</i> (Donn. Sm.) | 0.7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5.0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
|--|------------|---|---|---|----------|---|---|---|------------|---|---|---|----------|---|---|---|

FAGACEAE

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------------------|------------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|------------|---|---|---|
| <i>Quercus</i> sp | 7.8 | 1 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1.4 | 0 | 0 | 0 |
|-------------------|------------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|------------|---|---|---|

FLACOURTIACEAE

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|------------|---|---|---|
| <i>Olmediella</i> <i>betschleriana</i> (Göpp.) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5.0 | 0 | 0 | 0 |
|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|------------|---|---|---|

HYDROPHYLLACEAE

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------------------------------------|------------|---|---|---|----------|---|---|---|------------|---|---|---|-------------|----|----|---|
| <i>Wigandia caracasana</i> Kunth | 0.7 | 5 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2.3 | 2 | 0 | 0 | 14.6 | 25 | 17 | 0 |
|-------------------------------------|------------|---|---|---|----------|---|---|---|------------|---|---|---|-------------|----|----|---|

LAURACEAE

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|-------------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|------------|---|---|---|
| <i>Nectandra globosa</i> (Aubl.) Mez | 11.0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2.8 | 0 | 0 | 0 |
|---|-------------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|------------|---|---|---|

LOGANIACEAE

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|----------------------------------|----------|---|----|----|----------|---|----|----|----------|---|----|----|----------|---|----|----|
| <i>Buddleia dentata</i> Kunth | 0 | 0 | 79 | 62 | 0 | 0 | 62 | 44 | 0 | 0 | 59 | 31 | 0 | 0 | 10 | 25 |
|----------------------------------|----------|---|----|----|----------|---|----|----|----------|---|----|----|----------|---|----|----|

MELASTOMATACEAE

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---------------------------------------|----------|---|----|---|----------|---|----|---|----------|---|----|---|----------|---|---|---|
| <i>Leandra subseriata</i> (Naudin) | 0 | 1 | 12 | 3 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 11 | 3 | 0 | 0 | 6 | 0 |
|---------------------------------------|----------|---|----|---|----------|---|----|---|----------|---|----|---|----------|---|---|---|

MELIACEAE

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------|------------|---|---|---|----------|---|---|---|------------|---|---|---|----------|---|---|---|
| <i>Cedrela</i> spp | 3.1 | 1 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2.1 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 |
|--------------------|------------|---|---|---|----------|---|---|---|------------|---|---|---|----------|---|---|---|

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------------------------------|----------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|------------|---|---|---|
| <i>Cedrela pacayana</i> Harms. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.9 | 0 | 0 | 0 |
|-----------------------------------|----------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|------------|---|---|---|

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--|------------|---|----|----|------------|---|----|----|-------------|---|----|----|-------------|----|----|----|
| <i>Trichilia hirta</i> L. | 0.9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Trichilia</i> sp | 0.8 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| MORACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Ficus glabra</i> Vell. | 4.3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1.7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 8 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| MYRTACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Eugenia</i> sp | 2.7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2.3 | 1 | 1 | 0 | 8.1 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pimenta dioica</i> (L.) Merr. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1.5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| OLACACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Schoepfia vacciniiflora</i> Planch. ex Hemsl. | 0 | 4 | 36 | 16 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 12 | 8 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| ONAGRACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Fuchsia arborescens</i> Sims. | 6.8 | 3 | 5 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2.6 | 5 | 0 | 0 | 19.7 | 21 | 19 | 0 |
| PAPAVERACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Bocconia arborescens</i> Harms. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| PINACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Pinus</i> sp | 0 | 0 | 0 | 0 | 4.0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| POACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Festuca indigesta</i> Laston | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 99 | 0 | 0 | 8 | 28 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Sporobolus poiretii</i> (Roem. & Schult.) H. | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 58 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| ROSACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Rubus occidentalis</i> L. | 1.5 | 0 | 7 | 1 | 9.9 | 2 | 0 | 1 | 14.4 | 0 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| RUBIACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Calycophyllum candidissimum</i> (Vahl) | 2.4 | 7 | 9 | 4 | 0 | 0 | 16 | 24 | 0 | 4 | 10 | 2 | 1.0 | 1 | 17 | 17 |
| SOLANACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Solanum nigrum</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 12 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 4 |
| <i>Vernonia</i> sp | 1.3 | 2 | 0 | 0 | 0 | 3 | 6 | 1 | 5.7 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

STYRACACEAE

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|----------------------------------|------------|---|----|---|-------------|---|---|---|-------------|---|---|---|----------|---|---|---|
| <i>Styrax argenteus</i> C. Presl | 7.0 | 5 | 15 | 2 | 13.3 | 6 | 1 | 0 | 21.2 | 8 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
|----------------------------------|------------|---|----|---|-------------|---|---|---|-------------|---|---|---|----------|---|---|---|

TILIACEAE

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|----------|---|---|---|------------|---|---|---|------------|---|---|---|----------|---|---|---|
| <i>Heliocarpus donnell-smithii</i> Rose | 0 | 0 | 0 | 0 | 1.7 | 0 | 1 | 0 | 1.1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
|---|----------|---|---|---|------------|---|---|---|------------|---|---|---|----------|---|---|---|

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---------------------------------------|----------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|
| <i>Triumfetta dumetorum</i> Schlecht. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
|---------------------------------------|----------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|

URTICACEAE

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|------------------------------|------------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|------------|---|---|---|
| <i>Boehmeria caudata</i> Sw. | 1.6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4.5 | 0 | 0 | 3 |
|------------------------------|------------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|------------|---|---|---|

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|----------------------------------|------------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|-------------|---|---|----|
| <i>Malachra alceifolia</i> Jacq. | 1.4 | 5 | 7 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 3 | 12.6 | 3 | 8 | 27 |
|----------------------------------|------------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|-------------|---|---|----|

VERBENACEAE

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|------------|---|---|---|----------|---|---|---|------------|---|---|---|----------|---|---|---|
| <i>Citharexylum donnell-smithii</i> Greenm. | 1.5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 1.1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
|---|------------|---|---|---|----------|---|---|---|------------|---|---|---|----------|---|---|---|

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------------|----------|---|----|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|
| <i>Lantana camara</i> L. | 0 | 0 | 11 | 3 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 8 | 1 | 0 | 0 | 5 | 0 |
|--------------------------|----------|---|----|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|----------|---|---|---|
