



ARTÍCULO / ARTICLE

# SUCESIÓN VEGETAL EN BORDES DE BOSQUES DE PINABETE (*Abies guatemalensis* Rehder) DEL OCCIDENTE DE GUATEMALA

## PLANT SUCCESSION IN FIR FOREST EDGES (*Abies guatemalensis* Rehder) THE WEST OF GUATEMALA

José Vicente Martínez Arévalo<sup>1</sup>

### RESUMEN

Se estudió la sucesión vegetal circundante en parches de bosque de *Abies guatemalensis* en el occidente de Guatemala con el objetivo de reconocer las características de este proceso y su posible aplicación en restauración ecológica. El área de estudio se conformó por diez localidades que representaran cinco estadios distintos para analizarlos durante tres épocas del año. Los resultados arrojaron que conviven 85 especies de flora montana; el índice de diversidad alfa de Shannon (entropía) fue estadísticamente similar en todas las zonas y el índice de diversidad beta de Dice se consideró de mediano a bajo (0.7 a 0.95); el valor de importancia de Cottam indicó que hay codominancia de los taxa, ya que la mayoría presentó valores pequeños; la dinámica de la vegetación fue similar en todos los sitios y mostró patrones diferentes a los consignados en investigaciones realizadas en zonas agrícolas abandonadas. Se concluye que las condiciones ambientales y el régimen de disturbio imprimen propiedades especiales en la sucesión biológica y se observó un claro proceso de autosucesión, que se pudo explicar mejor en el espacio que en el tiempo y se constituyó por un mosaico de estadios alrededor de los núcleos de bosque de pinabete, de manera que la afectación del sitio (pastoreo de ovejas) provocó un disclímax, en cual cada fase es un estado semiestable que requiere fuerzas exógenas (como la intervención con fines de restauración ecológica) para cambiar a un estado superior.

**Palabras clave:** *Abies guatemalensis* Rehder, autosucesión, dinámica vegetal, disclímax, índice de diversidad, sucesión ecológica.

### ABSTRACT

Different phases of vegetal succession were studied, which occur around forest patches of *Abies guatemalensis* in Western Guatemala, with the aim to recognize the characteristics of the process of plant succession in these forests and their application to ecological restoration. Ten locations were chosen, and vegetation was analyzed through five successional stages in three times of the year. Results show that vegetation is composed of 85 species of mountain flora, seven of which corresponds to trees. The alpha diversity Shannon index was statistically the same in all locations and beta diversity Dice index was from medium to low (0.7 to 0.95). The Cottam importance value indicates a codominance of species, as most have low values. The process of ecological succession is similar in the ten locations studied, with a different pattern to that produced in areas abandoned after cultivation. The environmental conditions and pattern of disturbance print special features of vegetation dynamics. Most plant species are present in different successional stages in a clear autosuccession process. Plant succession occurs in time rather than in space, represented by a mosaic of successional stages around the forest patches, so that the disturbance has caused disclimax, where each successional stage represents a semistable state, needing exogenous forces to switch to a higher successional stage.

**Key words:** *Abies guatemalensis* Rehder, autogenic succession, vegetation dynamics, disclimax, diversity index, ecological succession.

Fecha de recepción/date of receipt: 4 de junio de 2013; Fecha de aceptación/date of acceptance: 11 de abril de 2014.

<sup>1</sup> Facultad de Agronomía, Universidad de San Carlos de Guatemala, Área de Ciencias. Correo-e: josevm2000@yahoo.com

## INTRODUCCIÓN

La sucesión ecológica es una de las teorías centrales de la ecología y trasciende el ámbito meramente académico hacia aplicaciones prácticas, como facilitar la recuperación de ecosistemas (Gómez, 2010); el análisis realizado por Prach y Walker (2011) enfatiza la utilidad de estos estudios, ya que en función del conocimiento en dicha disciplina se contribuye a la generación de investigaciones referentes a la restauración, la pérdida de diversidad biológica, los efectos de especies invasoras y el cambio del clima; en lo que respecta a la primera, el entendimiento de los procesos sucesionales orientan el planteamiento de enfoques para realizar planes de manejo que tengan como fin el restablecimiento de las condiciones ecológicas de los sitios afectados (Martínez y García, 2007), y pueden apoyarse en modelos cuantitativos que permitan predecir su comportamiento (Taylor *et al.*, 2009). En zonas forestales muy deterioradas, esto es un punto clave, pues en principio, es necesario recuperar la integridad ecológica a partir de los remanentes de bosque que persisten (Santos y Tellería, 2006; Suárez, 2008); tal es el caso del altiplano occidental de Guatemala, donde la especie dominante es *Abies guatemalensis* Rehder y se distribuye entre los 2 700 y 3 400 msnm (Martínez, 2011). Por su parte, Encina *et al.* (2008) realizaron análisis similares en sitios en México con *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. *et* Cham. como taxon dominante, y resaltan su valor ecológico con respecto al mantenimiento de la flora en partes altas de las cuencas y la necesidad de su conservación y recuperación.

En los bordes de los núcleos estudiados hay distintas fases de desarrollo vegetal debido a la acción de los factores limitantes derivados del disturbio; esto brinda las características adecuadas para conocer la sucesión en ecosistemas de clima templado en Guatemala (Martínez, 2013), generar conocimiento sobre la flora local y su dinámica, lo cual según Montenegro y Vargas (2008) es sumamente útil para emprender proyectos de restauración; además es muy relevante, dada la escasez de observaciones de ese tipo en el país.

El presente trabajo aporta elementos sobre la dinámica vegetal de bosques templados y su objetivo es comprender el proceso de sucesión vegetal en la periferia de los parches donde abunda *A. guatemalensis*, con el fin de aplicarlo en proyectos de restauración ecológica que fomenten su recuperación ecosistémica y consideren tanto los procesos biológicos como a los actores sociales involucrados.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

Se determinaron diez sitios de muestreo (parches y sus bordes) dentro del bosque de *A. guatemalensis* en una altitud

## INTRODUCTION

Ecological succession is one of the central theories of ecology and transcends the strictly academic scope towards practical applications, as the easiness to recover ecosystems (Gómez, 2010); the analysis performed by Prach and Walker (2011) emphasizes the usefulness of these studies, as, in terms of the knowledge in this discipline, it helps to generate research that refers to restoration, the loss of biological diversity, the effects of invasive species and climate change; in regard to the first one, the understanding of successional processes guides the approach to get management plans into action whose ending is the reestablishment of the original ecological conditions of the affected sites (Martínez and García, 2007) and may be supported by quantitative models that may predict their behavior (Taylor *et al.*, 2009). In very damaged forest zones, this is a key point, since, at first, it is necessary to recover the ecological integrity from the remains of the forest that still exist (Santos and Tellería, 2006; Suárez, 2008); such is the case of the western plains of Guatemala, where the dominant species is *Abies guatemalensis* Rehder which extends between 2 700 and 3 400 masl (Martínez, 2011). On the other hand, Encina *et al.* (2008) made similar analyses in places where *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. *et* Cham. is outstanding in Mexico, and highlights its ecological value in regard to the conservation of the flora in high parts of the basins and the need to recover and preserve it.

In the borders of the nuclei that were studied there are different vegetation development phases from the action of limiting factors from disturb; this provides the right elements to know the succession in mild-weather ecosystems in Guatemala (Martínez, 2013) and to produce the knowledge about the local flora and its dynamics, which, according to Montenegro and Vargas (2008) is very useful to start restoration projects and that is very relevant from the lack of observations of this kind in the country.

This paper makes a contribution with the elements about vegetation dynamics in mild-weather forests and its aim is to understand the vegetal succession process in the border of patches where *A. guatemalensis* is abundant in order to apply it in ecological restoration projects that foment its ecosystem recovery and consider the biological process as well as the social actors that are involved.

## MATERIALS AND METHODS

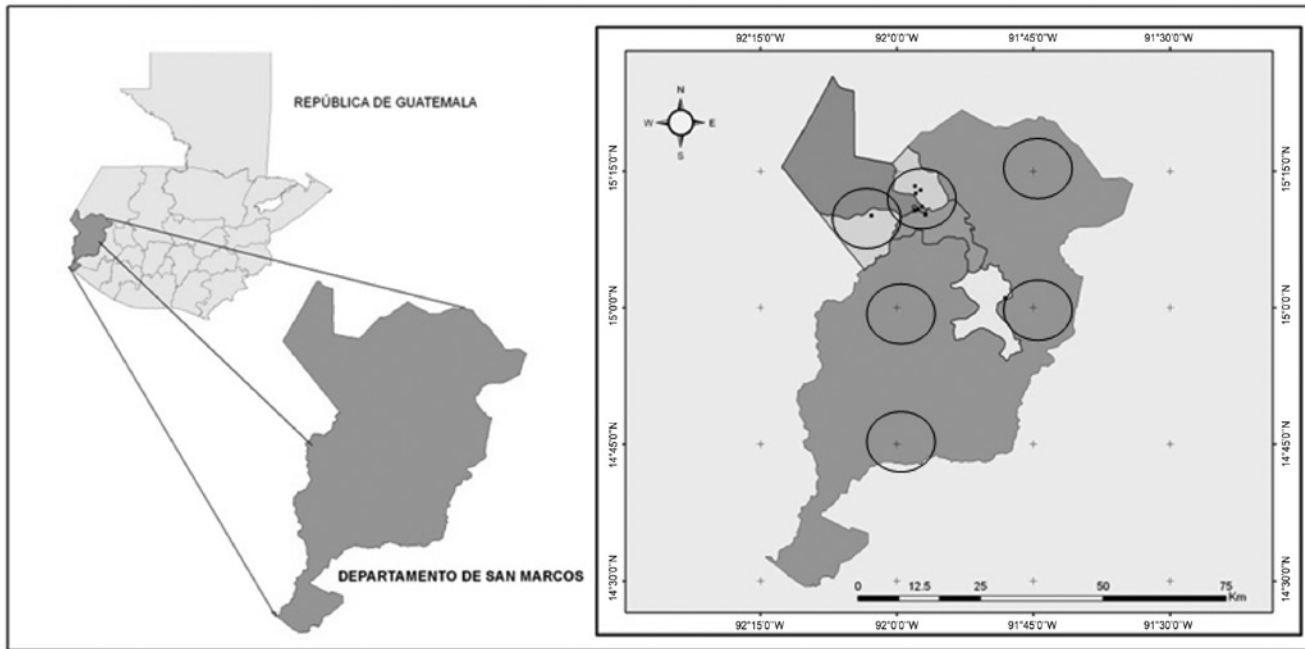
### Study area

Ten sampling sites were determined (patches and their borders) inside the *A. guatemalensis* forest at an altitude range between 2 800 and 3 400 m at San Marcos department, Guatemala;



entre 2 800 y 3 400 m, en el departamento de San Marcos, Guatemala, que corresponden a las zonas altas de las cuencas de los ríos Naranjo, Coatán y Suchiate (vertiente del Pacífico), y Cuilco (del Golfo de México); pertenecen a los municipios San Marcos, San José Ojetenám, Ixchiguan, Tacaná y Sibinal (Figura 1, Cuadro 1); la vegetación está representada por bosques húmedos, muy húmedos y de tipo montano bajo subtropical.

they are part of the highlands in the Naranjo, Coatán and Suchiate (Pacific Ocean drainage area) and Cuilco (of Gulf of Mexico) basins which belong to San Marcos, San José Ojetenám, Ixchiguan, Tacaná and Sibinal municipalities (Figure 1, Table 1).



Puntos negros = Ubicación de las localidades estudiadas; Círculos = contienen una o más localidades.  
 Black circles = locations of where the study was made; Circles = it has one or more locations.

Figura 1. Ubicación del área de estudio.  
 Figure 1. Locations of the study area.

### Trabajo de campo

Se establecieron cinco distintas fases de la sucesión mediante la técnica *side by side* (Müeller - Dombois y Ellenberg, 1974) y se aplicó el método sincrónico (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974) para estudiar el proceso; las etapas se determinaron a partir de su descripción fisonómica como: estadio 1, áreas abiertas, degradadas y con pasto o vegetación herbácea, cubiertas principalmente por gramíneas perennes, especies anuales y efímeras, con edades de 5 a 8 años; estadio 2, hierbas y arbustos de espacios abiertos con presencia de herbáceas y arbustos de 8 a 15 años de edad como el arrayán (*Baccharis vaccinioides* Kunth), la salvia (*Buddleja megaloccephala* Donn. Sm.) y el chicajol (*Stevia polycephala* Bertol.); estadio 3, áreas con arbustos y árboles de 15 a 30 años de edad de aile (*Alnus jorullensis* HBK.), de ciprés (*Neocupressus lusitanica* Mill. de Laub.), de encino (*Quercus skinneri* Benth.) y de pino (*Pinus ayacahuite* Ehrenb. ex Schltdl. y *Pinus rudis* Endl.); estadio 4, árboles con edades de 30 a 80 años, entre los que crecen ejemplares de *A. guatemalensis*, adyacentes a los remanentes de bosque puro, producto de regeneración natural, y sitios

### Field work

Five different succession phases were established by the "side by side" technique (Müeller - Dombois and Ellenberg, 1974) and the synchronic method to study the process (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974); the stages were determined from their phisonomic description as follows: stage 1, open areas, degraded and with grass or herb vegetation, covered mainly by perennial grass, annual and ephemeral species, of 5 to 8 years old; stage 2, herbs and shrubs of open spaces with herbs and shrubs 8 to 15 years old such as arrayán (*Baccharis vaccinioides* Kunth), salvia (*Buddleja megaloccephala* Donn. Sm.) and chicajol (*Stevia polycephala* Bertol.); stage 3, which are areas with shrubs and trees from 15 to 30 years old of alder (*Alnus jorullensis* HBK.), cypress (*Neocupressus lusitanica* Mill. de Laub.), oak (*Quercus skinneri* Benth.) and pine (*Pinus ayacahuite* Ehrenb. ex Schltdl. and *Pinus rudis* Endl.); stage 4, trees between 30 and 80 years old, among which *A. guatemalensis* grow, neighboring the remains of the pure forest, as a result of natural regeneration,

con árboles aislados, derivados de la deforestación que se asocian con otros taxa arbóreos; estadio 5, bosques maduros de *A. guatemalensis*, con rodales de bosque puro o casi puro, con edades mayores a los 80 años.

and places with isolated trees that come from the deforestation that is linked to other tree taxa; stage 5, *A. guatemalensis* full developed trees, with stands of pure or almost pure forest, with ages elder than 80 years old.

Cuadro 1. Sitios de muestreo.

Table 1. Sampling sites.

Núm.	Localidad	Municipio	Coordenadas UTM		Altitud (m)	Pendiente %	Orientación	Fisonomía	Área (ha)
			X	Y					
1	Camba	Sibinal	600659	1654546	3 300	30	Este	2	11.8
2	Los Cuervos	Ixchiguan	613033	1677444	3 360	25	Noroeste	1	37.1
3	Ixcamal	San Marcos	627916	1650428	2 950	20	Este	2	3.07
4	El Grande	San José Ojetenam	610963	1683274	3 134	15-25	Oeste	2	8
5	Las Nubes	San José Ojetenam	612058	1682402	3 370	20-30	Norte	2	10
6	Las Ventanas	San José Ojetenam	611154	1681756	3 206	40-60	Oeste y Sur	2	40
7	Canatzaj	Tacaná	612409	1679095	3 200	25-30	Oeste	1	19.4
8	Flor de Mayo	Tacaná	611635	1678536	3 245	35	Oeste	1	4
9	Toribio	Tacaná	610812	1678263	3 150	35	Este	2	2
10	San Luis	Tacaná	611135	1678385	3 200	25-35	Sur	2	4

Fisonomía: 1= uniforme; 2= ondulada.

Physonomy 1= uniform; 2= wavy.

Las parcelas tuvieron forma rectangular (para favorecer la pendiente) y distintos tamaños: a) parcelas grandes (1 000 m<sup>2</sup>, para los estadios del 1 al 3) y parcelas de 500 m<sup>2</sup> para estadios del 4 al 5; b) subparcelas: en la esquina superior derecha de las parcelas grandes, se estableció una subparcela de 16 m<sup>2</sup> para el estudio de arbustos. En cada esquina y en el centro de la parcela grande, se delimitaron subparcelas de 1 m<sup>2</sup> para el estudio de hierbas; c) para la toma de datos de árboles se utilizó la parcela grande. En total se establecieron 50 parcelas grandes (en 30 se tomaron datos de árboles), 50 subparcelas para arbustos y 250 subparcelas para hierbas.

Los registros se llevaron a cabo entre 2010 y 2011 en la época seca (febrero - marzo), en la lluviosa (julio - agosto) y al término de las lluvias (octubre - noviembre); para cada sitio de muestreo se tomaron los siguientes datos: densidad, como el recuento del número de individuos por especie, expresado como número de plantas por hectárea; cobertura, estimada como el área ocupada por taxon en la parcela, que se calculó a través de la suma del área proyectada sobre el suelo, de cada herbácea, arbusto y árbol, expresado en m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> y su porcentaje; para los taxa rastreros o que forman manto sobre el suelo, se tomó directamente el área donde estaba la masa; altura, se expresó como altura promedio en metros; d) colecta, se tomó

Plots were rectangular (to favor slope) and of different size: a) Big plots (1 000 m<sup>2</sup>, for stages 1 and 3) and 500 m<sup>2</sup> plots for stages 4 and 5; b) Subplots: in the right upper corner of the big plots, a 16 m<sup>2</sup> subplot was placed to study shrubs. In each corner and at the center of the big plot, 1 m<sup>2</sup> plots were delimited to study herbs; c) for the data taking of trees a big plot was used. After all, 50 big plots were obtained (in 30 of the tree data were taken), 50 subplots for shrubs and 250 subplots for herbs.

Records were carried out between 2010 and 2011 in the dry season (February-March), in the rain season (July-August) and at the end of the rains (October-November); for each sampling site the following data were: density, as the counting of the number of individuals by species, expressed as the number of plants per hectare; cover, estimated as the area occupied by species in the plot, which was calculated through the sum of the projected area over the ground per taxon, of each herb, shrub and tree, expressed in m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> and its percentage; for the creeping species or that form a carpet above the ground, data were taken directly where the mass was; height, it was expressed



una muestra por especie, para su determinación botánica en el herbario BIGU, de la Escuela de Biología de la Universidad de San Carlos de Guatemala.

## Análisis de la información

La información se capturó en hojas electrónicas con el programa Excel®, en arreglos de matrices básicas de datos; en las filas se registraron las especies y en las columnas, cada estadio sucesional ordenado por localidad. Se elaboraron matrices de densidad, cobertura y de presencia - ausencia de especies vegetales, como se describe a continuación:

a) Se elaboró un cuadro en el que los individuos se ordenaron por familia, género y especie y se registró su frecuencia.

b) Se utilizaron los programas Past versión 1.93 (Hammer *et al.*, 1999) y SPSS versión 15 (SPSS, 2006) para calcular la diversidad (alfa y beta). La primera se obtuvo por medio del Índice de Shannon-Wiener, mediante el porcentaje de cobertura por especie, para lo que se usó el logaritmo natural (Moreno, 2001) y los valores se expresaron como entropía de Shannon (Jost, 2006); y la segunda, con el índice de similitud de Dice (Kolef, 2003), para lo cual, el parámetro fue la presencia - ausencia de las fases sucesionales durante las tres épocas de muestreo.

c) Se estimó el Índice de Valor de Importancia (IVI) de Cottam (Matteucci y Colma, 1982), uno de los más comunes para el estudio de la vegetación, ya que permite contrastar los resultados con otras investigaciones; para ello, se establecieron los valores absolutos y relativos de densidad, cobertura y frecuencia para cada especie y la suma de los tres constituyó el IVI, que comprende una escala de 0 a 300 e indica el valor ecológico de cada taxón en función de la localidad y la fase sucesional.

d) Se realizó un análisis de clasificación divisivo, politético y doble (especies y parcelas) con el programa TSINSPAN (*Two-way indicator species analysis*) (Gauch, 1982) con el paquete estadístico PCord versión 5 (McCune y Mefford, 2002), a partir de los resultados de densidad para generar una matriz arreglada de localidades y especies; las primeras fueron la base para elaborar un dendrograma con seis niveles de similitud que definió grupos en función de los estadios. Las especies indicadoras (aquellas que, aunque no tengan densidad y cobertura altas, caracterizan ecológicamente a los grupos a los que pertenecen) fueron establecidas y señaladas en el dendrograma.

as average height in meters; d) collection, it was taken as a sample for each species for its botanical identification in the BIGU herbarium, of the School of Biology of the *Universidad de San Carlos de Guatemala*.

## Analysis of Information

Data were captured in electronic sheets of the Excel® program, in arrangements of basic data matrixes; the species were listed in the rows and in the columns, each successional phase was ordered by location. Matrixes of density, cover and presence-absence of vegetal species, were made as follows:

a) A table was made in which the individuals were ordered by family, genus and species and its frequency was registered.

b) The Past version 1.93 (Hammer *et al.*, 1999) and the SPSS version 15 (SPSS, 2006) were used to calculate diversity (Alpha and Beta). The first was obtained by means of the Shannon-Wiener index through the cover per species percentage, for which natural logarithm was used (Moreno, 2001) and values were expressed as Shannon's entropy (Jost, 2006); and the second one, through the Dice similitude index (Kolef, 2003), for which the parameter was presence-absence of the successional phases during the three sampling stages.

c) Cottam's Importance Value Index (IVI) (Matteucci and Colma, 1982) was determined, which is one of the most common tools for the study of vegetation, as it allows to contrast the results with other research projects; therefore, absolute and relative density values of density, cover and frequency for each species was determined, and the sum of the three made-up the IVI, which includes a 0 a 300 scale and it indicates the ecological value of each taxon in terms of its location and successional phase.

d) A classification analysis was made which was divisive, polythetic and double (species and plots) with the Two-way indicator species analysis (TSINSPAN) (Gauch, 1982) with the statistical package PCord version 5 (McCune and Mefford, 2002) from the density results to generate a matrix arranged by localities and species; the first were the basis to design a dendrogram with six similitude levels that defined groups in terms of the stages. The indicator species (those that even if they do not have high density and cover) that ecologically describe the groups to which they belong) were established and highlighted in the dendrogram.

## RESULTS AND DISCUSSIONS

### Counted Taxa

39 botanical families were registered, of which 12 were well represented and from them Asteraceae, Rosaceae, Lamiaceae and Poaceae outstand as they had more than five species in



## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Taxa contabilizados

Se registraron 39 familias botánicas, de las cuales, 12 estuvieron bien representadas y de ellas destacaron Asteraceae, Rosaceae, Lamiaceae y Poaceae, con más de cinco especies en las localidades; 12 de los géneros integran a más de dos especies, y *Salvia* fue el más abundante. La mayoría de los individuos se localizaron en el estrato herbáceo y solo se identificaron siete en el arbóreo (Cuadro 2). La composición florística del área de estudio corresponde a una vegetación montana, cuyos grupos cuentan con mecanismos morfológicos, anatómicos y fisiológicos para adaptarse a la temperatura del sitio y enfrentar las heladas que ocurren entre noviembre y marzo (Cuevas *et al.*, 2011); esto coincide con los estudios florísticos realizados por Véliz *et al.* (2001) para esa zona.

### Diversidad

La diversidad beta, calculada a partir del índice de similitud de Dice (Cuadro 3) muestra que hay del alta similitud de las especies entre los tiempos de muestreo (mayor a 90 %); es decir, la variedad biológica es relativamente constante a lo largo del año, a pesar de que la fisonomía sí es cambiante, pues de diciembre a abril predomina el aspecto seco, y, como estrategia de supervivencia, varios ejemplares exponen partes vegetativas junto al suelo que provienen de órganos subterráneos. La diversidad beta que presentó mayor riqueza entre las distintas fases de sucesión fue la 1, con diversidad media, en tanto las demás la registraron baja, lo que significa que la mayoría de los taxa se desarrollan a lo largo del gradiente; los cambios que acontecen se relacionan con la densidad y la cobertura: algunas anuales fueron dominantes en los primeros estadios y en el de madurez tuvieron menor densidad.

the localities; 12 genus had more than two species and *Salvia* was the most abundant. Most individuals were found in the herb stratum and only seven at the tree level (Table 2). The flora of the study area belongs to the mountainous type of vegetation which includes groups that have morphological, anatomical and physiological mechanisms that allow them to adapt to the temperature of the place and face the frosts that occur between November and March (Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011); this coincides with the floristic studies of Véliz *et al.* (2001) for this zone.

Cuadro 2. Información florística base para estudiar la sucesión vegetal en bosques de *Abies guatemalensis* Rehder.  
Table 2. Basic floristic information to study vegetation succession in the forests of *Abies guatemalensis* Rehder.

Familia	Especies	Género	Especies
Asteraceae	19	<i>Salvia</i>	4
Rosaceae	7	<i>Alchemilla</i>	3
Lamiaceae	6	<i>Bidens</i>	2
Poaceae	5	<i>Eryngium</i>	2
Apiaceae	3	<i>Fuchsia</i>	2
Hypnaceae	3	<i>Geranium</i>	2
Onagraceae	3	<i>Senecio</i>	2
Orobanchaceae	3	<i>Solanum</i>	2
Pinaceae	3	<i>Stevia</i>	2
Asparagaceae	2	<i>Pinus</i>	2
Geraniaceae	2	<i>Piptochaetium</i>	2
Solanaceae	2	<i>Verbesina</i>	2
27 familias	1 c/u	58 géneros	1 c/u
Total de familias	39	Total de géneros	70
Total de especies	85		

### Diversity

Beta diversity, which was determined from Dice similitude index (Table 3) shows that there is a high similitud of the species at the time of sampling (above 90 %), that is, that the biological variation is rather constant along the year, in spite of the fact that the physiognomy changes, since from December to April the dry look prevails, and that, as a survival strategy, several individuals exhibited vegetative parts that come from underground organs to the ground. The Beta diversity that showed the greatest species richness in the different succession



Cuadro 3. Diversidad beta entre épocas y estadios sucesionales.

Table 3. Beta diversity between seasons and successional stages.

		Diversidad beta entre épocas del año		
		Beta diversity along the seasons of the year		
Meses		octubre-noviembre	julio-agosto	febrero-marzo
Octubre-noviembre		1		
Julio-agosto		0.97	1	
Febrero-marzo		0.96	0.96	1

		Diversidad beta entre estadios sucesionales				
		Beta diversity along among the successional phases				
Estadios sucesionales	1	2	3	4	5	
1	1					
2	0.77	1				
3	0.71	0.87	1			
4	0.71	0.87	0.93	1		
5	0.74	0.87	0.86	0.90	1	

Regla de decisión para la diversidad beta. Índice de 0.0 a 0.25 = muy alta; 0.26 a 0.50 = alta; 0.51 a 0.75 = mediana; 0.76 a 1.0 = baja.

Decision rule for Beta diversity; index from 0.0 to 0.25 = very high; 0.26 to 0.50 = high; 0.51 to 0.75 = medium; 0.76 to 1.0 = low.

El número de especies entre las distintas fases de la sucesión tuvo diferencias estadísticamente significativas ( $P < 0.01$ ), ya que para el estadio 1 el número fue menor y diferente a los demás. Respecto a la diversidad alfa, no hubo variaciones notorias entre las fases, por lo que se puede considerar que comparten la composición vegetal; el Índice de Shannon - Wiener fue relativamente alto en los cinco periodos (Cuadro 4) y concuerda con lo consignado para bosques similares (Návar - Cháidez y González, 2009). Es importante resaltar que para obtener este parámetro se utilizaron los datos de porcentaje de cobertura y en el caso del quinto estadio, los valores son inferiores a los del primero porque este último tiene una cobertura superior del estrato herbáceo inferior.

phases was number 1, with a medium diversity, while the rest had a low one, which means that most taxa developed along the gradient; the changes that took place are related to density and cover: some annual species were dominant in the first stages and during maturity had a smaller density.

The number of species among the several successional phases had statistically significant differences ( $P < 0.01$ ), as for stage 1, the number was smaller and different to the others. In regard to Alfa diversity, there were no important variations among the phases, which suggests that they share the composition of vegetation; the Shannon-Wiener index was rather high in the five periods (Table 4) and agrees with that registered for similar forests (Návar - Cháidez and González, 2009). It is worth noting that to obtain this parameter the cover percentage values were used, and in the case of the fifth stage, the values are smaller than those of the first because the latter has a broader cover of the low herb stratum.



Cuadro 4. Especies botánicas y diversidad alfa por estadio sucesional.

Table 4. Botanical species and Alfa Diversity by succession stage.

Estadio sucesional				
1	2	3	4	5
Número de especies				
51a	66b	70b	68b	65b **
Diversidad alfa Shannon				
3.67	3.95	3.94	3.88	3.56 N.S.

\*\* : Significancia  $P < 0.01$  y N.S. No hubo diferencias significativas en el análisis de varianza.

Los grupos a y b refieren significancia en la prueba de medias Tukey.

\*\* : Significance  $P < 0.01$  and N.S. There were no significant differences in the analysis of variance.

The a and b groups refer significance in Tukey's range test

### Clasificación de los estadios sucesionales

El dendrograma (Figura 2) muestra la organización que se generó a partir de los parámetros considerados para la vegetación de las diez localidades. En el primer nivel de corte, *Brachypodium mexicanum* (Roem. et Schult.) Link y *S. polycephala* resultaron las especies indicadoras y se definen dos grandes grupos: el primero del lado izquierdo con siete sitios, y el segundo, con tres sitios, que corresponde a aquellas zonas con mayor deterioro y que esporádicamente se utilizan para pastoreo; en el segundo corte la especie indicadora izquierda fue *Stevia incognita* Grasshoff y el conjunto formado por *Acaena elongata* L., *Bidens ostruthioides* (DC.) Sch. Bip. y *Alchemilla guatemalensis* Rothm., del lado derecho y que caracterizaron al grupo III, que se conformó en el segundo nivel de corte y en el tercero, los grupos I y II. Los estadios sucesionales 3, 4 y 5 (caracterizados por mayor cobertura arbórea, y mejor recuperación del disturbio) se agruparon en el primero y en el segundo, el 1 y 2 (áreas abiertas sin árboles); en el grupo III se conglomeraron los estadios de las tres localidades más deterioradas y en él se formaron dos subgrupos: el derecho se integró en el tercer nivel de corte y los estadios maduros estuvieron en los dos subgrupos del lado izquierdo.



### Classification of the successional stages

The dendrogram (Figure 2) shows the organization that came from the parameters that were considered for the vegetation of the ten localities. In the first level, *Brachypodium mexicanum* (Roem. et Schult.) Link and *S. polycephala* were the indicator species and two great groups were defined: the first at the left, with seven sites and the second, with three sites, that belongs to those zones with greater disturb and that sporadically are used for grazing; in the second cut, the indicator species at left was *Stevia incognita* Grasshoff and the group formed by *Acaena elongata* L., *Bidens ostruthioides* (DC.) Sch. Bip. and *Alchemilla guatemalensis* Rothm., to the right and that described group III, that was set in the second levels and in the third one, groups I and II. Successional stages 3, 4 and 5 (which have a greater tree cover and a better recovery from disturb) were gathered in the first one and in the second one, 1 and 2 (open areas without trees); in group III were the most damaged stages of the three localities together and in it were formed two subgroups: the right was formed in the third level and the mature stages were in the two subgroups at the left.

### Cottam's Importance Value Index

IVI was less than 20 in 54 % of the 85 species and in 96 % of cases, it also had lower values than 100, only two of trees and one musk (4 % of total) had IVI higher than 100; in general, there was codominance in each stage, so that what is usual is that the physiognomy that surrounds *A. guatemalensis* forests has abundant herbs and shrubs (lower stratum dominated by musk, the herbs by *Salvia* sp. and *Senecio callosus* Sch. Bip. and the shrubs by *A. elongata* and *Baccharis vaccinioides* the noticeable change in the successional chronosequence is the development of trees, which coincides with the findings of Galindo *et al.* (2003), who found that the vegetation of the highlands is very heterogeneous, which results in a few dominant species. Along the year, the IVI over 20 was displayed as follows: 7 % for one single stage, 35 % for two and 40 % for the annual. Musk was represented at the different spaces (in some cases IVI > 60); it was noticed that in the presence of trees, the value for pines and firs was over 60, as its cover is not dense and this allows that plants grow in the undergrowth.

### Description of the stages in space

The classic theory of ecological succession by Clements (1936) proposes that the linear differentiation along the successional stages is notorious; however, in the actual study it only happened in space, from the center of the forest to the borders (Drury and Nisbet, 1973); historically in this area, there have been disturbs as a result of deforestation and overgrazing by lambs, which is reflected in species composition and the structure of communities by the modification of the competitive balance and recruitment success (Vargas *et al.*, 2002); this suggests that



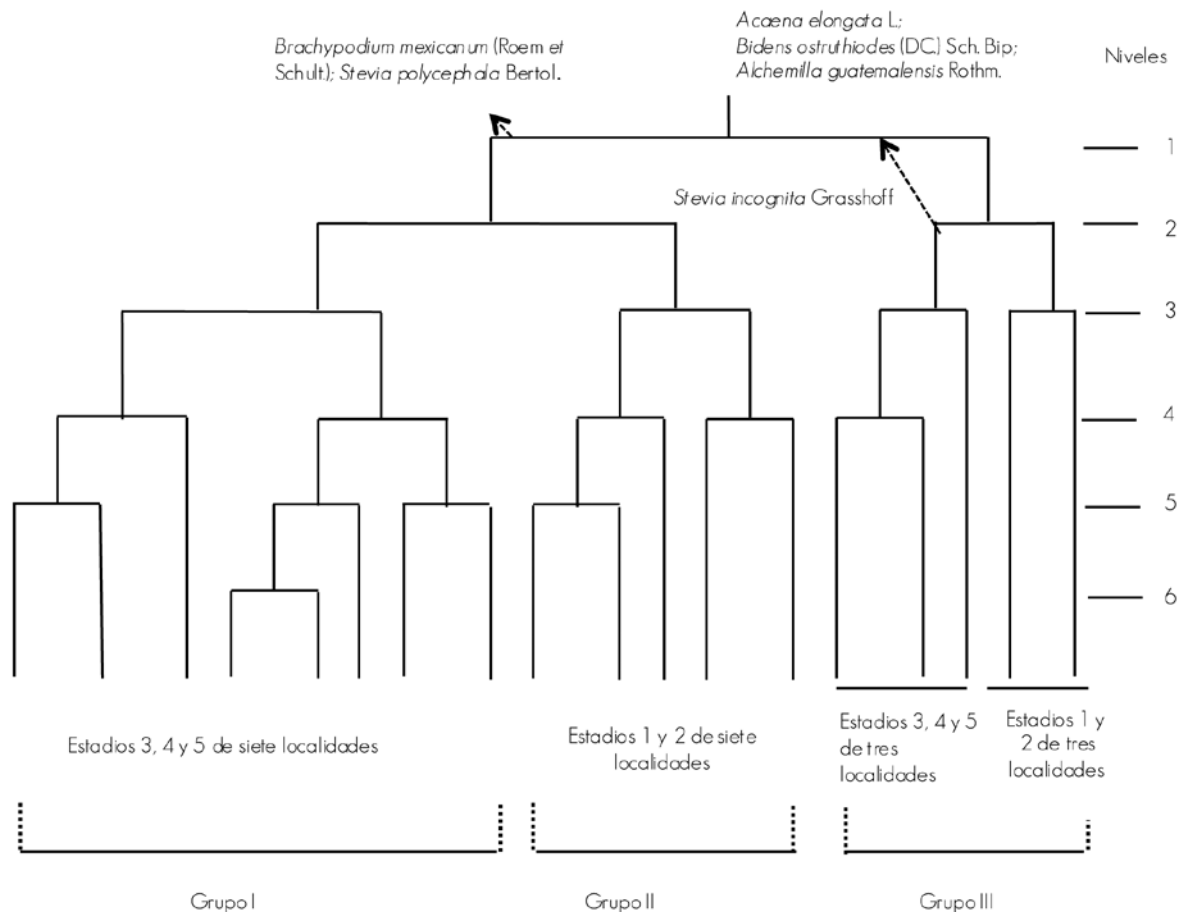


Figura 2. Dendrograma de estadios sucesionales de las diez localidades estudiadas.  
 Figure 2. Dendrogram of the successional stages of the ten studied locations.

### Índice de valor de importancia de Cottam

El IVI fue menor a 20 en 54 % de las 85 especies y en 96 % de los casos, registró también valores inferiores a 100, solo dos arbóreas y un musgo (4 % del total) tuvieron IVI mayor a 100; en general hubo codominancia en cada estadio, por lo que lo habitual es que la fisonomía que rodea los bosques de *A. guatemalensis* sea abundante en herbáceas y arbustivas (estrato inferior dominado por musgo, el herbáceo por *Salvia* sp. y *Senecio callosus* Sch. Bip., y el arbustivo por *A. elongata* y *Baccharis vaccinioides*; el cambio perceptible en la cronosecuencia sucesional es el desarrollo de árboles, lo que coincide con Galindo *et al.* (2003), quienes indican que la vegetación de altura presenta alta heterogeneidad, lo cual redundará en que pocas especies son dominantes. A lo largo del año el IVI superior a 20 se presentó de la siguiente forma: 7 % para una sola época, 35 % para dos y 40 % para la anual. Los musgos fueron los mejor representados en los distintos espacios (en algunos casos IVI > 60), se notó que con presencia de árboles, el valor para pinos y

vegetation modeling is determined by disturb, in terms of its type, intensity, extension and frequency (Dale *et al.*, 1998; Turner *et al.*, 1998; Karyne *et al.*, 2005).

The first stage was present in sites with an eight-year period of abandonment and in them were found semi perennial Graminae, musk, annual species and some shrubs (sign of the exclusion of lambs) (Vargas *et al.*, 2002); change towards the second one seems to be slow (which could become faster with restoration activities) and has species that can serve as nurse plants to tree species (*B. vaccinioides*, *A. elongata*, *Roldana heterogama* (Benth.) H. Rob. *et* Brettell, *Symphoricarpos microphyllus* Kunth and *Rubus trilobus* Moc. *et* Ses.); in spite of it, the natural regeneration of trees is low. The third stage was notorious for the dominance of trees, which suggests that grazing was performed in a gradient (a greater number of lambs in terms of the distance to the nucleus of the forest to the border).

pinabetes fue mayor a 60, ya que su cobertura no es densa y esto permite el crecimiento de plantas del sotobosque.

## Descripción de los estadios en el espacio

La teoría clásica de la sucesión ecológica de Clements (1936) propone que es notoria la diferenciación lineal a lo largo de los estadios sucesionales; sin embargo, en el presente estudio solo coincidió en el espacio, desde el núcleo del bosque hacia los bordes (Drury y Nisbet, 1973). En el área, históricamente han ocurrido disturbios, producto de la deforestación y el sobrepastoreo de ovejas, lo cual se refleja en la composición de las especies y la estructura de las comunidades por la alteración del balance competitivo y éxito de reclutamiento (Vargas *et al.*, 2002); esto sugiere que el modelado de la vegetación lo determina el disturbio, en función de su tipo, intensidad, extensión y frecuencia (Dale *et al.*, 1998; Turner *et al.*, 1998; Karyne *et al.*, 2005).

El primer estadio se conformó por sitios que tienen hasta ocho años de abandono y en él se registraron gramíneas semiperennes, musgos, especies anuales y algunos arbustos (indicio de la exclusión de ganado ovino) (Vargas *et al.*, 2002); el cambio hacia el segundo parece ser lento (podría acelerarse con acciones de restauración) y cuenta con especies que pueden servir de nodrizas para algunas arbóreas (*B. vaccinioides*, *A. elongata*, *Roldana heterogama* (Benth.) H. Rob. *et* Brettell, *Symphoricarpos microphyllus* Kunth y *Rubus trilobus* Moc. *et* Ses.); a pesar de ello, la regeneración natural de árboles es baja. El tercero se caracteriza por la dominancia de árboles, lo que hace pensar que el pastoreo se realizó en gradiente: mayor cantidad de ovejas en función de la distancia del núcleo del bosque hacia las orillas.

La forma y el tamaño de los núcleos del bosque de *A. guatemalensis* fue variado, pero en todos se advierten los distintos estadios de la sucesión, desde el parche hacia las orillas (de 0 a 100 m de longitud para cada uno). En la parte más interna, a las orillas del bosque, sobresalen las siete especies forestales y de manera adyacente, aquellas dominadas por arbustos y árboles de porte bajo; en la siguiente etapa únicamente están presentes los arbustos y en la más externa, abundan las herbáceas y son pocos los individuos mayores a 1 m de altura. El disturbio fue evidente, tanto por la fisonomía del área como por la constitución del suelo, erosionado en los primeros estadios, y en la concentración de elementos minerales, como el fósforo que no fueron constantes a lo largo del gradiente (de 4.84 a 12.86 ppm) y que mostraron niveles bajos (Martínez, 2013).

## Sucesión vegetal

Durante más de cuatro siglos la zona de interés estuvo afectada por el pastoreo ejercido por el ganado ovino que significó una intensa presión sobre el ecosistema, lo que propició que la mayor parte esté deforestada. De acuerdo con Gordillo *et al.*

The shape and size of the nuclei of the *A. guatemalensis* forest varied, but in all of them the different stages of succession were evident from the patch to the borders (from 0 to 100 m long for each one). In the deepest part, at the borders of the forest, the seven forest species were dominant, and in a collateral way, those in which shrubs and some small trees prevail. In the next stage only shrubs are present, and in the most external part, herbs are abundant and there are only a few individuals over 1 m. Disturb was evident; in the physiognomy of the area and in the condition of the soil, with erosion in the first stages and in the concentration of mineral elements, such as phosphorous, which were not constant along the gradient (from 4.84 to 12.86 ppm) and which show specially low levels (Martínez, 2013).

## Vegetal succession

For more than four centuries, the study area was affected by lambs and that pressed the ecosystem intensely, which deforestation in most of it. According to Gordillo *et al.* (2005), local economy was based on lamb livestock during the XVI and XVII centuries; however, since 1940 the number of animals started to decrease, in such a way that they are almost out of the area; this information was obtained from informal interviews of the inhabitants of the place.

The remaining patches of the *A. guatemalensis* forest show selective cutting and exotic species such as *Alchemilla pectinata* (Kunth) Rothm, in all stages. Results mean that there is autosuccession (Grulke, 1995; Mendoza, 2008; Ugalde *et al.*, 2008), since most of the colonizers are dominant, in all of the sites of the chronosequence and in the mature community.

The history of the place produced a kaleidoscope of successional stages in an environmental gradient of the nucleus to the borders (Drury and Nisbet, 1973; Matlack, 1994), which suggests that there is a disclimax (Pickett and McDonnell, 1989), since each stage represents or a semistable (Laycock, 1991) or of equilibrium or non-equilibrium state, which depend on exogenous forces to change to a higher state (Connell, 1978; Fariña *et al.*, 1997); this means that in the study area, mature ecosystems are stable but with low resilience to disturb, especially grazing, which might demand human intervention to recover their original functions (Vargas *et al.*, 2002). According to Drury and Nisbet (1973), succession is not notorious along time, in which, probably, the sort time of the actual study influenced as it did in space, which, according to the degree of disturb by grazing and the closeness to the nuclei of the forest, vegetation shows the previously stated kaleidoscope.

The knowledge of ecological succession is a basic column for the development of restoration plans (Bartha *et al.*, 2004; Leiva *et al.*, 2009); the information that resulted from this study, it is already considered basic for its application for the establishment of *A. guatemalensis*, together with nursing plants (Martínez,

(2005), la economía local se basó en la ganadería con ovejas durante los siglos XVI y XVII; sin embargo, desde 1940 la cantidad de animales comenzó a disminuir, de forma que actualmente están prácticamente excluidos del lugar; esta información se recabó por entrevistas informales con los pobladores.

Los parches remanentes de bosque de *A. guatemalensis* muestran tala selectiva y la presencia de especies exóticas como *Alchemilla pectinata* (Kunth) Rothm. en todos los estadios. Los resultados indican que hay autosucesión (Grulke, 1995; Mendoza, 2008; Ugalde *et al.*, 2008), ya que la mayoría de las colonizadoras son dominantes, tanto en la totalidad de los sitios de la cronosecuencia como en la comunidad madura.

La historia del área generó un mosaico de estadios sucesionales en un gradiente ambiental del núcleo a las orillas (Drury y Nisbet, 1973; Matlack, 1994), lo que sugiere que hay un disclímax (Pickett y McDonnell, 1989), ya que cada fase representa, un estado semiestable (Laycock, 1991), o estados de equilibrio y no equilibrio que dependen de fuerzas exógenas para cambiar a uno superior (Connell, 1978; Fariña *et al.*, 1997); lo cual significa que en el área de estudio los ecosistemas maduros son estables pero con baja resiliencia a los disturbios, especialmente al pastoreo, por lo que pueden requerir intervención humana para recuperar sus funciones originales (Vargas *et al.*, 2002). De acuerdo con Drury y Nisbet (1973), la sucesión no es tan notoria en el tiempo, en lo que posiblemente influyó la corta duración del estudio, pero sí en el espacio, donde, de acuerdo con el grado de disturbio del pastoreo y la cercanía a los núcleos de bosque, la vegetación muestra el referido mosaico.

El conocimiento de la sucesión ecológica es un pilar fundamental para desarrollar planes de restauración (Bartha *et al.*, 2004; Leiva *et al.*, 2009); la información que se generó con este estudio es considerada como base para el establecimiento de *A. guatemalensis*, en conjunto con plantas nodrizas (Martínez, 2013), ya que los resultados se compartieron con las comunidades locales que participaron en la planificación y el seguimiento, como sugiere Vargas (2007). Por otro lado, se realizan investigaciones para restaurar los ecosistemas a partir de parches de bosque (Williams *et al.*, 2002; Peña *et al.*, 2005). Como punto final, la Universidad Nacional, las municipalidades, las instituciones estatales y las organizaciones no gubernamentales inciden sobre las políticas públicas para incluir a *A. guatemalensis* en los proyectos de restauración a partir de la sucesión vegetal, dentro de un programa de pago por incentivos a la reforestación.

2013), since results were shared with the local communities that participate in planning and monitoring, as suggested by Vargas (2007). On the other hand, research is carried out to restore ecosystems from the forest patches (Williams *et al.*, 2002; Peña *et al.*, 2005). Finally, the *Universidad Nacional*, the municipalities, the government institutions and the non-government organizations act upon the public policies to include *A. guatemalensis* in the restoration projects from vegetation succession, within a program of payment for reforestation.

## CONCLUSIONS

The five phases of succession in the fir forests (*A. guatemalensis*) fit in the mountain flora, in which 85 species were registered and coincide with the zone factors and the vegetation proper to similar forests; the greatest amount of plants develops in the herb stratum, while only seven tree taxa were observed.

Alfa diversity index revealed values between 3.32 and 3.95 without variations in the successional stages, while in the Beta diversity, it is classified as middle to low (0.70 a 0.93) and it indicates that most taxa is along the gradient and only change in their density and cover; there is codominance among them (96 % have an IVI under 100) and thus, physiognomy is similar between the herb and shrub strata, and thus, the most evident change is the emergence of trees.

The succession process did not show a clear pattern (which is rather common in abandoned lands after cultivation), since, in most of them, species developed in autosuccession, which was more evident in space than in time and was integrated by a kaleidoscope of stages of *A. guatemalensis* forests that surround them; this means that here exists a disclimax, as each stage represents a semi-stable state, and thus, to accelerate change towards a higher condition, external forces are necessary; therefore, it is convenient to start ecological restoration projects to favor secondary succession.

## ACKNOWLEDGEMENTS

To the *Secretaría Nacional de Ciencia y Tecnología* (Senacyt) of Guatemala, that by the 055-2009 Fodecyt project, provided the funding to generate the field information of this investigation.

*End of the English version*



## CONCLUSIONES

Las cinco fases de la sucesión en los bosques de pinabete (*A. guatemalensis*) corresponden a flora montana, en la cual se registraron 85 especies y coincide con los factores de la zona y la vegetación característica de bosques similares; la mayor cantidad de plantas se desarrolla en el estrato herbáceo, mientras que solo se observaron siete taxa de árboles.

El índice de diversidad alfa presentó valores entre 3.32 y 3.95, sin variaciones importantes entre los estadios sucesionales, en tanto que la diversidad beta califica de mediana a baja (0.70 a 0.93) e indica que la mayoría de los taxa está a lo largo del gradiente y cambian únicamente en su densidad y cobertura; entre ellos hay codominancia (96 % tienen IVI inferior a 100) y es por ello que la fisonomía es similar entre los estratos herbáceo y arbustivo, por lo cual el cambio más evidente es la emergencia de árboles.

El proceso de sucesión no mostró un patrón claro (común en áreas abandonadas después de cultivo), ya que, en su mayoría, las especies se desarrollaron en autosucesión, que fue más evidente en el espacio que en el tiempo y se conformó por un mosaico de estadios de bosque de *A. guatemalensis* que las rodean; esto significa que existe disclímax, pues cada estadio representa un estado semiestable y, por lo tanto, para acelerar el cambio a una condición superior, se necesitan fuerzas exógenas, y, por lo tanto, se deben emprender proyectos de restauración ecológica con el fin de favorecer la sucesión secundaria. 🌱



## AGRADECIMIENTOS

A la Secretaría Nacional de Ciencia y Tecnología (Senacyt) de Guatemala, que por medio del proyecto Fodecyt 055-2009 proporcionó el financiamiento para generar la información de campo para esta investigación.

## REFERENCIAS

- Bartha, S., G. Campetella, R. Canullo, J. Bódís and L. Mucina. 2004. On the importance of fine - scale spatial complexity in vegetation restoration studies. *International J. of Ecol. and Envi. Scie.* 30: 101 - 116.
- Clements, F. E. 1936. Nature and structure of the climax. *J. Ecol.* 24 (1): 254 - 284.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199 (4335): 1302 - 1310.
- Cuevas G., R., E. A. Cisneros L., E. J. Jardel P., E. V. Sánchez R., L. Guzmán H., N. M. Núñez L. y C. Rodríguez G. 2011. Análisis estructural y de diversidad en los bosques de *Abies* de Jalisco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 1219 - 1233.
- Dale, V. H., A. E. Lugo, J. A. Mac Mahon and S. T. A. Pickett. 1998. Ecosystem management in the context of large, infrequent disturbances. *Ecosystems* 1 (6): 546 - 557.
- Drury, W. H. and I. C. T. Nisbet. 1973. Succession. *J. Arnold Arboretum* 54 (3): 331 - 368.
- Encina D., J. A., F. J. Encina D., E. Mata R. y J. Valdes R. 2008. Aspectos estructurales, composición florística y caracterización ecológica del bosque de oyamel de la sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 83: 13 - 24.
- Fariña, J. M., J. C. Castilla y P. A. Camus. 1997. Los conceptos de equilibrio y no equilibrio en la ecología de comunidades. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 321 - 339.
- Galindo, R., J. Betancur y J. Cadena. 2003. Estructura y composición florística de cuatro bosques andinos del santuario de flora y fauna Guanentá-alto río Fonce, cordillera oriental colombiana. *Caldasia* 25: 313 - 335.
- Gauch, H. G. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press. New York, NY, USA. 297 p.
- Gómez - Aparicio, L. 2010. The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *J. Ecol.* 97 (6): 202 - 1214.
- Gordillo, E., M. A. Muñoz y J. C. Estrada. 2005. Libro de texto universitario sobre historia de Guatemala: época colonial 1521-1821. Instituto de Investigaciones Históricas, Antropológicas y Arqueológicas, Universidad de San Carlos de Guatemala. 117 p.
- Grukke, N. E. 1995. Distribution of *Phippsia algida* and autosuccession in the polar semidesert, Canadian High Arctic. *Arctic and Alpine Research* 27 (2): 172 - 179.

- Hammer, O., D. A. T. Harper and P. D. Ryan. 1999. PAST: paleontological statistics. University of Oslo, Natural History Museum. Oslo, Norway. 225 p.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113 (2): 363 - 365.
- Karyne, B., G. Domon and A. Bouchard. 2005. Vegetation composition and succession of abandoned farmland: effects of ecological, historical and spatial factors. *Landscape Ecol.* 20 (6): 627 - 647.
- Kollef, P. 2003. Measuring beta diversity for presence - absence data. *J. Animal Ecol.* 72: 367 - 382.
- Laycock, W. A. 1991. Stable estates and thresholds of range condition on North American rangelands: a viewpoint. *Journal of Range Management* 44 (5): 427 - 433.
- Leiva, J. A., R. Mata, O. J. Rocha y M. V. Gutiérrez. 2009. Cronología de la regeneración del bosque tropical seco en Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. I. Características edáficas. *Biología Tropical*. 57 (3): 801 - 815.
- Martínez A., J. V. 2011. Sucesión y restauración ecológica en las partes altas de cuencas y la provisión de agua. *Revista Ciencias Técnicas Agropecuarias* 21 (4): 35 - 39.
- Martínez A., J. V. 2013. Sucesión ecológica secundaria alrededor de parches de bosque con pinabete (*Abies guatemalensis* Rehder) en San Marcos Guatemala. Tesis de doctorado. Universidad Estatal a Distancia. San José, Costa Rica. 153 p.
- Martínez R., M. y X. García. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 80: 69 - 84.
- Matlack, G. 1994. Vegetation dynamics of the forest edge - trends in space and successional time. *J. Ecol.* 84: 113 - 123.
- Matteucci, S. D. y A. Colma. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. OEA. Washington, DC. USA, pp. 51-54
- McCune, B. and M. J. Mefford. 2002. PC - ORD. Multivariate analysis of ecological data (Version 5). MjM Software. Gleneden Beach, OR. USA s/p.
- Mendoza S., I. 2008. Regeneración de la biodiversidad de especies leñosas en un marco de degradación de hábitats mediterráneos de montaña: combinación de interacciones ecológicas y manejo humano. Tesis de doctorado. Departamento de Ecología, Universidad de Granada. Granada, España. 228 p.
- Montenegro, A. L. y O. Vargas R. 2008. Caracterización de bordes de bosque altoandino e implicaciones para la restauración ecológica en la Reserva Forestal de Cagua (Colombia). *Revista Biología Tropical*. 56 (3): 1543 - 1556.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. CYTED, ORCYT, UNESCO. Zaragoza, España. 84 p.
- Müller - Dombois, D. and H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley, & Sons. New York, NY. USA. 547 p.
- Návar - Cháidez, J. y S. González - E. 2009. Diversidad, estructura y productividad de bosques templados de Durango, México. *Polibotánica* 27: 71 - 87.
- Peña B., J. C., A. Monroy A., F. J. Álvarez S. y M. S. Orozco A. 2005. Uso del efecto de borde de la vegetación para la restauración ecológica del bosque tropical. *Revista Especializada en Ciencias Químico - Biológicas* 8 (2): 91 - 98.
- Pickett, S. T. A. and M. J. McDonnell. 1989. Changing perspectives in community dynamics: a theory of successional forces. *Tree*. 4 (8): 241 - 245.
- Prach, K. and L. R. Walker. 2011. Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends in Ecology & Evolution*. 26 (3): 119 - 123.
- Santos, T. y J. Tellería. 2006. Pérdida y fragmentación de hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas* 15 (2): 1 - 7.
- Statistical Package for the Social Sciences (SPSS). 2006. SPSS Base (15.0) user's manual. SPSS Inc. Chicago, IL. USA. 637 p.
- Suárez D., D. 2008. Formación de un corredor de hábitat de un bosque montano alto en un mosaico de páramo en el norte del Ecuador. *Ecología Aplicada*. 7 (1, 2): 9 - 15.
- Taylor, A. R., H. Y. H. Chen and L. VanDamme. 2009. A review of forest succession models and their suitability for forest management planning. *For. Sci.* 55 (1): 23 - 36.
- Turner, M. G., W. L. Baker, C. J. Peterson and R. K. Peet. 1998. Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems* 1 (6): 511 - 523.
- Ugalde, J., D. Granados - Sánchez y A. Sánchez - González. 2008. Sucesión en el matorral desértico de *Larrea tridentata* (DC) Cov. en la sierra De Catorce, San Luis Potosí, México. *Terra-Latinoamericana* 26 (2): 153 - 160.
- Vargas, O., J. Premauer y C. Cárdenas. 2002. Efecto del pastoreo sobre la estructura de la vegetación en un páramo húmedo de Colombia. *Eotrópicos* 15 (1): 33 - 48.
- Vargas, O. 2007. Guía metodológica para la restauración ecológica del bosque Alto Andino. Grupo de Restauración Ecológica, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. 194 p.
- Véliz, M., N. Gallardo, M. Vásquez y R. Luarca. 2001. La vegetación montana de Guatemala. *Ciencia y Tecnología* (6): 3 - 61.
- Williams L. G., R. H. Manson y E. Insuza. 2002. La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Jalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques* 8 (1): 73 - 89.





