

Diversidad de árboles en cuatro etapas de sucesión ecológica del bosque tropical montano nuboso del altiplano occidental de Guatemala

Diversity of trees in four stages of ecological succession of the tropical montane cloud forest in Guatemala's western plateau

Sergio M. Godínez*

Programa Académico de Ingeniería Forestal, Centro Universitario de Noroccidente (Cunoroc),
Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala

*Autor al que se dirige la correspondencia: sgodinez@cunoroc.edu.gt

Recibido: 28 de diciembre 2019 / Revisión: 29 de octubre 2020 / Aceptado: 04 de noviembre 2020

Resumen

El objetivo de la investigación fue identificar la riqueza de especies de árboles en etapas de sucesión ecológica de áreas perturbadas del ecosistema bosque tropical montano nuboso (btmn) del altiplano occidental de Guatemala. Con el propósito de generar un registro de referencia para promover acciones de restauración ecológica. El btmn provee de agua para consumo humano a diez etnias mayas y población mestiza. La presión por deforestación y cambio de uso de la tierra por demanda de leña, madera, pastoreo y agricultura, ha generado fragmentación y deterioro de su composición y estructura. Se delimitó como área de estudio el territorio de sierra de Los Cuchumatanes y Cadena Volcánica Occidental con cotas superiores a 2,400 m s. n. m. Se seleccionaron 37 sitios con cuatro etapas de sucesión ecológica denominadas de plántula, brinzal, latizal, fustal y bosque maduro. Se evaluó la presencia y densidad de especies de árboles, en transectos de 2 x 50 m, para definir comunidades florísticas para cada etapa de sucesión ecológica. Se encontró una riqueza de 67 especies de árboles en las 16 comunidades florísticas diferenciadas, de ellas 40 especies promisorias para restauración. Significa que el 60% de la diversidad arbórea del btmn es apta para promover acciones efectivas para su restauración, conocimiento clave para reorientar los planes orientados al establecimiento de plantaciones de coníferas con fines maderables que impulsa el estado guatemalteco para restaurar este ecosistema.

Palabras claves: Biodiversidad, restauración ecológica, riqueza de especies, perturbación, etnias mayas

Abstract

The goal in this investigation was to identify the richness species of trees in stages of ecological succession in perturbed areas of the tropical montane cloud forest (tmcf's) ecosystem in Guatemala's western plateau. The intentionally is to generate a reference registration to promote ecological restoration actions, which supply clean water to teen Mayan ethnic groups and mestizo population. However, this forest is being affected due to change of land use for cattle, agriculture, firewood a timber, which has generated fragmentation and deterioration in its composition and structure. The territory of Sierra de los Cuchumatanes and Western Volcanic Chain was delimited as a study area with dimensions above 2,400 m a. s. l. 37 places with four stages of ecological succession of plantula, brinzal, latizal, fustal and mature forest were selected. The presence and density of trees species was evaluated in 2x50 m transect, to define floristic communities in each stage of ecological succession. In the 16 floristic communities differentiated was found 67 trees species and 40 of them are promising to restoration. This mean that the 60% of the arboreal wealth richness in the tmcf's is suitable to promote effective restoration deeds, this knowledge is the key to update plans to establishment coniferous plantations for timber purposes, promoted by Guatemalan State to assist in the recovery of this ecosystem.

Keywords: Biodiversity, ecological restoration, species richness, disturbance, ecological succession, Mayan ethnicities



Introducción

Los bosques de distribución restringida comunes en las grandes montañas de difícil acceso, experimentan altas precipitaciones y niebla persistente, se denominan bosques nubosos de montaña o higrofiticos nubosos o brumosos (Hamilton, 1995, 2009; Walte-Vega et al., 2017). También bosque nublado, selva nublada, bosque ombrófilo (Ataroff, 2001), bosque mesófilo (Monterroso-Rivas et al., 2012) y bosques tropicales montanos nubosos (btmn) o *tropical montane cloud forest* (tmcf) (Hamilton et al., 1995). Se les clasifica en bosques nublados a los ubicados entre 1,800 y 3,000 m s. n. m. y bosques altimontanos a los ubicados a más de 3,000 m s. n. m. (Ataroff, 2001). Estos cubren solo el 24% de la superficie terrestre y proporcionan el 60-80% del agua dulce del mundo (Price et al., 2011).

Definidos como ecosistemas hidrológica y ecológicamente únicos (Scatena et al., 2010). Estos registran altas tasas de precipitación (Egan & Price, 2014) y cumplen la función de reguladores de la cantidad y calidad del agua (Guerrero et al., 2006; Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, 2016), como sucede con el bosque maduro y secundario altoandino, al contribuir con la mejora a la calidad y cantidad de agua (Ramos Franco & Armenteras Pascual, 2019).

La función de intercepción efectiva de agua de lluvia y condensación de neblina de los bosques nubosos, se relaciona con la arquitectura de las ramas y hojas de los árboles en asocio con epífitas (Ataroff, 2002; Attaroff & Rada, 2000; Blanco, 2017; Hamilton, 1995; López-Mata et al., 2011). Su estructura depende de la diversidad de especies que integran estos ecosistemas, los que se caracterizan por sus altos valores de riqueza y diversidad (Jadán et al., 2017; Ramos Franco & Armenteras Pascual, 2019).

Son ecosistemas altamente vulnerables a los efectos del cambio climático, por su fragilidad biofísica y biodiversidad, a riesgos naturales e impactos humanos, lo que afecta a sus habitantes dependientes del agua (Egan & Price, 2014). Su cubierta forestal primaria continúa fragmentándose y disminuyendo, generando aumento de escorrentía, por conversión a usos agrícolas de subsistencia y comerciales, plantaciones forestales, incendios, proyectos de urbanización invasiva, de infraestructura turística, carreteras, presas y plantas hidroeléctricas (Armenteras Pascual et al., 2007; Price et al., 2011). Como consecuencia, dos terceras partes de los servicios ecosistémicos que brindan a la hu-

manidad (15 de 24 servicios examinados), entre ellos la provisión de agua dulce, la purificación del agua y el tratamiento natural de aguas residuales se están degradando (Guerrero et al., 2006). Esta dinámica socio-ambiental y funcional define la necesidad de su conservación y restauración.

La protección de los fragmentos de matriz y parche de bosque (Williams-Linera, 2012) y la restauración ecológica de sitios degradados, permitirán aumentar la resiliencia y revertir los efectos del impacto humano sobre los sistemas de montaña, acompañados con investigación (Egan & Price, 2014; Ramírez-Marcial et al., 2006). Esto permitirá superar la limitada información relacionada con el potencial de restauración para los diferentes tipos de btmn (Scatena et al., 2010) y así promover la conservación de la estructura y funcionamiento del ecosistema btmn que constituye un valioso activo natural, como objetivo prioritario para mantener el flujo de los servicios ecosistémicos, especialmente el agua (González-Espinosa et al., 2012; Guerrero et al., 2006).

El btmn estudiado identificado como bioma de bosques de montaña (Castañeda, 2008) en el altiplano occidental de Guatemala, se ubica a altitudes mayores a 2,400 m s. n. m. Comprende principalmente las regiones de sierra de las Minas, sierra de los Cuchumatanes y Cadena Volcánica Occidental, con funciones hidrológicas relevantes de provisión de agua y otros servicios ecosistémicos a comunidades con predominancia de población indígena (Castañeda, 2008). Las comunidades pertenecen a las etnias mayas akateka, awacateka, chuj, ixil, k'iche', mam, popiti', q'anjob'al, sakapulteka y uspanteka, con índices de desarrollo humano (IDH) entre 0.399 y 0.432, considerados bajos e inferiores a la media nacional estimada en 0.492, con más del 80% de sus pobladores en condición de pobreza multidimensional (Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo [PNUD], 2016).

Estos bosques enfrentan presiones por deforestación, con una tasa anual de 1% para el período 2006-2010 y la pérdida de servicios generados (Mesa de Restauración del Paisaje Forestal, 2015). Las presiones son generadas por tala por demanda de leña y madera, áreas para cultivos agrícolas y pastoreo, incendios forestales, crecimiento demográfico y debilidad institucional y legal (Godínez et al., 2016; Villamagua Vergara, 2017).

La función hidrológica que cumple el bosque nuboso se relaciona con su estructura y diversidad, la cual sucede dentro de una dinámica de fragmentación

y disminución superficial por presiones antrópicas en el altiplano occidental de Guatemala. Históricamente para la recuperación de las áreas disturbadas de este ecosistema, se ha promovido y reglamentado el establecimiento de plantaciones generalmente con especies de coníferas. Esta tendencia se evidencia en las opciones de restauración de este ecosistema propuestas por la Mesa Nacional de Restauración del Paisaje Forestal de Guatemala (2018), las que se enfocan únicamente en plantaciones con fines maderables de las especies del género *Pinus* y *Abies guatemalensis*. Estas acciones reducen la diversidad y simplifican la estructura deteriorando la capacidad de regulación hidrológica y generación de servicios ecosistémicos del bosque nuboso.

Este contexto genera la pertinencia de identificar la diversidad de especies de árboles del btmn (Godínez et al., 2017), para generar un registro que permita promover acciones de restauración ecológica. Con la finalidad de contribuir con: (a) la estrategia nacional para el uso y conservación de los bosques nubosos, (b) la estrategia nacional de restauración del paisaje forestal y (c) la política nacional de diversidad biológica (Consejo Nacional de Áreas Protegidas, 2011; Mesa de Restauración del Paisaje Forestal, 2015).

El estudio se realizó en áreas disturbadas del btmn en proceso de restauración ecológica pasiva del altiplano occidental de Guatemala. Se evaluó la presencia y abundancia de especies, en transectos de 50 x 2 m establecidos en sitios de sucesión ecológica existentes en áreas con cotas mayores a 2,400 m s. n. m. Se identificó la diversidad e importancia ecológica de especies nativas de árboles y la similitud entre etapas de sucesión ecológica.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El área geográfica del estudio se limitó a las cotas superiores a 2,400 m s. n. m., de la Cadena Volcánica Occidental y sierra de los Cuchumatanes, dentro de los límites administrativos departamentales de Huehuetenango, Quiché y Totonicapán (Figura 1). Se evaluó la diversidad ecológica forestal en 37 sitios, distribuidos en ocho pisos altitudinales (Tabla 1). Territorio ocupado por asentamientos humanos ladinos y de las etnias mayas akateka, awacateka, chuj, ixil, k'iche', mam, pop'ti', q'anjob'al, sakapulteka y uspanteka. El estudio se realizó en el período de febrero a noviembre de 2017.

Se seleccionaron áreas definidas como potenciales para la restauración del paisaje forestal, en las categorías de tierras forestales y de áreas protegidas definidas en el mapa de prioridades de restauración por la Mesa de Restauración del Paisaje Forestal (2015) de Guatemala. En estas áreas se identificaron sitios con procesos de sucesión ecológica forestal y bosque maduro asociado, desarrollando una base de datos de sitios efectivos de muestreo (Villareal et al., 2004).

Colecta de datos de campo

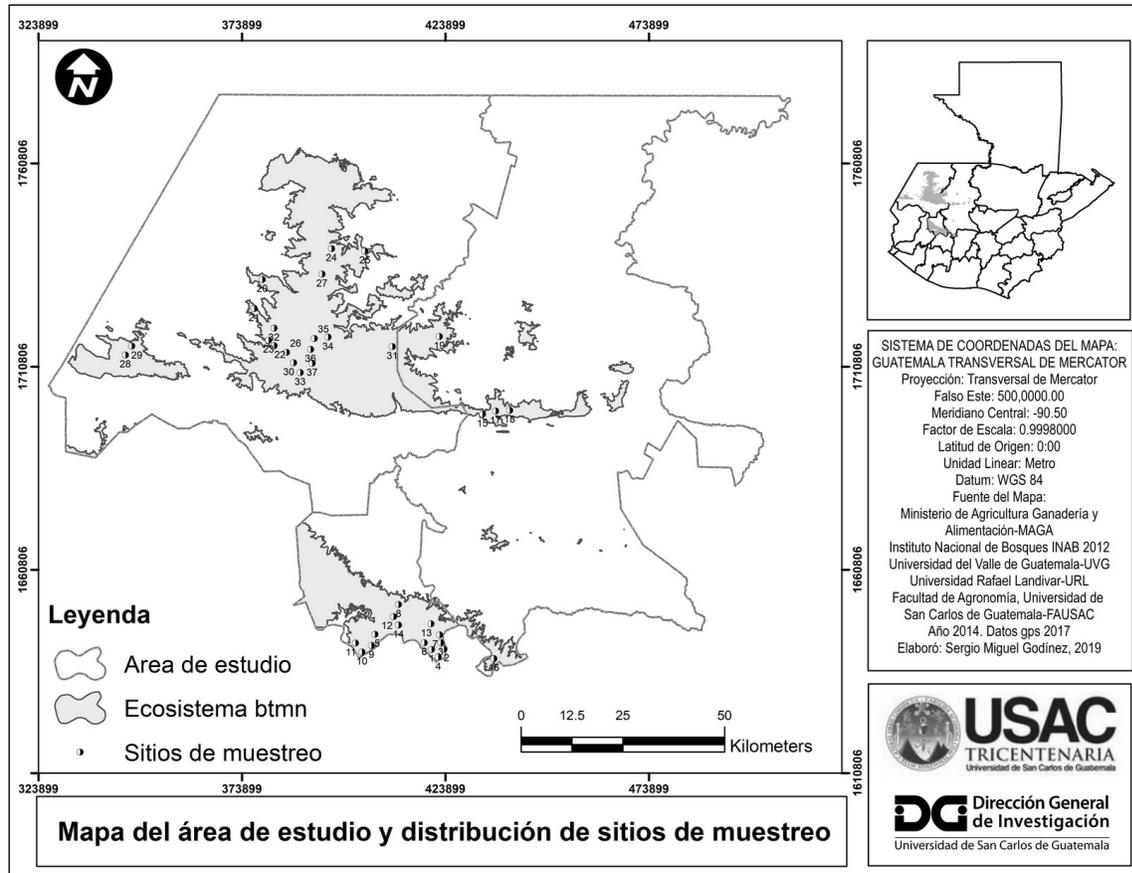
El área presenta un gradiente altitudinal que varía de 2,400 a 3,824 m s. n. m. y se dividió en ocho pisos altitudinales de 200 m de amplitud. Al interior se distribuyeron los sitios de evaluación, seleccionando los que presentaban vegetación forestal con diversas etapas de sucesión ecológica, para cumplir el criterio de la representatividad de la vegetación y proceso de sucesión a evaluar (Orozco & Brumér, 2002). Se ubicaron utilizando el método de muestreo por intensión o conveniencia. Las etapas de sucesión ecológica evaluadas fueron cuatro y se definieron en función de la clase de desarrollo de los árboles, descritas a continuación. Etapa I, plántula (hasta 30 cm de alto) se incluyó para evidenciar procesos de regeneración en áreas de restauración (Rojas-B., 2017) y brinzal (individuos mayores a 30 cm de altura hasta 4.9 cm de diámetro a 1.3 m de altura sobre el fuste [DAP]); etapa II, latizal (5.0 a 9.9 cm DAP); etapa III, fustal (10 a 14.9 cm DAP) y etapa IV o bosque natural maduro, fustal maduro (> 25 cm DAP).

Las unidades de muestreo de vegetación, fueron transectos de 50 x 2 m, basado en el método Gentry (Sayre et al., 2002), aplicado a la investigación geobotánica de bosques tropicales y subtropicales (Cámara Artigas & Díaz del Olmo, 2013; Mijares Santana & Pérez-Buitrago, 2019; Rojas-B., 2017). Los transectos se ubicaron en el centro de las áreas de sucesión ecológica, para las etapas I, II, III y dentro del bosque maduro a 100 m del borde. La orientación de los transectos fue la que permitió coleccionar la mayor diversidad de especies de árboles, existente en el sitio de evaluación (Cámara Artigas & Díaz del Olmo, 2013).

Se evaluó la presencia y densidad de las especies de árboles en cada etapa de sucesión ecológica, se coleccionaron y herborizaron muestras de los especímenes hallados. La identificación taxonómica de las especies se realizó en el laboratorio del Centro Universitario de Noroccidente con base a *Flora of Guatemala* (Standley

Figura 1

Ubicación geográfica del área de estudio y de los sitios de muestreo en el ecosistema bosque tropical montano nublado del altiplano occidental de Guatemala



et al., 1947-1977) y consultando el sitio *The Plant List* (2013). Muestras de especímenes evaluados se depositaron en el herbario Aguat de la Facultad de Agronomía de Universidad de San Carlos de Guatemala.

Métrica ecológica

La similitud o afinidad florística, se determinó con el índice de similitud de Sørensen (IS) basado en la presencia y ausencia de especies de sitios comparados. Su expresión matemática es como sigue: $IS = [2c/(a + b)] * 100$; donde, c = número de especies comunes a ambos sitios de muestreo, a = número total de especies presentes en el sitio a y b = número total de especies presentes en el sitio b . Con los valores de similitud generados de la comparación entre pares de transectos de la misma etapa de sucesión ecológica, se construyeron

las matrices de similitud de las cuatro etapas (Mateucci & Colma, 1982). El análisis de agrupamiento sobre la base de las proporciones de similitud estimada se realizó utilizando el método de mínima varianza y distancia euclídea promedio con el programa *InfoStat* (Universidad Nacional de Córdoba, s.f.). Se definieron cuatro grupos de afinidad florística para cada etapa de sucesión ecológica con niveles de cese entre el 40 al 60% de la distancia con el propósito de facilitar la interpretación de los resultados, cada uno se consideró una comunidad florística.

Se estimó el índice de valor de importancia de Cottam (Mateucci & Colma, 1982), modificado para datos de frecuencia y densidad, como criterio para la definición de la importancia ecológica de las especies y la denominación de comunidades florísticas de sucesión ecológica. Las expresiones matemáticas son:

Tabla 1

Ubicación de sitios de muestreo, comunidades florísticas por etapa de sucesión ecológica

N°	Sitio de muestreo			Altitud		Etapas sucesión ecológica			
	Departamento	Nombre	Código	m s.n.m.	Piso	E-I	E-II	E-III	E-IV
1	Totonicapán	Chipú 1	BCh1	2627	II	C3 ^m	C4 ^m	C2 ^m	C4 ^m
2	Totonicapán	Payaxon	BPa	2644	II	C4 ^m	C4 ^m	C2 ^m	C4 ^m
3	Totonicapán	Chipú 2	BCh2	2645	II	C3 ^m	C4 ^m	C3 ^a	C4 ^m
4	Totonicapán	Camino Real Barreneché	CRB	2732	II	C4 ^m	C4 ^m	C2 ^m	C4 ^m
5	Totonicapán	Chipuac	TCP	2901	III	C4 ^m	C4 ^m	C4 ^m	C4 ^m
6	Totonicapán	Paraje Chipión	PCh	3024	IV	C4 ^m	C4 ^m	C2 ^m	C4 ^m
7	Totonicapán	Xe Mexicano	XMe	3103	IV	C2 ^m	C4 ^m	C2 ^m	C4 ^m
8	Totonicapán	Xe Campana	XCa	3105	IV	C2 ^m	C4 ^m	C1 ^m	C3 ^m
9	Totonicapán	Cerro Sija, Alaska	CSA	3146	IV	C1 ^b	C4 ^m	C2 ^m	C4 ^m
10	Totonicapán	Patzinchaj	TPa	3147	IV	C2 ^m	C1 ^b	C2 ^m	C3 ^m
11	Totonicapán	Parcialidad Vásquez	PVa	3172	IV	C4 ^m	C4 ^m	C4 ^m	C1 ^m
12	Totonicapán	Campana Abaj	CaA	3238	V	C2 ^m	C4 ^m	C1 ^m	C1 ^m
13	Totonicapán	Chu Muchulic	CMu	3320	V	C2 ^m	C2 ^b	C1 ^m	C1 ^m
14	Totonicapán	Chui Jolom	CJo	3328	V	C2 ^m	C2 ^b	C1 ^m	C1 ^m
15	Quiché	Chiúl_3	Ch3Q	2593	I	C3 ^m	C4 ^m	C3 ^a	C2 ^a
16	Quiché	Bosque Churuneles	BCh	2641	II	C4 ^m	C4 ^m	C4 ^m	C4 ^m
17	Quiché	Chiúl_2	Ch2Q	2765	II	C3 ^m	C4 ^m	C4 ^m	C2 ^a
18	Quiché	Chiúl_1	Ch1Q	2946	III	C3 ^m	C3 ^m	C3 ^a	C2 ^a
19	Quiché	Batzumal	CBa	2990	III	C3 ^m	C3 ^m	C3 ^a	C2 ^a
20	Huehuetenango	Bosque Sur Goya	SGo	2489	I	C4 ^m	C4 ^m	C4 ^m	C4 ^m
21	Huehuetenango	Bosque Mujel	BMu	2528	I	C2 ^m	C4 ^m	C4 ^m	C2 ^m
22	Huehuetenango	Los Lucas	LLu	2554	I	C4 ^m	C4 ^m	C2 ^m	C4 ^m
23	Huehuetenango	Batzalom	BTz	2590	I	C3 ^m	C4 ^m	C4 ^m	C4 ^m
24	Huehuetenango	Jobe Copral	JCo	2637	II	C4 ^m	C4 ^m	C4 ^m	C4 ^m
25	Huehuetenango	Bosque Yaxcalante	BYa	2652	II	C3 ^m	C4 ^m	C3 ^a	C2 ^a
26	Huehuetenango	Tuj Ch'ech	TCh	2780	II	C2 ^m	C1 ^b	C2 ^m	C3 ^m
27	Huehuetenango	Bosque Golola	BGo	2936	III	C4 ^m	C3 ^m	C3 ^a	C3 ^m
28	Huehuetenango	El Aguacate II	EAg_2	2950	III	C3 ^m	C3 ^m	C3 ^a	C2 ^a
29	Huehuetenango	El Aguacate I	EAg_1	3050	IV	C3 ^m	C3 ^m	C3 ^a	C2 ^a
30	Huehuetenango	La Maceta	LMa	3068	IV	C4 ^m	C3 ^m	C4 ^m	C3 ^m
31	Huehuetenango	Palop	MPa	3096	IV	C3 ^m	C3 ^m	C4 ^m	C2 ^a
32	Huehuetenango	Puerta del Cielo	PCi	3311	V	C3 ^m	C3 ^m	C1 ^m	C3 ^m
33	Huehuetenango	La Ventosa	LVe	3345	V	C2 ^m	C2 ^b	C1 ^m	C1 ^m
34	Huehuetenango	Llanos San Miguel	SMi	3425	VI	C1 ^b	C1 ^b	C1 ^m	C1 ^m
35	Huehuetenango	Txe Huito	THu	3525	VI	C1 ^b	C1 ^b	C1 ^m	C1 ^m
36	Huehuetenango	Valles bajo La Torre	VIn	3732	VII	C1 ^b	C1 ^b	C1 ^m	C1 ^m
37	Huehuetenango	La Torre	LTo	3811	VIII	C1 ^b	C2 ^b	C1 ^m	C1 ^m

Nota. Referencias: C1 a C4 = comunidades florísticas; riqueza o diversidad: a = alta, m = media, b = baja

$F = (ntpSi/ntT)*100$; $Fr = (F/\sum F)*100$; $D = (niSi)/at$; $Dr = D/\sum D*100$ y $IVI = (Fr+Dr)/200$, donde F = frecuencia de la especie i , Fr = frecuencia relativa, $ntpSi$ = número total de transectos donde está presente la especie i , ntT = número total de transectos, D = densidad de la especie i , Dr = densidad relativa, $niSi$ = número de individuos de la especie i , at = área en m^2 del transecto, IVI = índice de valor de importancia en base 100.

La diversidad florística alfa se evaluó con los índices de Shannon-Wiener o heterogeneidad (H'), número equivalente o efectivo de especies (1D) (Jost, 2018) y equidad de Pielou (J'). H' tiene el mérito de ser independiente del tamaño de muestra estimando la diversidad basado en la extracción al azar de la muestra (Badii et al., 2008) y refleja la heterogeneidad de una comunidad definida por la riqueza de especies y su abundancia relativa (McDonald, 2003; Moreno, 2001; Pla, 2006), mide la complejidad biológica generalmente en unidades nats utilizando logaritmos naturales (\ln) (Jost & González-Oreja, 2012). En la mayoría de ecosistemas naturales el valor de H' varía de 1 a 5 (Margalef, 1972) y su valor máximo teórico es $\ln(S)$ y normalmente no excede 5 (Krebs, 1996). Adquiere los máximos valores cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Magurran, 2004). Los valores normales varían entre 2 y 3, interpretando valores inferiores a 2 como baja riqueza, de 2 a 3.5 riqueza media y mayores de 3.5 alta riqueza (Graciano-Ávila et al., 2017; McDonald, 2003; Mora-Donjuán et al., 2017). El índice 1D es una medida que permite apreciar las diferencias de diversidad y medir la similitud entre comunidades, al ser sensible a las diferencias en las abundancias relativas de las especies; asignando a todas un peso igual sin favorecer o penalizar ni a las especies raras ni a las frecuentes (Jost, 2018; Jost & González-Oreja, 2012).

El índice J' evalúa el grado de regularidad o uniformidad con la que los individuos están distribuidos dentro de las especies y no así la riqueza de especies (Martella et al., 2012; Moreno, 2001). Relaciona la diversidad observada y la máxima diversidad y su valor varía de 0 que indica la menor uniformidad a 1 que indica que todas las especies son igualmente abundantes o máxima uniformidad (Magurran, 2004). Las expresiones matemáticas son: $H' = -\sum (Pi)*(ln Pi)$, $^1D = e^{H'}$ y $J' = H'/\ln S$; donde $Pi = ni/N$, ni = abundancia para la especie i , N = abundancia total de todas las especies, \ln = logaritmo natural, e = base de logaritmo natural y S = número de especies o riqueza (Mateucci & Colma, 1982).

Resultados

La diversidad de árboles está representada por 67 especies, las que pertenecen a 44 géneros y 29 familias (Tabla 2). Esta se agrupa en cuatro comunidades florísticas por cada etapa de sucesión ecológica estudiada (Figura 2 y Tabla 3). Las familias más diversas con más de tres especies son Rosaceae, Fagaceae, Primulaceae, Pinaceae, Lauraceae, Adoxaceae, Asteraceae, Celastraceae, Clethraceae, Cupressaceae y Symplocaceae (Tabla 2).

Se estableció que la similitud entre el bosque maduro y una o más etapas de sucesión, asciende a 56 especies equivalente al 84% de la diversidad y 40 especies (60%) son comunes a las cuatro etapas de sucesión ecológica (Tabla 2). Las tres especies de cada comunidad florística con el mayor IVI en las 16 comunidades suman 20 especies, equivalente al 30% de la diversidad y de estas *P. hartwegii* Lindl., *Buddleja megalcephala* Donn.Sm., y *Verbesina apleura* S.F. Blake, equivalente al 4.5%, son comunes a las cuatro etapas de sucesión evaluadas (Tabla 3).

El índice H' varía de 0.96 a 3.64 (Tabla 3). Las comunidades florísticas C1 de la etapa I, C1 y C2 de la etapa II, se definen como de baja riqueza (Tabla 1), ubicadas a altitudes superiores a 3,000 m s. n. m., en la meseta de la sierra de los Cuchumatanes y Sierra María Tecún. Las comunidades florísticas C3 etapa III y C2 etapa IV se definen como de alta riqueza (Tabla 1), ubicados entre 2,400 y 3,200 m s. n. m., con 15 de los 16 sitios evaluados en la falda norte de sierra de los Cuchumatanes. Las 11 comunidades florísticas complementarias distribuidas en las cuatro etapas (Tabla 1), se clasifican como de riqueza media, ubicadas en los rangos de 2,400 a 3,400 m s. n. m.

Las mayores diferencias de magnitud entre la riqueza de especies y el número equivalente de especies (Tabla 3), tiende a manifestarse con más énfasis en las etapas III y IV con variación entre 20 a 25% en cinco de las ocho comunidades y en las comunidades C2 y C4 de la etapa I. Las comunidades C4 de las etapas II y IV expresan las mayores variaciones estimadas en 29% y 30% respectivamente. Y la tendencia a las menores variaciones en las etapas I y II en cinco de las ocho comunidades. El índice J' en las 16 comunidades florísticas diferenciadas varían de 0.88 a 0.97, indicando que todas las especies de cada comunidad manifiestan una tendencia de alta uniformidad o igualmente abundantes (Moreno, 2001).

Tabla 2

Diversidad de especies de árboles y su presencia en las etapas de sucesión ecológica

N°	Familia	Nombre científico	E-I	E-II	E-III	E-IV
1	Actinidaceae	<i>Saurauia kegeliana</i> Schltld.	1	0	0	1
2	Actinidaceae	<i>Saurauia oreophila</i> Hemsl.*	1	1	1	1
3	Adoxaceae	<i>Sambucus canadensis</i> L.	0	0	1	0
4	Adoxaceae	<i>Viburnum</i> sp2.	1	1	0	1
5	Adoxaceae	<i>Viburnum discolor</i> Benth.*	1	1	1	1
6	Adoxaceae	<i>Viburnum jucundum</i> C.V.Morton*	1	1	1	1
7	Araliaceae	<i>Oreopanax capitatus</i> (Jacq.) Decne. & Planch.+	0	1	1	1
8	Araliaceae	<i>Oreopanax xalapensis</i> (Kunth) Decne. & Planch.*	1	1	1	1
9	Berberidaceae	<i>Berberis volcania</i> (Standl. & Steyerl.) Marroq. & Laferr. ^a	0	0	1	1
10	Betulaceae	<i>Alnus acuminata</i> subsp. <i>arguta</i> (Schltld.) Furlow*	1	1	1	1
11	Betulaceae	<i>Alnus jorullensis</i> Kunth*	1	1	1	1
12	Brunelliaceae	<i>Brunellia mexicana</i> Standl.	0	0	0	1
13	Celastraceae	<i>Euonymus</i> sp.*	1	1	1	1
14	Celastraceae	<i>Microtropis</i> sp.	0	0	0	1
15	Celastraceae	ND1 ^a	0	0	1	1
16	Chloranthaceae	<i>Hedyosmum mexicanum</i> C.Cordem.*	1	1	1	1
17	Clethraceae	<i>Clethra licanoides</i> Standl. & Steyerl. ^a	0	0	1	1
18	Clethraceae	<i>Clethra mexicana</i> DC*	1	1	1	1
19	Clethraceae	<i>Clethra pachecoana</i> Standl. & Steyerl.*	1	1	1	1
20	Compositae	<i>Critoniadelphus nubigenus</i> (Benth.) R.M.King & H.Rob.*	1	1	1	1
21	Compositae	<i>Eupatorium</i> sp.	0	0	1	0
22	Compositae	<i>Verbesina apleura</i> S.F.Blake*	1	1	1	1
23	Cornaceae	<i>Cornus disciflora</i> Moc. & Sessé ex DC.+	0	1	1	1
24	Cupressaceae	<i>Cupressus lusitanica</i> Mill.*	1	1	1	1
25	Cupressaceae	<i>Juniperus comitana</i> Martínez*	1	1	1	1
26	Cupressaceae	<i>Juniperus standleyi</i> Steyerl.*	1	1	1	1
27	Ericaceae	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth*	1	1	1	1
28	Ericaceae	<i>Camarostaphylis arbutoides</i> Lindl.*	1	1	1	1
29	Fagaceae	<i>Quercus benthamii</i> A.DC	0	0	1	0
30	Fagaceae	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.*	1	1	1	1
31	Fagaceae	<i>Quercus ocoteifolia</i> Liebm.*	1	1	1	1
32	Fagaceae	<i>Quercus peduncularis</i> Née*	1	1	1	1
33	Fagaceae	<i>Quercus seemannii</i> Liebm.*	1	1	1	1
34	Garryaceae	<i>Garrya laurifolia</i> Benth.*	1	1	1	1
35	Lauraceae	<i>Litsea glaucescens</i> Kunth*	1	1	1	1

Tabla 2 (Continuación)

Nº	Familia	Nombre científico	E-I	E-II	E-III	E-IV
36	Lauraceae	<i>Nectandra</i> sp.+	0	1	1	1
37	Lauraceae	<i>Ocotea salvinii</i> Mez+	0	1	1	1
38	Lauraceae	<i>Persea</i> sp.*	1	1	1	1
39	Malvaceae	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i> Larreat.*	1	1	1	1
40	Myricaceae	<i>Morella cerifera</i> (L.) Small	0	1	0	0
41	Onagraceae	<i>Fuchsia arborescens</i> Sims++	1	1	1	0
42	Pentaphragaceae	<i>Cleyera theoides</i> (Sw.) Choisy*	1	1	1	1
43	Pentaphragaceae	<i>Ternstroemia tepezapote</i> Cham. & Schltldl.	0	1	0	1
44	Pinaceae	<i>Abies guatemalensis</i> Rehder*	1	1	1	1
45	Pinaceae	<i>Pinus ayacahuite</i> Ehrenb. ex Schltldl.*	1	1	1	1
46	Pinaceae	<i>Pinus hartwegii</i> Lindl.*	1	1	1	1
47	Pinaceae	<i>Pinus pseudostrabus</i> Lindl.*	1	1	1	1
48	Primulaceae	<i>Ardisia</i> sp1.*	1	1	1	1
49	Primulaceae	<i>Ardisia compressa</i> Kunth	0	0	0	1
50	Primulaceae	<i>Ardisia venosa</i> Mast. ex Donn.Sm.+	0	1	1	1
51	Primulaceae	<i>Myrsine juergensenii</i> (Mez) Ricketson & Pipoly	0	1	0	1
52	Primulaceae	<i>Parathesis tartarea</i> Lundell*	1	1	1	1
53	Rhamnaceae	<i>Frangula discolor</i> (Donn.Sm.) Grubov+	0	1	1	1
54	Rosaceae	<i>Photinia matudai</i> Lundell	0	0	1	0
55	Rosaceae	<i>Prunus</i> sp1.*	1	1	1	1
56	Rosaceae	<i>Prunus</i> sp2 ^a .	0	0	1	1
57	Rosaceae	<i>Prunus</i> sp3.*	1	1	1	1
58	Rosaceae	<i>Prunus rhamnoides</i> Koehne*	1	1	1	1
59	Rosaceae	<i>Prunus salasii</i> Standl*	1	1	1	1
60	Scrophulariaceae	<i>Buddleja megalcephala</i> Donn.Sm.*	1	1	1	1
61	Scrophulariaceae	<i>Buddleja skutchii</i> Morton*	1	1	1	1
62	Staphyleaceae	<i>Turpinia</i> sp.++	1	1	1	0
63	Symplocaceae	<i>Symplocos</i> sp1.*	1	1	1	1
64	Symplocaceae	<i>Symplocos</i> sp2.*	1	1	1	1
65	Symplocaceae	<i>Symplocos hartwegii</i> A.DC. ^a	0	0	1	1
66	Verbenaceae	<i>Lippia</i> sp. ++	1	1	1	0
67	Winteraceae	<i>Drimys granadensis</i> L.f.*	1	1	1	1
Número de especies por etapa de sucesión ecológica			46	54	59	59

Nota. Referencias: E-I a E-IV = etapas de sucesión ecológica; 1 = presencia, 0 = ausencia; especies comunes a: * = EI, EII, EIII, EIV; ++ = EII, EIII, EIV; ++ = EI, EII, EIII; ^a = EIII, EIV

Figura 2

Dendrogramas de clasificación de comunidades de especies de árboles (C1, C2, C3, C4) de las etapas (E) de sucesión ecológica I, II, III y IV del ecosistema de bosque tropical montano nuboso del altiplano occidental de Guatemala

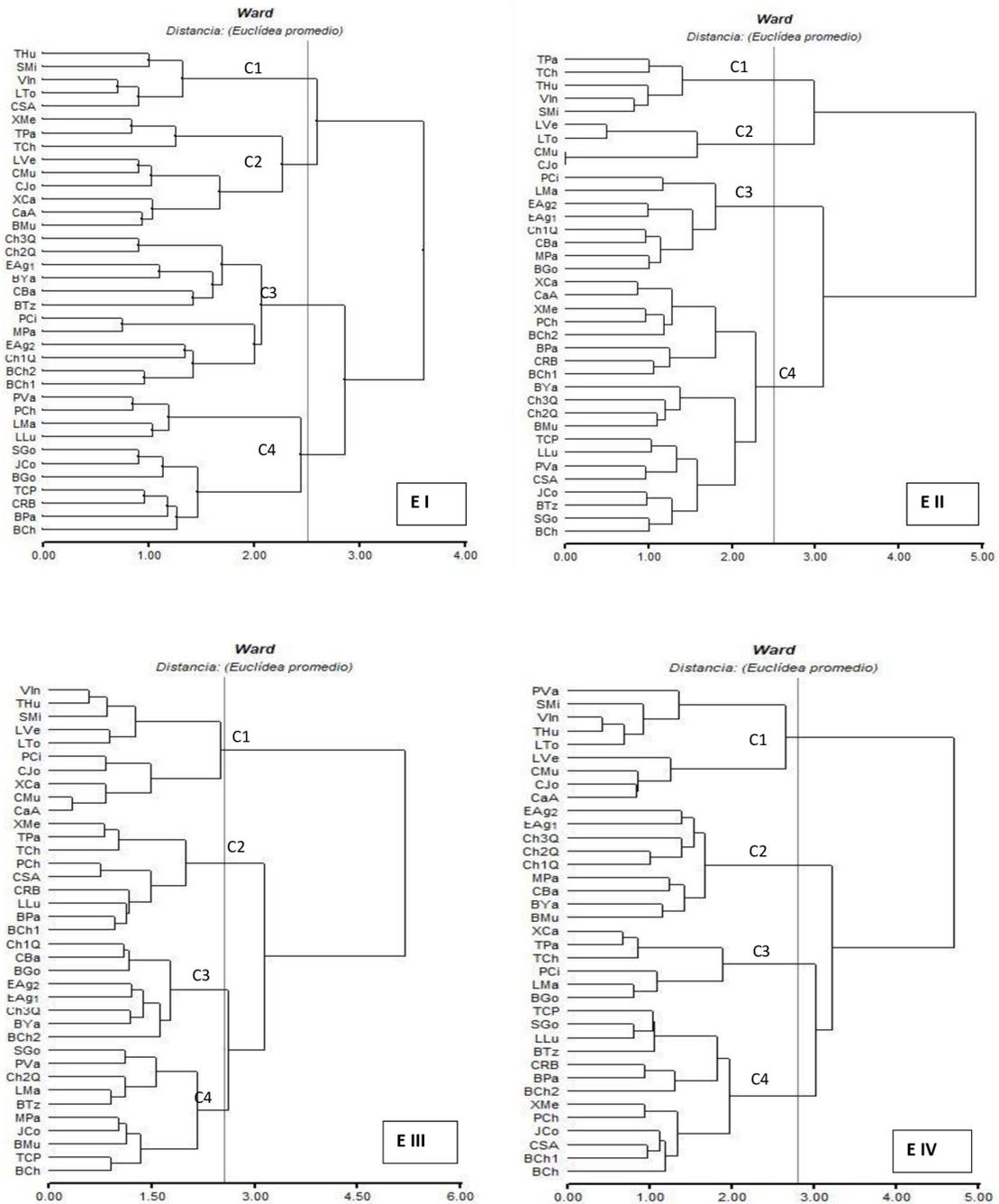


Tabla 3
 Descripción de la biodiversidad por y etapas y comunidades florísticas de sucesión ecológica

Elemento del ecosistema	Etapa I				Etapa II				Etapa III				Etapa IV			
Número de especies+	46				54				59				59			
Comunidad florística	C1	C2	C3	C4	C1	C2	C3	C4	C1	C2	C3	C4	C1	C2	C3	C4
Número de especies++	3	15	36	21	6	4	27	45	10	32	40	24	12	44	16	33
Índice H'	0.96	2.51	3.46	2.79	1.68	1.34	3.14	3.46	2.14	3.16	3.56	2.97	2.22	3.64	2.54	3.13
Índice de Pielou (J')	0.88	0.93	0.97	0.92	0.94	0.97	0.95	0.91	0.93	0.91	0.97	0.93	0.89	0.96	0.92	0.89
ID	3	12	32	16	5	4	23	31	9	24	35	20	9	38	13	23
# sitios por piso altitudinal	5	9	12	11	5	4	8	20	10	10	7	10	10	9	6	12
2,400-2,600 m s.n.m.	1	1	1	2	2	4	4	1	1	1	1	2	2	2	2	2
2,600-2,800 m s.n.m			5	4				9		3	2	4		2		7
2,800-3,000 m s.n.m	1	2	2	2	1	4	4	1	2	2	3	1	3	2	2	1
3,000-3,200 m s.n.m	1	3	3	3	1	3	3	5	1	4	1	3	2	2	3	2
3,200-3,400 m s.n.m	4	4	1		3	1	1	1	5				4			1
3,400-3,600 m s.n.m	2				2				2				2			
3,600-3,800 m s.n.m	1				1				1				1			
>3,800 m s.n.m	1				1				1				1			
Especies dominantes ^a	Índices de valor de importancia de Cottam															
<i>Juniperus standleyi</i>	44.4				33.3	18.2							15.4			
<i>Pinus hartwegii</i>	44.4				22.2				20.5				24.6			
<i>Alnus jorullensis</i>	11.1	13.1			27.3				15.4							
<i>Buddleja megaloccephala</i>		13.7			36.4				15.4				13.8			
<i>Verbesina apleura</i>		12.3				12.9						14.2				12.8
<i>Oreopanax xalapensis</i>			6.6			8.3				8.8						
<i>Litsea glaucescens</i>			5.7													
<i>Viburnum jucundum</i>			4.9								4.5					
<i>Pinus pseudostrobus</i>				15.2									4.9			6.2

Tabla 3 (Continuación)

Elemento del ecosistema	Etapa I	Etapa II	Etapa III	Etapa IV
<i>Arbutus xalapensis</i>		13.0		9.2
<i>Pinus ayacahuite</i>		10.9	12.2	18.5
<i>Quercus peduncularis</i>		11.1		9.8
<i>Garrya laurifolia</i>			8.3 5.7 8.1	
<i>Abies guatemalensis</i>			8.3	15.4
<i>Viburnum discolor</i>			6.5	
<i>Saurauia oreophila</i>			4.5	
<i>Buddleja skutchii</i>			4.5	8.9
<i>Alnus acuminata</i> subsp. <i>arguta</i>				7.1
<i>Cleyera theoides</i>				6.1
<i>Quercus seemannii</i>				5.5

Nota. Referencias: +: por etapa de sucesión ecológica, ++: por comunidad florística, 'D: número equivalente de especies, 'I: las tres especies con mayor índice de valor de importancia ecológica por comunidad florística

Discusión

Diversidad de especies

La diversidad de especies de árboles de cada etapa respecto del total (Tabla 2), varía de manera ascendente de 69% en la etapa de sucesión ecológica I a 88% en la etapa III (Tabla 3). Esto evidencia alta identidad de riqueza de especies entre las etapas de sucesión ecológica y el bosque maduro; superando al 53% de especies comunes entre bosques montanos secundarios y maduros (Gayley & Sridith, 2020). De esto se infiere que los mecanismos de sucesión ecológica de colonización que comprende la invasión y la sobrevivencia (Kimmins, 1997), han sido exitosos y que atiende al comportamiento de las primeras etapas de sucesión ecológica (Sardi et al., 2018). Esto debido posiblemente a las bajas temperaturas generadas por la altitud y la cobertura que sombrea el suelo reduce la evaporación (Price et al., 2011), generando condiciones favorables de humedad en el suelo para la colonización; interpretándose como una adecuada adaptación y tolerancia de las especies, a las condiciones físicas y bióticas en las primeras etapas de sucesión ecológica de los sitios alterados. El incremento de la diversidad expresada en riqueza a medida que avanza el proceso de sucesión ecológica (Tablas 1 y 3), es el resultado de la edad cronológica de cada etapa de sucesión (Jadán et al., 2017), además posiblemente implica estabilidad de las comunidades de sucesión, incremento de interacciones y de eficiencia en el uso de los recursos que fortalece las funciones ecológicas (Badii & Ruvalcaba, 2007; Sans, 2007; Vilà, 1998).

De las 67 especies de árboles hallados, 42 (63%) se agrupan en 11 (39%) familias consideradas las más diversas, las cuales incluyen a Rosaceae, Lauraceae y Fagaceae definidas como dominantes en los bosques nubosos (Aguirre Méndez et al., 2017; Rasal-Sánchez et al., 2012). La magnitud de diversidad que incluyen estas familias permite suponer su influencia en la mayor parte de procesos ecosistémicos transformados en productividad resultado de su actividad biológica (Sociedad Norteamericana de Ecología, 1999) y generación de servicios ecosistémicos (Badii & Ruvalcaba, 2007).

Las especies *Alnus arguta* (Schlecht.) Spach y *Clethra mexicana* A. DC., y los géneros *Alnus*, *Buddleja*, *Clethra*, *Cornus*, *Hedyosmum*, *Morella*, *Myrsine*, *Nectandra*, *Quercus*, *Saurauia* y *Symplocos* (Bussmann, 2005; Ramírez-Marcial et al., 2006; Santiago-Pérez et al., 2009), definidos como caracte-

rísticos del bosque nuboso (Monterroso-Rivas et al., 2012), existen en el ecosistema estudiado (Tabla 2). Las familias consideradas dominantes en bosques nubosos a altitudes mayores a 2,700 m s. n. m. en la Sierra Andina son Rosaceae y Lauraceae (Girardin et al., 2014), Lauraceae y Fagaceae en el bosque mesófilo de México (Ramírez-Marcial et al., 2006), mismas que figuran entre las más diversas en el área de estudio. Esa similitud de géneros, especies y familias, permiten inferir la denominación del área estudiada como un ecosistema de bosque nuboso, integrado por elementos holárticos y neotropicales (Ramírez-Marcial et al., 2006), resultado del intercambio de diversidad entre norte y sur América, que definen los patrones fitogeográficos del Neotrópico (Gentry, 1982).

Similitud de diversidad entre etapas de sucesión ecológica y el bosque maduro

Las condiciones micro climáticas y del suelo son afectadas en las primeras etapas de sucesión ecológica, generando cambios en la biodiversidad (Kimmins, 1997) y solamente el 50% de especies muestran relación con algún hábitat al evaluar las variables de altitud, temperatura, curvatura del terreno y de estructura forestal (altura dominante, número de árboles y número de especies) según Ledo (2013). La similitud de riqueza entre las etapas de sucesión y el bosque maduro en el área de estudio, supera el 50% definido por Ledo (2013); este comportamiento de la diversidad en el proceso de sucesión ecológica, demuestra la capacidad de adaptación y tolerancia de la vegetación leñosa a la alteración micro climática y del suelo en las áreas disturbadas.

Las especies *Arbutus xalapensis* Kunth, *Litsea glaucescens* Kunth, y *Morella cerifera* (L.) Small., resisten sequías y heladas, crecen bien en áreas de pastizales y matorrales (Quintana-Ascencio et al., 1993) y *C. mexicana* especie característica de bosques mixtos de pino y encino de altitudes que varían entre 1,900-3,200 m s. n. m.; son cuatro especies que toleran poco la sombra y con frecuencia ocupan claros de los bosques y ambientes alterados (González-Villareal, 1996). También *A. guatemalensis* Rehder., *P. pseudostrubus* Lindl., y *P. ayacahuite* Ehrenberg, sobreviven y crecen mejor en áreas abiertas (Quintana-Ascencio et al., 2004) y son dominantes en la etapa de árboles (Martínez-Arévalo, 2016). *P. pseudostrubus* reporta distancias de dispersión de regeneración natural establecida de la fuente de semillas, hasta 75 m en borde y 175 m

en claro (Godínez et al., 2016). Seis de las siete especies enunciadas están presentes en las etapas de sucesión ecológica (Tabla 2) y manifiestan un comportamiento similar en el área estudiada.

La especie *C. disciflora* está presente en las etapas II, III y IV (Tabla 2) de bosque latifoliado; esto concuerda con su estrategia reproductiva manifestada por una mejor germinación en encinares que en pinares (Camacho-Cruz et al., 2000). Las especies *Saurauia oreophila* Hemsl., *Viburnum jucundum* Morton, *C. disciflora* y *Garrya laurifolia* Hartweg, ex Benth., frecuentes bajo dosel forestal con 70-80% de cobertura, donde sus semillas no presentan latencia con numerosas plántulas bajo los individuos adultos; *Oreopanax xalapensis* (HBK.) Dene & Planch, *Hedyosmum mexicanum* Cordemoy, *C. mexicana*, *Persea* sp., *Cleyera theaeoides* (Sw.) Choisy y *Drymis granadensis* L. f., son especies frecuentes bajo dosel muy cerrado (> 90% de cobertura). Estas especies crecen bien en micrositos más húmedos y son sensibles a heladas e insolación (Quintana-Ascencio et al., 1993). Con excepción de *C. disciflora*, las especies citadas están presentes en las cuatro etapas de sucesión ecológica (Tabla 2), esto evidencia la existencia de diversas estrategias reproductivas e invasivas (Kimmins, 1997), explicando el porcentaje de similitud de la riqueza de especies entre el bosque maduro y las etapas de sucesión ecológica evaluadas y la influencia de la cobertura de especies acompañantes que se incrementa conforme avanza el proceso de sucesión.

De acuerdo a lo expuesto en el área de estudio se observa la tendencia de ocupación de las partes más expuestas por las especies templadas y de los sitios más húmedos por las especies tropicales (Meave et al., 1992). Estos dos temperamentos de la diversidad en las distintas etapas de sucesión ecológica, define el alto potencial de restauración del ecosistema btmm del altiplano occidental de Guatemala y una tendencia diferente a la enunciada por Bussman (2005) quien indica que la mayoría de las especies de las etapas de sucesión forestal no corresponde a la diversidad del bosque maduro, factor que aumenta la amenaza al bosque nuboso.

Afinidad florística de los sitios evaluados

Las comunidades florísticas con mayor diversidad de especies en las cuatro etapas (Tablas 1 y 3), se identifican como C3 y C4 para las etapas I y II, C2, C3 y C4 para la etapa III y para la etapa IV como

C2 y C4 en los dendrogramas de la Figura 2. Estas agrupan sitios evaluados en los rangos altitudinales 2,400 a 3,400 m s. n. m., ubicados en las faldas norte y noroeste de la sierra de los Cuchumatanes y en la cadena volcánica. Esta manifestación se debe al acceso dificultoso y baja densidad de caminos en la sierra de los Cuchumatanes y a la existencia de una gobernanza forestal comunitaria que limita el acceso a los bosques de Totonicapán, que pertenecen al área de la cadena volcánica (Asociación de Forestería Comunitaria de Guatemala Utz Che', 2015). También influye la exposición a barlovento de estas comunidades; ya que las montañas actúan como barreras donde se descarga gran parte de la humedad transportada por los vientos de las capas bajas, incrementando la cantidad de lluvia y humedad factores que influyen positivamente en la riqueza de especies del bosque nuboso (Becerra, 2016; López-Mata et al., 2011).

Las comunidades florísticas con diversidad media se identifican en la etapa I como C2 y en la etapa IV como C3, ubicadas entre 2,400 a 3,400 m s.n.m. (Figura 2, Tablas 1 y 3). El rango altitudinal y la luminosidad en la etapa I y la cobertura en la etapa IV, son factores que permiten explicar el nivel de diversidad.

Las comunidades florísticas con menor diversidad de especies se identifican como C1 para las etapas I, III y IV, para la etapa II como C1 y C2 en los dendrogramas de la Figura 2. Agrupan a sitios evaluados en su mayoría se ubicados entre 3,000 a 3,811 m s. n. m. (Figura 1 y Tablas 1 y 3), principalmente en el área de la meseta y falda sur de la sierra de los Cuchumatanes y cadena volcánica con más facilidades de acceso e impacto humano, por la dependencia de los pobladores locales del bosque y agricultura. Este comportamiento en el área, está condicionado por los disturbios generados por comunitarios, fuente más común de alteraciones en el ecosistema (Kimmins, 1997). Consecuencia de cambios en el uso del suelo y destrucción de hábitats (Vilà, 1998), generados por la fragmentación por actividades agropecuarias y la influencia de prácticas silvícolas locales no sostenibles (León-Alfaro, 2019; Medrano Meraz et al., 2017), produciendo comunidades ecológicas muy simples (Badii et al., 2007). Además la altitud y las condiciones de sotavento que genera menor disponibilidad de humedad donde se ubican estas comunidades, influyen negativamente en la diversidad (Becerra, 2016; López-Mata et al., 2011).

La diversidad y abundancia de especies de árboles está influenciada por la variabilidad ambiental atribuida a la altitud, la heterogeneidad topográfica

y variables climáticas (Gallegos et al., 2019; Jadán et al., 2017; Medrano Meraz et al., 2017; Richerson & Lum, 1980). La riqueza de especies se relaciona negativamente con la altitud y positivamente con la disponibilidad simultánea de humedad y calor (Becerra, 2016; López-Mata et al., 2011). Estos hallazgos permiten suponer que la riqueza florística en el área de estudio atiende al mismo patrón de comportamiento enunciado.

Diversidad y riqueza florística potencial para restauración ecológica

La variación del H' entre 0.96 a 3.64, evidencia la tendencia a la variación entre comunidades de la misma etapa y entre etapas, es un comportamiento de la diversidad del btmn que está influenciado por la ubicación altitudinal de las comunidades florísticas en cada etapa (Tabla 3) y los niveles de disturbio evidenciado por la riqueza de especies asociada a la ubicación geográfica. Los valores del J' cercanos a 1, permiten calificar a las 16 comunidades florísticas con una diversidad de especies igualmente abundantes o de máxima uniformidad (Magurran, 2004). Sin embargo el número equivalente o efectivo de especies (1D) presenta un comportamiento que tiende a una mayor equitatividad (Jost, 2018), en las comunidades con riqueza (S) baja en las dos primeras etapas de sucesión que se ubican a mayor altitud. La menor equitatividad predomina en las etapas III y IV con valores de S mayores ubicadas a altitudes entre 2,400 y 3,400 m s. n. m. Este comportamiento indica que las especies tienden a estar igualmente representadas en las comunidades con baja riqueza y en las comunidades con mayor riqueza y mayor diferencia con el indicador 1D , implica una tendencia a la existencia de especies dominantes por su alta abundancia y la mayor parte de la riqueza son poco abundantes o raras (Jost, 2018; Jost & González-Oreja 2012). Este último indicador recomendado para el análisis de diversidad en el trópico permite visualizar el comportamiento de la diversidad a lo largo del gradiente altitudinal y de sucesión con mayor precisión que los índices H' y J' .

De las 20 especies de árboles con mayor valor de IVI, *A. guatemalensis*, *P. hartwegii* y *B. megalocéphala* (Tabla 2), son las tres especies comunes al bosque maduro y las tres etapas de sucesión ecológica (Tabla 3) y se ubican en las áreas de mayor altitud del área de estudio. Las dos últimas reportan alto valor de IVI y presencia en diversas etapas de sucesión ecológica y el bosque maduro de comunidades vegetales de *A.*

guatemalensis en la parte alta de San Marcos (Martínez-Arévalo, 2012, 2016), esta condición permite suponer que son especies que definen el equilibrio dinámico (Curipoma et al., 2018) en las comunidades donde prevalecen. Además cuatro de las cinco especies del género *Quercus* (Tabla 2), están presentes en las tres etapas de sucesión ecológica y el bosque maduro del área estudiada. Especies de este género presentaron mayor supervivencia y crecimiento en altura, diámetro y biomasa de raíces en etapas de sucesión ecológica dominada por *Baccharis vaccinioides* Kunth (Rivas-Rivas et al., 2017), este conocimiento del comportamiento de la regeneración y dispersión de semillas de este género (Marañón et al., 2014), permite sustentar su consideración como especies potenciales para restaurar el btmn (Quezada et al., 2016), junto a las especies de mayor valor de IVI presentes en las diversas etapas de sucesión ecológica en el área de estudio.

El estudio constituye un referente básico al revelar que el ecosistema btmn evaluado se caracteriza por presentar una diversidad de 67 especies de árboles, distribuida en un gradiente altitudinal que varía de 2,400 a 3,811 m s. n. m. Con el 69% de esta diversidad establecida en la etapa de sucesión ecológica I, 60% de especies comunes a las cuatro etapas de sucesión ecológica evaluadas (Tabla 2). El 30% de especies con el mayor valor de IVI distribuidas en las 16 comunidades florísticas diferenciadas (Tabla 3), tienen tendencia a producir grandes cantidades de semillas y/o frutos y con síndromes de dispersión anemócora y zoocora, lo que favorece su éxito de supervivencia. Además se estiman tiempos de transición entre etapas de 3 a 5 años de I a II, 5 a 10 años de II a III y de 15 a 20 años de III a IV, infiriendo un tiempo total de recuperación desde la etapa I a la IV entre 23 a 35 años. Este período estimado es congruente con la recuperación de la diversidad y composición florística de bosques montañosos secundarios con rango estimado entre 15 a 30 años (Gayley & Sridith, 2020; Guariguata & Ostertag, 2001; Kappelle, 1996).

La composición florística en las diversas etapas de sucesión en los diferentes sitios estudiados (Figura 2 y Tablas 1, 2 y 3), constituyen la base para la interpretación y la toma de decisiones a nivel local de la trayectoria de los procesos de restauración que deben implementarse. Los que deben fortalecerse desarrollando investigación relacionada con la fenología reproductiva, la identificación del gremio ecológico y las especies funcionales de la diversidad de árboles promisorios. Además será pertinente impulsar la

unión de fragmentos actuando en áreas abiertas aprovechando la existencia de arbustos y árboles aislados y la reconfiguración de fragmentos recuperando los claros y los bordes de estos (Suárez Duque, 2008) y el enriquecimiento de sitios con etapas de sucesión I y II. Aplicar las técnicas de nucleación de lluvia de semillas, siembra directa, transposición de suelos y plantación de especies funcionales en grupos Anderson (Sanchun et al., 2016), utilizando la diversidad de árboles de mayor valor ecológico.

Este conocimiento permitirán reformular la estrategia de restauración del paisaje forestal para este ecosistema propuesta por la Mesa Nacional de Restauración del Paisaje Forestal de Guatemala (2018), a una más acorde a la realidad ecológica, social y cultural de la región. Para contribuir al mantenimiento y recuperación de los atributos generadores de servicios ecosistémicos vitales para los pobladores del altiplano occidental de Guatemala.

Agradecimientos

Esta investigación fue cofinanciada por Digi-Usac (2017), Proyecto: 4.8.63.2; Programa Universitario de Investigación en Recursos Naturales y Ambiente (PUIRNA). A personal de Care por facilitar contactos comunitarios en Totonicapán. A comunitarios, autoridades comunales y guías de campo de los pueblos k'iche', q'anjob'al, ixil y mam, por facilitar acceso a los bosques de propiedad colectiva y compartir el conocimiento tradicional, en una época de incertidumbre y engaño institucionalizado. A Sergio Iván Godínez por su ayuda en la redacción del Abstract.

Referencias

- Aguirre Mendoza, Z., Reyes Jiménez, B., Quizhpe Coronel, W., & Cabrera, A. (2017). Composición florística, estructura y endemismo del componente leñoso de un bosque montano en el sur del Ecuador. *Arnaldoa*, 24(2), 543-556. <https://doi.org/10.22497/arnaldoa.242.24207>
- Armenteras Pascual, D., Cadena Vargas, C., & Moreno Sánchez, R. (2007). *Evaluación del estado de los bosques de niebla y de la meta 2010 en Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Ediprint.
- Asociación de Forestería Comunitaria de Guatemala Utz Che'. (2015). *Los retos y el futuro de la forestería comunitaria frente a la legislación forestal y ambiental de Guatemala* (Proyecto DCI-NSAPVD/2012/308-594). Totonicapán: Unión Europea-Agencia de los Estados Unidos para el Desarrollo Internacional.
- Ataroff, M. (2001). Venezuela. En M. Kappelle & A. D. Brown (Eds.), *Bosques nublados del neotrópico* (pp. 397-442). Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Ataroff, M. (2002). Precipitación e interceptación en ecosistemas boscosos de los Andes Venezolanos. *Ecotropicos*, 15(2), 195-202.
- Ataroff, M., & Rada, F. (2000). Deforestation impact on water dynamics in a Venezuelan Andean cloud forest. *Ambio*, 29(7), 440-444.
- Badii, M. H., & Ruvalcaba, I. (2007). Sustentabilidad en función de la estabilidad y complejidad. *International Journal of Good Conscience*, 2(1), 71-88.
- Badii, M. H., Landeros, J., & Cerna, E. (2008). Patrones de asociación y sustentabilidad. *International Journal of Good Conscience*, 3(1), 632-660.
- Becerra, P. I. (2016). Relationship between climate and geographical variation of local woody species richness within the Mediterranean-type region of Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 89(12), 1-11. <https://doi.org/10.1186/s40693-016-0062-x>
- Blanco, J. A. (2017). Bosques, suelo y agua: Explorando sus interacciones. *Ecosistemas*, 26(2), 1-9. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2017.26-2.01>
- Bussmann, R. W. (2005). Bosques andinos del sur de Ecuador, clasificación, regeneración y uso. *Perú Biológico*, 12(2), 203-216.
- Camacho-Cruz, A., González-Espinosa, M., Wolf, J., & de Jong, B. (2000). Germination and survival of tree species in disturbed forest of the highlands of Chiapas, México. *Canadian Journal of Botany*, 78, 1309-1318.
- Cámara Artigas, R., & Díaz del Olmo, F. (2013). Muestreo en transecto de formaciones vegetales de fanerofitos y caméfitos (I): Fundamentos metodológicos. *Estudios Geográficos*, 74(274), 67-88. <https://doi.org/10.3989/estgeogr.201303>
- Castañeda, C. (2008). Diversidad de Ecosistemas de Guatemala. En Consejo Nacional de Áreas Protegidas, *Guatemala y su biodiversidad:*

- Un enfoque histórico, cultural, biológico y económico* (pp. 181-229). Consejo Nacional de Áreas Protegidas.
- Consejo Nacional de Áreas Protegidas. (2011). *Política Nacional de Diversidad Biológica*. <https://www.marn.gob.gt/Multimedios/422.pdf>
- Curipoma, S., Cevallos, D., & Pérez, A. J. (2018). Composición y estructura florística de dos remanentes de Bosque Andino Montano Alto en el volcán Ilaló, Ecuador. *Revista Ecuatoriana de Medicina y Ciencias Biológicas*, 39(2), 93-104. <https://doi.org/10.26807/remcb.v39i2.648>
- Egan, P. A., & Price, M. F. (2014). *Las montañas como torres de agua del mundo: Protegiendo el agua y los servicios ecosistémicos de montaña ante el cambio climático*. Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura-Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales.
- Gallegos, S. C., Zenteno-Ruiz, F. S., Beck, S. G., & López, R. P. (2019). Diversidad arbórea del bosque tucumano-boliviano en la alta cuenca del río Bermejo (Tarija, Bolivia). *Ecología en Bolivia*, 1, 18-39.
- Gayley, K., & Sridith, K. (2020). The vegetation status of regrowth forest in abandoned farmalands in the subtropical forest Eastern Bhutan Himalaya. *Taiwania*, 65(3), 336-347. <https://doi.org/10.6165/tai.2020.65.336>
- Gentry, A. H. (1982). Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connections between Central and South América, pleistocene climatic fluctuations, or accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69(3), 557-593. <https://doi.org/10.2307/2399084>
- Girardin, C. A., Malhi, Y., Feeley, K. J., Rapp, J. M., Silman, M. R., Meir, P., Huaraca Huasco, W., Salinas, N., Mamani, M., & Aragao, L. O. (2014). Seasonality of above-ground net primary productivity along an Andean altitudinal transect in Peru. *Journal of Tropical Ecology*, 1-17. <https://doi.org/10.1017/S0266467414000443>
- Godínez, S. M., Rodríguez, F. A., López, N. P., & Camposeco, J. (2016). Evaluación de la regeneración natural de tres especies coníferas en áreas de distribución natural en el altiplano occidental de Guatemala. *Ciencia, Tecnología y Salud*, 3(1), 5-16. <https://doi.org/10.36829/63CTS.v3i1.119>
- Godínez, S. M., Basilio Juárez, I. M., De León, V. H., & Mendoza, H. (2017). *Identificación de especies de árboles y arbustos del ecosistema bosque tropical montano nuboso en etapas de restauración ecológica forestal en el altiplano occidental de Guatemala* (Inf-2017-26). Guatemala: Universidad de San Carlos de Guatemala, Dirección General de Investigación y Centro Universitario de Noroccidente.
- González-Espinosa, M., Meave, J. A., Ramírez-Marcial, N., Toledo-Aceves, T., Lorea-Hernández, F. G., & Ibarra-Manríquez, G. (2012). Los bosques niebla de México: Conservación y restauración de su componente arbóreo. *Ecosistemas*, 21(1-2), 36-52.
- Graciano-Ávila, G., Aguirre-Calderón, O. A., Alanís-Rodríguez, E., & Lujan-Soto, J. E. (2017). Composición, estructura y diversidad de especies arbóreas en un bosque templado del Noroeste de México. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 4(12), 535-542. <https://doi.org/10.19136/era.a4n12.1114>
- Guariguata, M. R., & Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: Changes structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148, 185-206. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00535-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00535-1)
- Guerrero, E., De Keizer, O., & Córdoba, R. (2006). *La aplicación del Enfoque Ecosistémico en la gestión de recursos hídricos*. Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales-Sur.
- Hamilton, L. S. (1995). Mountain cloud forest conservation and research: A synopsis. *Mountain Research and Development*, 15(3), 259-266.
- Hamilton, L. S. (2009). *Los bosques y el agua: estudio temático elaborado en el ámbito de la evaluación de los recursos forestales mundiales 2005* (Vol. Estudio FAO: Montes 155). Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación.
- Hamilton, L. S., Juvik, J. O., & Scatena, F. N. (1995). *Tropical Montane Cloud Forest*. Springer.
- Jadán, O., Toledo, C., Tepán, B., Cedillo, H., Peralta, A., Zea, P., Castro, P., & Vaca, C. (2017). Comunidades forestales en bosques secundarios

- alto-andinos (Azuay, Ecuador). *Bosque*, 38(1), 141-154. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002017000100015>
- Jost, L. (2018). ¿Qué entendemos por diversidad? el camino hacia la cuantificación. *Mètode Science Studies Journal*, 39-45. <https://doi.org/10.7203/metode.9.11472>
- Jost, L., & González-Oreja, J. A. (2012). Midiendo la diversidad biológica: Más allá del índice de Shannon. *Acta Zoológica Lilloana*, 56(1-2), 3-14.
- Kappelle, M. (1996). *Los bosques de roble (Quercus) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica: biodiversidad, ecología, conservación y desarrollo*. Universidad de Amsterdam-Instituton Nacional de Biodiversidad.
- Kimmins, J. (1997). *Forest Ecology a foundation for sustainable management*. Prentice Hall.
- Krebs, C. J. (1996). *Ecological Methodology*. University of Chicago Press.
- Ledo, A. (2013). Tratado sobre la distribución espacial de las especies leñosas de un bosque de niebla tropical. *Ecosistemas*, 22(1), 77-79. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2013.22-1.16>
- León-Alfaro, J. (2019). Análisis de fragmentación y conectividad del bosque en la subcuenca del río Tapezco, Costa Rica: Conectando el bosque para proteger el agua. *Cuadernos de Geografía: Revista Colombiana de Geografía*, 28(1), 102-120. <https://doi.org/10.15446/rcdg.v28n1.67969>
- López-Mata, L., Villaseñor, J. L., Cruz-Cárdenas, G., Ortiz, E., & Ortiz-Solorio, C. (2011). Predictores ambientales de la riqueza de especies de plantas del bosque húmedo de montaña de México. *Botanical Sciences*, 90(1), 27-36.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing.
- Marañón, T., Padilla Díaz, C. M., Pérez Ramos, I. M., & Villar, R. (2014). Tendencias en la investigación sobre ecología y gestión de las especies de Quercus. *Ecosistemas*, 23(2), 124-129. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2014.23-2.16>
- Margalef, R. (1972). Homage to E. Hutchison, or why is there an upper limit to diversity. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, 44, 211-235.
- Martella, M. B., Trumper, E. V., Bellis, L. M., Renison, D., Giordano, P. F., Bazzano, G., & Gleiser, R. M. (2012). Manual de ecología evaluación de la biodiversidad. *Reduca (Biología)*, 5(1), 71-115.
- Martínez Arévalo, J. V. (2012). Sucesión y restauración ecológica en las partes altas de cuencas y la provisión de agua. *Ciencias Técnicas Agropecuarias*, 21(No. Especial), 35-39.
- Martínez-Arévalo, J. V. (2016). Los bosques de *Abies guatemalensis* Rehder de San Marcos, Guatemala: Una oportunidad para su restauración ecológica. *Ciencia, Tecnología y Salud*, 3(1), 27-46. <https://doi.org/10.36829/63CTS.v3i1.188>
- Mateucci, S. D., & Colma, A. (1982). *Metodología para el estudio de la vegetación*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos.
- McDonald, G. M. (2003). *Biogeography: Space, Time, and Life*. John Wiley & Sons.
- Meave, J., Soto, M. A., Calvo Irabien, L. M., Paz Hernández, H., & Valencia Avalos, S. (1992). Análisis sinecológico del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, Guerrero. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (52), 31-77. <https://doi.org/10.17129/botsoci.1404>
- Medrano Meraz, M., Hernández, F. J., Corral Rivas, S., & Nájera Luna, J. A. (2017). Diversidad arbórea a diferentes niveles de altitud en la región de El Salto, Durango. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 8(40), 57-68.
- Mesa Nacional de Restauración del Paisaje Forestal de Guatemala. (2018). *Oportunidades de restauración del paisaje forestal en Guatemala*.
- Mesa de Restauración del Paisaje Forestal. (2015). *Estrategia Nacional de Restauración del Paisaje Forestal: Mecanismo para el desarrollo rural sostenible de Guatemala 2015-2045*. <https://www.marn.gob.gt/Multimedios/1238.pdf>
- Mijares Santana, F. J., & Pérez-Buitrago, N. (2019). Estudio florístico y estructural de un zural boscoso en el municipio de Arauca, Colombia. *Colombia Forestal*, 22(1), 37-50. <https://doi.org/10.14483/2256201X.13237>
- Monterroso-Rivas, A. I., Gómez-Díaz, J. D., & Tinoco-Rueda, J. A. (2012). Bosque mesófilo de montaña y escenarios de cambio climático. *Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 29-43. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2012.03.029>
- Mora-Donjuán, C. A., Burbano-Vargas, O. N., Méndez-Osorio, C., & Castro-Rojas, D. F. (2017).

- Evaluación de la biodiversidad y caracterización estructural de un bosque de Encino (*Quercus L.*) en la Sierra Madre del Sur, México. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 14(35), 68-75. <https://doi.org/10.18845/rfmk.v14i35.3154>
- Moreno, C. E. (2001). *Métodos para medir la diversidad biológica* (M&T-Manuales y Tesis SEA, vol.1). Sociedad Entomológica Aragonesa.
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. (2016). *El Estado de los bosques del mundo 2016. Los bosques y la agricultura: Desafíos y oportunidades en relación con el uso de la tierra*.
- Orozco, L., & Brumér, C. (2002). *Inventarios forestales para bosques latifoliados en América Central* (Vol. Serie técnica. Manual técnico/ CATIE; n°.50). Centro Tropical de Investigación y Enseñanza.
- Pla, L. (2006). Biodiversidad: Inferencia basada en el índice de Shannon y la riqueza. *Interciencia*, 31(8), 583-590.
- Price, M. F., Gratzner, G., Duguma, L. A., Kholer, T., Maselli, D., & Romeo, R. (2011). *Mountain Forests in a Changing World - Realizing Values*. Food and Agricultural Organization of the United Nations and Swiss Agency for Development and Cooperation.
- Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo. (2016). *Más allá del conflicto, luchas por el bienestar. Informe Nacional de Desarrollo Humano 2015/2016*.
- Quezada, M. L., Rodas-Duarte, R., & Marroquín-Tintí, A. A. (2016). Contribución al conocimiento de los encinos (*Quercus*: Fagaceae) en los departamentos de Alta Verapaz, Baja Verapaz y Petén, Guatemala. *Ciencia, Tecnología y Salud*, 3(2), 115-126. <https://doi.org/10.36829/63CTS.v3i2.153>
- Quintana-Ascencio, P. F., Ramírez-Marcial, N., González-Espinoza, M., & Martínez-Icó, M. (2004). Sapling survival and growth of conifer and broad-leaved trees in successional habitats in the highlands of Chiapas, México. *Applied Vegetation Science*, 7, 81-88.
- Quintana-Ascencio, P. F., & González-Espinoza, M. (1993). Afinidad fitogeográfica y papel sucesional de la flora leñosa de los bosques de pino-encino de los Altos de Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana*, 21, 43-57. <https://doi.org/10.21829/abm21.1993.667>
- Ramírez-Marcial, N., Camacho-Cruz, A., González-Espinoza, M., & López-Barrera, F. (2006). Establishment, survival and growth of tree seedling under sucesional montane oak forests in Chiapas, México. En M. Kappelle (Ed.), *Ecology and conservation of neotropical oak forests* (Ecological Studies N°. 185, pp. 177-189). Springer.
- Ramos Franco, A., & Armenteras Pascual, D. (2019). Interceptación y escorrentía del bosque Altoandino en la Reserva Forestal Protectora "El Malmo". *Acta Biológica Colombiana*, 24(1), 97-108. <https://doi.org/10.15446/abc.v24n1.67039>
- Rasal-Sánchez, M., Troncos-Castro, J., Lizano-Durán, C., Parihuamán-Granda, O., Quevedo-Calle, D., Rojas-Idrogo, C., & Delgado-Paredes, G. (2012). La vegetación terrestre del bosque montano de Lanchurán (Piura, Perú). *Caldasia*, 34(1), 1-24.
- Richerson, P. J., & Lum, K. (1980). Patterns of Plant Species Diversity in California: Relation to Weather and Topography. *American Naturalist*, 116(4), 504-536.
- Rivas-Rivas, M. B., Ramírez-Marcial, N., Perales, H., Levy-Tracher, S. I., & Bonfil, C. (2017). Survival and growth of three *Quercus* species under contrasting coverage conditions in southern México. *Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 23(2), 275-288. <https://dx.doi.org/10.5154/r.rchscfa.2017.01.001>
- Rojas-B., S. L. (2017). Estructura y composición florística de la vegetación en proceso de restauración en los Cerros Orientales de Bogotá (Colombia). *Caldasia*, 39(1), 124-139. <https://doi.org/10.15446/caldasia.v39n1.60084>
- Sanchun, A., Botero, R., Morera Beita, A., Obando, G., Russo, R. O., Scholz, C., & Spinola, M. (2016). *Restauración funcional del paisaje rural: Manual de técnicas*. Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza.
- Sans, F. X. (2007). La diversidad de los agroecosistemas. *Ecosistemas*, 16(1), 44-49.
- Santiago-Pérez, A. L., Jardel Peláez, E. J., Cuevas-Guzmán, R., & Huerta-Martínez, F. M. (2009). Vegetación de bordes en un Bosque Mesófilo de

- Montaña del Occidente de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 8(5), 31-40.
- Sardi, A., Torres, A. M., & Corredor, G. (2018). Diversidad florística en un paisaje rural del piedemonte de los Farallones de Cali, Colombia. *Colombia Forestal*, 21(2), 142-160. <https://doi.org/10.14483/2256201X.10866>
- Sayre, R., Roca, E., Sedaghatkish, G., Young, B., Keel, S., Roca, R., & Sheppard, S. (2002). *Un enfoque en la naturaleza: Evaluaciones ecológicas rápidas*. En M. Martínez (Trad.). The Nature Conservancy.
- Scatena, F. N., Bruijnzeel, L. A., Bubb, P., & Das, S. (2010). Setting the stage. En L. A. Bruijnzeel, F. N. Scatena & L. S. Hamilton, *Tropical Montane Cloud Forest: Science for Conservation and Management* (pp. 3-11). Cambridge University Press.
- Sociedad Norteamericana de Ecología. (1999). La biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas: Manteniendo los procesos naturales que sustentan la vida. *Tópicos en Ecología*, (4), 1-13.
- Standley, P., & Steyermark, J. (1947/1977). *Flora of Guatemala* (Fieldiana Botany, v. 24). Field Museum of Natural History.
- Suárez Duque, D. (2008). Formación de un corredor de hábitat de un bosque montano alto en un mosaico de páramo en el norte de Ecuador. *Ecología Aplicada*, 7(1,2), 9-15.
- The Plant List. (2013). Versión 1.1. <http://www.theplantlist.org/>
- Universidad Nacional de Córdoba. (s.f.). *InfoStat* [software estadístico]. Recuperado el 07/10/2018 de <http://www.infostat.com.ar/index.php?mod=page&id=34>
- Vilà, M. (1998). Efectos de la diversidad de especies en el funcionamiento de los ecosistemas. *Orsis*, 13, 105-117.
- Villamagua Vergara, G. C. (2017). Percepción social de los servicios ecosistémicos en la microcuenca El Padmi, Ecuador. *Revista Iberoamericana de Economía Ecológica*, 27, 102-114.
- Villareal, H., Álvarez, M., Córdova, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., Méndoza, H., Ospina, M., & Umaña, A. M. (2004). *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad*. Programa de Inventarios de Biodiversidad, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Walte-Vega, J. K., García-Romero, A., Manzo-Delgado, L. L., & López-García, J. (2017). Factores de distribución de las comunidades del bosque húmedo de montaña. Volcán Cofre del Perote, México. *Bosque*, 38(1), 39-39. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002017000100004>
- Williams-Linera, G. (2012). *El bosque de niebla en el centro de Veracruz: Ecología, historia y destino en tiempos de fragmentación y cambio climático*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.