



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral
Regional Unidad Oaxaca

**“SUCESIÓN SECUNDARIA DEL BOSQUE TEMPLADO-HÚMEDO DE SAN
MIGUEL CUEVAS, SANTIAGO JUXTLAHUACA, OAXACA”**

TESIS

Que para obtener el grado académico de:
**Doctora en Ciencias en Conservación y
Aprovechamiento de Recursos Naturales**

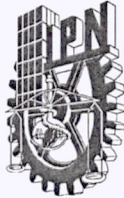
Presenta:

Abril Velasco Murguía

Director:

Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez

Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, a enero de 2021



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REGISTRO DE TEMA DE TESIS Y DESIGNACIÓN DE DIRECTOR DE TESIS

Ciudad de México, 15 de octubre del 2021

El Colegio de Profesores de Posgrado de CIIDIR UNIDAD OAXACA en su Sesión
(Unidad Académica)

ordinaria No. 04 celebrada el día 08 del mes abril de 2019 conoció la solicitud presentada por la alumna:

Apellido Paterno:	Velasco	Apellido Materno:	Murguía	Nombre (s):	Abril
-------------------	---------	-------------------	---------	-------------	-------

Número de registro: B 1 7 0 2 9 0

del Programa Académico de Posgrado: Doctorado en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales

Referente al registro de su tema de tesis; acordando lo siguiente:

1.- Se designa al aspirante el tema de tesis titulado:

"Sucesión secundaria del bosque templado húmedo de San Miguel Cuevas, Municipio de Santiago Juchitán, Oaxaca."

Objetivo general del trabajo de tesis:

Analizar los cambios de estructura, diversidad y composición de plantas vasculares terrestres durante la sucesión secundaria a través de un gradiente de humedad en los bosques templados de San Miguel Cuevas, Santiago Juchitán, Oaxaca, con la finalidad de reconocer patrones comunes en las tendencias sucesionales e inferir mecanismos que pudieran estar determinando la regeneración después del abandono de cultivos de milpa.

2.- Se designa como Director de Tesis al profesor:

Director: Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez

2° Director:

No aplica:

3.- El Trabajo de investigación base para el desarrollo de la tesis será elaborado por la alumna en:

CIIDIR Unidad Oaxaca; San Miguel Cuevas, Santiago Juchitán, Oaxaca

que cuenta con los recursos e infraestructura necesarios.

4.-La interesada deberá asistir a los seminarios desarrollados en el área de adscripción del trabajo desde la fecha en que se suscribe la presente, hasta la aprobación de la versión completa de la tesis por parte de la Comisión Revisora correspondiente.

Director de Tesis

Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez
Aspirante

Velasco Murguía Abril

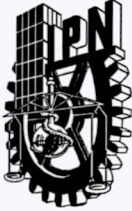
2° Director de Tesis (en su caso)

Presidente del Colegio

Dr. Salvador Isidro Belmonte Jiménez



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
UNIDAD OAXACA



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez siendo las 13 horas del día 7 del mes de enero del 2022 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Posgrado de: CIIDIR Unidad Oaxaca para examinar la tesis titulada:

Sucesión secundaria del bosque templado-húmedo de San Miguel Cuevas, Santiago Juxtlahuaca, Oaxaca de la alumna:

Apellido Paterno:	Velasco	Apellido Materno:	Murguía	Nombre (s):	Abril
-------------------	---------	-------------------	---------	-------------	-------

Número de registro: B 1 7 0 2 9 0

Aspirante del Programa Académico de Posgrado: Doctorado en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales

Una vez que se realizó un análisis de similitud de texto, utilizando el software antiplagio, se encontró que el trabajo de tesis tiene 17% de similitud. **Se adjunta reporte de software utilizado.**

Después que esta Comisión revisó exhaustivamente el contenido, estructura, intención y ubicación de los textos de la tesis identificados como coincidentes con otros documentos, concluyó que en el presente trabajo **SI** **NO** **SE CONSTITUYE UN POSIBLE PLAGIO.**

JUSTIFICACIÓN DE LA CONCLUSIÓN:

El porcentaje de similitud (17%) se localiza en su propia publicación, así como en citas y en frases comunes.

****Es responsabilidad del alumno como autor de la tesis la verificación antiplagio, y del Director o Directores de tesis el análisis del % de similitud para establecer el riesgo o la existencia de un posible plagio.**

Finalmente, y posterior a la lectura, revisión individual, así como el análisis e intercambio de opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR** **SUSPENDER** **NO APROBAR** la tesis por **UNANIMIDAD** o **MAYORÍA** en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

COMISIÓN REVISORA DE TESIS

Director de Tesis
Rafael Felipe del Castillo Sánchez

Dr. Aniceto Rodolfo Solano Gómez

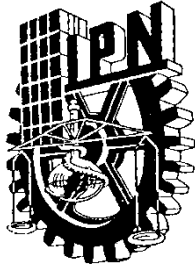
Dr. Matthias Rös

Dr. John Newhall Williams

Dra. Elvira Durán Medina



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN PARA EL DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES
UNIDAD OAXACA



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de **Oaxaca de Juárez, Oaxaca** el día **06** del mes de **enero** del año **2022**, el que suscribe **Abril Velasco Murguía** alumna del Programa de **Doctorado en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales** con número de registro **B170290**, adscrito al **Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional**, manifiesta que es autor intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del **Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez** y cede los derechos del trabajo titulado **“Sucesión secundaria del bosque templado-húmedo de San Miguel Cuevas, Santiago Juxtlahuaca, Oaxaca”**, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección Hornos No. 1003, Col. Noche Buena, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca. México. C.P. 71230. Teléfono: (951) 517 0610 Ext. 82700. Correo electrónico: posgrado_oax@ipn.mx o abrilvelascomurguia@gmail.com. Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente de este.

Abril Velasco Murguía



Abril Velasco Murguía

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
UNIDAD OAXACA

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el financiamiento otorgado para estudiar un programa de doctorado a través de la beca 230785 y al programa de fortalecimiento académico para mujeres indígenas.

Al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional unidad Oaxaca (CIIDIR) del Instituto Politécnico Nacional (IPN) por las facilidades administrativas y académicas otorgadas durante mi estancia en el programa de Doctorado.

A los proyectos institucionales SIP 2018889, SIP 20195601, SIP 20201673 y SIP 2021134 dirigidos por el Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez por el financiamiento otorgado para llevar a cabo el trabajo de campo.

Al Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez por: su voto de confianza, compartirme sus conocimientos, sus enseñanzas y su guía durante el desarrollo de esta investigación.

A las autoridades de bienes comunales de San Miguel Cuevas en Santiago Juxtlahuaca, Oaxaca por permitirnos desarrollar esta investigación en sus bosques y por las facilidades otorgadas durante nuestras estancias en la comunidad.

A Heladio Luna Rodríguez y a su familia por el apoyo que nos brindaron durante el trabajo de campo.

Al Dr. Matthias Rös por su disposición para compartirme su conocimiento y experiencia.

Al Biól. Raúl Rivera García responsable del laboratorio de Sistemas de Información Geográfica del CIIDIR-IPN Oaxaca por su disposición y apoyo para desarrollar el trabajo de campo, realizar análisis de percepción remota y elaborar mapas digitales de la zona de estudio.

A los integrantes del comité tutorial, de la comisión revisora y jurado de examen por sus observaciones durante el desarrollo de esta investigación: A las Doctoras Demetria Martha Mondragón Chaparro y Elvira Durán Medina y a los Doctores John Newhall Williams, Matthias Rös, Rafael Felipe del Castillo Sánchez y Rodolfo Aniceto Solano Gómez.

A la Dra. María Remedios Aguilar Santelises por las facilidades otorgadas para trabajar en el herbario OAX de CIIDIR – IPN con los ejemplares botánicos colectados.

A la Biól. Rufina García por su guía en la herborización y por su apoyo en la identificación taxonómica de los ejemplares botánicos colectados.

A las Maestras Geraldine Murillo Pérez y Sonia Trujillo Argueta, a las Doctoras Susana Valencia Ávalos y Socorro González Elizondo y a los Doctores Jesús Guadalupe González Gallegos, José Daniel Tejero Díez, Rafael Felipe del Castillo Sánchez y Rodolfo Aniceto Solano Gómez por su apoyo para confirmar o corregir la determinación de ciertas familias o géneros botánicos colectados.

Dedicatoria

A mis padres Martha Murguía Chávez y Alfredo Velasco Méndez, a mis hermanas Cristal e Itzel, a mi cuñado Frank y a mis sobrinas Stephanie y Sophia que sin su apoyo no habría podido llegar hasta este punto.

CONTENIDO

	Página
Acta de revisión de tesis	i
Carta cesión de derechos	ii
Agradecimientos	iii
Dedicatoria	iv
Índice de cuadros	vi
Índice de figuras	viii
Resumen	x
Palabras clave	xi
Abstract	xii
Key words	xiii
CAPITULO I. Introducción general	1
CAPITULO II. Riqueza y composición florística de bosques templados derivados del manejo de la milpa en un gradiente de humedad	15
CAPITULO III. Successional pathways of post-milpa fallows in Oaxaca, Mexico	67
CAPITULO IV. Conclusiones generales	79

Índice de cuadros

CAPÍTULO II

	Página
Cuadro 1. Especies de flora vascular terrestre registradas por etapa sucesional (Joven= J, Intermedia= I y Madura=M) y cuenca en San Miguel Cuevas, Mixteca Baja, México reportadas bajo alguna categoría de riesgo según la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y la norma oficial mexicana.....	36
Cuadro 2. Número de familias, géneros y especies de plantas vasculares terrestres registradas en las tres etapas sucesionales estudiadas (joven (≈34 años promedio), intermedio (≈57 años promedio) y maduro (≈96 años promedio después del cultivo) en las tres cuencas estudiadas, así como la similitud florística entre las comunidades estudiadas expresada con el índice de Sørensen, donde valores cercanos a 1 significan que las comunidades son similares en cuanto a composición de especies, mientras que valores cercanos a 0 significan que las comunidades son totalmente distintas en cuanto a composición de especies; las cifras en cursivas corresponden al número de especies compartidas entre las comunidades estudiadas (el significado de las abreviaciones de las comunidades se encuentra en la parte izquierda de la columna hábitat).....	37

CAPÍTULO III

Table 1. Forest structural characteristics (forest cover, tree height, density, and total DBH) in post-milpa fallows of three watersheds in San Miguel Cuevas, Juxtlahuaca Oaxaca, Mexico, that differ in the degree of exposure to moist winds from the Pacific Ocean (from lowest to highest exposure: Peña Blanca, PB; Cerro Oscuro, CO; and Piedra Espejo, PE), and in successional stage (Young, Y, intermediate, I, or advanced, A) within the three watersheds.....	67
Table 2. Summary of linear models used to explore the relationship among post-milpa fallows of three watersheds in San Miguel Cuevas, Juxtlahuaca, Oaxaca, Mexico, that differ in the degree of exposure to moist winds from the Pacific Ocean (from highest to lowest exposure: Piedra Espejo, Cerro Oscuro, and Peña Blanca) or successional stage (Young, intermediate, or advanced) within the three watersheds with tree density (with square root transformed; $R^2 = 0.526$, $P = 0.002$), DBH ($R^2 = 0.608$, $P = 0.004$) and height ($R^2 = 0.095$, $P = 0.002$)	67
Table 3. Relative logarithmic inequality (RLI _{0,2}) estimated in post-milpa fallows in San Miguel Cuevas, Juxtlahuaca Oaxaca, Mexico among the three watersheds that differ in the degree of exposure to humid winds from the Pacific Ocean (from highest to lowest exposure: Piedra Espejo, Cerro Oscuro, and Peña Blanca), and in their successional stage (Young, intermediate, or advanced) within the three watersheds	68
Table 4. Best AIC model analyzing the relationship between successional stage (Young, Y, intermediate, I, or advanced, A) and Morista-Horn index within plots of the same watershed ($R^2 = 0.532$, $P = 0.00017$)	70

Table A1. 23 post-milpa fallows sampled of three watersheds in San Miguel Cuevas, Juxtlahuaca Oaxaca, Mexico, that differ in the degree of exposure to moist winds from the Pacific Ocean (from highest to lowest exposure: Piedra Espejo, Cerro Oscuro and Peña Blanca), and in their successional stage (young, intermediate, or advanced) with their central coordinates

74

Índice de figuras

CAPÍTULO II

	Página
Figura 1. Área de estudio con la distribución de los sitios de muestreo por etapa sucesional (joven= amarillo, intermedio= rosa y maduro= verde) y cuenca que varían en su grado de humedad (de menor a mayor grado: Peña Blanca, Cerro Oscuro y Piedra Espejo)	28
Figura 2. Número de especies de plantas vasculares terrestres por formas de vida registradas en las etapas de bosque posteriores al cultivo de la milpa (joven, intermedia y madura) por cuenca (de menor a mayor exposición a los vientos húmedos del Océano Pacífico: Peña Blanca, Cerro Oscuro y Piedra Espejo)	32
Figura 3. Diversidad verdadera en orden q_0 (riqueza de especies) de plantas vasculares terrestres durante las tres etapas de sucesión en tres cuencas que difieren en su grado de humedad (de menor a mayor grado: Peña Blanca, Cerro Oscuro y Piedra Espejo)	35

CAPÍTULO III

Figure 1. Study area with the distribution of the chronosequences and sampling sites among the studied watersheds. See Appendix for details of the sampling sites.....	66
Figure 2. Diversity profiles for woody species based on diversity orders in post-milpa fallows in San Miguel Cuevas, Juxtlahuaca Oaxaca, Mexico of (a) three watersheds that differ in the degree of exposure to moist winds from the Pacific Ocean (from lowest to highest exposure: Peña Blanca, PB; Cerro Oscuro, CO; and Piedra Espejo, PE), and in their successional stage (Young, Y, intermediate, I, or advanced, A) within the three watersheds: (b) Peña Blanca, (c) Cerro Oscuro and (d) Piedra Espejo, with 95% confidence intervals (CI) in lighter colors. Order q_0 species are equally weighed (species richness), while diversity is increasingly affected by dominant species with increasing order q	68
Figure 3. Dominance-diversity curves showing the relative abundance (displayed on the log normal scale) of individuals (left column) and DBH (right column) per species in post-milpa fallows of three watersheds in San Miguel Cuevas, Juxtlahuaca Oaxaca, Mexico. a) comparing watersheds PB - Peña Blanca, CO - Cerro Oscuro, PE-Piedra Espejo (ordered from lowest to highest exposure to moist winds from the Pacific Ocean), b-d) Y - young, I - intermediate, A - advanced. The five most abundant species or those that contribute the most DAP in each curve were labeled: Alnacu - <i>Alnus acuminata</i> , Arbخال - <i>Arbutus xalapensis</i> , Bachet - <i>Baccharis heterophylla</i> , Cesnit - <i>Cestrum nitidum</i> , Cesobl - <i>Cestrum oblongifolium</i> , Cithex - <i>Citharexylum hexangulare</i> , Cleint - <i>Clethra aff. integerrima</i> , Clemex - <i>Clethra mexicana</i> , Dodvis - <i>Dodonaea viscosa</i> , Leamel - <i>Leandra melanodesma</i> , Maipan - <i>Maianthemum paniculatum</i> , Micgla - <i>Miconia glaberrima</i> , Micmil - <i>Miconia militis</i> , Micsch - <i>Microtropis schiedeana</i> , NI -Not identified, Ocohel - <i>Ocotea helicterifolia</i> , Osame - <i>Osmanthus americanus</i> , Parmel - <i>Parathesis melanosticta</i> , Pichia -	69

Pinus chiapensis, Pinlei - *Pinus leiophylla*, Pinpse - *Pinus pseudostrobus*, Quecal - *Quercus calophylla*, Queeli - *Quercus elliptica*, Quelau - *Quercus laurina*, Queobt - *Quercus obtusata*, Queocc - *Quetzalia occidentalis*, Queuxo - *Quercus uxoris*, Rolker - *Roldana kerberi*, Sol - Solanaceae, Solnig - *Solanum nigricans*, Tibsca - *Tibouchina scabriuscula* Veroli - *Verbesina* aff. *oligantha*

Figure 4. Dendrogram of similarity (a - Jaccard and b – Morisita-Horn Similarity-index) produced by cluster analysis between the 23 post-milpa fallows of three watersheds in San Miguel Cuevas, Juxtlahuaca Oaxaca, Mexico, that differ in the degree of exposure to moist winds from the Pacific Ocean (from lowest to highest exposure: Peña Blanca, orange; Cerro Oscuro, blue; and Piedra Espejo, pink), and in their successional stage (Young, 7,9,12,17 ,20,22; intermediate, 1,2,5,6,8,11,14,19,23; or advanced, 3,4,10,13,15,16,18,21)..... 70

Figure 5. Diagram showing the consistent successional patterns found in post-milpa fallows in watersheds with distinct exposure to moist winds from the Pacific Ocean in the Mixteca Baja region, Oaxaca, Mexico. The vegetation mean height is approximate as there are small differences among watersheds (Table 1). 71

Resumen

La milpa tradicional es comúnmente practicada en las zonas montañosas de Mesoamérica. Este sistema de cultivo milenario depende de los barbechos que se desarrollan tras el cultivo de la milpa para recuperar la fertilidad del suelo. En estos sitios, la dinámica de la vegetación que se establece en los terrenos posteriores a la milpa es poco conocida. Se estudió esta dinámica en terrenos originalmente ocupados por bosques templado-húmedos de la región de la Mixteca Baja Oaxaqueña que no se han explorado. Se muestrearon las plantas vasculares terrestres en barbechos jóvenes, intermedios y maduros, que van de los ≈ 20 a los 100 años después del cultivo de milpa, de tres cuencas que difieren en su grado de humedad. Además, se tomaron imágenes con drones para detectar tendencias en la estructura vertical y horizontal de dichos barbechos. Se registraron 236 especies que pertenecen a 157 géneros y 80 familias y 61 morfoespecies. La diversidad beta es muy alta: las cuencas únicamente comparten 20 especies. Las plantas no leñosas, los arbustos y los árboles fueron las formas de vida con mayor número de especies en estos bosques en ese orden. Los barbechos jóvenes están dominados por especies tolerantes a la luz que se establecieron de manera asincrónica, posiblemente por condiciones ambientales limitantes. En esta etapa los bosques alcanzan su punto máximo de saturación, en densidad arbórea, cobertura del dosel y diámetro del tronco a la altura de pecho (DAP) y mostraron pocos cambios después. En las etapas siguientes, los principales cambios ocurren en composición y en diversidad de especies. Estos cambios parecen asociados con la humedad y la incidencia de luz a nivel del piso del bosque. La dominancia de especies tiende a disminuir con la edad del bosque. El reemplazo de especies entre barbechos jóvenes y maduros es casi completo. Por ende, la similitud florística entre cuencas y entre etapas sucesionales es baja, esto se puede atribuir a la variedad microclimática generada por los barbechos de

distintas edades. Estos resultados muestran que la combinación de diferentes niveles de humedad entre cuencas y el cultivo de la milpa con barbechos prolongados mantiene una gran diversidad de especies en distancias cortas y permite al mismo tiempo una rápida recuperación del bosque en caso de un eventual disturbio o para futuros terrenos en barbecho, por lo tanto, contribuye a la riqueza de especies y resiliencia del paisaje.

Palabras clave: Barbechos de milpa, bosques templado-húmedos, diversidad alfa y beta, estructura vertical y horizontal, plantas no leñosas, imágenes de dron, sucesión secundaria

Abstract

Traditional milpa is commonly practiced in the mountainous areas of Mesoamerica. This millennial cultivation system depends on the fallow land that develops after the abandonment of the milpa to recover soil fertility. The vegetation dynamic after the cultivation phase is little known. Post-milpa secondary succession was studied in temperate-humid forests of the Mixteca Baja Oaxaqueña region that have not been yet explored. Terrestrial vascular plants were sampled in plots of young, intermediate, and mature fallows, ranging from ≈ 20 to 100 years of abandonment, in three watersheds with distinct humidity levels. In addition, drone images were taken to detect trends in height and cover. We recorded 236 species belonging to 157 genera and 80 families and 61 morphospecies. The watersheds share only 20 species. Non-woody plants, shrubs and trees were the life forms with the largest species richness in these forests in that order. Young fallows are dominated by light-tolerant species asynchronously established, possibly by limiting environmental conditions. At this stage the forests reach their maximum saturation point, as the plant density, canopy cover and DBH showed few changes during the succession. In the following stages, the main changes are in species composition and diversity. These changes can be related to humidity and light incidence at ground level. The dominance of species tends to decrease with succession. Species turnover between young and mature fallows is almost complete. Therefore, the floristic similarity among watersheds and among successional stages is low and attributed to microclimatic variety generated by fallows of different ages and distinct humidity levels between watersheds. The findings of this research suggest that the milpa system associated with long fallows maintains a great species diversity and a rapid vegetation recovery in the event of further natural or human disturbances and thus contributing to the resilience and species richness of the landscape.

Keywords: alpha and beta diversity, milpa fallows, secondary succession, temperate-humid forest, unmanned aerial vehicle imagery, vertical and horizontal structure

CAPITULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

Más de la mitad de los bosques tropicales del mundo son bosques secundarios (Poorter et al. 2016; FAO, 2021). Estos bosques ofrecen una gran oportunidad para brindar los servicios ambientales que los bosques primarios proveen. Recuperan de manera relativamente rápida biodiversidad y biomasa, lo que significa que contribuyen en la conservación de especies y coadyuvan en la mitigación de los impactos del cambio climático por la captura de carbono. También protegen cuencas hidrográficas y suelos (Poorter et al. 2016; Rozendaal et al. 2019). Si se gestionan adecuadamente, pueden reducir la presión sobre los bosques primarios gracias a su potencial para producir productos forestales tanto maderables como no maderables, y a escala local son muy útiles para las comunidades, ya que les proporcionan una variedad de bienes para satisfacer sus necesidades básicas como alimento, madera y medicinas (Chokkalingam y de Jong, 2001).

El proceso de desarrollo de los bosques secundarios se conoce como sucesión secundaria. La sucesión secundaria se puede definir como una serie de cambios en las especies y condiciones ambientales que ocurren durante la regeneración natural de una comunidad ecológica tras una perturbación natural o inducida (Connell y Slatyer, 1977; Chazdon, 2014; Filotas *et al.*, 2014). Este proceso no siempre es gradual y continuo (Norden et al. 2015). En algunos casos, principalmente en bosques neotropicales, la trayectoria de sucesión secundaria avanza rápidamente y acumula altas tasas de regeneración de especies que con el tiempo puede recuperar la composición, estructura y funcionalidad de la comunidad original (Poorter et al. 2016; Rozendaal et al. 2019). En otros casos, la sucesión pareciera estar detenida por la poca diversidad de especies con

bajas tasas de regeneración, y por un potencial reducido en funciones y servicios ecosistémicos (Chazdon y Guariguata, 2016; Arroyo-Rodríguez, 2017; Rozendaal *et al.* 2019).

La sucesión secundaria estará influenciada por múltiples factores que operan a distintas escalas espacio – temporales, por lo que no es posible predecir un patrón de sucesión en un mismo paisaje (Filotas *et al.*, 2014; del Castillo, 2015; Chazdon y Guariguata, 2016). Particularmente, debe reconocerse la importancia histórica del uso del suelo, ya que a escala regional este factor incide en la distribución, abundancia y diversidad de especies. El uso de suelo puede alterar a escala local las condiciones ambientales, como la estructura y disponibilidad de nutrientes en el suelo, humedad, temperatura, la disponibilidad de fuentes de semilla y agentes dispersores, así como las relaciones entre especies (Guariguata y Ostertag, 2002; Foster *et al.*, 2003; Chazdon, 2008; Filotas *et al.*, 2014; del Castillo, 2015; Chazdon y Guariguata, 2016; Arroyo-Rodríguez, 2017; Rozendaal *et al.* 2019).

En las áreas húmedas y templadas de las montañas de Mesoamérica, el uso de suelo ancestral ha sido el cultivo de la milpa. La milpa es un policultivo tradicional que incluye como especie principal al maíz, acompañada de frijol, calabazas, entre otras especies de importancia local (Boege, 2008). Generalmente, las milpas se desarrollan en pequeñas áreas de cultivo, mediante prácticas de roza, tumba y quema de la cubierta forestal natural (Boege, 2008; Nigh, 2008; Toledo y Barrera-Bassols, 2008). Este sistema requiere rotar continuamente las parcelas de milpa, ya que el suelo donde se desarrollan pierde fertilidad a través de los ciclos de cultivo. En áreas ocupadas naturalmente por bosques, la sucesión

secundaria es el mecanismo que permite recuperar la fertilidad del suelo después de años de uso agrícola (Aweto, 2012; Moreno-Calles et al., 2013; Pérez-García y del Castillo, 2017).

El desarrollo de la agricultura tradicional dentro del bosque forma un mosaico dinámico entre cultivos, acahuales, bosques secundarios de diferentes edades de regeneración y vegetación original (Finegan y Nasi, 2004; Aweto, 2012). Este sistema agrícola es ecológicamente sostenible, particularmente en localidades donde la densidad de población es baja, ya que al abandonar el cultivo y dejar descansar la tierra durante periodos prolongados puede llegar a formar los bosques secundarios (Lebrija-Trejos et al., 2008; Lawrence et al., 2010; Dressler et al., 2015; Jakovac et al., 2015; McNicol et al., 2015; Mukul et al., 2016; Poorter et al., 2016). Estos bosques pueden recuperar de manera relativamente rápida la riqueza de especies y los servicios ambientales (Finegan y Nasi, 2004; Guariguata y Ostertag, 2001; 2002; González – Espinoza et al., 2007; Chazdon, 2008; Chazdon, 2014; Filotas *et al.*, 2014; Chazdon y Guariguata, 2016; Poorter et al. 2016; Rozeendal *et al.*, 2019). Además, de esta manera obtendrán mayores rendimientos en el siguiente cultivo, mayor control de malezas y un menor costo de mano de obra para su mantenimiento (Aweto, 2012).

En México, los estudios sobre sucesión posterior al cultivo de milpa se han enfocado en analizar los efectos de la intensidad del cultivo en la recuperación de la vegetación principalmente en las tierras bajas de Chiapas y Yucatán. Estos estudios revelan que probablemente el aumento en la frecuencia de los ciclos de cultivo y la disminución del período de barbecho reduce el establecimiento de especies leñosas típicas de etapas sucesionales avanzadas y esto ralentiza la sucesión (Levy-Tacher y Aguirre Rivera, 2005; Ochoa-Gaona et al., 2007; Schmook, 2010). Por el contrario, bajo ciclos de cultivo cortos, los barbechos de 15 a 20 años después de la milpa mostraron una alta diversidad de

especies leñosas típicas de etapas sucesionales avanzadas. Los barbechos después de la milpa se ven favorecidos por la presencia de bosques maduros cercanos como fuente de semillas (Ochoa Gaona et al., 2007). Existe poca información sobre los mecanismos que pudieran estar determinando las comunidades posteriores al cultivo de la milpa (Levy-Tacher y Aguirre Rivera, 2005; Ochoa-Gaona et al., 2007).

En general, los estudios sobre sucesión secundaria sugieren que son dos mecanismos los que influyen en la composición y estructura de la comunidad durante la recuperación de la vegetación: el filtrado ambiental y la dispersión limitada (Tuomisto et al., 2003; Arroyo-Rodríguez et al., 2017; Sonnier et al., 2020). Un patrón que enfatiza la importancia del filtrado ambiental es que los primeros árboles que aparecen requieren de la luz directa del sol para su crecimiento (Guariguata y Ostertag, 2002; González-Cruz et al., 2014; Kraft et al., 2015; Contreras Cortés et al., 2015; Abbas et al., 2019). Posteriormente, estos árboles serán reemplazados por especies tolerantes a la sombra (Nigh, 2008; Wangpakapattanawong et al., 2010; Muñiz-Castro et al., 2012). La dispersión limitada tiende a disminuir la diversidad α y aumentar la diversidad β (Hubbell, 2001; Cousens et al., 2008; Sonnier et al., 2020). Las especies pioneras, en general, tienden a cubrir áreas más amplias a través de la dispersión que las especies de sucesión tardía (del Castillo y Pérez-Ríos, 2008; Abbas et al., 2019). Sin embargo, dado el posible equilibrio entre la dispersión y la capacidad competitiva (Tilman, 1990; Jakobsson y Eriksson, 2003), es difícil predecir el efecto combinado de estos dos factores en la comunidad sin más información.

El tratado clásico de Clements (1916) sienta las bases de los mecanismos que subyacen a la sucesión vegetal. Estos incluyen nuevas áreas influenciadas por perturbación,

colonización y establecimiento, competencia, y las modificaciones ambientales posteriores, que finalmente conducen a una comunidad estable. Esta comunidad estable o clímax es la mejor adaptada de todas las comunidades posibles en un área determinada. Posteriormente se han propuesto varios modelos que intentan explicar la sucesión. El modelo de gradiente temporal (Pickett, 1976, 1982; Whittaker, 1953; Whittaker et al., 1974) sugiere que la sucesión es otra forma de gradiente ambiental. Por tanto, el grado de diferenciación en la composición de especies debe ser el mismo a durante la sucesión y puede predecirse sobre la base de sus adaptaciones a una etapa sucesional particular.

Por el contrario, el modelo de clasificación competitiva sugiere que la composición de especies depende en gran medida de procesos aleatorios al comienzo de la sucesión, principalmente porque hay pocas especies disponibles y la competencia es baja (Margalef, 1963, 1968). Por lo tanto, la dispersión sería un componente esencial en este proceso en las primeras etapas, y la composición inicial de la comunidad es impredecible. Sin embargo, a medida que avanza la colonización, la competencia se vuelve más importante y el ancho de los nichos se reduce. Por tanto, el grado de diferenciación entre especies (diversidad β) debería ser mayor en los bosques secundarios viejos que en los jóvenes.

En los barbechos de cultivos abandonados, la regeneración de la vegetación durante las primeras etapas de sucesión puede ser vegetativa, a partir del rebrote de tocones, raíces o rizomas que quedan durante la etapa de cultivo y puede inducir a una rápida recuperación (Guariguata y Ostertag, 2002; Ochoa-Gaona et al., 2007; Nigh, 2008; Pérez-García y del Castillo, 2017). La regeneración también puede ser a partir de semillas presentes en el banco de semillas del suelo, su disponibilidad dependerá de los tratamientos de quema, deshierbe y periodo de cultivo, así como de su tiempo de vida (Finegan y Nasi, 2004). De

hecho, las prácticas tradicionales de milpa que no utilizan el arado mejoran la recuperación en áreas de Bosque Mesófilo de Montaña en el sur de México en etapas sucesionales tempranas (Pérez-García y del Castillo, 2016).

El conocer los procesos que determinan la comunidad de especies vegetales que concurren durante las distintas fases de sucesión secundaria (Kleyer *et al.*, 2007), es útil para predecir la respuesta del ecosistema ante futuros eventos de disturbio (Purschke *et al.* 2013) y también para guiar procesos de restauración asistida, que por efectos de la perturbación hace necesarias intervenciones que permitan generar las condiciones adecuadas para desencadenar y acelerar el establecimiento, crecimiento y la sobrevivencia de especies que naturalmente colonizan el ecosistema (Zamora, 2002; Edouard, 2004; Miranda *et al.* 2004; González-Espinosa *et al.* 2007; Chazdon y Guariguata, 2016). Los esfuerzos de investigación sobre la sucesión secundaria deben estar dirigidos al entendimiento del proceso con la finalidad de restituir los servicios ambientales y contrarrestar los efectos del cambio climático (Williams-Linera, 2015).

Siendo la milpa uno de los principales usos de suelo en la región mesoamericana de México, es clara la necesidad de incrementar los estudios que brinden más información sobre la dinámica de recuperación de la vegetación durante la sucesión. Por lo que el presente estudio propone describir los cambios de estructura, diversidad y composición de especies de plantas leñosas durante la sucesión secundaria a través de un gradiente de humedad en los bosques templados de San Miguel Cuevas, Santiago Juxtlahuaca, Oaxaca, con la finalidad de reconocer patrones comunes en las tendencias sucesionales e inferir mecanismos que pudieran estar determinando la regeneración después del cultivo de milpa. Se espera que la investigación contribuya a documentar la importancia del manejo en la

conservación de la biodiversidad y los procesos ecológicos en la Mixteca Baja del Estado de Oaxaca y sean de utilidad para coadyuvar en esfuerzos (políticas públicas, estudios y proyectos) encaminados a la preservación de este sistema de cultivo, a la conservación de estos bosques y a la restauración de sus espacios degradados.

OBJETIVOS

Objetivo general

Analizar los patrones de cambio en la estructura, diversidad y composición de plantas vasculares terrestres durante la sucesión después de la milpa en un gradiente de humedad en bosques templado-húmedos de la Mixteca Baja de Oaxaca, México

Objetivos específicos

- Determinar las especies de plantas vasculares terrestres en los bosques posteriores al cultivo de milpa
- Describir e identificar patrones en la estructura, diversidad y composición de las comunidades de plantas vasculares terrestres en el gradiente de humedad y sucesional
- Analizar los posibles mecanismos causantes de dichos patrones durante la sucesión después de la milpa

REFERENCIAS

- Abbas, S., Nichol, J.E., Zhang, J., y Fischer, G.A. (2019). The accumulation of species and recovery of species composition along a 70-year succession in a tropical secondary forest. *Ecol. Indic.* 106, 105524.
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F. P., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R. L., Meave, J. A., ... y Tabarelli, M. (2017). Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*, 92(1), 326-340.
- Aweto, A. O. (2012). Shifting cultivation and secondary succession in the tropics. Cabi.
- Boege, E. (2008). El patrimonio biocultural de los pueblos indígenas de México: hacia la conservación in situ de la biodiversidad y agrobiodiversidad en los territorios indígenas. CDI, México.
- Chazdon, R. L. (2008). Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *science*, 320(5882), 1458-1460.
- Chazdon, R. L. (2014). *Second growth: The promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Chazdon, R. L., y Guariguata, M. R. (2016). Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. *Biotropica*, 48(6), 716-730.
- Chokkalingam, U., y De Jong, W. (2001). Secondary forest: a working definition and typology. *The International Forestry Review*, 19-26.
- Clements, F. E. (1916). *Plant succession: an analysis of the development of vegetation* (No. 242). Carnegie Institution of Washington.

- Connell, J. H., y Slatyer, R. O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The american naturalist*, 111(982), 1119-1144.
- Contreras Cortés, L.E.U., Mariaca Méndez, R., y Pérez Farrera, M.A. (2015). El proceso de sucesión ecológica entre los lacandones de Nahá, Chiapas. México. *Etnobiología*. 13, 49–62.
- Cousens, R., Dytham, C., y Law, R. (2008). *Dispersal in plants: a population perspective*. Oxford University Press.
- del Castillo, R. F., y Ríos, M. P. (2008). Changes in seed rain during secondary succession in a tropical montane cloud forest region in Oaxaca, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 24(4), 433-444.
- del Castillo, R. F. (2015). A conceptual framework to describe the ecology of fragmented landscapes and implications for conservation and management. *Ecological Applications*, 25(6), 1447-1455.
- Dressler, W., Wilson, D., Clendenning, J., Cramb, R., Mahanty, S., Lasco, R., Keenan, R., To, P., y Gevana, D. (2015). Examining how long fallow swidden systems impact upon livelihood and ecosystem services outcomes compared with alternative land-uses in the uplands of Southeast Asia. *J. Dev. Eff.* 7, 210–229.
- Edouard, F., Jimenez, J., y Cid, M. (2004). Restauración de áreas invadidas por copetate en la región Chinantla, Oaxaca, México. Centro de Investigación e Información sobre Agricultura Sostenible de bajos Insumos, Lima (Perú).
- FAO. (2021). Evaluación de los recursos forestales mundiales 2020 - Informe principal. Roma. <https://doi.org/10.4060/ca9825es>

- Filotas, E., Parrott, L., Burton, P. J., Chazdon, R. L., Coates, K. D., Coll, L., ... y Messier, C. (2014). Viewing forests through the lens of complex systems science. *Ecosphere*, 5(1), 1-23.
- Finegan, B., y Nasi, R. (2004). The biodiversity and conservation potential of shifting cultivation landscapes. *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*, 153-197.
- Foster, D., Swanson, F., Aber, J., Burke, I., Brokaw, N., Tilman, D., y Knapp, A. (2003). The importance of land-use legacies to ecology and conservation. *BioScience*, 53(1), 77-88.
- González-Cruz, G. G., Frápolli, E. G., Fernández, A. C., y Rada, J. M. D. (2014). Conocimiento tradicional maya sobre la dinámica sucesional de la selva. Un caso de estudio en la Península de Yucatán. *Etnobiología*, 12(1), 60-67.
- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Camacho-Cruz A., Holz S.C., Rey-Benayas J.M. y Parra-Vázquez M.R. (2007). Restauración de bosques en territorios indígenas de Chiapas: modelos ecológicos y estrategias de acción. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 80(Suplemento): 11-23.
- Guariguata, M. R., y Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest ecology and management*, 148(1-3), 185-206.
- Guariguata, M. R., y Ostertag, R. (2002). Sucesión secundaria. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*, 591-623.
- Hubbell, S.P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Jakobsson, A., y Eriksson, O. (2003). Trade-offs between dispersal and competitive ability:

- A comparative study of wind-dispersed Asteraceae forbs. *Evol. Ecol.* 17 (3), 233–246.
- Jakovac, C.C., Peña-Claros, M., Kuyper, T.W., Bongers, F., y Gibson, D. (2015). Loss of secondary-forest resilience by land-use intensification in the Amazon. *J. Ecol.* 103 (1), 67–77.
- Kleyer, M., Biedermann, R., Henle, K., Obermaier, E., Poethke, H. J., Poschlod, P., ... y Vetterlein, D. (2007). Mosaic cycles in agricultural landscapes of Northwest Europe. *Basic and Applied Ecology*, 8(4), 295-309.
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S., Levine, J.M., y Fox, J. (2015). Community assembly, coexistence, and the environmental filtering metaphor. *Funct. Ecol.* 29 (5), 592–599.
- Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez-García, E. A., y Meave, J. A. (2008). Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*, 40(4), 422-431.
- Levy-Tacher, S. I., y Rivera, J. R. A. (2005). Successional pathways derived from different vegetation use patterns by Lacandon Mayan Indians. *Journal of Sustainable Agriculture*, 26(1), 49-82.
- Margalef, R. (1963). On certain unifying principles in ecology. *The American Naturalist*, 97(897), 357-374.
- Margalef, R. (1968). Fluctuaciones de varios años de período medio en la producción de fitoplancton en el Mediterráneo occidental. *Collectanea Botanica*, 1968, vol. 7, num. 41, p. 727-747.
- McNicol, I.M., Ryan, C.M., y Williams, M. (2015). How resilient are African woodlands to disturbance from shifting cultivation? *Ecol. Appl.* 25 (8), 2320–2336.

- Miranda, J. D., Padilla, F. M., y Pugnaire, F. I. (2004). Sucesión y restauración en ambientes semiáridos. *Ecosistemas*, 13(1).
- Moreno-Calles, A. I., Toledo, V. M., y Casas, A. (2013). Los sistemas agroforestales tradicionales de México: una aproximación biocultural. *Botanical Sciences*, 91(4), 375-398.
- Nigh, R. (2008). Trees, fire, and farmers: making woods and soil in the Maya Forest. *Journal of Ethnobiology*, 28(2), 231-243.
- Mukul, S.A., Herbohn, J., y Firn, J. (2016). Co-benefits of biodiversity and carbon sequestration from regenerating secondary forests in the Philippine uplands: implications for forest landscape restoration. *Biotropica* 48 (6), 882–889.
- Muñiz-Castro, M. A., Williams-Linera, G., y Martínez-Ramos, M. (2012). Dispersal mode, shade tolerance, and phylogeographical affinity of tree species during secondary succession in tropical montane cloud forest. *Plant Ecology*, 213(2), 339-353.
- Norden, N., Angarita, H. A., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., Granzow-de la Cerda, I., Van Breugel, M., ... y Chazdon, R. L. (2015). Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(26), 8013-8018.
- Ochoa-Gaona, S., Hernández-Vázquez, F., De Jong, B. H., y Gurri-García, F. D. (2007). Pérdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación del sistema agrícola de roza-tumba-quema: un estudio de caso en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Botanical Sciences*, (81), 65-80.
- Pérez-García, O., y del Castillo, R. F. (2016). The decline of the itinerant milpa and the

- maintenance of traditional agrobiodiversity: Crops and weeds coexistence in a tropical cloud forest area in Oaxaca, Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 228, 30-37.
- Pérez-García, O., y del Castillo, R. F. (2017). Shifts in swidden agriculture alter the diversity of young fallows: Is the regeneration of cloud forest at stake in southern Mexico? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 248, 162-174.
- Pickett, S. T. A. (1976). Succession: an evolutionary interpretation. *The American Naturalist*, 110(971), 107-119.
- Pickett, S. T. A. (1982). Population patterns through twenty years of oldfield succession. *Vegetatio*, 49(1), 45-59.
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T. M., Zambrano, A. M. A., Balvanera, P., Becknell, J. M., ... y Rozendaal, D. M. (2016). Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature*, 530(7589), 211-214.
- Purschke, O., Schmid, B. C., Sykes, M. T., Poschlod, P., Michalski, S. G., Durka, W., ... y Prentice, H. C. (2013). Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes. *Journal of Ecology*, 101(4), 857-866.
- Rozendaal, D. M., Bongers, F., Aide, T. M., Alvarez-Dávila, E., Ascarrunz, N., Balvanera, P., ... y Poorter, L. (2019). Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Science advances*, 5(3), eaau3114.
- Schmook, B. (2010). Shifting maize cultivation and secondary vegetation in the Southern Yucatan: successional forest impacts of temporal intensification. *Reg. Environ. Chang.* 10 (3), 233–246.

- Sonnier, G., Johnson, S.E., Waller, D.M., Rapson, G. (2020). Fragmentation reduces the importance of niche-based factors relative to dispersal traits in structuring temperate forest understories. *J. Veg. Sci.* 31 (1), 75–83.
- Tilman, D. (1990). Constraints and Tradeoffs: Toward a Predictive Theory of Competition and Succession. *Oikos*. 58, 3–15.
- Toledo, V. M., y Barrera-Bassols, N. (2008). La memoria biocultural: la importancia ecológica de las sabidurías tradicionales (Vol. 3). Icaria editorial.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., y Yli-Halla, M. (2003). Dispersal, environment, and Floristic Variation of Western Amazonian forests. *Science* 299, 241–244.
- Wangpakapattanawong, P., Kavinchan, N., Vaidhayakarn, C., Schmidt-Vogt, D., y Elliott, S. (2010). Fallow to forest: Applying indigenous and scientific knowledge of swidden cultivation to tropical forest restoration. *For. Ecol. Manage.* 260 (8), 1399–1406.
- Whittaker, R. H. (1953). A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecological monographs*, 23(1), 41-78.
- Whittaker, R. H. (1974). Climax concepts and recognition. In *Vegetation dynamics* (pp. 137-154). Springer, Dordrecht.
- Williams-Linera, G., López-Barrera, F., y Bonilla-Moheno, M. (2015). Estableciendo la línea de base para la restauración del bosque de niebla en un paisaje periurbano. *Madera y bosques*, 21(2), 89-101.
- Zamora, R. (2002). La restauración ecológica: una asignatura pendiente. *Ecosistemas*, 11(1).

CAPÍTULO II

Riqueza y composición florística de bosques templados derivados del manejo de la milpa en un gradiente de humedad

Resumen

La práctica de la milpa tradicional es común en áreas montañosas del sur de México, pero poco se sabe de la flora y la vegetación que se desarrolla después de la etapa del cultivo. En la región de la Mixteca Baja Oaxaqueña existen bosques secundarios establecidos en áreas previamente ocupadas por milpas que no se han explorado. Se estudiaron las formas de vida, la riqueza y composición de plantas vasculares terrestres en barbechos jóvenes, intermedios y maduros en un gradiente de humedad (cuencas). Se muestrearon las plantas vasculares terrestres $\geq 1.3\text{m}$ de altura en 23 parcelas de muestreo de 0.1 ha. Las especies $<1.3\text{ m}$ se muestrearon en 16 cuadros de 1 x 1 m. elegidos de manera aleatoria dentro de cada parcela de 0.1 ha. Se registraron 236 especies pertenecientes a 157 géneros y 80 familias y 61 morfoespecies. Las familias más diversas son Asteraceae (19 sp.), Solanaceae (13 sp.), Fagaceae (10 sp.), Poaceae (9 sp.), Dryopteridaceae, Fabaceae y Lamiaceae (con 8 sp. cada una). Las cuencas únicamente comparten 20 especies y no necesariamente se observan en la misma etapa sucesional. Las plantas no leñosas, los arbustos y los árboles fueron las formas de vida con mayor número de especies. Se encontraron 10 especies bajo alguna categoría de riesgo. La riqueza de especies alcanza su punto máximo en edades intermedias en las cuencas de menor humedad, mientras que el crecimiento se mantiene constante en edades maduras solo para la cuenca más húmeda. La similitud florística entre cuencas y entre etapas sucesionales dentro de una misma cuenca es relativamente baja, los valores más altos se presentaron entre parcelas de etapas sucesionales cercanas dentro de la

misma cuenca. Con este trabajo se destaca la importancia de los barbechos posteriores al cultivo de la milpa como elementos cruciales para la diversidad florística y la heterogeneidad en las montañas de Mixteca Baja.

Introducción

Los bosques secundarios han cobrado vital importancia debido a la superficie que ocupan y a los bienes y servicios ambientales que proveen a la sociedad (Chokkalingam y de Jong, 2001; FAO, 2021; Poorter et al. 2016; Rozendaal et al. 2019). Los cambios que ocurren durante la regeneración natural de una comunidad ecológica tras una perturbación se conocen como sucesión secundaria (Connell y Slatyer, 1977; Chazdon, 2014; Filotas *et al.*, 2014). En los bosques neotropicales la sucesión secundaria puede recuperar de manera relativamente rápida parte de riqueza, composición y funcionalidad (Finegan y Nasi, 2004; Guariguata y Ostertag, 2001; 2002; González – Espinoza et al., 2007; Chazdon, 2008; Chazdon, 2014; Filotas *et al.*, 2014; Chazdon y Guariguata, 2016; Poorter et al. 2016; Rozeendal *et al.*, 2019).

La trayectoria de la sucesión secundaria estará determinada por múltiples factores que operan a distintas escalas espaciotemporales (Filotas *et al.*, 2014; del Castillo, 2015; Chazdon y Guariguata, 2016). A escala local la historia de uso del suelo modifica condiciones ambientales relacionadas con la estructura y disponibilidad de nutrientes en el suelo, humedad, temperatura, la disponibilidad de fuentes de semilla y agentes dispersores, así como las relaciones entre especies (Guariguata y Ostertag, 2002; Foster *et al.*, 2003; Chazdon, 2008; Filotas *et al.*, 2014; del Castillo, 2015; Chazdon y Guariguata, 2016; Arroyo-Rodríguez, 2017; Rozendaal *et al.* 2019).

En Mesoamérica, particularmente en las montañas húmedas y templadas de México, el principal uso del suelo desarrollado durante milenios por los pueblos indígenas ha sido el cultivo de la milpa (Boege, 2008; Toledo y Barrera Bassols, 2008). La milpa es un policultivo tradicional cuya especie esencial es el maíz, acompañado de frijol, calabaza y otras especies de importancia local. Se desarrollan a partir del método itinerante de roza-tumba-quema en pequeñas superficies (Boege, 2008; Nigh, 2008; Toledo y Barrera-Bassols, 2008). Este sistema agrícola depende en gran medida de la revegetación que ocurre tras el cultivo de la milpa para recuperar la fertilidad el suelo (Aweto, 2012; Moreno-Calles et al., 2013; Pérez-García y del Castillo, 2017).

En México, los estudios orientados a conocer el efecto de la milpa tradicional sobre la vegetación durante las etapas posteriores a dicho cultivo en bosques templado-húmedos son pocos. Estas investigaciones sugieren que el sistema de cultivo milpa de baja intensidad ayuda a mantener una alta diversidad y estabilidad a escala de paisaje; ya que, tras el cultivo, la vegetación se recupera de manera natural y permite que a la larga coexistan milpas, acahuals (vegetación de etapas sucesionales tempranas dominadas por hierbas y arbustos) y bosques de distintas edades, composición y estructura. La mayoría de los estudios convergen en que a medida que aumenta la edad sucesional también aumenta la riqueza, abundancia, diversidad y biomasa de plantas vasculares terrestres, materia orgánica y concentración de C en el suelo (Bautista-Cruz et al. 2003; Bautista-Cruz y del Castillo, 2005; del Castillo y Pérez-Ríos, 2008; Roncal - García et al., 2008; Almazán-Núñez et al., 2016). También, aumenta la complejidad en la estructura y la composición de la vegetación. Esto se debe a que existe un reemplazo florístico casi completo entre las comunidades sucesionales abiertas y las boscosas (Almazán-Núñez et al. 2016). Las

primeras etapas sucesionales están dominadas por especies pioneras que pueden crecer en ambientes perturbados y soleados, su principal mecanismo de dispersión es el viento (p. ej. *Pinus*) (del Castillo y Pérez-Ríos, 2008; Almazán-Núñez et al., 2016). Estas especies pueden facilitar el establecimiento de especies tolerantes a la sombra en esta misma etapa, aunque las especies pioneras serán más abundantes (del Castillo y Pérez-Ríos, 2008; Almazán-Núñez et al., 2016). Es posible que durante este periodo la altura y cobertura del dosel alcance valores similares a los de los sitios clímax (González-Espinoza et al. 1991). En las etapas sucesionales avanzadas el dosel está dominado por especies de *Quercus* y *Pinus*, pero su reclutamiento no ocurre o es muy bajo en la sombra (sólo se han encontrado en las etapas serales abiertas o en claros del bosque) (González-Espinoza et al. 1991). Las especies presentes en estas etapas aparentemente poseen una capacidad limitada de dispersión a largas distancias y comúnmente son dispersadas por animales (del Castillo y Pérez-Ríos, 2008).

La región de la Mixteca Baja se localiza al noroeste del estado de Oaxaca, en la provincia fisiográfica Sierra Madre del Sur y subprovincia Cordillera Costera del Sur (INEGI, 2000). Alberga bosques templados y mesófilos de montaña donde se cultiva milpa tradicional y no se han realizado estudios florísticos y ecológicos para entender cómo este sistema de cultivo influencia la sucesión secundaria de plantas vasculares terrestres, incluyendo el poco explorado estrato herbáceo, en las etapas posteriores al cultivo de la milpa. Tampoco se conoce sobre el posible papel de la humedad en dichos atributos de la vegetación durante la trayectoria sucesional.

Analizamos las formas de vida, riqueza y composición de la flora vascular terrestre en un gradiente ambiental y sucesional en las etapas posteriores al cultivo de milpa en

bosques templado-húmedos. Esta información es útil para sostener la hipótesis de que la riqueza de especies se recuperará gradualmente durante la sucesión, mientras que la similitud en la composición florística sería baja, por lo tanto, la milpa tradicional podría considerarse como una estrategia de manejo, conservación y restauración en contextos similares.

Materiales y métodos

El estudio se realizó en los bosques templados de la localidad de San Miguel Cuevas (Figura 1). La topoforma predominante es sierra, forma parte de la provincia fisiográfica Sierra Madre del Sur y de la subprovincia Cordillera Costera del Sur (INEGI, 2000). Las elevaciones oscilan entre los 1500 y los 2600 msnm, donde prevalecen las rocas ígneas extrusivas, y en algunas áreas, abundan las rocas sedimentarias. El tipo de suelo que predomina es leptosol (INEGI, 2008). El clima de esta zona es templado, influenciado por los vientos húmedos provenientes del Océano Pacífico (INEGI, 2008). La temperatura promedio en las zonas altas es de 15.2°C y en las zonas bajas de 18.5° C, y una precipitación media anual que fluctúa entre los 1382 mm (Fernandez-Eguiarte et al., 2011). Los usos de suelo corresponden a pastizales inducidos, cultivos de milpa y fragmentos de vegetación secundaria en distintas edades de regeneración.

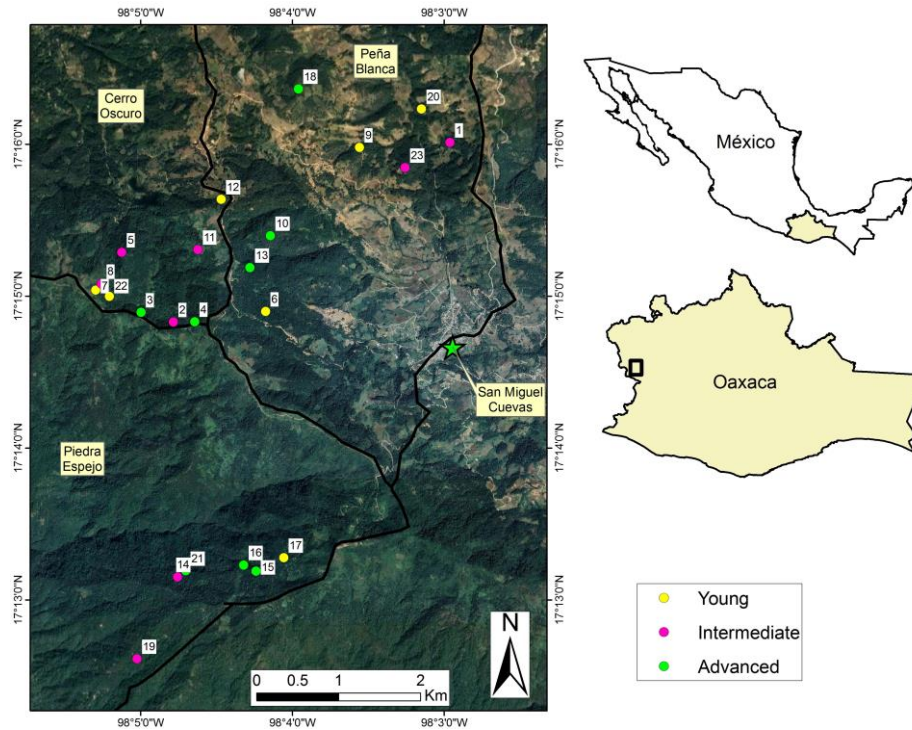


Figura 1. Área de estudio con la distribución de los sitios de muestreo por etapa sucesional (joven= amarillo, intermedio= rosa y maduro= verde) y cuenca que varían en su grado de humedad (de menor a mayor grado: Peña Blanca, Cerro Oscuro y Piedra Espejo)

Este sitio está considerado por la CONABIO como Región Terrestre Prioritaria (Sierras Triqui-Mixteca) y como Región Biocultural Prioritaria (Sierra Mixteca-Triqui, Cuenca Papagayo-Ometepec), donde es posible encontrar bosque mesófilo, bosque de pino y bosque de pino-encino; además, es la única región conocida de *Liquidambar styraciflua* en la vertiente del pacífico (Arriaga et al. 2000; Boege, 2008).

Los bosques templados de San Miguel Cuevas se pueden subdividir ambientalmente en 3 cuencas que difieren en su grado de humedad. La cuenca más húmeda, Piedra Espejo, se encuentra al suroeste de la localidad de San Miguel Cuevas, la elevación promedio es de 1918 msnm, presenta una temperatura y precipitación media anual de 18.5 °C y de 1438

mm, así como la mayor densidad de niebla. La composición de la vegetación en esta cuenca corresponde a bosque mesófilo de montaña. La cuenca de humedad intermedia, Cerro Oscuro, se encuentra al oeste de la localidad de San Miguel Cuevas, a una elevación promedio de 2528 msnm. El clima es un poco más seco y frío que en Piedra Espejo, con una temperatura y precipitación media anual de 15.2 °C y 1362 mm. El tipo de vegetación de esta cuenca es un bosque mesófilo de montaña. Finalmente, la cuenca más seca, Peña Blanca, se ubica al norte de la localidad. Presenta una altura promedio de 2408 m, y una temperatura y precipitación promedio anual de 16.8 °C y 1346 mm. La vegetación en esta cuenca es un mosaico de bosques de coníferas y *Quercus*.

Se seleccionaron 23 parcelas que representan barbechos en sucesión jóvenes, intermedios y maduros de bosques posteriores a la milpa que corresponden a 34, 57, 96 años en promedio respectivamente (para conocer método para determinar la edad ver Velasco-Murguía et al., 2021). Las parcelas no mostraron evidencia de extracción de madera o de incendios recientes. En cada parcela se muestrearon las plantas vasculares terrestres igual o mayores a 1.3 m. de altura en rodales de 40 x 25 m. (0.1 ha) y menores a 1.3 m. en 16 cuadros de 1 x 1 m. elegidos de manera aleatoria dentro de cada parcela de 0.1 ha. Las especies colectadas fueron determinadas de acuerdo con el sistema de clasificación APGIV (Angiosperm Phylogeny Group, 2016), la nomenclatura fue corroborada en la base de datos The Plant List (2013) y depositadas en el herbario (OAX) del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR), Unidad de Oaxaca, del Instituto Politécnico Nacional y algunos helechos en el Herbario Nacional de México (MEXU). Finalmente, se consultó el estado de conservación de las especies en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010 (SEMARNAT, 2010) y en la lista roja

de especies amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) (www.iucnredlist.org).

Para cada cuenca y etapa sucesional: Se clasificaron las plantas vasculares terrestres por formas de vida (Raunkiaer, 1934). Se estimó la riqueza de especies (diversidad verdadera de orden cero, $q=0$) en el programa iNEXT (Hsieh et al., 2016), con 50 repeticiones e intervalos de confianza (IC) del 95%. Finalmente, en el programa EstimateS versión 9.1.0 2 (Colwell, 2009) se calculó el índice de Sørensen para comparar la similitud de la flora vascular terrestre entre las comunidades estudiadas (Chao et al., 2005).

Resultados

Formas de vida. La flora vascular terrestre en las tres cuencas estudiadas está conformada por especies de árboles (67), arbustos (67), helechos (37), plantas no leñosas (113) y bejucos (13). Pocas especies registradas por forma de vida estuvieron presentes durante las tres etapas sucesionales estudiadas en cada cuenca. Las familias de árboles con mayor número de especies en las tres etapas sucesionales estudiadas fueron Fagaceae y Pinaceae y principalmente en bosques intermedios y maduros las familias Lauraceae y Rosaceae. Las familias de arbustos con mayor número de especies en las tres edades de sucesión fueron Asteraceae, Melastomataceae, Rubiaceae y Solanaceae. Particularmente, en los bosques jóvenes se encontraron especies de la familia Fabaceae y en bosques intermedios y maduros especies de la familia Ericaceae. Las familias de helechos con mayor número de especies en las tres etapas de sucesión fueron Dryopteridaceae y Pteridaceae. Las familias de plantas no leñosas con mayor número de especies en las tres edades estudiadas fueron Asteraceae, Lamiaceae, Poaceae y Solanaceae. Los bejucos se encontraron principalmente en bosques jóvenes e intermedios, pero no hubo alguna familia en particular con mayor número de

especies. En el apéndice se detallan las especies por cuenca y edad sucesional en donde se registraron.

En la cuenca de Peña Blanca (Figura 2), de las 27 especies de árboles registrados, sólo cuatro estuvieron presentes durante las tres etapas sucesionales estudiadas (*Arbutus xalapensis*, *Juniperus flaccida*, *Quercus candicans*, *Q. laurina*), cuatro en bosques jóvenes e intermedios (*Pinus leiophylla*, *P. pseudostrobus*, *Quercus salicifolia*, *Q. uxoris*) y tres en bosques intermedios y maduros (*Alnus acuminata*, *Clethra mexicana*, *Prunus rhamnoides*). De las 29 especies de arbustos muestreados, ocho estuvieron presentes en las tres etapas estudiadas (*Baccharis heterophylla*, *Cestrum commune*, *C. aff. oblongifolium*, *Citharexylum hexangulare*, *Solanum chrysotrichum*, *S. lanceolatum*, *S. nigricans*, *Verbesina aff. oligantha*), una especie en bosques jóvenes e intermedios (*Cuphea cyanea*) y tres especies en bosques intermedios y maduros (*Baccharis conferta*, *Miconia militis*, *Tibouchina scabriuscula*). De las 13 especies de helechos, solo dos estuvieron presentes durante la sucesión (*Adiantum andicola*, *Pteridium feei*). De las 48 especies no leñosas examinadas, solo tres especies estuvieron presentes durante las 3 etapas sucesionales (*Ageratina pichinchensis*, *Zeugites americanus*), solo dos se encontraron en bosques jóvenes e intermedios (Fabaceae no determinada, *Oenothera rosea*) y nueve en bosques intermedios y maduros (*Asclepias aff. laxiflora*, *Dichantherium commutatum*, *Eryngium sp.*, *Lopezia hirsuta*, *Physalis angulata*, *Salvia lavanduloides*, *Solanum pubigerum*, *S. verrucosum*, *Verbena aff. carolina*). Finalmente, de 3 bejucos observados, únicamente se registró uno en bosques jóvenes e intermedios (*Smilax sp.*).

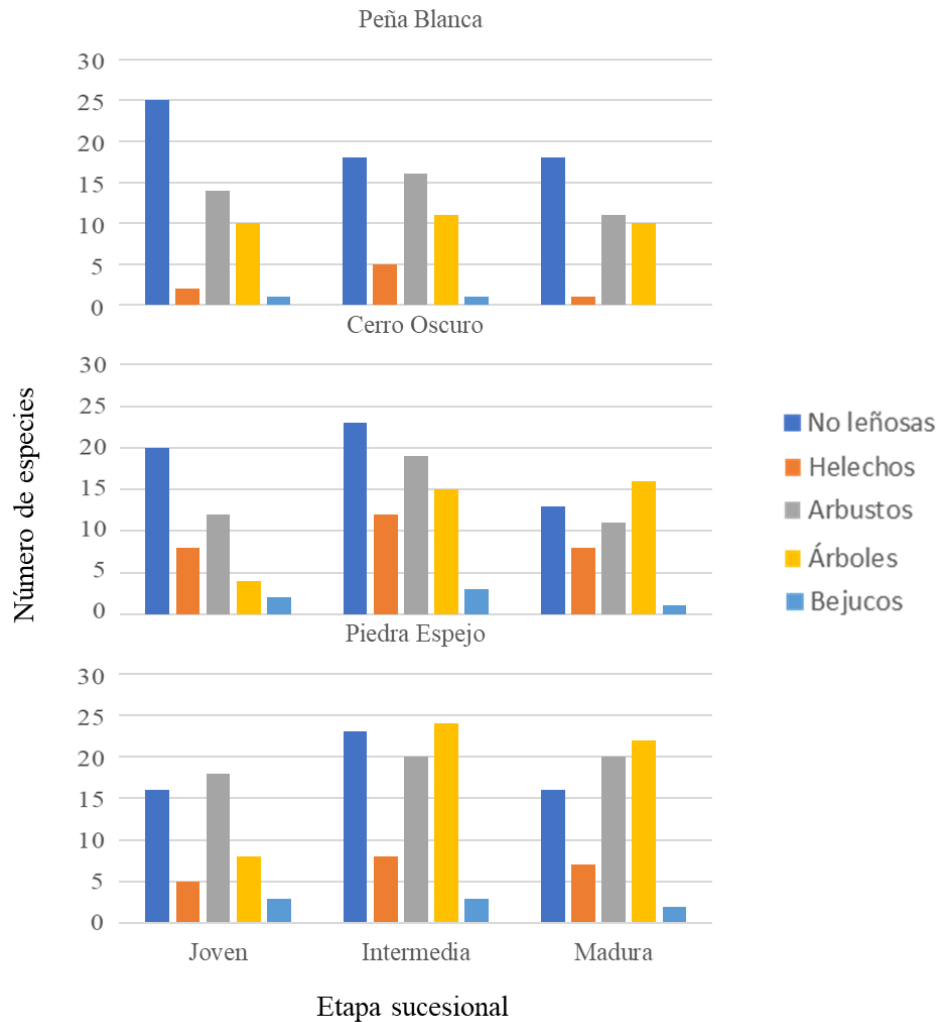


Figura 2. Número de especies de plantas vasculares terrestres por formas de vida registradas en las etapas de bosque posteriores al cultivo de la milpa (joven, intermedia y madura) por cuenca (de menor a mayor exposición a los vientos húmedos del Océano Pacífico: Peña Blanca, Cerro Oscuro y Piedra Espejo).

En la cuenca de Cerro Oscuro (Figura 2), de las 21 especies de árboles registrados, solo cuatro especies estuvieron presentes en las tres etapas sucesionales estudiadas (*Alnus acuminata*, *Clethra mexicana*, *Osmanthus americanus*, *Quercus laurina*) y siete en bosques intermedios y maduros (*Carpinus caroliniana*, *Daphnopsis tuerckheimiana*, *Ocotea* aff. *betazensis*, *Parathesis melanosticta*, *Persea* aff. *americana*, *Quetzalia schiedeana*, *Trichilia*

minutiflora). De las 25 especies de arbustos muestreados, cuatro se encontraron en las tres etapas sucesionales estudiadas (*Citharexylum hexangulare*, *Miconia glaberrima*, *M. militis*, *Solanum nigricans*), tres estuvieron presentes en bosques jóvenes e intermedios (*Cestrum commune*, *C. oblongifolium*, *Tibouchina scabriuscula*) y cuatro en bosques intermedios y maduros (*Deppea grandiflora*, *Lycianthes arrazolensis*, *Microtropis schiedeana*, *Verbesina aff. oligantha*). De las 20 especies de helechos contabilizados, solo dos estuvieron presentes en las tres etapas sucesionales estudiadas (*Dryopteris wallichiana*, *Pteridium feei*) y tres únicamente en bosques intermedios y maduros (*Arachniodes denticulata*, *Marattia weinmanniifolia*, *Polypodium subpetiolatum*). De las 37 especies de plantas no leñosas examinadas, solo cuatro estuvieron presentes durante las tres etapas sucesionales (*Crusea coccinea*, *Hydrocotyle mexicana*, *Physalis angulata*, *Zeugites americanus*), tres se encontraron durante los bosques jóvenes e intermedios (*Pilea* sp., *Salvia textitlana*, *Solanum pubigerum*) y solo una especie en bosques jóvenes e intermedios (*Maianthemum paniculatum*). Finalmente, de las siete especies de bejucos registrados en esta cuenca, solo una especie se comparte entre las tres etapas sucesionales (*Smilax* sp.) y otra está presente en bosques jóvenes e intermedios (*Microsechium palmatum*).

En la cuenca de Piedra Espejo (Figura 2), de las 43 especies de árboles registrados, solo una especie se encontró en las tres etapas sucesionales estudiadas (*Clethra aff. integerrima*) y nueve especies en bosques intermedios y maduros (*Carpinus caroliniana*, *Inga vera*, *Liquidambar styraciflua*, *Ocotea helicterifolia*, *Osmanthus americanus*, *Pinus pseudostrobus*, *P. strobus* var. *chiapensis*, *Quercus uxoris*, *Trichilia minutiflora*). De las 40 especies de arbustos muestreados, dos se encontraron en las tres etapas sucesionales estudiadas (*Leandra aff. melanodesma*, *Triumfetta bogotensis*), tres estuvieron presentes en

bosques jóvenes e intermedios (*Cestrum* aff. *commune*, *Clusia salvinii*, *Verbesina* aff. *oligantha*) y siete en bosques intermedios y maduros (*Leandra subseriata*, *Miconia mexicana*, *Moussonia deppeana*, *Roldana kerberi*, *Russelia sarmentosa*, *Tibouchina scabriuscula*, *Triumfetta speciosa*). De las 17 especies de helechos, solo una estuvo presente en las tres etapas sucesionales estudiadas (*Asplenium monanthes*) y una en bosques intermedios y maduros (*Pteridium feei*). De las 47 especies de plantas no leñosas examinadas, solo una estuvo presente durante las tres etapas sucesionales (*Govenia lagenophora*), cinco se encontraron en bosques jóvenes e intermedios (*Govenia superba*, *Physalis angulata*, *Salvia carnea* var. *punicans*, *S. clarkcowanii*, *S. decora*, *S. purpurea*, *S. filipes*) y tres en bosques intermedios y maduros (*Chimaphila maculata*, *Zeugites americanus*). Finalmente, de las siete especies de bejucos registrados en esta cuenca, solo una especie se comparte entre los bosques jóvenes y maduros (*Smilax* sp.).

Riqueza de especies. La riqueza de especies (figura 3) muestra claramente que los bosques intermedios de la cuenca de Cerro Oscuro son los más ricos en especies de plantas vasculares terrestres (69 especies efectivas). Sin embargo, el patrón de riqueza entre las comunidades por cuenca no necesariamente aumenta con la edad del bosque. En las cuencas con menor grado de humedad, Peña Blanca y Cerro Oscuro, la riqueza de especies en los bosques jóvenes es la misma (42 especies efectivas), alcanzan los valores más altos en los bosques intermedios (48 y 69 especies efectivas, respectivamente) y disminuyen en los bosques maduros, incluso con valores menores a los de los bosques jóvenes (40 especies efectivas cada cuenca). Mientras que la riqueza de especies de la cuenca más húmeda, Piedra Espejo, tiende a aumentar a medida que se incrementa la edad del bosque.

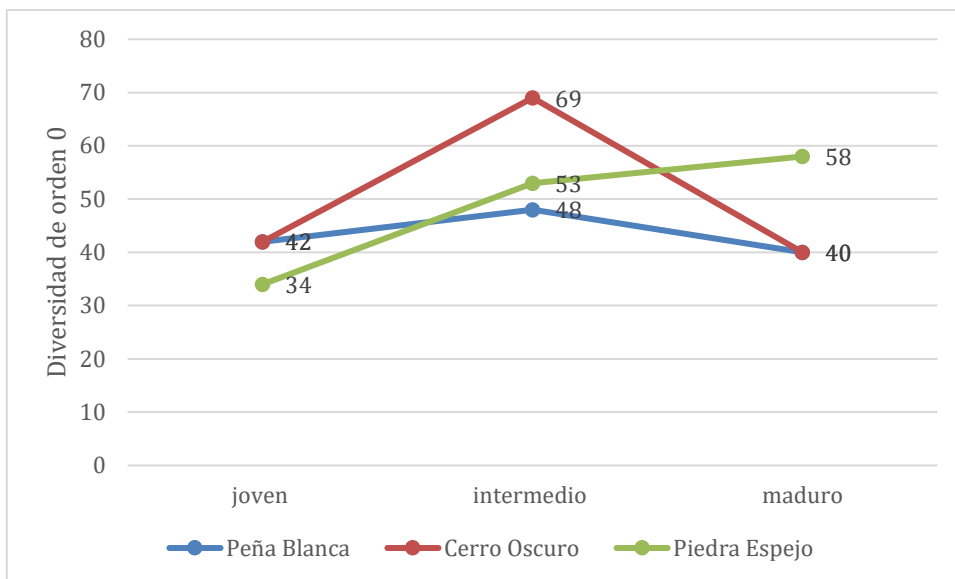


Figura 3. Diversidad verdadera en orden q_0 (riqueza de especies) de plantas vasculares terrestres durante las tres etapas de sucesión en tres cuencas que difieren en su grado de humedad (de menor a mayor grado: Peña Blanca, Cerro Oscuro y Piedra Espejo).

Composición florística. Se registraron 236 especies de plantas vasculares terrestres distribuidas en 157 géneros, 80 familias y en tres tipos de vegetación: bosque de pino-encino, bosque de encino, bosque mesófilo de montaña (Apéndice). Además, 61 individuos se determinaron como morfoespecies. De las familias registradas, 12 fueron de licopodios y helechos, 58 dicotiledóneas, 6 monocotiledóneas y 2 gimnospermas distribuidas en un gradiente ambiental (humedad) y sucesional. En general, las familias con más especies fueron, Asteraceae (19), Solanaceae (12), Fagaceae (10), Poaceae (9), Dryopteridaceae, Fabaceae y Lamiaceae (8 cada una) que representan el 30% de las especies muestreadas.

Un poco más del 60% de los géneros tuvieron una sola especie. Los géneros mejor representados fueron *Quercus* con 10 especies, *Salvia* con 8, *Solanum* con 6 y *Pinus* con 5.

De acuerdo con la lista roja de la UICN (IUCN, 202) y con la Norma Oficial Mexicana (SEMARNAT, 2010), 11 especies colectadas en estos bosques se reportan bajo alguna categoría de riesgo (Cuadro 1).

Cuadro 1. Especies de flora vascular terrestre registradas por etapa sucesional (Joven= J, Intermedia= I y Madura=M) y cuenca en San Miguel Cuevas, Mixteca Baja, México reportadas bajo alguna categoría de riesgo según la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y la norma oficial mexicana.

Especie	Categoría de riesgo		Peña Blanca			Cerro Oscuro			Piedra Espejo		
	Lista roja UICN	NOM-059	J	I	M	J	I	M	J	I	M
<i>Carpinus caroliniana</i>	—	Amenazada	—	—	—	X	X	—	X	X	—
<i>Cestrum commune</i>	En peligro de extinción	—	X	X	X	X	X	—	X	X	—
<i>Cyathea fulva</i>	—	Protección especial	—	—	—	—	X	—	—	—	—
<i>Licaria velutina</i>	Vulnerable	—	—	—	—	—	—	—	X	—	—
<i>Marattia weinmannifolia</i>	—	Protección especial	—	—	—	—	X	X	—	—	—
<i>Oreopanax echinops</i>	Vulnerable	—	—	—	—	—	—	—	—	X	—
<i>Oreopanax Sanderianus</i>	Vulnerable	—	—	X	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pinus chiapensis</i>	—	Protección especial	—	—	—	—	—	—	—	X	X
<i>Quercus insignis</i>	En peligro de extinción	—	—	—	—	—	—	—	—	—	X
<i>Saurauia serrata</i>	En peligro de extinción	Sujeta a protección especial	—	—	—	—	—	—	—	X	—
<i>Trichilia minutiflora</i>	Vulnerable	—	—	—	—	—	X	X	—	X	X

Las cuencas estudiadas presentan una gran heterogeneidad florística, ya que únicamente comparten 20 especies entre ellas, pero no necesariamente se observan en la misma etapa sucesional (revisar Apéndice). El análisis con el índice de Sørensen mostró que los sitios con mayor similitud en este estudio son los bosques intermedios y maduros de Peña Blanca que comparten el 50% de las especies y los bosques jóvenes e intermedios y los intermedios y maduros de Cerro Oscuro que comparten respectivamente el 42% y el 54% de las especies. En Piedra Espejo, el mismo análisis muestra que la similitud es muy baja entre parcelas de etapas sucesionales cercanas. Los valores de similitud más bajos se encontraron entre las cuencas con mayor contraste en grado de humedad (Cuadro 2).

Cuadro 2. Número de familias, géneros y especies de plantas vasculares terrestres registradas en las tres etapas sucesionales estudiadas (joven (≈34 años promedio), intermedio (≈57 años promedio) y maduro (≈96 años promedio después del cultivo) en las tres cuencas estudiadas, así como la similitud florística entre las comunidades estudiadas expresada con el índice de Sørensen, donde valores cercanos a 1 significan que las comunidades son similares en cuanto a composición de especies, mientras que valores cercanos a 0 significan que las comunidades son totalmente distintas en cuanto a composición de especies; las cifras en cursivas corresponden al número de especies compartidas entre las comunidades estudiadas (el significado de las abreviaciones de las comunidades se encuentra en la parte izquierda de la columna hábitat).

Hábitat	Familias	Géneros	# de especies	Similitud florística								
				PB_J	PB_I	PB_M	CO_J	CO_I	CO_M	PE_J	PE_I	PE_M
Peña Blanca joven (PB_J)	24	33	46	–	20	14	9	8	6	5	3	10
Peña Blanca intermedio (PB_I)	35	45	63	0.366		28	17	20	13	11	10	15
Peña Blanca maduro (PB_M)	24	34	47	0.322	0.509		15	15	11	4	6	10
Cerro Oscuro joven (CO_J)	24	26	40	0.211	0.333	0.372		20	15	12	7	11
Cerro Oscuro intermedio (CO_I)	36	50	59	0.152	0.327	0.283	0.428		27	13	11	18
Cerro Oscuro maduro (CO_M)	30	38	45	0.133	0.317	0.263	0.361	0.543		9	10	14
Piedra Espejo joven (PE_J)	27	35	45	0.109	0.092	0.086	0.285	0.25	0.202		11	8
Piedra Espejo intermedio (PE_I)	38	57	69	0.068	0.15	0.102	0.128	0.17	0.175	0.191		18
Piedra Espejo maduro (PE_M)	36	44	57	0.192	0.247	0.19	0.226	0.307	0.274	0.155	0.296	

Discusión

Formas de vida. La heterogeneidad de estos bosques secundarios se refleja en la variabilidad de las formas de vida durante la trayectoria sucesional. Se identificaron algunas familias generalistas en el gradiente sucesional y ambiental estudiado como Asteraceae, Druopteridaceae, Fagaceae, Lamiaceae, Melastomataceae, Pinaceae, Pteridaceae, Poaceae, Rubiaceae y Solanaceae. La familia que se encontró principalmente en etapas iniciales fue Fabaceae y las familias que se registraron en etapas avanzadas fueron Ericaceae, Lauraceae y Rosaceae. Las especies de bejucos disminuyen en bosques maduros en las tres cuencas. Este resultado es consistente con otras investigaciones donde los bejucos alcanzaron mayor riqueza y abundancia en bosques jóvenes (Capers et al., 2005; Letcher y Chazdon, 2012). Esto probablemente se explica porque en etapas sucesionales jóvenes la cobertura del dosel es más abierta, lo que permite mayor cantidad de luz para el crecimiento rápido de bejucos. A medida que los bosques envejecen, la cobertura aumenta, así que la incidencia de luz disminuye, además la competencia entre

especies por este recurso aumenta, lo que de alguna manera estaría limitando el crecimiento de los bejucos (Schnitzer et al., 2000; Schnitzer y Bongers, 2002). Otra tendencia en las cuencas de mayor humedad, Cerro Oscuro y Piedra Espejo, es que las especies de árboles se triplica en los bosques de edad intermedia. Esto sugiere que en los ambientes de mayor humedad se generan más microambientes donde muchas más especies de árboles pueden desarrollarse. Finalmente, en los bosques maduros de la cuenca menos húmeda, Peña Blanca, se encuentran pocos helechos, particularmente adaptados a condiciones xéricas (Hietz, 2010). La presencia limitada de helechos terrestres en esta cuenca posiblemente se deba a que presenta el clima más frío y la humedad más baja (Tejero-Díez et al., 2011; Carvajal-Hernández y Krömer, 2015).

Riqueza de especies. La hipótesis inicial de que la riqueza de especies aumentaría gradualmente durante la sucesión se cumple parcialmente. Según la teoría neutralista a mayor edad del bosque existen más probabilidades de colonización, por lo tanto, el incremento en el número de especies podría ser solo cuestión de tiempo (Hubbell, 2001). Sin embargo, la edad del barbecho no es necesariamente un factor determinante para predecir los cambios durante el proceso de sucesión. Las trayectorias sucesionales entre sitios con condiciones ambientales e historia de uso del suelo similares varían ampliamente (Norden et al., 2015). En la escala temporal estudiada fue posible distinguir dos patrones en la riqueza de especies de las cuencas: El primero es que la riqueza de especies en las cuencas menos húmedas aumenta y alcanza su valor máximo en las etapas intermedias, pero decrece en las etapas maduras. El segundo es que la riqueza de especies en la cuenca más húmeda, Piedra Espejo, sí aumenta a medida que la sucesión avanza. La riqueza de especies puede relacionarse con la heterogeneidad ambiental generada al interior de los

bosques en distintas edades de sucesión de los sitios estudiados (Moreno et al., 2009; Carvajal-Hernández et al., 2014). Particularmente en los bosques maduros de Piedra Espejo encontramos auto-aclareos, que modifican las condiciones de luz, humedad y temperatura y favorecen el establecimiento de otras especies que bajo el dosel no podrían prosperar (Carvajal-Hernández et al., 2014). En Peña Blanca y Cerro Oscuro los resultados sugieren que también ocurre auto-aclareo en etapas sucesionales maduras, ya que la altura máxima se alcanza en los bosques intermedios, pero disminuye en los maduros (Velasco-Murguía et al., 2021). Posiblemente la dispersión limitada o las interacciones entre especies en estos sitios pudieran estar limitando el establecimiento de otras especies en estas etapas (sensu Connell y Slatyer, 1977).

Composición florística. En general, las comunidades sucesionales estudiadas presentaron valores de similitud bajos. Parece que la heterogeneidad ambiental que genera la sucesión favorece el reemplazo florístico casi completo entre las comunidades de bosques jóvenes y maduros (González-Espinoza et al. 1991; 2006; Bautista et al. 2003; Bautista-Cruz y del Castillo, 2005; del Castillo y Pérez-Ríos, 2008; Roncal - García et al., 2008; Almazán-Núñez et al., 2016). Esto fue particularmente notable en la cuenca más húmeda, Piedra Espejo. En pocos casos se encontraron valores de similitud composicional más altos, que ocurrieron entre parcelas de etapas sucesionales cercanas (jóvenes e intermedias o intermedias y maduras) que pertenecen a la misma cuenca. Probablemente, el establecimiento de especies comunes en estos sitios se deba a que las condiciones ambientales son muy similares (Moreno et al., 2009; Carvajal-Hernández et al., 2014).

En cuanto a las especies registradas bajo alguna categoría de riesgo, es importante mencionar que solo una especie es común en las tres cuencas estudiadas (*Cestrum commune*) y que el resto de las especies solo se encontraron en una sola etapa sucesional y/o cuenca.

Manejo y conservación. En México, los estudios sobre bosques secundarios que se desarrollan después del cultivo de milpas evidencian el legado ecológico (sensu Pavlik et al., 2021) de este milenar sistema de cultivo, ya que han sido reportados como sitios con alta diversidad, heterogeneidad, funcionalidad y resiliencia a escala de paisaje (Levy-Tacher et al., 2005; Nigh, 2008; Lebrija-Trejos et al., 2008; Moreno-Calles et al., 2013; Pérez-García y del Castillo, 2017; Velasco-Murguía et al., 2021). Aparentemente, el sistema de cultivo de milpa tradicional al interior de los bosques secundarios de San Miguel Cuevas permite la revegetación natural. Estos sitios muestran una alta diversidad de especies a escala de paisaje. Esto significa que, la preservación del binomio milpa-bosque en contextos similares, es prioritario, ya que genera una gran variedad de hábitats que albergan variedad de especies, algunas de ellas incluidas bajo algún estado de riesgo y también especies nuevas (Vásquez-García et al., 2021)

La milpa tradicional parece ser una estrategia de manejo sostenible del suelo generada a partir de los conocimientos indígenas, que ha establecido un balance entre producción, conservación y restauración y, que ha servido a los intereses de las poblaciones locales durante siglos (Toledo et al. 2003; Boege, 2008; Nigh, 2008; Aweto, 2012; Moreno-Calles et al., 2013). Evidencias como las que se presentan en este estudio deberían de servir como sustento empírico para desarrollar o ajustar políticas e incentivos que integren el paisaje natural y productivo para: reconocer la contribución de muchas comunidades

indígenas en el manejo sustentable de la naturaleza y fomentar o fortalecer el cultivo tradicional de milpa como estrategia para la conservación y restauración ambiental.

Conclusiones

El legado ecológico del milenario sistema de cultivo milpa en la Mixteca Baja persiste en la resiliencia, biodiversidad y heterogeneidad del paisaje. Las formas de vida de estos bosques varían durante la trayectoria sucesional, no todas las especies registradas por forma de vida en cada cuenca estuvieron presentes en todas las etapas sucesionales estudiadas. La luz parece ser un factor que interviene en el establecimiento de especies durante la sucesión. Las plantas no leñosas y los arbustos fueron las formas de vida con mayor número de especies. La riqueza de especies no necesariamente aumenta a medida que la sucesión avanza. Esto solo ocurre en la cuenca de mayor humedad, probablemente debido a una mayor heterogeneidad en las condiciones ambientales permite más oportunidades de establecimiento de distintas especies, porque ahí el auto-aclareo fue más frecuente. La composición florística varía entre cuencas y entre etapas sucesionales. La mayoría de las especies que componen estos bosques muestran marcadas preferencias por etapa y cuenca. Los valores de similitud composicional más altos se encontraron en parcelas de edades cercanas que pertenecen a la misma cuenca y que probablemente compartan condiciones ambientales similares. Lo anterior, pone de manifiesto que las trayectorias sucesionales varían (baja predictibilidad) entre cuencas cercanas bajo este sistema de cultivo. Posiblemente las diferencias de humedad entre cuencas pueden explicar las diferencias florísticas sucesionales observadas entre cuencas estudiadas. Aparentemente, la milpa tradicional favorece a una gran riqueza de especies, al mantener distintas etapas serales donde cada una guarda en sí misma una gran riqueza única de especies. Las milpas

tradicionales parecen ser una estrategia sostenible de manejo de la tierra que genera un balance entre producción agrícola, conservación de biodiversidad y restauración alternativa de la vegetación, que proporciona múltiples beneficios sociales y ecológicos a escala de paisaje.

Referencias

Almazán-Núñez, R. C., Corcuera, P., Parra-Juárez, L., Jiménez-Hernández, J., y Charre, G.

M. (2016). Changes in structure and diversity of woody plants in a secondary mixed pine-oak forest in the Sierra Madre del Sur of Mexico. *Forests*, 7(4), 90.

Arriaga, L., J.M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (coordinadores).

2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México.

Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F. P., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R. L.,

Meave, J. A., ... y Tabarelli, M. (2017). Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*, 92(1), 326-340.

Aweto, A. O. (2012). *Shifting cultivation and secondary succession in the tropics*. Cabi.

Bautista-Cruz, A., del Castillo, R. F., y Gutiérrez, C. (2003). Patrones de desarrollo del suelos asociados con sucesión secundaria en un área originalmente ocupada por bosque mesófilo de montaña. *Ecosistemas*, 12(3).

Bautista-Cruz, A., y del Castillo, R. F. (2005). Soil changes during secondary succession in

a tropical montane cloud forest area. *Soil Science Society of America Journal*, 69(3), 906-914.

Boege, E. (2008). El patrimonio biocultural de los pueblos indígenas de México: hacia la conservación in situ de la biodiversidad y agrobiodiversidad en los territorios indígenas. CDI, México.

Capers, R. S., Chazdon, R. L., Brenes, A. R., y Alvarado, B. V. (2005). Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. *Journal of Ecology*, 93(6), 1071-1084.

Carvajal-Hernández, C. I., Krömer, T., y Vázquez-Torres, M. (2014). Riqueza y composición florística de pteridobiontes en bosque mesófilo de montaña y ambientes asociados en el centro de Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(2), 491-501.

Carvajal-Hernández, C. I., y Krömer, T. (2015). Riqueza y distribución de helechos y licofitos en el gradiente altitudinal del Cofre de Perote, centro de Veracruz, México. *Botanical Sciences*, 93(3), 601-614.

Chao, A., Chazdon, R. L., Colwell, R. K., y Shen, T. J. (2005). A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology letters*, 8(2), 148-159.

Chazdon, R. L. (2008). Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *science*, 320(5882), 1458-1460.

- Chazdon, R. L. (2014). *Second growth: The promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Chazdon, R. L., y Guariguata, M. R. (2016). Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. *Biotropica*, 48(6), 716-730.
- Chokkalingam, U., y De Jong, W. (2001). Secondary forest: a working definition and typology. *The International Forestry Review*, 19-26.
- Colwell, R. K. (2009). III. 1 biodiversity: concepts, patterns, and measurement. In *The Princeton guide to ecology*. Princeton University Press. pp. 257-263.
- Connell, J. H., y Slatyer, R. O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The american naturalist*, 111(982), 1119-1144.
- del Castillo, R. F., y Ríos, M. P. (2008). Changes in seed rain during secondary succession in a tropical montane cloud forest region in Oaxaca, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 24(4), 433-444.
- del Castillo, R. F. (2015). A conceptual framework to describe the ecology of fragmented landscapes and implications for conservation and management. *Ecological Applications*, 25(6), 1447-1455.
- Fernandez-Eguiarte A., Zavala-Hidalgo, J., y Romero-Centeno, R., 2011. *Atlas Climático*

Digital de México (versión 2.0). Centro de Ciencias de la Atmósfera. Universidad Nacional Autónoma de México. Servicio Meteorológico Nacional, Comisión Nacional del Agua.

Foster, D., Swanson, F., Aber, J., Burke, I., Brokaw, N., Tilman, D., y Knapp, A. (2003).

The importance of land-use legacies to ecology and conservation. *BioScience*, 53(1), 77-88.

Guariguata, M. R., y Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: changes

in structural and functional characteristics. *Forest ecology and management*, 148(1-3), 185-206.

Guariguata, M. R., y Ostertag, R. (2002). Sucesión secundaria. *Ecología y conservación de*

bosques neotropicales, 591-623.

González-Espinosa M., Quintana-Ascencio P.F., Ramírez-Marcial N., Gaytán-Guzmán P.

1991. Secondary succession in disturbed Pinus-Quercus forests in the highlands of Chiapas, Mexico. *Journal of vegetation science* 2. 351-360.

González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Camacho-Cruz A., Holz S.C., Rey-Benayas

J.M. y Parra-Vázquez M.R. 2007. Restauración de bosques en territorios indígenas de Chiapas: modelos ecológicos y estrategias de acción. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 80(Suplemento): 11-23.

Fernandez-Eguiarte A., Zavala-Hidalgo, J., y Romero-Centeno, R., (2011). Atlas Climático

Digital de México (versión 2.0). Centro de Ciencias de La Atmósfera. Universidad Nacional Autónoma de México. Servicio Meteorológico Nacional, Comisión Nacional Del Agua.

Filotas, E., Parrott, L., Burton, P. J., Chazdon, R. L., Coates, K. D., Coll, L., ... y Messier, C. (2014). Viewing forests through the lens of complex systems science. *Ecosphere*, 5(1), 1-23.

Finegan, B., y Nasi, R. (2004). The biodiversity and conservation potential of shifting cultivation landscapes. *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*, 153-197.

Hietz, P. (2010). Fern adaptations to xeric environments. In *Fern ecology*, K. Mehlreter, L. R. Walker y J. M. Sharpe (eds.). Cambridge University Press, New York. p. 140-176.

Hsieh, T. C., Ma, K. H., y Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451-1456.

Hubbell, S.P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N. J.

IBdata. 2021. Base de Datos de las Colecciones Biológicas del Instituto de Biología, UNAM (en línea), Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. Accedido el 21/07/2021. Disponible en: <http://ibdata.ib.unam.mx>

INEGI. 2000. Mapa de provincias y subprovincias fisiográficas, Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Consultado el 27/07/2021. Disponible en:
<https://www.inegi.org.mx/temas/fisiografia/>

INEGI. (2008). Santiago Juxtlahuaca, Oaxaca. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Clave geoestadística 20469.
Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos Santiago Juxtlahuaca, Oaxaca Clave geoestadística 20469

Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez-García, E. A., y Meave, J. A. (2008). Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*, 40(4), 422-431.

Letcher, S. G., y Chazdon, R. L. (2012). Life history traits of lianas during tropical forest succession. *Biotropica*, 44(6), 720-727.

Levy-Tacher, S. I., y Rivera, J. R. A. (2005). Successional pathways derived from different vegetation use patterns by Lacandon Mayan Indians. *Journal of Sustainable Agriculture*, 26(1), 49-82.

Moreno, C. E., Castillo-Campos, G., y Verdu, J. R. (2009). Taxonomic diversity as complementary information to assess plant species diversity in secondary vegetation and primary tropical deciduous forest. *Journal of Vegetation Science*, 20(5), 935-943.

- Moreno-Calles, A. I., Toledo, V. M., y Casas, A. (2013). Los sistemas agroforestales tradicionales de México: una aproximación biocultural. *Botanical Sciences*, 91(4), 375-398.
- Nigh, R. (2008). Trees, fire, and farmers: making woods and soil in the Maya Forest. *Journal of Ethnobiology*, 28(2), 231-243.
- Norden, N., Angarita, H. A., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., Granzow-de la Cerda, I., Van Breugel, M., ... y Chazdon, R. L. (2015). Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(26), 8013-8018.
- Pavlik, B. M., Louderback, L. A., Vernon, K. B., Yaworsky, P. M., Wilson, C., Clifford, A., y Coddling, B. F. (2021). Plant species richness at archaeological sites suggests ecological legacy of Indigenous subsistence on the Colorado Plateau. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(21).
- Pérez-García, O., y del Castillo, R. F. (2017). Shifts in swidden agriculture alter the diversity of young fallows: Is the regeneration of cloud forest at stake in southern Mexico? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 248, 162-174.
- Pérez-Paredes, M. G., Sánchez-González, A., y Tejero-Díez, J. D. (2014). Estructura poblacional y características del hábitat de dos especies de Cyatheaceae del estado de Hidalgo, México. *Botanical Sciences*, 92(2), 259-271.

- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T. M., Zambrano, A. M. A., Balvanera, P., Becknell, J. M., ... y Rozendaal, D. M. (2016). Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature*, 530(7589), 211-214.
- Raunkiaer, C. (1934). *The life forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press, Oxford.
- Roncal-García, S., Soto-Pinto, L., Castellanos-Albores, J., Ramírez-Marcial, N., y De Jong, B. (2008). Sistemas agroforestales y almacenamiento de carbono en comunidades indígenas de Chiapas, México. *Interciencia*, 33(3), 200-206.
- Rozendaal, D. M., Bongers, F., Aide, T. M., Álvarez-Dávila, E., Ascarrunz, N., Balvanera, P., ... y Poorter, L. (2019). Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Science advances*, 5(3), eaau3114.
- Russo, R. O. (1990). Evaluating *Alnus acuminata* as a component in agroforestry systems. *Agroforestry Systems*, 10(3), 241-252.
- Schnitzer, S. A., Dalling, J. W., y Carson, W. P. (2000). The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Ecology*, 88(4), 655-666.
- Schnitzer, S. A., y Bongers, F. (2002). The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution*, 17(5), 223-230.
- SEMARNAT. (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección

ambiental– Especies nativas de México de flora y fauna silvestres– Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio– Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, 30 diciembre de 2010.

Tejero-Díez D., Torres-Díaz A., Mickel J.T., Mehltreter V.K. y Krömer T. 2011. Helechos y licopodios. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). La Biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Volumen II. pp. 97-115. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C. México D.F

Toledo, V. M., Ortiz-Espejel, B., Cortés, L., Moguel, P., y de Jesús Ordoñez, M. (2003). The multiple use of tropical forests by indigenous peoples in Mexico: a case of adaptive management. *Conservation Ecology*, 7(3).

Toledo, V. M., y Barrera-Bassols, N. (2008). La memoria biocultural: la importancia ecológica de las sabidurías tradicionales (Vol. 3). Icaria editorial.

IUCN. (2022). The IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2021-3.

<<https://www.iucnredlist.org>>

Vázquez-García, J. A., Yescas, R. D., Luna-Vega, I., Rodríguez-Ramírez, E. C., y

Rodríguez-Pérez, C. (2021). Corncob flower, *Magnolia mixteca* (M. sect. *Macrophylla*, Magnoliaceae) a new species endemic to the Alto Balsas Basin (Baja Mixteca), in the Pacific slopes of Oaxaca, Mexico. *Phytotaxa*, 522(3), 200-210.

Velasco-Murguía, A., del Castillo, R. F., Rös, M., y Rivera-García, R. (2021). Successional pathways of post-milpa fallows in Oaxaca, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 500, 119644.

Apéndice

Listado de la flora vascular terrestre presente en los bosques secundarios post-milpa de San Miguel Cuevas, Santiago Juxtlahuaca, Oaxaca, México. Se indica la forma de vida (NL = No leñosa, H = helecho, Ar = arbusto, A = árbol y B = bejuco), en cada una de las cuencas por etapa sucesional (J = joven, I = intermedia y M = madura). De igual manera se presenta la categoría de riesgo en la que se encuentra en la NOM-059 (V = vulnerable y PE = peligro de extinción) y en la lista roja de la UICN (A = amenazada y PrE = protección especial).

FAMILIAS	ESPECIES	FORMA DE VIDA	PEÑA BLANCA	CERRO OSCURO	PIEDRA ESPEJO	NOM- 059	LISTA ROJA UICN
PTERIDACEAE	<i>Adiantum andicola</i> Liebm.	H	J, I, M	J	M	—	—
ASTERACEAE	<i>Ageratina</i> <i>grandifolia</i> (Regel) R.M.King & H.Rob.	NL	—	J	—	—	—
ASTERACEAE	<i>Ageratina</i> <i>pichinchensis</i> (Kunth) R.M. King & H.Rob.	NL	J, I, M	—	—	—	—
BETULACEAE	<i>Alnus acuminata</i> Kunth	A	I, M	J, I, M	J	—	—
BETULACEAE	<i>Alnus jorullensis</i> Kunth	A	M	—	—	—	—
ANNONACEAE	<i>Annona aff.</i> <i>cherimola</i> Mill	A	—	—	I	—	—

DRYOPTERIDACEAE	<i>Arachniodes denticulata</i> (Sw.) Ching	H	—	I, M	—	—	—
RUBIACEAE	<i>Arachnothryx buddleioides</i> (Benth.) Planch.	At	I	I	M	—	—
ERICACEAE	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	A	J, I, M	—	—	—	—
PRIMULACEAE	<i>Ardisia aff. revoluta</i> Kunth	A	—	I	M	—	—
APOCYNACEAE	<i>Asclepias aff. laxiflora</i> Perr. ex Colla	NL	I, M	—	—	—	—
ASPLENIACEAE	<i>Asplenium monanthes</i> L.	H	—	J, M	J, I, M	—	—
ASTERACEAE	<i>Baccharis conferta</i> Kunth	At	I, M	—	—	—	—
ASTERACEAE	<i>Baccharis heterophylla</i> Kunth	At	J, I, M	—	—	—	—
ASTERACEAE	<i>Bartlettina aff. luxii</i> (B.L. Rob.) R.M. King & H.Rob.	At	—	I	—	—	—
BEGONIACEAE	<i>Begonia plebeja</i> Liebm.	NL	—	—	J	—	—
BEGONIACEAE	<i>Begonia urophylla</i> Hook.	NL	—	—	I	—	—
BERBERIDACEAE	<i>Berberis lanceolata</i> Benth.	At	I	—	—	—	—

BLECHNACEAE	<i>Blechnum appendiculatum Willd.</i>	H	I	J	J	—	—
ALSTROEMERIACEA E	<i>Bomarea edulis (Tussac) Herb.</i>	B	—	—	I	—	—
POACEAE	<i>Bouteloua sp.</i>	NL	—	—	I	—	—
POACEAE	<i>Brachiaria sp.</i>	NL	—	—	I	—	—
BRUNELLIACEAE	<i>Brunellia mexicana Standl.</i>	A	I	—	—	—	—
SCROPHULARIACEA E	<i>Buddleja cordata Kunth</i>	At	J	—	—	—	—
SCROPHULARIACEA E	<i>Buddleja parviflora Kunth</i>	At	M	—	—	—	—
FABACEAE	<i>Calliandra houstoniana (Mill.) Standl.</i>	A	—	—	I	—	—
CYPERACEAE	<i>Carex polystachya Sw. ex Wahlenb.</i>	NL	—	—	M	—	—
BETULACEAE	<i>Carpinus caroliniana Walter</i>	A	—	I, M	I, M	—	A
CELASTRACEAE	<i>Cassine aff. xylocarpa Vent.</i>	A	—	M	—	—	—
SOLANACEAE	<i>Cestrum commune C.V. Morton ex Mont.-Castro</i>	At	J, I, M	J, I	J, I	PE	—
SOLANACEAE	<i>Cestrum oblongifolium Schlidl</i>	At	J, I, M	J, I	—	—	—

ASTERACEAE	<i>Chaptalia nutans</i> (L.) Pol.	NL	J	—	—	—	—
ERICACEAE	<i>Chimaphila</i> <i>maculata</i> (L.) Pursh	NL	—	—	I, M	—	—
VERBENACEAE	<i>Citharexylum</i> <i>hexangulare</i> Greenm.	At	J, I, M	J, I, M	M	—	—
CLETHRACEAE	<i>Clethra aff.</i> <i>integerrima</i> (Turcz.) L.M. González	A	—	—	J, I, M	—	—
CLETHRACEAE	<i>Clethra mexicana</i> DC.	A	I, M	J, I, M	—	—	—
CLUSIACEAE	<i>Clusia salvinii</i> Donn. Sm.	At	—	J, M	J, I	—	—
EUPHORBIACEAE	<i>Cnidocolus</i> <i>multilobus</i> (Pax) I.M. Johnst.	A	—	—	I	—	—
RUBIACEAE	<i>Coffea sp.</i>	At	—	—	I	—	—
ERICACEAE	<i>Comarostaphylis</i> <i>longifolia</i> (Benth.) Klotzsch	At	I	—	—	—	—
COMMELINACEAE	<i>Commelina coelestis</i> Willd.	NL	—	I	J	—	—
EUPHORBIACEAE	<i>Croton draco</i> Schtdl.	A	—	—	I	—	—
EUPHORBIACEAE	<i>Croton sp.</i>	A	I	—	—	—	—
RUBIACEAE	<i>Crusea coccinea</i> DC.	NL	—	J, I, M	J	—	—

SAPINDACEAE	<i>Cupania aff. glabra</i> Sw.	A	—	—	I	—	—
LYTHRACEAE	<i>Cuphea</i> <i>appendiculata</i> Benth.	At	I	—	I	—	—
LYTHRACEAE	<i>Cuphea cyanea</i> Moc. & Sessé ex DC	At	J, I	—	—	—	—
CYATHEACEAE	<i>Cyathea bicrenata</i> Liebm.	H	—	—	I	—	—
CYATHEACEAE	<i>Cyathea fulva</i> (M. Martens & Galeotti) Fée	H	—	I	—	—	PrE
CYPERACEAE	<i>Cyperus tenuis</i> Sw.	NL	—	J	—	—	—
CYSTOPTERIDACEAE	<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.	H	I	J	J	—	—
ASTERACEAE	<i>Dahlia merkii</i> Lehm.	NL	J	—	—	—	—
THYMELAEACEAE	<i>Daphnopsis</i> <i>tuerckheimiana</i> Donn. Sm.	A	I	I, M	I	—	—
ASTERACEAE	<i>Decachaeta</i> <i>scabrella</i> (B.L. Rob.) R.M. King & H.Rob.	At	—	—	I	—	—
ORCHIDACEAE	<i>Deiregyne</i> sp.	NL	—	I	—	—	—
RUBIACEAE	<i>Deppea</i> <i>guerrerensis</i>	At	—	—	J	—	—
RUBIACEAE	<i>Deppea grandiflora</i> Schtdl.	At	I	I, M	J	—	—

CAMPANULACEAE	<i>Diastatea micrantha</i> (Kunth) McVaugh	NL	—	—	I	—	—
POACEAE	<i>Dichantherium</i> <i>commutatum</i> (Schult.) Gould	NL	I, M	—	M	—	—
ATHYRIACEAE	<i>Diplazium</i> <i>lonchophyllum</i> Kunze	H	—	—	I	—	—
SAPINDACEAE	<i>Dodonaea viscosa</i> (L.) Jacq.	At	I	—	—	—	—
APIACEAE	<i>Donnellsmithia aff.</i> <i>mexicana</i> (B.L. Rob.) Mathias & Constance	NL	J	—	—	—	—
WINTERACEAE	<i>Drimys granadensis</i> L. f	At	—	M	—	—	—
DRYOPTERIDACEAE	<i>Dryopteris</i> <i>wallichiana</i> (Spreng.) Hyl.	H	I	J, I, M	J	—	—
ACANTHACEAE	<i>Dyschoriste</i> <i>hirsutissima</i> (Nees) Kuntze	NL	J	—	—	—	—
ACANTHACEAE	<i>Dyschoriste microph</i> <i>ylla</i> (Cav.) Kuntze	NL	J	—	—	—	—
ASPARAGACEAE	<i>Echeandia mexicana</i> Cruden	NL	—	—	M	—	—
DRYOPTERIDACEAE	<i>Elaphoglossum</i> <i>petiolatum</i> (Sw.) Urb.	H	—	—	M	—	—

DRYOPTERIDACEAE	<i>Elaphoglossum sartorii</i> (Liebm.) Mickel	H	—	—	I	—	—
DRYOPTERIDACEAE	<i>Elaphoglossum</i> sp.	H	—	M	—	—	—
DRYOPTERIDACEAE	<i>Elaphoglossum xanthopodium</i> Mickel	H	—	—	M	—	—
ASTERACEAE	<i>Erigeron karvinskianus</i> DC.	NL	J	—	—	—	—
FABACEAE	<i>Eriosema diffusum</i> (Kunth) G. Don	NL	—	—	I	—	—
PTERIDACEAE	<i>Eriosorus flexuosus</i> (Kunth) Copel.	H	I	—	—	—	—
APIACEAE	<i>Eryngium</i> sp.	NL	I, M	—	—	—	—
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia tricolor</i> Greenm.	NL	J	—	—	—	—
RHAMNACEAE	<i>Frangula</i> aff. <i>capreifolia</i> (Schltdl.) Grubov	A	I	M	—	—	—
ONAGRACEAE	<i>Fuchsia thymifolia</i> Kunth	H	I	—	—	—	—
PTERIDACEAE	<i>Gaga hirsuta</i> (Link) Fay W. Li & Windham	NL	M	—	—	—	—
FABACEAE	<i>Galactia</i> aff. <i>incana</i> (Rose) Standl.	NL	—	—	I	—	—
RUBIACEAE	<i>Galium mexicanum</i> Kunth	NL	J	—	—	—	—

RUBIACEAE	<i>Galium uncinatum</i> DC.	NL	J	—	—	—	—
GENTIANACEAE	<i>Gentianella</i> <i>amarella</i> (L.) Harry Sm.	NL	M	—	—	—	—
GERANIACEAE	<i>Geranium</i> <i>schiedeanum</i> Schtdl.	NL	J	—	—	—	—
VERBENACEAE	<i>Glandularia elegans</i> (Kunth) Umber	NL	J	—	—	—	—
ORCHIDACEAE	<i>Govenia</i> <i>lagenophora</i> Lindl.	NL	—	—	J, I, M	—	—
ORCHIDACEAE	<i>Govenia superba</i> (Lex.) Lindl.	NL	—	—	J, I	—	—
MELIACEAE	<i>Guarea glabra</i> Vahl	A	—	—	M	—	—
CHLORANTHACEAE	<i>Hedyosmum</i> sp.	A	—	I	—	—	—
MALVACEAE	<i>Heliocarpus</i> sp.	A	—	—	I	—	—
RUBIACEAE	<i>Hoffmannia</i> <i>culminicola</i> Sandl. & L.O. Williams	At	—	—	I	—	—
RUBIACEAE	<i>Hoffmannia</i> <i>longipetiolata</i> Pol.	At	—	—	I	—	—
ARALIACEAE	<i>Hydrocotyle</i> aff. <i>leucocephala</i> Cham. & Schtdl.	NL	—	J	—	—	—
ARALIACEAE	<i>Hydrocotyle</i> <i>mexicana</i> Schtdl. & Cham.	NL	—	J, I, M	J	—	—
FABACEAE	<i>Inga vera</i> Willd.	A	—	—	I, M	—	—

CONVOLVULACEAE	<i>Ipomoea sp.</i>	B	J	—	J	—	—
AMARANTHACEAE	<i>Iresine diffusa</i> <i>Humb. & Bonpl. ex</i> <i>Willd.</i>	NL	—	—	J	—	—
PTERIDACEAE	<i>Jamesonia flexuosa</i> <i>(Kunth) Christenh.</i>	H	J	—	—	—	—
CUPRESSACEAE	<i>Juniperus flaccida</i> <i>Schtdl.</i>	A	J, I, M	—	M	—	—
MELASTOMATACEAE E	<i>Leandra aff.</i> <i>melanodesma</i> <i>(Naudin) Cogn.</i>	At	—	—	J, I, M	—	—
MELASTOMATACEAE E	<i>Leandra subseriata</i> <i>(Naudin) Cogn.</i>	At	—	—	I, M	—	—
LAURACEAE	<i>Licaria aff. velutina</i> <i>van der Werff</i>	A	—	—	J	V	—
VERBENACEAE	<i>Lippia sp.</i>	NL	I	—	—	—	—
ALTINGIACEAE	<i>Liquidambar</i> <i>styraciflua L.</i>	A	—	—	I, M	—	—
ONAGRACEAE	<i>Lopezia hirsuta</i> <i>Jacq.</i>	NL	I, M	M	I	—	—
DICKSONIACEAE	<i>Lophosoria</i> <i>quadripinata (J.F.</i> <i>Gmel.) C. Chr.</i>	H	—	I	—	—	—
SOLANACEAE	<i>Lycianthes</i> <i>arrazolensis (J.M.</i> <i>Coult. & Donn. Sm.)</i> <i>Bitter</i>	At	I	I, M	J, M	—	—
LYCOPODIACEAE	<i>Lycopodium</i> <i>clavatum L.</i>	H	I	I	—	—	—

LYCOPODIACEAE	<i>Lycopodium thyoides</i> Humb. & <i>Bonpl. ex Willd.</i>	H	I	—	—	—	—
ASPARAGACEAE	<i>Maianthemum paniculatum</i> (M. <i>Martens & Galeotti</i>) <i>La Frankie</i>	NL	—	I, M	J, M	—	—
ASPARAGACEAE	<i>Maianthemum scilloideum</i> (M. <i>Martens & Galeotti</i>) <i>La Frankie</i>	NL	—	I	—	—	—
ORCHIDACEAE	<i>Malaxis brachyrrhynchos</i> (<i>Rchb. f.</i>) <i>Ames</i>	NL	—	J	J	—	—
ORCHIDACEAE	<i>Malaxis maianthemifolia</i> <i>Cham. & Schtdl.</i>	NL	—	—	J	—	—
MALVACEAE	<i>Malvaviscus arboreus</i> Cav.	At	—	—	J, M	—	—
MARATTIACEAE	<i>Marattia weinmanniifolia</i> <i>Liebm.</i>	H	—	I, M	—	—	PrE
MALVACEAE	<i>Melochia</i> sp.	NL	I	—	—	—	—
MELASTOMATACEAE E	<i>Miconia</i> aff. <i>longifolia</i> (Aubl.) <i>DC.</i>	At	—	—	I	—	—
MELASTOMATACEAE E	<i>Miconia glaberrima</i> (<i>Schtdl.</i>) <i>Naudin</i>	At	—	J, I, M	—	—	—

MELASTOMATACEAE	<i>Miconia</i>	At	—	—	I, M	—	—
E	<i>mexicana</i> (Bonpl.) <i>Naudin</i>						
MELASTOMATACEAE	<i>Miconia militis</i>	At	I, M	J, I, M	—	—	—
E	<i>Wurdack</i>						
CUCURBITACEAE	<i>Microsechium</i>	B	—	J, I	—	—	—
	<i>palmatum</i> (Ser.) <i>Cogn.</i>						
CELASTRACEAE	<i>Microtropis</i>	At	I	I, M	—	—	—
	<i>schiedeana</i> (Loes.)						
POLYGALACEAE	<i>Momina xalapensis</i>	At	M	—	—	—	—
	<i>Kunth</i>						
ASTERACEAE	<i>Montanoa leucantha</i>	A	—	—	J	—	—
	<i>var. arborescens</i> (DC.) B.L. Turner						
MYRICACEAE	<i>Morella cerifera</i> (L.) <i>Small</i>	At	—	I	—	—	—
GESNERIACEAE	<i>Moussonia deppeana</i>	At	—	—	I, M	—	—
	(Schltdl. & Cham.) <i>Klotzsch ex Hanst.</i>						
POLYGONACEAE	<i>Muehlenbeckia</i>	NL	—	M	—	—	—
	<i>tammifolia</i> (Kunth) <i>Meisn.</i>						
POACEAE	<i>Muhlenbergia aff.</i>	NL	—	—	I	—	—
	<i>breviligula</i> Hitchc.						
POACEAE	<i>Muhlenbergia</i>	NL	—	—	J	—	—
	<i>cenchroides</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) P.M. Peterson						

POACEAE	<i>Muhlenbergia emersleyi</i> Vasey	NL	M	—	—	—	—
POACEAE	<i>Muhlenbergia robusta</i> (E. Fourn.) Hitchc.	NL	—	—	I	—	—
PRIMULACEAE	<i>Myrsine aff. juergensenii</i> (Mez) Ricketson & Pipoly	At	—	I	M	—	—
ERICACEAE	<i>ND parcela 2</i>	At	—	I	—	—	—
FABACEAE	<i>ND parcela 9</i>	NL	J, I	—	—	—	—
FABACEAE	<i>ND parcela 17</i>	At	—	—	J	—	—
FABACEAE	<i>ND parcela 20</i>	NL	J	—	—	—	—
ASTERACEAE	<i>ND parcela 9</i>	NL	J, M	—	—	—	—
ASTERACEAE	<i>ND parcela 13</i>	NL	M	—	—	—	—
ND	<i>ND parcela 10</i>	NL	M	—	—	—	—
ASTERACEAE	<i>ND parcela 11</i>	NL	—	I	—	—	—
ND	<i>ND parcela 11</i>	B	—	I	—	—	—
ASTERACEAE	<i>ND parcela 12</i>	NL	—	J	—	—	—
ASTERACEAE	<i>ND parcela 7</i>	NL	—	J	—	—	—
ASTERACEAE	<i>ND parcela 19</i>	NL	—	—	I	—	—
LAURACEAE	<i>ND parcela 17</i>	A	—	—	J	—	—
CUCURBITACEAE	<i>ND parcela 15</i>	B	—	—	M	—	—
ASTERACEAE	<i>ND parcela 7</i>	NL	—	J	—	—	—
ND	<i>ND parcela 8</i>	B	—	I	—	—	—
ND	<i>ND parcela 8</i>	H	—	I	—	—	—
ND	<i>ND parcela 7</i>	B	—	J	—	—	—

ND	<i>ND parcela 9</i> (tejocote espinoso)	A	J	—	—	—	—
POACEAE	<i>ND parcela 9</i>	NL	J	—	—	—	—
POACEAE	<i>ND parcela 1</i>	NL	I	—	—	—	—
ND	<i>ND parcela 6</i>	H	I	—	—	—	—
ND	<i>ND parcela 14</i>	B	—	—	I	—	—
ND	<i>ND parcela 20</i>	NL	J	—	—	—	—
ND	<i>ND parcela 9</i>	NL	J	—	—	—	—
ND	<i>ND parcela 18</i>	NL	M	—	—	—	—
ND	<i>ND parcela 23</i>	At	I	—	—	—	—
ND	<i>ND 2 parcela 23</i>	H	I	—	—	—	—
ND	<i>ND parcela 12</i>	NL	—	J	—	—	—
ND	<i>ND parcela 22</i>	NL	—	J	—	—	—
ND	<i>ND parcela 22</i>	H	—	J	—	—	—
ND	<i>ND parcela 3</i>	NL	—	M	—	—	—
ND	<i>ND parcela 3</i>	H	—	M	—	—	—
ND	<i>ND parcela 4</i>	NL	—	M	—	—	—
ND	<i>ND parcela 2</i>	NL	—	I	—	—	—
ND	<i>ND 2 parcela 2</i>	NL	—	I	—	—	—
ND	<i>ND 3 parcela 2</i>	B	—	I	—	—	—
ND	<i>ND parcela 5</i>	NL	—	I	—	—	—
ND	<i>ND parcela 12</i>	H	—	J	—	—	—
ND	<i>ND parcela 5</i>	H	—	I	—	—	—
ND	<i>ND parcela 15</i>	H	—	—	M	—	—

ND	<i>ND parcela 16</i>	H	—	—	M	—	—
ND	<i>ND parcela 17 (hoja picada)</i>	At	—	—	J	—	—
ND	<i>ND parcela 16</i>	NL	—	—	M	—	—
ND	<i>ND parcela 7</i>	H	—	J	—	—	—
ONAGRACEAE	<i>ND parcela 15</i>	NL	—	—	M	—	—
POACEAE	<i>ND parcela 15</i>	NL	—	—	M	—	—
POACEAE	<i>ND parcela 16</i>	NL	—	—	M	—	—
POACEAE	<i>ND parcela 8</i>	NL	—	I	—	—	—
ROSACEAE	<i>ND parcela 6</i>	A	I	M	—	—	—
RUBIACEAE	<i>ND parcela 3</i>	At	—	M	—	—	—
SOLANACEAE	<i>ND parcela 21</i>	At	—	—	M	—	—
POACEAE	<i>ND parcela 23</i>	NL	I	—	—	—	—
ONAGRACEAE	<i>ND parcela 15</i>	NL	—	—	M	—	—
ND	<i>ND parcela 19</i>	NL	—	—	I	—	—
ND	<i>ND parcela 14</i>	NL	—	—	I	—	—
ND	<i>ND 3 parcela 14</i>	A	—	—	I	—	—
ND	<i>ND 4 parcela 14</i>	A	—	—	I	—	—
ND	<i>ND 2 parcela 14</i>	NL	—	—	I	—	—
ND	<i>ND parcela 15</i>	NL	—	—	M	—	—
ND	<i>ND parcela 21</i>	NL	—	—	M	—	—
LAURACEAE	<i>Ocotea aff. betazensis (Mez) van der Werff</i>	A	—	I, M	—	—	—

LAURACEAE	<i>Ocotea helicterifolia</i> (Meisn.) Hemsl.	A	—	—	I, M	—	—
ONAGRACEAE	<i>Oenothera rosea</i> L'Hér. ex Aiton	NL	J, I	—	—	—	—
ARALIACEAE	<i>Oreopanax echinops</i> (Schltdl. & Cham.) Decne. & Planch.	A	—	—	I	V	—
ARALIACEAE	<i>Oreopanax</i> <i>sanderianus</i> Hemsl.	A	I	—	—	V	—
ARALIACEAE	<i>Oreopanax</i> <i>xalapensis</i> (Kunth) Decne. & Planch.	A	—	—	M	—	—
OLEACEAE	<i>Osmanthus</i> <i>americanus</i> (L.) A. Gray	A	—	J, I, M	I, M	—	—
PRIMULACEAE	<i>Parathesis donnell-</i> <i>smithii</i> Mez	A	—	—	M	—	—
PRIMULACEAE	<i>Parathesis</i> <i>melanosticta</i> (Schltdl.) Hemsl.	A	—	I, M	—	—	—
PASSIFLORACEAE	<i>Passiflora</i> <i>quadraticordata</i> Lozada-Pérez	B	—	M	—	—	—
PLANTAGINACEAE	<i>Penstemon roseus</i> (Cerv. ex Sweet) G. Don	NL	M	—	—	—	—
LAURACEAE	<i>Persea</i> aff. <i>americana</i> Mill.	A	—	I, M	M	—	—

DRYOPTERIDACEAE	<i>Phanerophlebia macrospora (Baker) Underw.</i>	H	—	—	I	—	—
SOLANACEAE	<i>Physalis angulata L.</i>	NL	I, M	J, I, M	J, I	—	—
PHYTOLACCACEAE	<i>Phytolacca icosandra L.</i>	At	I	I	M	—	—
URTICACEAE	<i>Pilea sp.</i>	NL	—	J, I	—	—	—
PINACEAE	<i>Pinus leiophylla Schiede ex Schtdl. & Cham.</i>	A	J, I	M	M	—	—
PINACEAE	<i>Pinus patula Schiede ex Schtdl. & Cham.</i>	A	I	—	—	—	—
PINACEAE	<i>Pinus pseudostrobus Lindl.</i>	A	J, I	I	I, M	—	—
PINACEAE	<i>Pinus sp.</i>	A	—	M	—	—	—
PINACEAE	<i>Pinus strobus var. chiapensis Martínez</i>	A	—	—	I, M	—	PrE
PIPERACEAE	<i>Piper aff. amalago L.</i>	At	—	—	J	—	—
PIPERACEAE	<i>Piper hispidum Sw.</i>	At	—	—	J	—	—
PIPERACEAE	<i>Piper umbellatum L.</i>	At	—	—	J	—	—
POLYGALACEAE	<i>Polygala compacta Rose</i>	NL	J, M	—	—	—	—
POLYPODIACEAE	<i>Polypodium conterminans Liebm.</i>	H	—	I	—	—	—

POLYPODIACEAE	<i>Polypodium subpetiolatum</i> Hook.	H	M	I, M	—	—	—
DRYOPTERIDACEAE	<i>Polystichum fournieri</i> A.R. Sm.	H	—	—	J	—	—
DRYOPTERIDACEAE	<i>Polystichum hartwegii</i> (Klotzsch) Hieron.	H	—	—	I	—	—
ROSACEAE	<i>Prunus brachybotrya</i> Zucc.	A	I	—	—	—	—
ROSACEAE	<i>Prunus rhamnoides Koehne</i>	A	I, M	—	M	—	—
ROSACEAE	<i>Prunus serotina Ehrh.</i>	A	I	—	—	—	—
ROSACEAE	<i>Prunus brachybotry a Zuccarini</i>	A	I	—	—	—	—
DENNSTAEDTIACEA E	<i>Pteridium feei</i> (W. Schaffn. ex Fée) Faull	H	J, I, M	J, I, M	I, M	—	—
PTERIDACEAE	<i>Pteris muricella</i> Fée	H	—	—	I	—	—
FAGACEAE	<i>Quercus aff. peduncularis</i> Née	A	—	—	I	—	—
FAGACEAE	<i>Quercus candicans</i> Née	A	J, I, M	—	M	—	—
FAGACEAE	<i>Quercus castanea Née</i>	A	M	—	—	—	—
FAGACEAE	<i>Quercus eliptica Née</i>	A	—	—	I	—	—
FAGACEAE	<i>Quercus insignis</i> M. Martens & Galeotti	A	—	—	M	PE	—

FAGACEAE	<i>Quercus laurina</i> <i>Bonpl.</i>	A	J, I, M	J, I, M	M	—	—
FAGACEAE	<i>Quercus martinezii</i> <i>C.H. Mull.</i>	A	—	I	—	—	—
FAGACEAE	<i>Quercus obtusata</i> <i>Bonpl.</i>	A	J, M	—	—	—	—
FAGACEAE	<i>Quercus aff.</i> <i>peduncularis</i>	A	—	—	I	—	—
FAGACEAE	<i>Quercus salicifolia</i> <i>Née</i>	A	J, I	M	—	—	—
FAGACEAE	<i>Quercus uxoris</i> <i>McVaugh</i>	A	J, I	—	I, M	—	—
CELASTRACEAE	<i>Quetzalia</i> <i>occidentalis (Loes.</i> <i>ex Domn. Sm.)</i> <i>Lundell</i>	A	J	I	J, M	—	—
CELASTRACEAE	<i>Quetzalia</i> <i>schiedeana (Loes.)</i> <i>Lundell</i>	A	—	I, M	J	—	—
ANACARDIACEAE	<i>Rhus standleyi F.A.</i> <i>Barkley</i>	At	J	—	—	—	—
ANACARDIACEAE	<i>Rhus toxicodendron</i>	B	—	—	J	—	—
CYPERACEAE	<i>Rhynchospora</i> <i>aristata Boeck.</i>	NL	—	I	—	—	—
ASTERACEAE	<i>Roldana angulifolia</i> <i>(DC.) H.Rob. &</i> <i>Brettell</i>	At	—	—	I	—	—

ASTERACEAE	<i>Roldana kerberi</i> (Greenm.) H.Rob. & <i>Brettell</i>	At	—	—	I, M	—	—
ROSACEAE	<i>Rubus sapidus</i> <i>Schldl.</i>	At	J	J	—	—	—
PLANTAGINACEAE	<i>Russelia sarmentosa</i> <i>Jacq.</i>	At	—	—	I, M	—	—
ASTERACEAE	<i>Salmea scandens</i> (L.) DC.	At	—	—	J	—	—
LAMIACEAE	<i>Salvia</i> <i>carnea</i> var. <i>punican</i> <i>s</i> (Epling) <i>J.R.I.Wood &</i> <i>Harley</i>	NL	—	J	J, I	—	—
LAMIACEAE	<i>Salvia cinnabarina</i> <i>M. Martens &</i> <i>Galeotti</i>	NL	M	M	—	—	—
LAMIACEAE	<i>Salvia clarkcowanii</i> <i>B.L. Turner</i>	NL	—	—	J, I	—	—
LAMIACEAE	<i>Salvia lavanduloides</i> <i>Kunth</i>	NL	I, M	—	—	—	—
LAMIACEAE	<i>Salvia nitida</i> (M. <i>Martens & Galeotti</i>) <i>Benth.</i>	NL	—	—	M	—	—
LAMIACEAE	<i>Salvia purpurea</i> <i>Cav.</i>	NL	—	I	J, I	—	—
LAMIACEAE	<i>Salvia textitlana</i> <i>B.L. Turner</i>	NL	I	J, I	—	—	—
LAMIACEAE	<i>Salvia filipes</i> <i>Benth.</i>	NL	—	—	J, I	—	—

ADOXACEAE	<i>Sambucus canadensis</i> L.	A	—	—	J	—	—
ACTINIDACEAE	<i>Saurauia serrata</i> DC.	A	—	—	I	PE	PrE
FABACEAE	<i>Senna multiglandulosa</i> (Jacq.) H.S. Irwin & Barneby	At	J	—	—	—	—
FABACEAE	<i>Senna</i> sp.	At	—	—	J	—	—
POACEAE	<i>Setaria aff. grisebachii</i> E. Fourn.	NL	—	—	J	—	—
SMILACACEAE	<i>Smilax</i> sp.	B	J, I	J, I, M	I, M	—	—
SOLANACEAE	<i>Solanum</i> sp.	NL	—	—	J	—	—
SOLANACEAE	<i>Solandra aff. maxima</i> (Sessé & Moc.) P.S. Green	B	I	—	I	—	—
SOLANACEAE	<i>Solanum chrysotrichum</i> Schtdl.	At	J, I, M	J	—	—	—
SOLANACEAE	<i>Solanum asperolanatum</i> Ruiz & Pav.	NL	I	—	—	—	—
SOLANACEAE	<i>Solanum iopetalum</i> Hawkes	NL	—	J	—	—	—
SOLANACEAE	<i>Solanum lanceolatum</i> Cav.	At	J, I, M	J	—	—	—

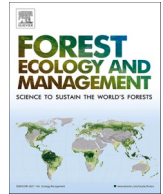
SOLANACEAE	<i>Solanum nigricans</i> <i>M. Martens &</i> <i>Galeotti</i>	At	J, I, M	J, I, M	J, M	—	—
SOLANACEAE	<i>Solanum pubigerum</i> <i>Dunal</i>	NL	I, M	J, I	—	—	—
SOLANACEAE	<i>Solanum</i> <i>verrucosum Schldtl.</i>	NL	I, M	M	—	—	—
SOLANACEAE	<i>Solanum iopetalum</i> <i>Hawkes</i>	NL	—	J	—	—	—
ASTERACEAE	<i>Stevia elatior Kunth</i>	NL	M	—	—	—	—
ASTERACEAE	<i>Stevia ovata Willd.</i>	NL	—	—	M	—	—
STYRACACEAE	<i>Styrax aff.</i> <i>glabrescens</i>	A	J	—	—	—	—
ASTERACEAE	<i>Tagetes aff.</i> <i>stenophylla B.L.</i> <i>Rob.</i>	NL	J	—	—	—	—
PENTAPHYLACACEA E	<i>Ternstroemia aff.</i> <i>sylvatica Schldtl. &</i> <i>Cham.</i>	At	—	I	M	—	—
RANUNCULACEAE	<i>Thalictrum</i> <i>pubigerum Benth.</i>	NL	J, M	—	—	—	—
MELASTOMATACEA E	<i>Tibouchina</i> <i>scabriuscula</i> <i>(Schldtl.) Cogn.</i>	At	I, M	J, I	I, M	—	—
COMMELINACEAE	<i>Tradescantia</i> <i>commelinoides</i> <i>Schult. & Schult. f.</i>	NL	M	I	—	—	—
COMMELINACEAE	<i>Tradescantia</i> <i>zanonia (L.) Sw.</i>	NL	—	—	I	—	—

EUPHORBIACEAE	<i>Tragia aff.</i> <i>nepetifolia Cav.</i>	At	—	—	M	—	—
MELIACEAE	<i>Trichilia minutiflora</i> <i>Standl.</i>	A	—	I, M	I, M	V	—
MALVACEAE	<i>Triumfetta</i> <i>bogotensis DC.</i>	At	—	—	J, I, M	—	—
MALVACEAE	<i>Triumfetta speciosa</i> <i>Seem.</i>	At	—	—	I, M	—	—
URTICACEAE	<i>Urera caracasana</i> <i>(Jacq.) Gaudich. ex</i> <i>Griseb.</i>	At	—	—	I	—	—
URTICACEAE	<i>Urera elata (Sw.)</i> <i>Griseb.</i>	A	—	—	I	—	—
ERICACEAE	<i>Vaccinium</i> <i>leucanthum Schtdl.</i>	At	—	I	—	—	—
APOCYNACEAE	<i>Vallesia aurantiaca</i> <i>(M. Martens &</i> <i>Galeotti) J.F.</i> <i>Morales</i>	A	—	—	J	—	—
VERBENACEAE	<i>Verbena aff.</i> <i>carolina L.</i>	NL	I, M	—	—	—	—
ASTERACEAE	<i>Verbesina aff.</i> <i>oligantha B.L. Rob.</i>	At	I	I, M	J, I	—	—
ASTERACEAE	<i>Verbesina fastigiata</i> <i>B.L. Rob. &</i> <i>Greenm.</i>	At	—	—	M	—	—
ASTERACEAE	<i>Verbesina sp.</i>	At	J, I, M	—	—	—	—

ASTERACEAE	<i>Vernonanthura aff.</i> <i>liatroides</i> (DC.) <i>H.Rob.</i>	NL	—	—	I	—	—
RUTACEAE	<i>Zanthoxylum sp.</i>	A	I	—	—	—	—
POACEAE	<i>Zeugites americanus</i> <i>Willd.</i>	NL	J, I, M	J, I, M	I, M	—	—

Contents lists available at [ScienceDirect](https://www.sciencedirect.com)

Forest Ecology and Management

journal homepage: www.elsevier.com/locate/foreco

Successional pathways of post-milpa fallows in Oaxaca, Mexico

Abril Velasco-Murguía, Rafael F. del Castillo^{*}, Matthias Rös, Raúl Rivera-García

Instituto Politécnico Nacional, CIIDIR Oaxaca, Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca 71230, Mexico

ARTICLE INFO

Keywords:

Milpa fallows
Pine-oak forests
Secondary succession
Sustainability
Tropical montane cloud forest
Unmanned aerial vehicle imagery

ABSTRACT

The milpa is a millennial agroecosystem commonly practiced in the Mesoamerica mountains. For soil recovery, the milpa depends on the fallows that develop in lands left unsown after the cultivation stage, but their successional dynamics are little known. We studied the successional dynamics of post-milpa fallows in the mountains of Mixteca Baja, north-western Oaxaca, Mexico, where this cropping system is common. We use the chronosequence approach in fallows ranging from ≈ 20 to 100 years old of three nearby watersheds that differ in their degree of exposure to Pacific Ocean winds, the leading source of rain and moisture. We analyzed information from field plots and unmanned aerial vehicle imagery to detect successional trends in milpa fallows. We find that around two decades after cultivation, the fallows are forests dominated by pines or alders. Plant density, vegetation cover, and diameter at breast height show little change afterward, suggesting that the forests reach a saturating point very early during succession. Subsequently, the main changes are in composition and diversity. Shade-tolerant species may replace pioneer species, species composition is moisture-related, and diversity shows contrasting patterns depending on the watershed. Old-growth vegetation is typically an oak forest in the driest watershed and a tropical montane cloud forest in the most humid. Species dominance tends to decrease with succession. β -diversity is significant and can be ascribed to microclimate and successional processes associated with orography and the milpa practice. Older stands within the same watershed, tend to diverge in composition relative to younger stands, suggesting a lack of convergence towards a climax community. Combining young and old-growth forests might positively impact biodiversity and landscape resilience and helps explain the millennial persistence of milpas in Mesoamerica.

1. Introduction

“All the forests in these mountains were milpa plots”

Pedro Luna, old farmer of San Miguel Cuevas

The milpa is the diversified cultivation of maize intercropped with beans, squash, and other staple foods using slash and burn (Boege, 2008; Nigh, 2008). This itinerant cropping system heavily depends on the vegetation that develops in the land allowed to lie idle after being cultivated. In areas naturally occupied by forests, forest regeneration is the mechanism for soil fertility recovery after years of agricultural use (Aweto, 2012; Moreno-Calles et al., 2013). In Mesoamerica, particularly in humid and temperate mountains, indigenous people still commonly use this system for subsistence (Boege, 2008; Toledo and Barrera-Bassols, 2008). Here we refer to traditional milpas as those characterized by: (a) small cultivation areas (roughly 1 ha) dedicated to the cultivation of the maize-bean-squash triad and accompanying plants; (b)

the use of local landraces; (c) little or few tillage operations; (d) no or few agrochemical applications; and (e) long fallows periods (see Pérez-García and del Castillo, 2017). The kind of vegetation that develops following the milpa is crucial to understand the natural revegetation process and why this system has been used for centuries. However, revegetation studies in milpa fallows are still scarce. Studies conducted on secondary succession in lands affected by disturbance sources other than milpas concur that environmental filtering and limited dispersal may affect species composition and abundance during revegetation (Tuomisto et al., 2003; Arroyo-Rodríguez et al., 2017; Sonnier et al., 2020). The first trees to appear often are heliophilous (Guariguata and Ostertag, 2002; González-Cruz et al., 2014; Kraft et al., 2015; Contreras Cortés et al., 2015; Abbas et al., 2019). Eventually, shade-tolerant species may replace those species (Nigh, 2008; Wangpakapattanawong et al., 2010; but see Muñoz-Castro et al., 2012). This typical pattern emphasizes the importance of environmental filtering.

Seeds available from the seed bank or dispersal also are essential for

^{*} Corresponding author.

E-mail addresses: avelascom1700@alumno.ipn.mx (A. Velasco-Murguía), fsanchez@ipn.mx (R.F. del Castillo), mros@ipn.mx (M. Rös), rriverag@ipn.mx (R. Rivera-García).

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119644>

Received 14 June 2021; Received in revised form 18 August 2021; Accepted 19 August 2021

Available online 27 August 2021

0378-1127/© 2021 Elsevier B.V. All rights reserved.

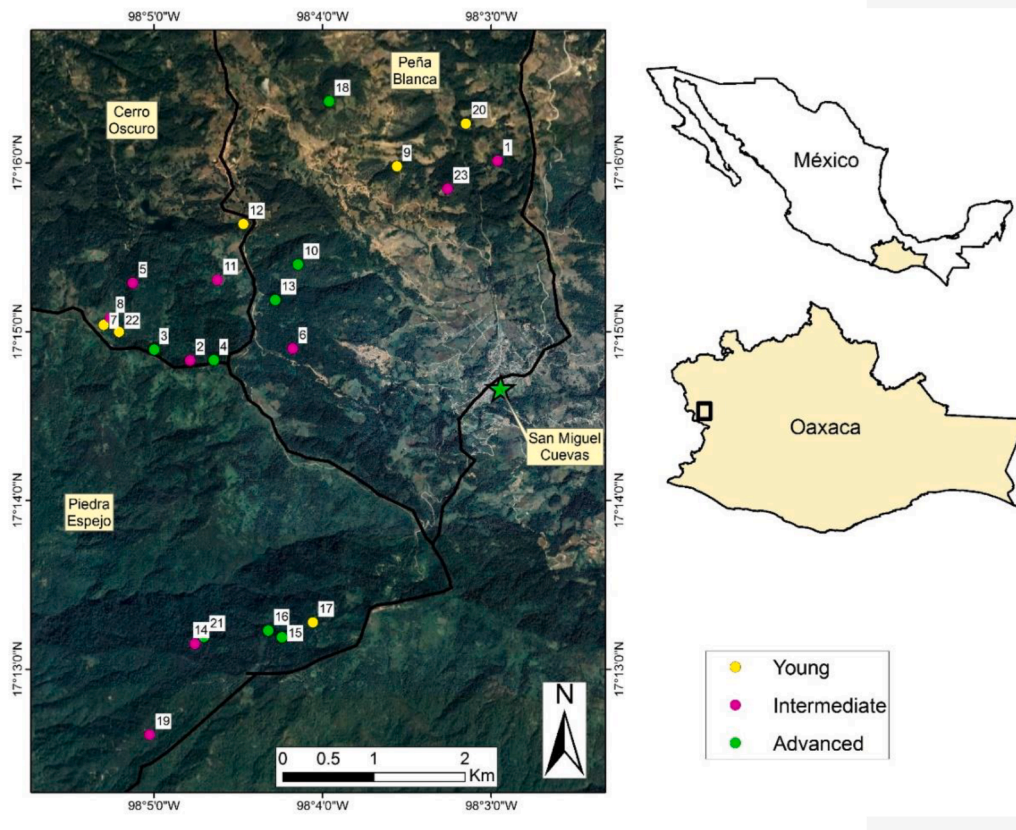


Fig. 1. Study area with the distribution of the chronosequences and sampling sites among the studied watersheds. See Appendix for details of the sampling sites.

the natural revegetation of agricultural lands and influence community composition and structure. Limited dispersal tends to decrease α -diversity and increase β -diversity (Hubbell, 2001; Cousens et al., 2008; Sonnier et al., 2020). Pioneer species, in general, tend to cover broader areas through dispersal than late-successional species (del Castillo and Pérez-Ríos, 2008; Abbas et al., 2019). However, given the possible trade-off between dispersibility and competitive ability (Tilman, 1990; Jakobsson and Eriksson, 2003), it is hard to predict the combining effects of these two factors on the community without further information.

Other factors, summarized by Chazdon (2014), can drastically affect the trajectory of the vegetation in fallow lands. Succession can be arrested or altered by the presence of invasive species, herbivore interactions, natural disturbances, and land-use history, such as fire regimes, the number of cultivation cycles, and patch attributes (Chapman et al., 1999; Hooper et al., 2004; Paul et al., 2004; Chazdon, 2014; Jakovac et al., 2015; McNicol et al., 2015; Arroyo-Rodríguez et al., 2017; Ghazoul and Chazdon, 2017; Gomes et al., 2020). In shifting cultivation sites, during earlier successional stages, resprouting of stumps left during the cultivation stage may induce a fast recovery (Guariguata and Ostertag, 2002; Ochoa-Gaona et al., 2007; Nigh, 2008; Pérez-García and del Castillo, 2017). Indeed, traditional milpa practices that do not use tilling improve forest recovery compared to lands where hoeing is practiced in cloud forest areas in southern Mexico very early during succession (Pérez-García and del Castillo, 2016).

Post-milpa successional studies have been conducted primarily on low-land areas of Chiapas and Yucatan in southern Mexico. These studies reveal that the diversity of woody species typical of mature successional stages declines when the frequency of cultivation cycles increases and the fallow period decreases. Thus, cultivation intensification likely reduces the establishment of native species altering and slowing down succession (Levy-Tacher and Aguirre Rivera, 2005; Ochoa-Gaona et al., 2007; Schmook, 2010). By contrast, under short

cultivation cycles, post-cultivation fallows of 15 to 20 years showed a high diversity of seedlings and juveniles of woody species typical of advanced successional stages. This cultivation strategy favors the nearby presence of mature forests as seed sources, and therefore, the dispersal and establishment of the original species in the younger fallows (Ochoa-Gaona et al., 2007). There is little information about how the communities are organized after a milpa is abandoned (Levy-Tacher and Aguirre Rivera, 2005; Ochoa-Gaona et al., 2007).

The milpa is practiced chiefly in mountainous areas by indigenous communities, where microclimate changes in few kilometers owing to microtopography and moist wind exposure. It is unknown how such microclimatic factors influence successional trajectories, and their possible role of traditional milpas on biodiversity.

The mountains of the Mixteca Baja, located in western Oaxaca, in southern Mexico, are suitable to study successional trajectories in post-milpa-fallows and their impact on biodiversity. Firstly, such mountains have been cultivated using traditional milpa systems and display contrasting degrees of exposure to moist winds at very short distances. Secondly, these mountains are considered a priority biocultural region (Boege, 2008). Thirdly, the cultivation phase is uniform regarding the number of cultivation cycles (usually 2–3 years) and cultivation area (roughly 1 ha). Finally, forest areas surround milpa plots. Thus, the disturbance sources before succession are the same and the potential sources of propagules for colonization in fallow areas are relatively well known.

The objectives of this study were: (1) To describe the successional trajectories in post-milpa fallows in terms of community structure and composition in temperate mountainous areas in the Mixteca Baja, Oaxaca, Mexico. (2) To explore the possible role of different moisture exposure in such trajectories, and (3) milpas' importance for biodiversity conservation. To achieve these goals, we assessed the changes in forest structure and species composition (woody plants) during forest

Table 1

Forest structural characteristics (forest cover, tree height, density, and total DBH) in post-milpa fallows of three watersheds in San Miguel Cuevas, Juxtlahuaca Oaxaca, Mexico, that differ in the degree of exposure to moist winds from the Pacific Ocean (from lowest to highest exposure: Peña Blanca, PB; Cerro Oscuro, CO; and Piedra Espejo, PE), and in successional stage (Young, Y, intermediate, I, or advanced, A) within the three watersheds.

		Forest structural characteristics						
		Forest cover \geq 6 m (%)	Tree density (stems)		Total DBH (cm)		Mean tree height (m)	
			Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE
Watershed	PB	84.08	134.5	23	1913.42	165	12.94	0.78
	CO	87.16	294	32	2843	132	11.91	0.56
	PE	94.24	259.33	22	2106.34	178	14.82	0.79
Peña Blanca	Y	88.34	120	26	1878.75	98	13.11	1.23
	I	84.76	136.33	2.3	1990	80	14.63	1.39
	A	79.08	142.33	68	1860	488	11.15	1.27
Cerro Oscuro	Y	86.17	342	51	2840	223	10.43	0.71
	I	90.6	294	54	2794	276	12.8	1.0
	A	84.82	223	58	2946.25	56	12.38	1.16
Piedra Espejo	Y	97.75	325	—	2913.33	—	10.7	1.09
	I	91.74	260	5.5	2168	7.5	15.84	1.17
	A	93.24	237.33	37	1797	7.4	15.51	1.27

Table 2

Summary of linear models used to explore the relationship among post-milpa fallows of three watersheds in San Miguel Cuevas, Juxtlahuaca, Oaxaca, Mexico, that differ in the degree of exposure to moist winds from the Pacific Ocean (from highest to lowest exposure: Piedra Espejo, Cerro Oscuro, and Peña Blanca) or successional stage (Young, intermediate, or advanced) within the three watersheds with tree density (with square root transformed; $R^2 = 0.526$, $P = 0.002$), DBH ($R^2 = 0.608$, $P = 0.004$) and height ($R^2 = 0.095$, $P = 0.002$).

Response variable	Explanatory variable	Coefficient	SE	P-value
Tree density	Intercept Cerro Oscuro watershed	290.88	25.35	5.50E-10
	Peña Blanca watershed	-149.99	37.13	0.0007
	Piedra Espejo watershed	-22.18	40.98	0.594
	Linear component	-28.1	20.93	0.195
DBH	Intercept Cerro Oscuro watershed	2841.05	139.71	2.28E-13
	Peña Blanca watershed	-861.89	203.81	0.0005
	Piedra Espejo watershed	-561.07	232.1	0.0271
	Linear component	32.71	187.44	0.863
	Peña Blanca watershed: linear component	-64.06	265.27	0.812
	Piedra Espejo watershed: linear component	-553.59	294.39	0.077
Tree height	Intercept Cerro Oscuro watershed	11.788	0.653	<2E-16
	Peña Blanca watershed	1.197	0.943	0.205
	Piedra Espejo watershed	2.273	1.073	0.035
	Linear component	0.911	0.869	0.295
	Quadratic component	0.697	0.279	0.013
	Peña Blanca watershed: linear component	-1.923	1.233	0.12
	Piedra Espejo watershed: linear component	1.367	1.381	0.323

regeneration in milpa plots left unsown in three chronosequences, from approximately 22 to \geq 100 years after being cultivated. The chronosequences were established in three watersheds that differed in their exposure to dominant moist winds from the Pacific Ocean. We used data from drone images and sampling plots from three chronosequences. Using aerial imagery, we explored the vertical (height of the dominant strata) and horizontal (total plant cover) structural changes of the canopy. We sampled field plots of different successional stages to assess changes in plant density, diameter at breast height (DBH), species richness, and evenness in species abundance and DBH. With such information, we advance hypotheses on the relative importance of the mechanisms shaping the structure and composition of the forests resulting from the milpa system of cultivation.

2. Methods

2.1. Site description

Our study was conducted within San Miguel Cuevas Municipality in Santiago Juxtlahuaca, Oaxaca, Mexico (Fig. 1). This area belongs to the western physiographic province of Oaxaca (Ortiz-Pérez et al., 2004). The climate is temperate and influenced by the humid winds of the Pacific Ocean, with a rainy season in summer and a dry and cold season in winter. The landscape is a mosaic of secondary vegetation, agricultural lands, and grasslands. The terrain is rugged, with extrusive igneous rocks. The soils associated with crop fields and forest areas are leptosols (INEGI, 2005). People use the milpa system to obtain corn and other staple crops, mostly for self-consumption and local selling. Because of high emigration rates, recent lands left unsown after cultivation are scarce. Except for those pieces of land that have been cleared to induce grasslands for raising domestic animals, forest areas are the dominant element in the landscape.

The lowlands (between 1600 and 2200 m) are surrounded by relatively high mountains (between 2400 and 2600 m), arranged so that those on their south side are more exposed to the dominant moist winds from the Pacific Ocean. The high elevation of the mountains blocks the moist winds on their mountains' leeward, which are retained and condensed as fog on the south side. The fog is intercepted by the forest canopy as water droplets, eventually dropping to the ground (horizontal precipitation). The water input to the soil caused by horizontal precipitation is unknown but may considerably increase that caused by rain alone (Brujnzeel and Proctor, 1995). The watershed at the north side of the municipality are less exposed to moist winds because those at the south partially block moist winds, generating a humidity gradient from south to north. According to the locals, virtually all the municipality area was used for milpa at different times and places. Therefore, there is no reference forest to compare allowing us to estimate the recovery time of the vegetation.

We explored the patterns of succession in milpa fallows in three watersheds along the moisture gradient described above. The most humid watershed, Piedra Espejo (1918 m average elevation, and 18.5 °C, and 1438 mm average annual temperature and precipitation, Fernandez-Eguiarte et al., 2020) is the most fog exposed. This watershed is mostly a mosaic of relatively young forests dominated by pines, and old-growth forests, which composition corresponds to a typical tropical montane cloud forest (TMCF, see below). The Cerro Oscuro watershed lies at the north of this watershed and is slightly drier and colder than Piedra Espejo (2528 m average elevation, and 15.2 °C, and 1362 mm average annual temperature and precipitation, Fernandez-Eguiarte et al., 2020). The forests of this watershed are dominated by pines (*Pinus*

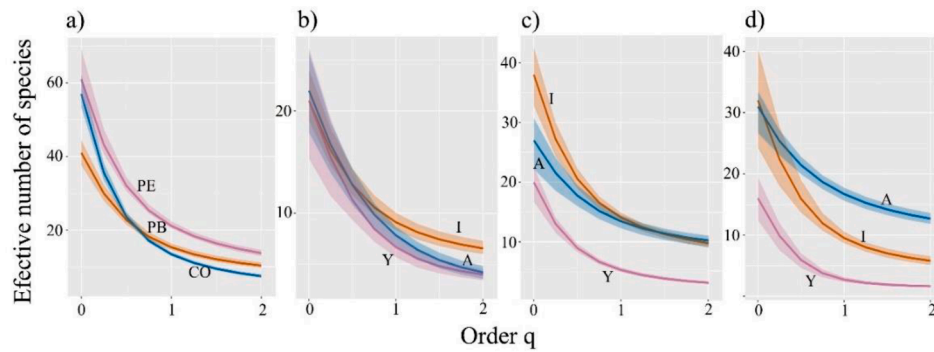


Fig. 2. Diversity profiles for woody species based on diversity orders in post-milpa fallows in San Miguel Cuevas, Juxtlahuaca Oaxaca, Mexico of (a) three watersheds that differ in the degree of exposure to moist winds from the Pacific Ocean from lowest to highest exposure: Peña Blanca, PB; Cerro Oscuro, CO; and Piedra Espejo, PE), and in their successional stage (Young, Y, intermediate, I, or advanced, A) within the three watersheds: (b) Peña Blanca, (c) Cerro Oscuro and (d) Piedra Espejo, with 95% confidence intervals (CI) in lighter colors. Order q_0 species are equally weighed (species richness), while diversity is increasingly affected by dominant species with increasing order q .

Table 3

Relative logarithmic inequality (RLI0,2) estimated in post-milpa fallows in San Miguel Cuevas, Juxtlahuaca Oaxaca, Mexico among the three watersheds that differ in the degree of exposure to humid winds from the Pacific Ocean (from highest to lowest exposure: Piedra Espejo, Cerro Oscuro, and Peña Blanca), and in their successional stage (Young, intermediate, or advanced) within the three watersheds.

Scale	RLI 0,2		
	Peña Blanca	Cerro Oscuro	Piedra Espejo
Watershed	0.37	0.5	0.36
Successional stage			
Young	0.54	0.61	0.82
Intermediate	0.38	0.37	0.49
Advanced	0.53	0.29	0.26

spp.), oaks (*Quercus* spp.), or alders (*Alnus acuminata* Kunth). Finally, the driest watershed, Peña Blanca (2408 m average elevation, and 16.8 °C, and 1346 mm average annual temperature and precipitation, Fernandez-Eguiarte et al., 2020), located at the north-east of Piedra Espejo, is a mosaic of pine-oak or oak forests. The arrangement of the mountains creates a fog exposure gradient from south to north, accentuating the difference in the humidity of the studied watersheds in addition to that expected by rainfall alone.

2.2. Field data collection

A total of 23 plots of 0.1 ha from three chronosequences of the watersheds described above were sampled (Appendix). We georeferenced, identified, and measured the diameter at breast height (DBH, at 1.3 m height above the trunk base) of all woody plants present in each plot. The plots did not show evidence of recent fires or timber extraction. We classified each sampled individual as stump or seed derived. Plants derived from stumps can be recognized by the stump remnants, from which many stems usually rise close together near or at ground level. Plants derived from seed usually are single-stemmed and, except for shrubs, do not branch from the base. We collected vouchers for identification which were deposited in the OAX herbarium (CIIDIR - Oaxaca, IPN).

We classified the forests based on their development degree in three stages: young, intermediate, and advanced (Appendix). Young stands are dominated by pioneer plants such as pines (*Pinus pseudostrobus* Brongniart and *P. leiophylla* Schiede ex Schlechtendal and Chamisso in Peña Blanca and Cerro Oscuro, or *Pinus pseudostrobus* and *P. chiapensis* (Martínez) Andresen in Piedra Espejo, alders (*Alnus acuminata* and

A. jorullensis Kunth in Peña Blanca or *Alnus acuminata* in Cerro Oscuro and Piedra Espejo) or *Liquidambar styraciflua* Linnaeus in Piedra Espejo, with an average DBH lower than that typical of plants of such species. The density of pioneer plants in these stands is usually high. The estimated age of randomly selected trees obtained from increment core borers range for young forests was about 34 years on average. The intermediate forest stands are around 57 years on average. Pioneer trees with closer to their average DBH dominate these forests. Plants typical of advanced successional stands can be seen but with a DBH lower than those typical of the average reported for those species. Advanced successional species with DBH similar or larger than the average reported for such species dominate old stands (≈ 96 years on average). The absence of pioneer plants or few pioneer plants with DBH larger than the average reported for such species is evident. Please note, however, that in some old stands of Piedra Espejo, young pioneer trees were present in large gaps left by the falling of old trees. The presence of non-woody plants reported as typical of advanced successional stages was also used as an aid for stand age classification, such as *Elaphoglossum* sp. (Elias and Dias, 2007). Our study is restricted to the forest stages of succession because of low human population density and high emigration rates. We could not find younger stands corresponding to the herb or shrub successional stages.

2.3. Image data collection, processing, and analysis

Digital RGB aerial imagery of each plot was obtained with a 12.34 MP camera mounted on the unmanned aerial vehicle DJI Mavic Pro for two weeks in April and June 2019. The drone was programmed in Pix4D Capture to overfly the plots at 100 m above the ground at the starting point. Front overlap was 90%, and site overlap was 80%, with a capture angle of 90° and at low speed. Pixel size varied between 2.6 and 4.2 cm. With Pix4D Mapper, a digital terrain model (DTM) and a digital surface model (DSM) were calculated. The DSM is a 3-D representation of the plot surface, including vegetation. The DTM is a topographic 3D model after all vegetation of the surface was digitally removed. A canopy height model was estimated by subtracting the DSM from the DTM using the ArcMap 10.3 software. We use the canopy height found at intervals of 5.5 m approximately along with one of the main diagonals of the plots as data entries for statistical analyzes. The tree canopy cover of the plots was quantified by estimating the percentage of vegetation pixels relative to the total pixels in each plot at ≥ 6 m height.

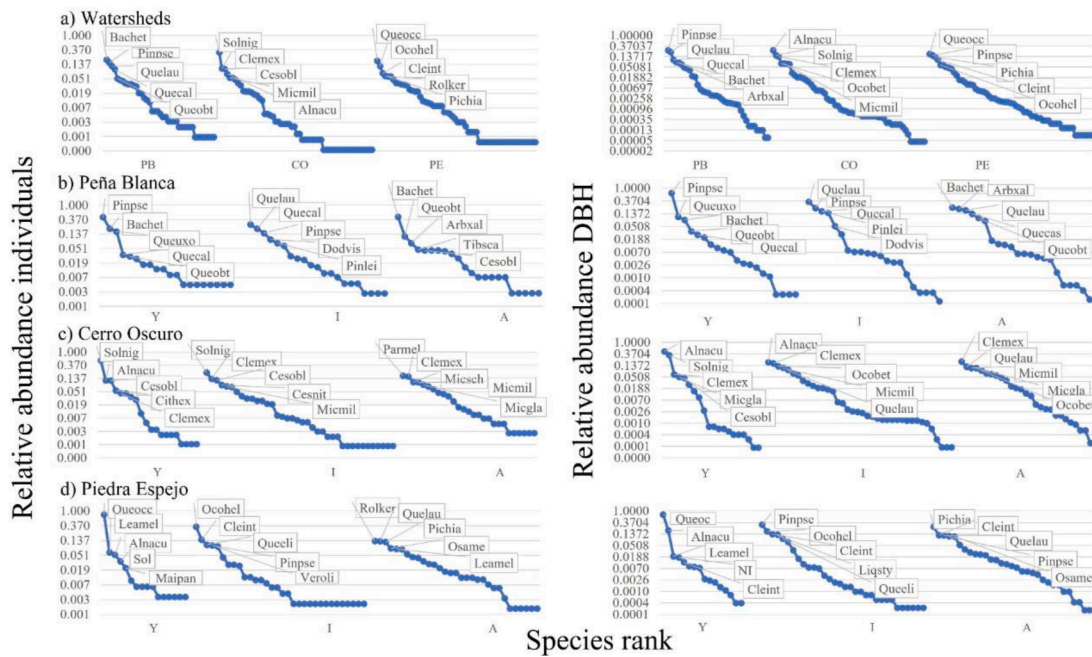


Fig. 3. Dominance-diversity curves showing the relative abundance (displayed on the log normal scale) of individuals (left column) and DBH (right column) per species in post-milpa fallows of three watersheds in San Miguel Cuevas, Juxtlahuaca Oaxaca, Mexico. a) comparing watersheds PB - Peña Blanca, CO - Cerro Oscuro, PE-Piedra Espejo (ordered from lowest to highest exposure to moist winds from the Pacific Ocean), b-d) Y - young, I - intermediate, A - advanced. The five most abundant species or those that contribute the most DAP in each curve were labeled: Alnacu - *Alnus acuminata*, Arbxal - *Arbutus xalapensis*, Bachtet - *Baccharis heterophylla*, Cesnit - *Cestrum nitidum*, Cesobl - *Cestrum oblongifolium*, Cithex - *Citharexylum hexangulare*, Cleint - *Clethra aff. integerrima*, Clemex - *Clethra mexicana*, Dodvis - *Dodonaea viscosa*, Leamel - *Leandra melanodesma*, Maipan - *Maianthemum paniculatum*, Micgla - *Miconia glaberrima*, Micmil - *Miconia militis*, Micsch - *Microtropis schiedeana*, NI - Not identified, Ocohel - *Ocotea helicterifolia*, Osame - *Osmanthus americanus*, Parmel - *Parathesis melanosticta*, Pichia - *Pinus chiapensis*, Pinlei - *Pinus leiophylla*, Pinpse - *Pinus pseudostrobus*, Quecal - *Quercus calophylla*, Queeli - *Quercus elliptica*, Queobt - *Quercus obtusata*, Queocc - *Quetzalia occidentalis*, Queuxo - *Quercus uxoris*, Rolker - *Roldana kerberi*, Sol - *Solanaceae*, Solnig - *Solanum nigricans*, Tibsca - *Tibouchina scabriuscula* Veroli - *Verbesina aff. oligantha*.

2.4. Data processing and analysis

2.4.1. Species diversity and abundance measures

We estimate the woody species diversity of each studied plot using the effective number of species. These estimates allow us to compare the patterns of species diversity from different communities, giving different weights to their abundance based on the exponent q (Jost, 2006). The effective number of species of order zero (q = 0) is insensitive to species abundance and, therefore, estimates species richness. Order one (q = 1) estimates the weighted species according to their abundance and is equivalent to the exponential of the Shannon entropy. Order two (q = 2) is more sensitive to the most abundant species. The value obtained is equivalent to the inverse of Simpson concentration (Jost, 2007). These values were calculated using a species abundance matrix in the iNEXT program (Hsieh et al., 2016) to estimate species diversity, with 50 repetitions and 95% confidence intervals (CI). The diversities of the communities were considered significantly different if their confidence intervals did not overlap at a given order of q (0, 1, and 2). To assess the pattern of evenness of different species in the communities studied, we calculated the relative logarithmic inequality (RLI) between orders 0 and 2. This index is 0 when all species have the same relative abundance and tends to 1 when the dominance of a species is maximum (Jost, 2010).

To describe the patterns of the woody plant species assemblage in abundance and DBH, as a proxy of biomass, we use rank-abundance and rank-DBH curves at spatial (watersheds) and spatio-temporal (plots at different successional stages within watersheds) scales. In these graphs, the value of both the relative abundance or the DBH of the species found in each community was ordered from highest to lowest to identify dominant and rare species (represented in the right-hand tail by few individuals) (Moreno, 2001).

2.4.2. Floristic similarity

Hierarchical cluster analyses (dendrograms) with the Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean (UPGMA) were performed to determine variations of woody species between each pair of plots along the spatial and successional gradient using the Jaccard and the Morisita-Horn similarity indexes. The Jaccard index is based on the presence/absence of species between communities and depends on the fraction of common species regardless of their abundance (Jost et al., 2011). By contrast, the Morisita-Horn index is abundance-based, thus represents similarities in species composition and abundance. Both indices are direct transformations of the true beta diversity of orders 0 and 2, respectively (Jost et al., 2011). These metrics were estimated using the PAST 3.0 software (Hammer et al. 2001).

2.4.3. Indicator species

Woody plants associated with each watershed and environmental-successional conditions in the studied communities were determined using the Indicator Value (IndVal) index (Dufrière and Legendre, 1997; De Caceres et al., 2010) in the Indicspecies package in R (De Caceres and Jansen, 2015). Only those species with indices with a statistical significance value of $P \leq 0.05$ were considered as indicator species.

2.4.4. Statistical analyses

Linear models were carried out to evaluate the relationship between tree density, DBH, and canopy height in the watersheds and the stages of forest development in the watersheds (early, intermediate, or advanced, coded as -1, 0, and 1). Linear and quadratic effects were tested. Our studies provide an opportunity to explore if the average niche breadth increases, decreases, or does not show change during succession in post-milpa fallows. For this purpose, we use the Morisita-Horn index because it is less sensitive to species richness and sample size than incidence-

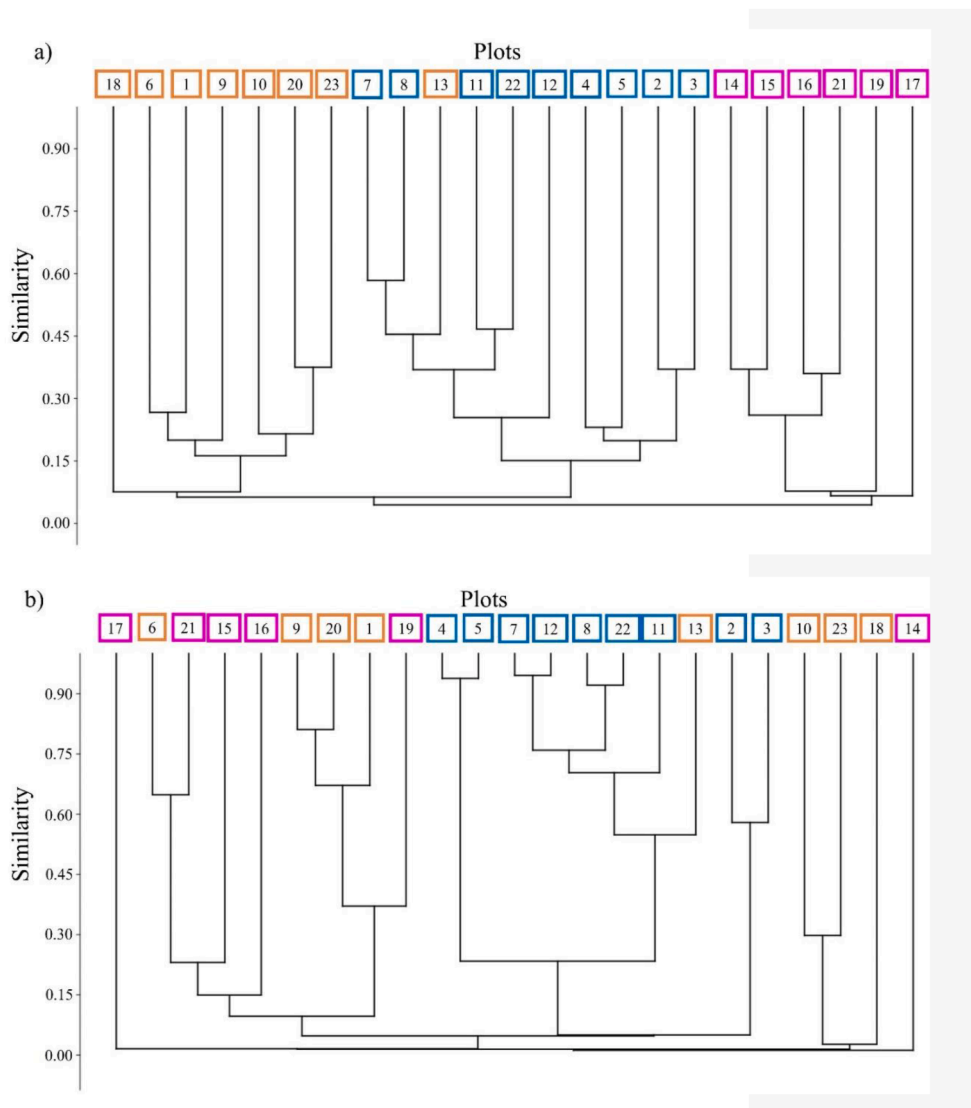


Fig. 4. Dendrogram of similarity (a - Jaccard and b - Morisita-Horn Similarity-index) produced by cluster analysis between the 23 post-milpa fallows of three watersheds in San Miguel Cuevas, Juxtlahuaca Oaxaca, Mexico, that differ in the degree of exposure to moist winds from the Pacific Ocean (from lowest to highest exposure: Peña Blanca, orange; Cerro Oscuro, blue; and Piedra Espejo, pink), and in their successional stage (Young, 7,9,12,17,20,22; intermediate, 1,2,5,6,8,11,14,19,23; or advanced, 3,4,10,13,15,16,18,21). (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

Table 4
Best AIC model analyzing the relationship between successional stage (Young, Y, intermediate, I, or advanced, A) and Morista-Horn index within plots of the same watershed ($R^2 = 0.532$, $P = 0.00017$).

Response variable	Explanatory variable	Coefficient	SE	P-value
Morisita-Horn index	Intercept	0.943	0.155	7.91E-06
	Developmental stages	-0.321	0.069	0

based indices, such as the Jaccard index, and is sensitive to species abundances (Chao et al., 2006). We tested if within plots of the same development stage (early, intermediate, or advanced) and within the same watershed, this index, as an estimate of β -diversity, tends to increase or decrease towards older stands. For this purpose, we conducted a linear model including the development stage, the distance between stands, the watershed, and their two-way interactions as explanatory variables.

We verify for normality and variance homogeneity of the data for each dependent variable using the Box-Cox transformation (Box and Cox, 1964). The density and height variables of the linear regression required a square root transformation. We applied the Akaike Information Criterion (AIC) to select the most appropriate model (based on the lowest AIC value), after conducting a stepwise procedure. Models

and model coefficients were considered significant at $p \leq 0.05$. These analyses were carried out with the MASS and car packages in R.

3. Results

3.1. Woody floristic composition

A total of 5,301 individuals of woody plants belonging to 39 families, 63 genera, and 81 species were recorded in 23 plots (20 individuals were determined to morphospecies). In the Peña Blanca watershed, 1099 individuals belonging to 16 families, 20 genera, and 31 species were registered (three individuals were determined to morphospecies, one to family, and one to genera level). The most abundant species (56% of the total number of individuals) were *Pinus pseudostrubus*, *Baccharis heterophylla* Kunth, *Quercus laurina* Bonpland, and *Quercus calophylla* Schlechtendal and Chamisso. Based on the species abundance, the first forest to appear in Peña Blanca is pine-dominated. Eventually, oaks become the most common species approximately 80 years after cultivation.

In Cerro Oscuro, 2,646 individuals belonging to 20 families, 29 genera, and 30 species were registered (five individuals were determined to morphospecies, two to families, and six to genera level). The most abundant species were *Solanum nigricans* M. Martens and Galeotti,

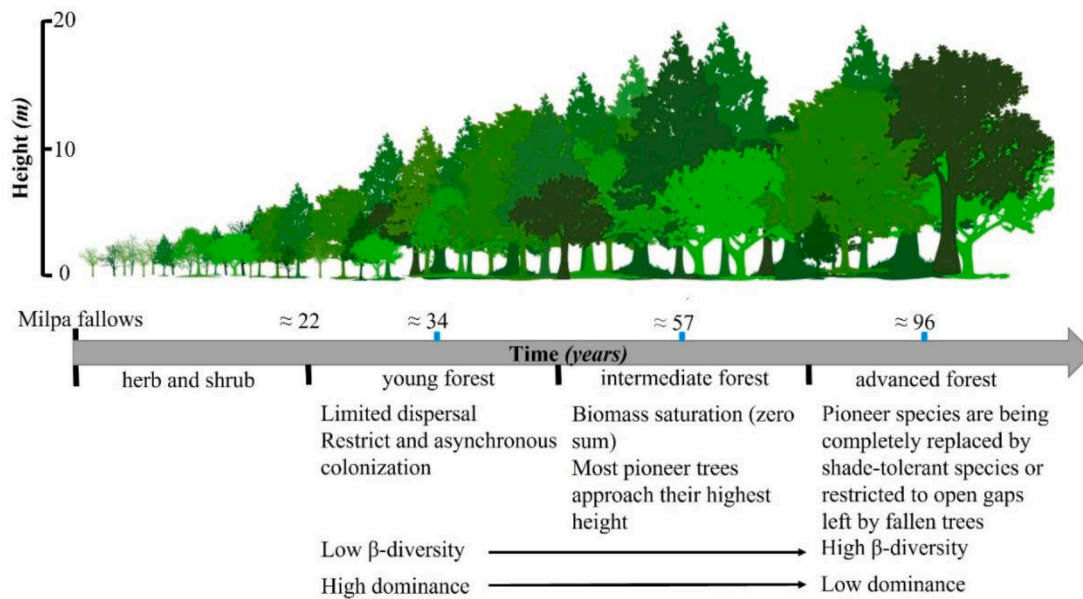


Fig. 5. Diagram showing the consistent successional patterns found in post-milpa fallows in watersheds with distinct exposure to moist winds from the Pacific Ocean in the Mixteca Baja region, Oaxaca, Mexico. The vegetation mean height is approximate as there are small differences among watersheds (Table 1).

Clethra mexicana de Candolle, *Cestrum oblongifolium* Schlechtendal, and *Alnus acuminata*, which together comprise 58% of the total number of individuals. Succession here goes from an *Alnus*-dominated forest in early forest stages to a TCMF. The following species typical of TCMFs were detected: *Alnus acuminata*, *Carpinus caroliniana* Walter, *Clethra mexicana*, *Depeea grandiflora* Schlechtendal, *Drimys granadensis* Linnaeus, *Miconia militis* Wurdack, *Persea* aff. *americana* Miller, *Osmanthus americanus* Bentham and Hooker, and *Ocotea* aff. *betazensis* (Mez) van der Werff (Rzedowski, 1996; Mejía-Domínguez et al., 2004; Ruiz-Jiménez et al., 2012).

Finally, in Piedra Espejo, 1,556 individuals belonging to 29 families, 40 genera, and 42 species were registered (eight individuals were determined to morphospecies, five to families, and seven to genera). The most abundant were *Quetzalia occidentalis* (Loes. ex Donn. Sm.) Lundell, *Ocotea helicterifolia* Hemsley, *Clethra* aff. *integerrima* (Turcz.) L.M. González, *Roldana kerberi* (Greenm.) H. Robinson and Brettell, *Pinus chiapensis* and *Quercus laurina* representing 55% of all individuals. Succession goes from alder or pine-dominated (*Pinus chiapensis* and *P. pseudostrobus*) forest, in earliest successional stages, to TCMF in advanced stages.

Despite the proximity of the watersheds, most of the species (80.8%) were restricted to a single watershed; 15.7% were present in two watersheds; and only 3.4% were distributed in the three watersheds: *Alnus acuminata*, *Pinus pseudostrobus*, *Quercus laurina*, *Quetzalia occidentalis*, and *Tibouchina scabriuscula* (Schlechtendal) Cogniaux.

3.2. Structural attributes of community patterns

The foliage of trees ≥ 6 m tall covers 79 to 98 % of the plots of all studied stages. As expected, the plots of the most humid watershed (Piedra Espejo) displayed a higher coverage ($\approx 14\%$) than those of the driest watershed (Peña Blanca). In Cerro Oscuro, the cover had intermediate values. Younger fallows had similar (Piedra Espejo) or higher cover than advanced successional stages (Table 1).

After ≈ 22 years of cultivation, post milpa fallows did not show significant changes in total woody plant density and DBH (Table 2). Canopy height displayed nonlinear changes during the studied stages, with the highest height at intermediate stages. The two more humid watersheds showed higher density than the driest one. Also, the driest watershed displayed, on average lower DBH than the more humid

watersheds. However, Cerro Oscuro had on average a higher DBH than Piedra Espejo, the most humid watershed.

3.3. Diversity

Species richness (order q_0) was similar in the two more humid watersheds, Cerro Oscuro and Piedra Espejo, and significantly higher than in the driest watershed, Peña Blanca (Fig. 2a). The highest diversity values, including the distribution of individuals among species (q orders 1 and 2), were higher in the most humid watershed (Piedra Espejo), suggesting that the individuals are more evenly distributed among the species in this watershed. Finally, Cerro Oscuro presented the lowest diversity values (q orders 1 and 2), suggesting that in this watershed the individuals tended to be less evenly distributed among the species than in the other watersheds which showed similar dominance values (Table 3).

Overall, the youngest fallows displayed the lowest diversity values in the three diversity orders than the fallows of intermediate or advanced stages (Fig. 2b, c and d). Also, the diversity of dominant species increases, or the species tends to be more uniformly distributed among individuals, towards older fallows. However, diversity peaked at intermediate or advanced stages of succession depending on the watershed and the diversity order. More specifically, in Peña Blanca, the driest watershed, species richness was similar in the three development stages, but the individuals tended to be more uniformly distributed among species at the intermediate than at the advanced successional stages (Fig. 2b and Table 3). In Cerro Oscuro, species richness peaked at intermediate stages but the distribution of individuals among species was similar in advanced and intermediate stages (Fig. 2c and Table 3). Finally, in the most humid watershed, species richness was similar in both intermediate and advanced successional stages. However, in the advanced successional stages, the individuals were more evenly distributed among species (Fig. 2d and Table 3).

3.4. Composition and indicator species

The most dominant species based on abundance or DBH were different in the three watersheds (Fig. 3a). In Peña Blanca, the young and intermediate stages were dominated by *Pinus pseudostrobus* and *Quercus calophylla* in biomass (DBH) and density (Fig. 3b). In these

stages, *P. pseudostrobus* was the indicator species. Also, these stages displayed the highest number of rare species. In the intermediate stage, *Quercus laurina* contributed with the highest DBH and was also the most dominant species in density. *Baccharis heterophylla* and *Quercus obtusata* Bonpland were the most dominant species in density in the advanced stage. Other dominant species in density and DBH were *Quercus uxoris* McVaugh in the young stage, *Pinus leiophylla* and *Dodonaea viscosa* Jacquin in the intermediate and *Arbutus xalapensis* Kunth in the advanced stage. *Tibouchina scabriuscula*, *Cestrum oblongifolium*, and *Quercus castanea* Née were among the top species in DBH in the advanced stage. No species could be detected as indicator species in the most advanced successional stages in this watershed.

In Cerro Oscuro, *Clethra mexicana* was among the most dominant species in density and DBH in the three studied successional stages (Fig. 3c). *Solanum nigricans* and *Cestrum oblongifolium* were the dominant species at the young and intermediate stages, but only in the young stage, these species contributed with the highest DBH. *Alnus acuminata* was the most dominant species in DBH and density at the young stage, and its importance, in DBH and density, tend to decline with succession. In the intermediate and advanced stages, *Miconia militis*, *Ocotea* aff. *betazensis*, and *Quercus laurina* were the top species in DBH. Of these species, only *Miconia militis* was in the top list of highest density. *Miconia glaberrima* (Schlechtendal) Naudin was one of the species with the highest DBH in young and advanced stages, but only in the advanced stage it was among the species with the highest density. Other species with the highest density were: *Citharexylum hexangulare* Greenman in the young stage; *Cestrum nitidum* M. Martens and Galeotti, in the intermediate stage; and *Parathesis melanosticta* (Schlechtendal) Hemsley and *Microtropis schiedeana* Loesener in the advanced stage. The total DBH of the dominant species *Quercus laurina*, *Clethra mexicana*, and *Miconia* sp. increased towards older stands. The intermediate successional forest displayed the highest number of rare species.

In Piedra Espejo, *Clethra* aff. *integerrima* was one of the top species in DBH in the three succession stages; but it was among those with the highest density only in the intermediate stage (Fig. 3d). In the young and advanced stages *Leandra* aff. *melanodesma* (Naudin) Cogniaux was a dominant species, but only in the young stages, this species contributed with the highest DBH. In the intermediate and advanced stages, *Pinus pseudostrobus* was the species with the highest DBH, and in the intermediate stage showed the highest density. The intermediate and advanced stages had the highest number of rare species. Other species with high DBH values were *Quetzalia occidentalis* and *Alnus acuminata* in the young stage, *Liquidambar styraciflua*, *Ocotea helicterifolia*, and *Quercus elliptica* Née in intermediate stages, and *Quercus laurina*, *Pinus chiapensis*, and *Osmanthus americanus* in advanced stages. The following species were among those with the highest density: *Maianthemum paniculatum* (M. Martens and Galeotti) LaFrankie and an unidentified species in the Solanaceae in the young stage, *Verbesina* aff. *oligantha* B. L. Robinson in intermediate stages, and *Roldana kerberi* in advanced stages. No indicator species could be identified for any successional stage in the Cerro Oscuro or Piedra Espejo watersheds.

3.5. Variation in species composition

Overall, the highest similarity in both the Jaccard and Morisita-Horn indexes were found in plots of the same watershed and similar successional stage (Fig. 4a and b). In no case were the early successional plots closely grouped with late-successional plots. The Jaccard index grouped the plots closer than the Morisita-Horn according to the watershed to which they belong (Fig. 4a). The only exception was Plot 13, which belongs to the Peña Blanca watershed and was clustered closer to the Cerro Oscuro watershed, probably because of its geographical proximity with this watershed. The Morisita-Horn index grouped the Cerro Oscuro plots in a single cluster but some plots of Peña Blanca and Piedra Espejo were grouped, as they share some common species (Fig. 4b).

We found that species divergence among plots within the same stage

and watershed tended to increase with fallow age (Table 4).

4. Discussion

Post milpa fallows displayed consistent successional patterns regardless of the degree of exposure to moist winds from the Pacific Ocean in the Mixteca Baja region (Fig. 5). Firstly, ≈ 20 years old fallows are secondary forests; the foliage of trees ≥ 6 m tall covers most of the plots' surface. Total woody plant cover, wood plant density, and DBH did not show significant changes afterward. Secondly, most pioneer trees approach their highest height in intermediate post-milpa fallows (≈ 60 years old), and self-thinning decreases pioneer tree density. Eventually, shade-tolerant species replace pioneer trees in older stands (≈ 100 years). However, pioneer trees may become established in gaps generated by the falling of old trees as observed in the old stands of the most humid watershed. Finally, the distribution of individuals and DBH among species usually becomes more equitable with succession.

Tree height peaked at intermediate successional stages, probably because of the presence of tall mature pioneer trees. Some dominant pioneer trees, such as *Alnus acuminata*, *Liquidambar styraciflua*, *Pinus pseudostrobus*, *P. leiophylla*, and *P. chiapensis*, can reach very high heights, surpassing the average heights of common shade-tolerant species such as *Carpinus caroliniana*, *Clethra mexicana*, *C. aff. integerrima*, *Ocotea helicterifolia*, *Osmanthus americanus*, *Quercus* sp., and *Quetzalia occidentalis*.

Post-milpa forest communities seem to be saturated in agreement with Hubbell's zero-sum theorem of community dynamics (Hubbell, 2001), postulating that most communities are entirely and permanently saturated. Our results suggest that even at the 1 ha scale, this assertion becomes valid early in post-milpa fallows.

Species richness was higher in the two most humid watersheds than in Peña Blanca. Thus, moisture deficit could limit plant species diversity in this region as all watersheds share similar topographic relief, soil type, geological substratum, and land-use history.

Species richness during succession does not show consistent changes between watersheds, reaching a plateau early during the forest successional stage in the driest watershed (Peña Blanca). At intermediate stages, species richness peaks in Cerro Oscuro and reaches a plateau in Piedra Espejo. The contrasting patterns between the last two watersheds could be related to the observed difference in gap formation. In Cerro Oscuro, no big gaps were detected, steadily decreasing the establishment of pioneer species with fallow age. Contrastingly, the large gaps in Piedra Espejo allow the persistence of pioneer plants. Looking for patterns of species richness during succession is essential, particularly in conservation, as different conservation strategies should follow depending on which stage harbors more species (Delang and Li, 2013; King and Schlossberg, 2014; Hilmers et al., 2018). Our study shows that even at a scale of few kilometers, such patterns vary.

At least four factors appear to influence community assembly and the high observed β diversity in post milpa fallows: limited recruitment, competition, ground-level light availability, and humidity. Despite the proximity of the fallows to potential propagule sources, our study reveals that pioneer tree colonization is asynchronous. Colonization opportunities should be restricted: only a few species appear to become established early during the succession. Thus, community saturation should be gradual owing to limited dispersal and limited recruitment opportunities. Indeed, limited dispersal may constrain succession (del Castillo and Pérez-Ríos, 2008; Schleicher et al., 2011; van Breugel et al., 2007; Huanca-Nuñez et al., 2019; Abbas et al., 2021).

Limited dispersal decreases the opportunities that the same species colonize several sections of the landscape even if they share the same ecological conditions. Thus, habitat modifications by distinct species should elicit more heterogeneous habitats than habitats colonized by the same species. These modifications should increase with time by population growth and species interactions (see Fukami, 2015). The generation of different niches in forests of the same age by different species

colonization may explain why late-successional stands tend to floristically diverge even within the same watershed in contrast with the climax concept (Clements, 1916). This result suggests multiple stable stages and makes it difficult to provide an insight into the composition and structure of the pre-milpa forests.

If we consider dispersal a probabilistic event (Hubbell, 2001), the number and diversity of propagules arriving at a given stand should increase with fallow age. Thus, dominance should decrease towards older stands, as observed in our study. The higher chances that more species arrive at such stands can explain this result, simply because more time has elapsed. Consequently, the probability that some newcomer species are good competitors should increase with time, reducing resource monopolization.

Two additional factors likely are crucial for the community dynamics and the species composition: light availability at ground level and humidity. Over two decades after the cultivation phase, the foliage of trees ≥ 6 m tall cover the plots. The substitution of pioneer trees by shade-tolerant trees during succession and the subsequent establishment of pioneer trees in gaps of old successional stands in the most humid watershed confirm the importance of light availability at ground level during forest regeneration. This result has been commonly found (Brokaw, 1987; Martínez-Ramos et al., 1989; van Breugel et al., 2019; Velázquez and Wiegand, 2020). Environmental filtering generated by tree shading appears to be a significant driver of successional dynamics in milpa fallows. Connell and Slatyer (1977) stated that pioneer trees elicit the establishment of shade-tolerant trees in their facilitation model. However, at least in certain circumstances, the gaps created by tree fallings could perpetuate pioneer species in the community.

The studied watersheds differ in water availability, mainly ascribed to topographic factors. Such dissimilarities likely influence the species composition among watersheds. For example, *Pinus chiapensis* was dominant and only present in the most humid watershed. This pine is a dominant species in early secondary forests previously occupied by tropical cloud forests in Mesoamerica (del Castillo et al., 2009). Contrastingly, *Pinus leiophylla*, a drought-adapted species (Martínez-Trinidad et al., 2002), was only present in the driest watershed. *Pinus pseudostrubus* was one of the few species present in all the watersheds. This species is highly variable and widespread in Mesoamerican mountains at an ample variety of precipitation (Farjon 2018).

Alnus acuminata was among the most abundant species in young fallows in the more humid watersheds. However, this alder was scarce in the driest watershed. This species is predominately riparian in dry areas, suggesting its preference for humid habitats (Aguilar-Luna et al., 2018; Cornejo et al., 2020). Holocene pollen records also confirm its mesic habitat (Chepstow-Lusty and Winfield, 2000; Weng et al., 2004). The role of moisture as a driver of community dynamics and composition in post-milpa fallows is also supported by: (a) the presence of dominant mesic species in the more humid watersheds and the successional trend towards tropical montane cloud forest. (2) The presence of more drought-adapted species and the successional trend toward communities dominated by drought-tolerant oaks in the driest watershed (e.g., *Quercus castanea*, *Q. salicifolia*, Kapelle, 2006; Nixon, 2006).

Alnus acuminata is well known for its endophytic association with *Frankia*, a N-fixing bacterium (Becerra et al., 2009; Carú et al., 2000; Russo et al., 1993). In the driest watershed, plants with known association to N-fixing bacteria such as legumes and *Myrica cerifera* L. (Permar and Fisher, 1983; Crews, 1999; Wijnholds and Young, 2000) are uncommon. Therefore, in addition to light and moisture, soil N availability driven by symbiotic N-fixing bacteria could affect successional dynamics in post-milpa fallows.

4.1. On the possible roles of traditional milpas on post-milpa forests

Pressing topics for sustainable agricultural practices are their role in biodiversity, ecosystem services, and resilience (Lebrija-Trejos et al., 2008; Lawrence et al., 2010; Dressler et al., 2015; Jakovac et al., 2015;

McNicol et al., 2015; Mukul et al., 2016; Poorter et al., 2016). These issues are relevant for milpas given their pre-Hispanic inheritance and their importance as the supplier of staple foods in the Mesoamerican mountains. Moreover, according to local people in San Miguel Cuevas, all the forest areas in their municipality have been used for milpas, suggesting their secondary origin. Thus, milpas may have a broader impact in Mesoamerican-mountain forests than previously thought.

The itinerant cultivation of traditional milpas generates a mosaic of forest fragments of different ages and compositions, likely implying: 1) Higher diversity in the landscape than in undisturbed forests, as young forests share few common species with late-successional forests. 2) High landscape resilience, as the generation of early successional stands scattered through the landscape can facilitate a fast vegetation recovery virtually in any place in the landscape in the event of local disturbances (del Castillo 2015). Pioneer and generalist species facilitate forest recovery (Norden et al., 2009; Arroyo-Rodríguez et al., 2017). 3) Intermediate successional stages can be as significant as carbon reservoirs as late-successional stages based on their highest height and similar cover and DBH than those of advanced stages.

Our findings lead to the hypothesis that the traditional milpa practice allows a relatively high level of carbon sequestration in their fallows. Indeed, the aboveground biomass takes 40–100 years to reach its maximum in biomass and carbon sequestration in other neotropical ecosystems. The presence of old and tall pioneer trees likely storing large amounts of carbon at intermediate successional stages may explain this result (Silver et al., 2000; Chazdon et al., 2016; Poorter et al., 2016). Our results are preliminary. However, the possible role of traditional milpas on biodiversity, ecosystem resilience, and carbon sequestration suggested here demands further studies to test the generality and magnitude of the milpa impact on these issues.

5. Conclusion

Traditional milpa practices in Mixteca Baja, Mexico, generate a mosaic of successional stages in the landscape, probably enhancing landscape diversity and resilience, and helping explain the millennial persistence of this cultivation system. The forest stage starts approximately two decades after the land was left idle in watersheds that differ in dominant moist wind exposure; the canopy of ≥ 6 m height covers 80–98 % of the stands' surface and increases towards more mesic areas. Density, vegetation cover, and DBH show little change afterward, suggesting that biomass and density saturation are reached early during succession. Nevertheless, colonization is asynchronous, probably because of limited opportunities for successful establishments. The changes that follow are primarily in composition and dominance. Earlier forests are dominated by pines or alders in the most humid watersheds and by drought-adapted pines in the driest ones. In fallows 5–6 decades old, shade-tolerant species become dominant, eventually replacing pioneer species which remain only in localized large gaps generated by fallen trees. These successional changes result in a tropical montane cloud forest in the more humid watersheds and an oak forest in the driest one. The maintenance of secondary forests may allow a rapid vegetation recovery in the event of local disturbances. Also, intermediate successional stages are important carbon reservoirs. Remote sensing using unmanned aerial vehicles helped study vegetation structure. By combining food production and conservation, traditional milpa practices are likely an example of sustainability that deserves more attention.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgements

This work was supported by Instituto Politécnico Nacional (Mexico) and CONACyT (Mexico). We thank the communal authorities of San Miguel Cuevas, Oaxaca, for allowing us to work in their forests and the facilities granted during the fieldwork. We would especially thank Heladio Luna Rodríguez and his family for their valuable information, guidance, and help during the fieldwork. We appreciate the professional collaboration in the specimen determination of Rufina García, Susana Valencia (Fagaceae), Geraldine Murillo Pérez (*Solanum* sp.) and Socorro González (Ericaceae). We thank Remedios Aguilar Santelises for her help and the use of the CIIDIR-Oaxaca herbarium facilities, which were essential to carry out this work.

Appendix

See Table A1.

Table A1

23 post-milpa fallows sampled of three watersheds in San Miguel Cuevas, Juxtlahuaca Oaxaca, Mexico, that differ in the degree of exposure to moist winds from the Pacific Ocean (from highest to lowest exposure: Piedra Espejo, Cerro Oscuro and Peña Blanca), and in their successional stage (young, intermediate, or advanced) with their central coordinates.

Watershed	Plot #	Developmental stage	Central coordinates		
			Longitude	Latitude	
Peña Blanca	9	Young	98° 3' 33.42"	17° 15' 58.78"	
			W	N	
	20	Young	98° 3' 8.90" W	17° 16' 13.93" N	
			W	N	
	6	Intermediate	98° 4' 10.56" W	17° 14' 53.96" N	
			W	N	
	1	Intermediate	98° 2' 57.66" W	17° 16' 0.70" N	
			W	N	
	23	Intermediate	98° 3' 15.39" W	17° 15' 50.78" N	
			W	N	
	10	Advanced	98° 4' 8.64" W	17° 15' 23.87" N	
			W	N	
	13	Advanced	98° 4' 16.74" W	17° 15' 11.22" N	
			W	N	
	18	Advanced	98° 3' 57.59" W	17° 16' 21.83" N	
			W	N	
	Cerro Oscuro	7	Young	98° 5' 17.69" W	17° 15' 2.41" N
				W	N
12		Young	98° 4' 28.13" W	17° 15' 38.23" N	
			W	N	
22		Young	98° 5' 12.33" W	17° 14' 59.91" N	
			W	N	
2		Intermediate	98° 4' 47.03" W	17° 14' 49.76" N	
			W	N	
5		Intermediate	98° 5' 7.42" W	17° 15' 17.29" N	
			W	N	
8		Intermediate	98° 5' 15.41" W	17° 15' 4.91" N	
			W	N	
11	Intermediate	98° 4' 37.34" W	17° 15' 18.33" N		
		W	N		
3	Advanced	98° 4' 59.82" W	17° 14' 53.59" N		
		W	N		
4	Advanced	98° 4' 38.60" W	17° 14' 49.89" N		
		W	N		
Piedra Espejo	17	Young	98° 4' 3.37" W	17° 13' 16.68" N	
			W	N	
	14	Intermediate	98° 4' 45.29" W	17° 13' 9.06" N	
			W	N	
	19	Intermediate	98° 5' 1.39" W	17° 12' 36.74" N	
			W	N	
15	Advanced	98° 4' 14.38" W	17° 13' 11.30" N		
		W	N		
16	Advanced	98° 4' 19.23" W	17° 13' 13.76" N		
		W	N		
21	Advanced	98° 4' 42.16" W	17° 13' 11.51" N		
		W	N		

References

Abbas, S., Nichol, J.E., Zhang, J., Fischer, G.A., 2019. The accumulation of species and recovery of species composition along a 70 year succession in a tropical secondary forest. *Ecol. Indic.* 106, 105524 <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105524>.

Abbas, S., Nichol, J.E., Zhang, J., Fischer, G.A., Wong, M.S., Irteza, S.M., 2021. Spatial and environmental constraints on natural forest regeneration in the degraded landscape of Hong Kong. *Sci. Total Environ.* 752, 141760. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141760>.

Aguilar-Luna, J.M.E., Loeza-Corte, J.M., García-Villanueva, E., Hernández-Fernández, L. A., 2018. Arboreal vegetation structure and diversity in the gallery forest of the Xaltatempa River, Puebla, Mexico. *Madera Bosques.* 24, 1–11. <https://doi.org/10.21829/myb.2018.2431616>.

Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F.P.L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R.L., Meave, J.A., Norden, N., Santos, B.A., Leal, I.R., Tabarelli, M., 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biol. Rev.* 92 (1), 326–340. <https://doi.org/10.1111/brv.12231>.

Aweto, A.O. (Ed.), 2012. *Shifting cultivation and secondary succession in the tropics*. CABI, Wallingford.

Becerra, A.G., Menoyo, E., Lett, L., Li, C.Y., 2009. *Alnus acuminata* in dual symbiosis with Frankia and two different ectomycorrhizal fungi (*Alpova austroalnicola* and *Alpova diplophoeus*) growing in soilless growth medium. *Symbiosis* 47 (2), 85–92. <https://doi.org/10.1007/BF03182291>.

Boege, E., 2008. El patrimonio biocultural de los pueblos indígenas de México. Instituto Nacional de Antropología e Historia: Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas, first ed. Mexico.

Box, G.E.P., Cox, D.R., 1964. An Analysis of Transformations. *J. R. Stat. Soc.* 26 (2), 211–243. <https://doi.org/10.1111/rssb.1964.26.issue-210.1111/j.2517-6161.1964.tb00553.x>.

Brokaw, N.V.L., 1987. Gap-Phase Regeneration of Three Pioneer Tree Species in a Tropical Forest. *J. Ecol.* 75, 9–19. <https://doi.org/10.2307/2260533>.

Brujinzeel, L. A., Proctor, J., 1995. Hydrology and Biochemistry of Tropical Montane Cloud Forests: What Do We Really Know?, in: L. S. Hamilton, J. o. Juvik, F. N. Scatena (Eds.), *Tropical Montane Cloud Forests*. Springer, New York, pp. 38–77.

Carú, M., Becerra, A., Sepúlveda, D., Cabello, A., 2000. Isolation of infective and effective Frankia strains from root nodules of *Alnus acuminata* (Betulaceae). *World J. Microbiol. Biotechnol.* 16, 647–651. <https://doi.org/10.1023/A:1008929520571>.

Chao, A., Chazdon, R.L., Colwell, R.K., Shen, T.J., 2006. Abundance-based similarity indices and their estimation when there are unseen species in samples. *Biometrics* 62, 361–371. <https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00489.x>.

Chapman, C.A., Chapman, L.J., Kaufman, L., Zanne, A.E., 1999. Potential causes of arrested succession in Kibale National Park, Uganda: growth and mortality of seedlings. *Afr. J. Ecol.* 37, 81–92. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2028.1999.00159.x>.

Chazdon, R.L., 2014. *Second Growth The promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. University of Chicago Press, Chicago and London.

Chazdon, R.L., Broadbent, E.N., Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., Zambrano, A.M.A., Aide, T.M., Balvanera, P., Becknell, J.M., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Craven, D., Almeida-Cortez, J.S., Cabral, G.A.L., de Jong, B., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., César, R.G., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Letcher, S.G., Lohbeck, M., Martínez-Ramos, M., Massoca, P., Meave, J. A., Mesquita, R., Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Orihuela-Belmonte, E., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotto, D., Powers, J.S., Rodríguez-Velazquez, J., Romero-Pérez, I.E., Ruíz, J., Saldarriaga, J.G., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Swenson, N.G., Uriarte, M., van Breugel, M., van der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H., Vieira, I.C.G., Bentos, T.V., Williamson, G.B., Poorter, L., 2016. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Sci. Adv.* 2 (5), e1501639. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501639>.

Chepstow-Lusty, A., Jonsson, P., 2000. Inca agroforestry: Lessons from the past. *Ambio: A. J. Hum. Environ.* 29 (6), 322–328. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-29.6.322>.

Clements, F.E., 1916. *Plant succession An analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution, Washington.

Connell, J.H., Slatyer, R.O., 1977. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *Am. Nat.* 111, 1119–1144. <https://doi.org/10.1017/S1743921313012957>.

Contreras Cortés, L.E.U., Mariaca Méndez, R., Pérez Farrera, M.Á., 2015. El proceso de sucesión ecológica entre los lacandones de Nahá, Chiapas. *México. Etnobiología.* 13, 49–62. <https://doi.org/10.5944/educxx1.13.2.11810>.

Cornejo, A., Pérez, J., López-Rojo, N., Tonin, A.M., Rovira, D., Checa, B., Jaramillo, N., Correa, K., Villarreal, A., Villarreal, V., García, G., Pérez, E., Ríos González, T.A., Aguirre, Y., Correa-Araneda, F., Boyero, L., 2020. Agriculture impairs stream ecosystem functioning in a tropical catchment. *Sci. Total Environ.* 745, 140950. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140950>.

Cousens, R., Dytham, C., Law, R., 2008. *Dispersal in Plants : A Population Perspective*, first ed. Oxford University Press, New York.

Crews, T.E., 1999. The presence of nitrogen fixing legumes in terrestrial communities: Evolutionary vs ecological considerations. In: Townsend, A.R. (Ed.), *New Perspectives on Nitrogen Cycling in the Temperate and Tropical Americas*. Springer, Dordrecht, pp. 233–246.

De Cáceres, M., Jansen, F., 2015. Package "indicspecies". *Indicators.* 8, 1–31.

De Cáceres, M., Legendre, P., Moretti, M., 2010. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos.* 119 (10), 1674–1684. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18334.x>.

- del Castillo, R.F., 2015. A conceptual framework to describe the ecology of fragmented landscapes and implications for conservation and management. *Ecol. Appl.* 25 (6), 1447–1455. <https://doi.org/10.1890/14-1964.1>.
- del Castillo, R.F., Ríos, M.A.P., 2008. Changes in seed rain during secondary succession in a tropical montane cloud forest region in Oaxaca, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 24 (4), 433–444. <https://doi.org/10.1017/S0266467408005142>.
- del Castillo, R.F., Argueta, S.T., Sáenz-Romero, C., 2009. *Pinus chiapensis*, a keystone species: Genetics, ecology, and conservation. *For. Ecol. Manage.* 257 (11), 2201–2208. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.03.004>.
- Delang, C.O., Li, W.M., 2013. Species Richness and Diversity. In: Delang, C.O., Li, W.M. (Eds.), *Ecological Succession on Fallow Shifting Cultivation Fields*. SpringerBriefs in Ecology, New York, pp. 39–66.
- Dressler, W., Wilson, D., Clendenning, J., Cramb, R., Mahanty, S., Lasco, R., Keenan, R., To, P., Gevana, D., 2015. Examining how long fallow swidden systems impact upon livelihood and ecosystem services outcomes compared with alternative land-uses in the uplands of Southeast Asia. *J. Dev. Eff.* 7, 210–229. <https://doi.org/10.1080/19439342.2014.991799>.
- Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67, 345–366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAI]2.0.CO;2).
- Elias, R.B., Dias, E., 2007. The role of habitat features in a primary succession. *Arquipélago. Life Mar. Sci.* 24, 1–10.
- Farjon, A., 2018. *Pines: drawings and descriptions of the genus Pinus*. Brill, Leiden, The Netherlands.
- Fernandez-Eguarte A., Zavala-Hidalgo, J., Romero-Centeno, R., 2020. Atlas Climático Digital de México (versión 2.0). Centro de Ciencias de La Atmósfera. Universidad Nacional Autónoma de México. Servicio Meteorológico Nacional, Comisión Nacional Del Agua. <http://atlasclimatico.unam.mx/atlas/kml/> (accessed 13 March 2020).
- Fukami, T., 2015. Historical Contingency in Community Assembly: Integrating Niches, Species Pools, and Priority Effects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 46 (1), 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160340>.
- Ghazoul, J., Chazdon, R., 2017. Degradation and Recovery in Changing Forest Landscapes: A Multiscale Conceptual Framework. *Anu. Rev. Environ. Resour.* 42 (1), 161–188. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-102016-060736>.
- Gomes, E.P.C., Sugiyama, M., de Oliveira, Fernandes, Junior, C.J., Medeiros Prado, H., Antunes Ribeiro Filho, A., Adams, C., 2020. Post-agricultural succession in the fallow swiddens of Southeastern Brazil. *For. Ecol. Manage.* 475, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118398>.
- González-Cruz, G., García-Frapolli, E., Casas Fernández, A., Dupuy Rada, J.M., 2014. Conocimiento tradicional maya sobre la dinámica sucesional de la selva. Un caso de estudio en la Península de Yucatán.
- Guariguata, M.R., Ostertag, R., 2002. Sucesión secundaria. In: Guariguata, M.R., Kattan, G.H. (Eds.), *Ecología y conservación de bosques neotropicales*, first ed. LUR, Costa Rica, pp. 591–624.
- Hammer, Ø., Harper, D.A., Ryan, P.D., 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaentol. Electron.* 4, 9.
- Hilmer, T., Friess, N., Bässl, C., Heurich, M., Brandl, R., Pretzsch, H., Seidl, R., Müller, Jörg, Butt, N., 2018. Biodiversity along temperate forest succession. *J. Appl. Ecol.* 55 (6), 2756–2766. <https://doi.org/10.1111/jpe.2018.55.issue-610.1111/1365-2664.13238>.
- Hooper, E.R., Legendre, P., Condit, R., 2004. Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested, abandoned land in Panama. *Ecology*, 85 (12), 3313–3326. <https://doi.org/10.1890/0013-0655>.
- Hsieh, T.C., Ma, K.H., Chao, A., 2016. iNEXT: An R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods Ecol. Evol.* 7, 1451–1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>.
- Huanca-Núñez, N., Chazdon, R.L., Russo, S.E., 2019. Determinism and stochasticity in seed dispersal-successional feedbacks. *BioRxiv* 791988. <https://doi.org/10.1101/791988>.
- Hubbell, S.P., 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI), 2005. *Prontuario de Información Geográfica Municipal de los Estados Unidos Mexicanos: Santiago Juxtahuaca, Oaxaca*. http://www3.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/20/20469.pdf (accessed 20 March 2020).
- Jakobsson, A., Eriksson, O., 2003. Trade-offs between dispersal and competitive ability: A comparative study of wind-dispersed Asteraceae forbs. *Evol. Ecol.* 17 (3), 233–246. <https://doi.org/10.1023/A:1025526903281>.
- Jakovac, C.C., Peña-Claros, M., Kuyper, T.W., Bongers, F., Gibson, D., 2015. Loss of secondary-forest resilience by land-use intensification in the Amazon. *J. Ecol.* 103 (1), 67–77. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12298>.
- Jost, L., 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113 (2), 363–375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>.
- Jost, L., 2007. Partitioning diversity into independent alpha beta concepts. *Ecology*, 88, 2427–2439. <https://doi.org/10.1890/06-1736.1>.
- Jost, L., 2010. The relation between evenness and diversity. *Diversity*, 2, 207–232. <https://doi.org/10.3390/d2020207>.
- Jost, L., Chao, A., Chazdon, R. L., 2011. Compositional similarity and B (beta) diversity, in: Magurran, A. E. (Ed.), McGill, B. J., *Biological Diversity Frontiers in Measurement and Assessment*, first ed. Oxford university press, New York, pp. 66–84.
- Kappelle, M., 2006. In: *Ecological Studies Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg, pp. 449–467.
- King, D.I., Schlossberg, S., 2014. Synthesis of the conservation value of the early-successional stage in forests of eastern North America. *For. Ecol. Manage.* 324, 186–195. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.12.001>.
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S., Levine, J.M., Fox, J., 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Funct. Ecol.* 29 (5), 592–599. <https://doi.org/10.1111/fec.2015.29.issue-510.1111/1365-2435.12345>.
- Lawrence, D., Radel, C., Tully, K., Schmook, B., Schneider, L., 2010. Untangling a decline in tropical forest resilience: Constraints on the sustainability of shifting cultivation across the globe. *Biotropica*, 42, 21–30. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00599.x>.
- Lebrjia-Trejos, E., Bongers, F., Pérez-García, E.A., Meave, J.A., 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*, 40, 422–431. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00398.x>.
- Levy-Tacher, S.I., Rivera, J.R.A., 2005. Successional pathways derived from different vegetation use patterns by Lacandon Mayan Indians. *J. Sustain. Agric.* 26 (1), 49–82. https://doi.org/10.1300/J064v26n01_06.
- Martinez-Ramos, M., Alvarez-Buylla, E., Sarukhan, J., 1989. Tree Demography and Gap Dynamics in a Tropical Rain Forest. *Ecology*, 70, 555–558. <https://doi.org/10.2307/1940203>.
- Martínez-Trinidad, T., Vargas-Hernández, J., Muñoz-Orozco, A., López-Upton, J., 2002. Response of *Pinus leiophylla* to water deficit: water consumption and height growth in seedlings of different populations. *Agrociencia*, 36, 365–376.
- McNicol, I.M., Ryan, C.M., Williams, M., 2015. How resilient are African woodlands to disturbance from shifting cultivation? *Ecol. Appl.* 25 (8), 2320–2336. <https://doi.org/10.1890/14-2165.1>.
- Mejía-Domínguez, N.R., Meave, J.A., Ruiz-Jiménez, C.A., 2004. Análisis estructural de un bosque mesófilo de montaña en el extremo oriental de la Sierra Madre del Sur (Oaxaca), México. *Bot. Sci.* 74, 13–29. <https://doi.org/10.17129/botsci.1684>.
- Moreno-Calles, A.I., Toledo, V.M., Casas, A., 2013. Agroforestry systems of Mexico: A biocultural approach. *Bot. Sci.* 91, 375–398. <https://doi.org/10.17129/botsci.419>.
- Moreno, C., 2001. Métodos para medir la biodiversidad, first ed. M&T - Manuales y Tesis SEA. Vol. 1, Zaragoza, Spain.
- Mukul, S.A., Herbohn, J., Firn, J., 2016. Co-benefits of biodiversity and carbon sequestration from regenerating secondary forests in the Philippine uplands: implications for forest landscape restoration. *Biotropica* 48 (6), 882–889. <https://doi.org/10.1111/btp.12389>.
- Nigh, R., 2008. Trees, fire and farmers: making woods and soil in the maya forest. *J. Ethnobiol.* 28 (2), 231–243. <https://doi.org/10.2993/0278-0771-28.2.231>.
- Nixon, K.C., 2006. Global and Neotropical Distribution and Diversity of Oak (genus *Quercus*) and Oak Forests. In: Kappelle, M. (Ed.), *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. Ecological Studies, Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 3–13.
- Norden, N., Chazdon, R.L., Chao, A., Jiang, Y.H., Vélchez-Alvarado, B., 2009. Resilience of tropical rain forests: Tree community reassembly in secondary forests. *Ecol. Lett.* 12, 385–394. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01292.x>.
- Muñiz-Castro, M.A., Williams-Linera, G., Martínez-Ramos, M., 2012. Dispersal mode, shade tolerance, and phytogeographical affinity of tree species during secondary succession in tropical montane cloud forest. *Plant Ecol.* 213 (2), 339–353.
- Ochoa-Gaona, S., Hernández-Vázquez, F., De Jong, B.H.J., Gurri-García, F.D., 2007. Loss of plant diversity at a gradient of intensification of sistemaagrícola de slash and burn: a case study in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Bot. Sci.* 81, 65–80. <https://doi.org/10.17129/botsci.1766>.
- Ortiz-Pérez, M. A., Hernández, J. R., Figueroa-Mah-Eng, J. M., 2004. Reconocimiento fisiográfico y geomorfológico, in: García-Mendoza, A. J., Ordoñez D., M. J., Briones-Salas, M. A. (Eds.), *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología-Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fundation, Mexico, pp. 43–54.
- Paul, J.R., Randle, A.M., Chapman, C.A., Chapman, L.J., 2004. Arrested succession in logging gaps: Is tree seedling growth and survival limiting? *Afr. J. Ecol.* 42 (4), 245–251. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2004.00435.x>.
- Pérez-García, O., del Castillo, R.F., 2016. The decline of the itinerant milpa and the maintenance of traditional agrobiodiversity: Crops and weeds coexistence in a tropical cloud forest area in Oaxaca, Mexico. *Agric. Ecosyst. Environ.* 228, 30–37. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.05.002>.
- Pérez-García, O., del Castillo, R.F., 2017. Shifts in swidden agriculture alter the diversity of young fallows: Is the regeneration of cloud forest at stake in southern Mexico? *Agric. Ecosyst. Environ.* 248, 162–174. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.07.024>.
- Permar, T.A., Fisher, R.F., 1983. Nitrogen fixation and accretion by wax myrtle (*Myrica cerifera*) in slash pine (*Pinus elliotii*) plantations. *For. Ecol. Manage.* 5 (1), 39–46. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(83\)90067-1](https://doi.org/10.1016/0378-1127(83)90067-1).
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T.M., Almeyda Zambrano, Angélica.M., Balvanera, P., Becknell, J.M., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Broadbent, E.N., Chazdon, R.L., Craven, D., de Almeida-Cortez, J.S., Cabral, G.A.L., de Jong, B.H.J., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito-Santo, M.M., Fandino, María.C., César, R.G., Hall, J.S., Hernandez-Stefanoni, José.L., Jakovac, C. C., Junqueira, André.B., Kennard, D., Letcher, S.G., Licona, J.-C., Lohbeck, M., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Massoca, P., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., de Oliveira, A. A., Orihuela-Belmonte, E., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotto, D., Powers, J. S., Rodríguez-Velázquez, J., Romero-Pérez, I.E., Ruiz, J., Saldarriaga, J.G., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steinger, M.K., Swenson, N.G., Toledo, M., Uriarte, M., van Breugel, M., van der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vicentini, A., Vieira, I.C.G., Bentes, T.V., Williamson, G.B., Rozendaal, Danae.M.A., 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature*, 530 (7589), 211–214. <https://doi.org/10.1038/nature16512>.

- Ruiz-Jiménez, C.A., Téllez-Valdés, O., Luna-Vega, I., 2012. Classification of the Mexican cloud forests: floristic affinities. *Rev. Mex. Biodivers.* 83, 1110–1144. <https://doi.org/10.7550/rmb.29383>.
- Russo, R.O., Gordon, J.C., Berlyn, G.P., 1993. Evaluating Alder-Endophyte (*Alnus acuminata*-*Frankia*-Mycorrhizae) Interactions. *Plant Soil.* 1 (1), 93–110. https://doi.org/10.1300/J091v01n01_06.
- Rzedowski, J., 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mex.* 35, 25–44. <https://doi.org/10.21829/ABM35.1996.955>.
- Schleicher, A., Peppler-Liscbach, C., Kleyer, M., 2011. Functional traits during succession: is plant community assembly. *Preslia.* 83, 347–370. ISSN: 0032-7786.
- Schmook, B., 2010. Shifting maize cultivation and secondary vegetation in the Southern Yucatán: successional forest impacts of temporal intensification. *Reg. Environ. Chang.* 10 (3), 233–246. <https://doi.org/10.1007/s10113-010-0128-2>.
- Silver, W.L., Ostertag, R., Lugo, A.E., 2000. The potential for carbon sequestration through reforestation of abandoned tropical agricultural and pasture lands. *Restor. Ecol.* 8 (4), 394–407. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100x.2000.80054.x>.
- Sonnier, G., Johnson, S.E., Waller, D.M., Rapson, G., 2020. Fragmentation reduces the importance of niche-based factors relative to dispersal traits in structuring temperate forest understories. *J. Veg. Sci.* 31 (1), 75–83. <https://doi.org/10.1111/jvs.v31.110.1111/jvs.12824>.
- Tilman, D., 1990. Constraints and Tradeoffs: Toward a Predictive Theory of Competition and Succession. *Oikos.* 58, 3–15. <https://doi.org/10.2307/3565355>.
- Toledo, V.M., Barrera-Bassols, N., 2008. *La Memoria Biocultural: la importancia ecológica de las sabidurías tradicionales*, first ed. Icaria editorial, Spain.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Yli-Halla, M., 2003. Dispersal, environment, and Floristic Variation of Western Amazonian forests. *Science* 299, 241–244. <https://doi.org/10.1126/science.1078037>.
- van Breugel, M., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., 2007. Species Dynamics During Early Secondary Forest Succession: Recruitment, Mortality and Species Turnover. *Biotropica* 39 (5), 610–619. <https://doi.org/10.1111/btp.2007.39.issue-510.1111/j.1744-7429.2007.00316.x>.
- van Breugel, M., Craven, D., Lai, H.R., Baillon, M., Turner, B.L., Hall, J.S., Chang, C., 2019. Soil nutrients and dispersal limitation shape compositional variation in secondary tropical forests across multiple scales. *J. Ecol.* 107 (2), 566–581. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13126>.
- Velázquez, E., Wiegand, T., 2020. Competition for light and persistence of rare light-demanding species within tree-fall gaps in a moist tropical forest. *Ecology* 101 (7). <https://doi.org/10.1002/ecy.v101.710.1002/ecy.3034>.
- Wangpakattanawong, P., Kavinchan, N., Vaidhayakarn, C., Schmidt-Vogt, D., Elliott, S., 2010. Fallow to forest: Applying indigenous and scientific knowledge of swidden cultivation to tropical forest restoration. *For. Ecol. Manage.* 260 (8), 1399–1406. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.042>.
- Weng, C., Bush, M.B., Chepstow-Lusty, A.J., 2004. Holocene changes of Andean alder (*Alnus acuminata*) in highland Ecuador and Peru. *J. Quat. Sci.* 19 (7), 685–691. <https://doi.org/10.1002/jqs.882>.
- Wijnholds, A.E., Young, D.R., 2000. Interdependence of *Myrica cerifera* seedlings and the nodule forming actinomycete, *Frankia*, in a coastal environment. *J. Coast. Res.* 16, 139–144.

CAPÍTULO IV

CONCLUSIONES GENERALES

El sistema de cultivo milpa tradicional se ha desarrollado durante siglos en los bosques templado-húmedos del sur de México y ha generado un mosaico de barbechos de diferentes edades en el paisaje. Esclarecer los procesos que ocurren en etapas posteriores al cultivo de la milpa, son útiles para entender la persistencia de la biodiversidad en dichos contextos. En las cuencas estudiadas encontramos que alrededor de dos décadas después al cultivo de la milpa, ya se formaron bosques jóvenes. Están dominados por especies tolerantes a la luz como pinos y/o alisos, su colonización parecer ser asincrónica posiblemente por las oportunidades limitadas de establecerse exitosamente. La densidad, cobertura y el DAP aparentemente alcanzan su nivel de saturación, ya que muestran poca variación en las etapas posteriores. La riqueza de especies solo aumentó a medida que la sucesión avanza en la cuenca de mayor humedad, probablemente debido a una mayor heterogeneidad en las condiciones ambientales que permite más oportunidades de establecimiento de distintas especies. Los cambios que observamos en las siguientes etapas sucesionales son principalmente en la composición y dominancia de especies, donde la luz parece ser un factor determinante. En los bosques entre 50 y 60 años las especies tolerantes a la sombra se vuelven dominantes y eventualmente reemplazarán a las especies tolerantes a la luz que mueran. Los barbechos estudiados son reservorios de diversidad de plantas, resilientes y heterogéneos a escala temporal y ambiental, estas características permiten una rápida recuperación de la vegetación en caso de disturbios locales. Esta investigación también contribuyó a probar el método de teledetección para estudiar la estructura de la vegetación, a través de imágenes tomadas con un dron. Se requiere más investigación para conocer la importancia relativa de los factores que impulsan la sucesión y para estimar el

almacenamiento de carbono en etapas sucesionales intermedias en estos bosques. La milpa tradicional parece ser una estrategia sostenible de manejo de la tierra que genera un balance entre producción agrícola, restauración alternativa de la vegetación y conservación de biodiversidad y, que proporciona múltiples beneficios sociales y ecológicos a escala de paisaje, por lo tanto, merece mayor atención.

