

00377



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS  
BIOLOGICAS  
Instituto de Ecología

**Recolonización de potreros abandonados.  
Un caso de estudio de restauración en la selva  
de Los Tuxtlas, Veracruz.**

## T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLOGICAS  
(RESTAURACION ECOLOGICA)**

PRESENTA:  
**PAULA MELI**

DIRECTOR DE TESIS: **DR. RODOLFO DIRZO**

MEXICO, D. F.

FEBRERO, 2004



COORDINACIÓN



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA

Administración de la Universidad  
de la Habana, 1960  
Calle de la Universidad, 100  
Calle de la Universidad, 100





UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

## POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

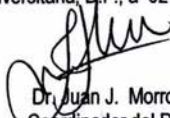
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 29 de enero de 2004, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno(a) Meli Paula, con número de cuenta 501459743, con la tesis titulada: "Recolonización de Potreros abandonados. Un caso de estudio de restauración en la selva de los Tuxtlas, Veracruz.", bajo la dirección del(a) Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez.

Presidente: M. en C. Julia Carabias Lillo  
Vocal: Dr. Francisco Javier Alvarez Sánchez  
Secretario: Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez  
Suplente: Dr. Hans Martin Ricker Reymann  
Suplente: Dr. Julio Campo Alves

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 02 de febrero de 2004

  
Dr. Juan J. Morrone Lupi  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Paula Meli

FECHA: 12/02/04

FIRMA: 

p.a. Luis Octavio Sánchez Lieja.



El presente trabajo fue financiado con el apoyo de la Fundación Packard y del Presupuesto Operativo del Instituto de Ecología de la UNAM.

La Red Latinoamericana de Botánica y la Fundación de Packard colaboraron a través del otorgamiento de una beca de Maestría.

En la realización del proyecto participaron el Dr. Rodolfo Dirzo, el Dr. Martin Ricker y la M. en C. Julia Carabias Lillo.

Quiero dedicar este trabajo a mi familia. Les agradezco profundamente, con todo el corazón, el haberme apoyado *siempre* a seguir mi camino. Sin mis padres, mi hermana, y mi sobrina, no hubiera llegado a lo que ahora soy.

Me difundí, no hay duda,  
me cambié de existencias,  
cambié de piel, de lámpara, de odios,  
tuve que hacerlo  
no por ley ni capricho,  
sino que por cadena,  
me encadenó cada nuevo camino,  
le tomé gusto a tierra a toda tierra.

*Pablo Neruda (1962)*

## **AGRADECIMIENTOS**

En primer lugar quiero agradecer a Rodolfo Dirzo, quien me brindó la oportunidad de crecer como científico y como persona, y de trabajar y enamorarme de la selva húmeda. Gracias, por todo.

Debo agradecer a la Red Latinoamericana de Botánica y la Fundación Packard por el apoyo que me brindaron para realizar esta tesis. En particular a la Fundación y al Presupuesto Operativo del Instituto de Ecología de la UNAM por financiar el proyecto.

Agradezco personalmente a Julia Carabias y a Martin Ricker por acompañarme en todo el proceso de desarrollo de la tesis. También al Dr. Julio Campo, y al Dr. Javier Alvarez, por sus consejos y recomendaciones.

Al mismo tiempo, quiero dar las gracias a muchas personas que colaboraron conmigo en la realización de este proyecto. A Enrique Solís y Julio Campo por los análisis de suelo y sus consejos. Al Dr. Víctor Barradas, la Dra. Alma Orozco, y el Dr. Alejandro Alvarez por el préstamo de equipo. A Alvaro Campos, por su ayuda en la determinación de especies y otras tediosas tareas. También a todo el personal de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas y al señor Pablo Tepox de Balzapote. A la gente del LIPA en particular, y del Instituto de Ecología en general: Eli, Raúl, Gume, Luis, Laura Z., Valentina, Adriana, Jessica, Sergio, Armando, Néstor, Octavio, César D., Betsabé, Laura E., Fernando, Pablo, Lucero, Lalo, Poncho, Gabriel, Verónica, y César A..

Agradezco también a todas aquellas personas que me han acompañado tanto en México como a la distancia, y me dieron su apoyo moral y afectivo sin esperar nada a cambio:

A Eli, por ser una amiga y confidente en todo momento.

A Octavio: tu cariño irradia vida, y me regala paz.

A Armando, por tu apoyo en las salidas de campo, las visitas a Cuernavaca, y todas las largas charlas que compartimos sobre la vida.

A Raúl y a Gume, por ser grandes amigos. Raúl, además, junto a Néstor y Juan, por sus consejos y su paciencia con mis ignorancias.

A Luis, porque siempre me diste consejos sinceros y me enseñaste a México.

A mis compañeros de Maestría, por la compañía y el cariño que siempre me brindaron tan desinteresadamente. En especial a Alejandra, Diana, Osiris, Ofelia, Bernardo, Palmira y Víctor. También a Mélia, Karla, Perú y Rodrigo, por hacer que estos dos años y medio de trabajo en este país hayan sido inolvidables.

Ana, Grichi, Néstor, Vane y Pablo, Mariel, Vanina, Gisela, Norma, Ceci, Nando, Damond, Lizi, Luisa, Román, Andriuska, Willy, Sarita, Claudia, todos ustedes me acompañan, ahora y siempre.

Por último, quiero agradecer particularmente a Vicente Arriaga, Georgina García y Carolina Espinosa, por todo su apoyo, siempre incondicional.

Y a muchos otras personas que no nombré, pero están aquí, en mi corazón, y que aunque no hayan estado tan presentes en este tiempo, me apoyaron siempre para que yo continuara mi camino.

Gracias.

## RESUMEN

La selva de Los Tuxtlas se encuentra altamente amenazada por la deforestación y otras actividades antrópicas degradativas que han determinado su transformación en un paisaje fragmentado, con gran cantidad de pastizales ganaderos. Para su conservación hacia el futuro se hace necesario considerar su posible restauración.

En el presente trabajo estudié el establecimiento potencial de seis especies leñosas nativas en un potrero de Los Tuxtlas como posible estrategia de restauración. Seleccioné a *Bursera simaruba*, *Gliricidia sepium*, *Cecropia obtusifolia*, *Erythrina folkersii*, *Hampea nutricia* y *Omphalea oleifera*, las dos primeras sembradas a partir de estaca y las cuatro últimas a partir de semilla. Sembré las plantas en parcelas monoespecíficas y mixtas dentro de un lote del cual se excluyó el ganado previo al trasplante, y removí la biomasa aérea de los pastos de la mitad de cada parcela. A lo largo de un año evalué: 1) la supervivencia por especie y tipo de propagación en función de la presencia/ausencia de los pastos, 2) el crecimiento de cada especie y tipo de propagación, en función de la presencia/ausencia de pastos, 3) los posibles efectos de la riqueza de especies sobre la supervivencia y el crecimiento, 4) los cambios en las condiciones microclimáticas (a nivel del suelo) en función de la presencia del pasto y de la presencia de las leñosas, y 5) los cambios en la composición y estructura de la comunidad vegetal a partir de la exclusión del ganado.

La supervivencia resultó variable entre tipos de propagación. Las especies de semilla sobrevivieron un 64-88% independientemente de la presencia/ausencia de los pastos; las propagadas por estaca sobrevivieron entre el 2 y el 19% y fueron afectadas negativamente por la presencia de los pastos. El crecimiento fue evaluado únicamente para las especies sembradas por semilla, las cuales mostraron un comportamiento variable frente a la presencia/ausencia de los pastos. *E. folkersii* fue en todo momento independiente de éstos últimos; *C. obtusifolia* y *O. oleifera* tendieron a desarrollar mayor altura, diámetro, y área foliar total en su presencia, mientras que *H. nutricia* creció más en altura y desarrolló un área foliar mayor, pero en detrimento del desarrollo en diámetro. La presencia de los pastos se asoció con un aumento en la humedad relativa (7%) y una

disminución en la insolación a nivel del suelo, mientras que la temperatura permaneció constante. La presencia de las leñosas determinó una disminución variable de la insolación con respecto a cielo abierto. Sólo *H. nutricia* (12%) y *E. folkersii* (29%) permiten una incidencia lumínica comparable a la producida por los pastos (11%). La riqueza de especies no estuvo asociada a variaciones en la supervivencia o el crecimiento de las especies ni de los tipos de propagación. Luego de dieciséis meses de exclusión del ganado observé un aumento del 61% en la riqueza total de especies (21 vs. 13). Aunque la dominancia de algunas especies de pastos determinó una equitatividad comparable a la del potrero activo, la diversidad específica bajo exclusión aumentó significativamente en un 23%. Al mismo tiempo, observé una mayor estratificación vertical del sistema y mayor número de familias presentes (10 vs. 7). Los resultados obtenidos permiten concluir que el establecimiento de un primer dosel es ecológicamente factible en los potreros de Los Tuxtlas. En estas especies, la presencia de los pastos parece no ser limitante en el proceso de establecimiento de estas especies.

Considerando las características climáticas y edáficas de la zona, la extrapolación de estos resultados hacia otros potreros estaría únicamente limitada por las condiciones de los suelos, que suelen presentar carencia de fósforo. Para una implementación a mayor escala es necesario abordar el problema de la restauración de la cubierta vegetal desde una perspectiva del paisaje, que incluya la variabilidad de componentes presentes en Los Tuxtlas (fragmentos de selva, bordes, cercas vivas, árboles remanentes, islas de restauración, entre otros) en una visión que integre las dimensiones espacial y temporal del sistema.

## ÍNDICE

	Pág.
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	1
<b>ANTECEDENTES</b>	
La restauración ecológica en bosques tropicales	
1. Los factores limitantes en el regeneración de la selva .....	7
2. Situación actual de la restauración en bosques tropicales: una revisión .....	12
3. Algunas propuestas para superar los obstáculos .....	22
<b>HIPÓTESIS Y OBJETIVOS</b> .....	29
<b>LA REGIÓN DE LOS TUXTLAS</b>	
1. Ubicación y características .....	31
2. El proceso de deterioro .....	34
3. La situación actual .....	38
<b>MÉTODOS</b>	
1. Sistema de estudio .....	41
2. Elección del terreno .....	43
3. Colecta de plantas y preparación de estacas .....	43
4. Trasplante y diseño experimental .....	44
5. Análisis estadístico .....	51
<b>RESULTADOS</b>	
1. El efecto de la presencia/ausencia de pastos sobre la supervivencia de las especies y los tipos de propagación .....	57
2. El efecto de la presencia/ausencia de pastos sobre el crecimiento de las especies y tipos de propagación .....	67
2.1 Condición final de las especies .....	67
2.2 Efectos de la presencia/ausencia de pastos sobre el crecimiento general .....	75
2.3 Efectos de la presencia/ausencia de pastos sobre el crecimiento a lo largo del tiempo .....	79
3. Cambios en las condiciones microambientales en función de la presencia/ausencia de pastos y de la siembra de leñosas .....	84
3.1 La presencia de pastos .....	84
3.2 La siembra de leñosas .....	84
4. Efectos de la riqueza de especies y de la presencia/ausencia de pastos sobre la supervivencia y el crecimiento de las especies .....	88



## ÍNDICE (CONTINUACIÓN)

4.1 Supervivencia y presencia/ausencia de pastos .....	88
4.2 Crecimiento y presencia/ausencia de pastos .....	91
5. Cambios en la composición florística y estructura de la comunidad vegetal en función de la exclusión del ganado .....	98
5.1 A los 7 meses .....	98
5.2 A los 16 meses .....	104
<b>DISCUSIÓN</b>	
1. Los efectos de la presencia/ausencia de pastos sobre la supervivencia de las especies y los tipos de propagación .....	112
2. Los efectos de la presencia/ausencia de pastos sobre el crecimiento de las especies y los tipos de propagación .....	118
3 Los cambios en las condiciones microambientales .....	126
4. Efectos de la riqueza de especies sobre el establecimiento y su interacción con la presencia/ausencia de pastos .....	131
5. Los cambios en la comunidad vegetal a partir de la exclusión del ganado .....	133
<b>SÍNTESIS Y RECOMENDACIONES</b>	
La restauración ecológica de Los Tuxtlas .....	136
<b>BIBLIOGRAFÍA CITADA</b> .....	141
<b>APÉNDICE</b> .....	157

## **INTRODUCCIÓN**

### **Las selvas tropicales húmedas**

Las selvas tropicales húmedas son muy antiguas, diversas y ecológicamente complejas (Whitmore 1997). Estas selvas presentan una riqueza de especies excepcionalmente elevada, y superior de la que se esperaría en función de su área geográfica global (Dirzo 2001; Erwin 1991); aunque apenas ocupan aproximadamente el 7% de la superficie terrestre, se estima que contienen entre la mitad y las tres cuartas partes del total de especies del planeta (Whitmore 1991; Goldsmith 1998). Además brindan servicios ambientales como la captación de agua, el mantenimiento del suelo, la fijación de CO<sub>2</sub>, y la regulación del clima (Dirzo 2001).

A pesar de los valores mencionados, estos ecosistemas se encuentran altamente amenazados, debido a su conversión en potreros ganaderos u otros sistemas antropizados. Además, en los casos en los que no han sido completamente transformados, su alteración por actividades extractivas en muchas zonas es considerable (Dirzo 2001). Los procesos degradativos se originan a partir una compleja interacción de factores ecológicos y socioculturales (Bainbridge 1990) como el crecimiento poblacional, las necesidades alimentarias, los patrones de uso de los recursos, y los conflictos relacionados con el manejo de estos últimos.

La atención creciente que han recibido las selvas húmedas se ha debido principalmente a las diversas implicaciones ecológicas y sociales de la deforestación (Brown y Lugo 1994). La deforestación, definida como la pérdida de la cobertura vegetal original y los recursos que ésta contiene, implica además una serie de efectos negativos indirectos para la naturaleza a distintas escalas de análisis, desde la erosión genética y pérdida de poblaciones o especies (Saunders et al. 1991; Whitmore y Sayer 1992; Brooks et al. 2002), hasta la alteración del régimen hidrológico, el balance de agua atmosférica, o los patrones climáticos (Houghton 1991; Lugo 1992; Whitmore y Sayer 1992; Whitmore 1993, 1997). Al mismo tiempo, estos efectos se encuentran asociados a otro proceso paralelo a la deforestación: la fragmentación (Meffe y Carroll 1994). Esto es, la ruptura del

hábitat en parches de vegetación natural rodeados de comunidades antropogénicas (Saunders et al. 1991; Murcia 1995), que ocasiona la pérdida de la biodiversidad, ya sea en términos de la reducción de variabilidad genética, extinción de poblaciones y hasta de especies (Saunders et al. 1991; Whitmore y Sayer 1992; Brooks et al. 2002).

Aproximadamente el 50% de la superficie de los bosques tropicales húmedos ( $4 \times 10^6$  km<sup>2</sup>; Whitmore 1998) se encuentra en el neotrópico (Archibold 1995; Whitmore 1998; Osborne 2000), distribuido en tres sectores con diferente estructura y composición específica. El primer sector, de mayor extensión, corresponde a las cuencas del Amazonas y Orinoco. Otro sector importante se extiende a lo largo de las faldas de los Andes de Ecuador y Colombia hacia Centroamérica y algunas islas del Caribe, hasta el estado de Veracruz en México. Un tercer sector, ya muy fragmentado, se ubica en la costa Atlántica de Brasil (Whitmore 1998; Osborne 2000). En segundo lugar en extensión se encuentra la zona sudeste de Asia ( $2.5 \times 10^6$  km<sup>2</sup>; Whitmore 1998), que incluye el archipiélago Malayo, Indonesia, Indochina, noreste de Australia (Queensland), Sri Lanka, Cambodia, y Vietnam (Whitmore 1998; Osborne 2000). Por último, las encontramos en el continente Africano ( $1.8 \times 10^6$  km<sup>2</sup>; Whitmore 1998), concentradas en la cuenca del río Congo (norte de Zaire) y la costa este de Madagascar.

En México, las selvas húmedas se encuentran en los estados de Chiapas, Oaxaca, Veracruz, Quintana Roo y Campeche. Se asientan sobre suelos moderadamente profundos, y donde las lluvias son continuas de 9 a 12 meses del año, con temperaturas medias anuales mayores a 22°C (Challenger 1998). Estos ecosistemas, además de que mantienen una importante proporción de la riqueza total de especies del país (Challenger 1998), albergan a 23 grupos étnicos, que constituyen una población de 1.6 millones de personas (Toledo 1996).

Las selvas húmedas de México han sido manejadas desde tiempos precolombinos. Por ejemplo, se ha propuesto que la subsistencia de los grupos mayas se basaba en la agricultura de roza, tumba y quema (Challenger 1998). Sin embargo, su grado de conservación comienza a alterarse profundamente a partir de la década de los 40's, época en que la ganadería entró en un

fuerte proceso de crecimiento debido a la conjunción de múltiples factores, incluyendo éstos la densidad poblacional, los desplazamientos migratorios dentro del país y la existencia de políticas de estado encaminadas al aumento de la producción (Toledo et al. 1991, pp. 26). Hacia la década de los 70's, el Plan Nacional Ganadero, en su intento de mejorar los forrajes y la calidad de la carne (Challenger 1998) marca el inicio de una etapa de crecimiento desmedido, que ocasiona en primer lugar, la eliminación de grandes extensiones de vegetación natural, principalmente de las selvas del trópico húmedo. En segundo lugar, provoca un fuerte cambio en el uso del suelo, en particular, de la conversión de tierras agrícolas hacia actividades pecuarias (Barrera Bassols et al. 1993). La crisis económica de los 80's agravó esta situación debido a que afectó el poder adquisitivo de la población y, por ende, disminuyó la demanda de productos de origen animal. Esto desencadenó un proceso de descapitalización de la ganadería, aunque no se reflejó en la reducción de la superficie ocupada para tal actividad (Carabias et al. 1994).

La ganadería ha tenido un impacto negativo muy intenso sobre los sistemas naturales mexicanos debido a la deforestación, la erosión, cambios en los ciclos hidrológicos, pérdida de la biodiversidad y el empobrecimiento del suelo (Carabias et al. 1994).

A estos procesos de degradación y/o eliminación de la vegetación no escapa la selva de Los Tuxtlas (Veracruz), una de las más importantes en el país debido a su situación geográfica y sus características ecológicas. Ésta representa la porción más septentrional de este tipo de ecosistema en el continente (Dirzo y Miranda 1990); además, posee una gran riqueza biológica y representa un gran potencial como patrimonio científico-cultural (Dirzo 1991). Sin embargo, su extensión se ha visto reducida considerablemente debido a la deforestación, ésta última principalmente motivada para abrir tierras a las actividades agrícolas y ganaderas (Dirzo y García 1992).

En la región de Los Tuxtlas los potreros presentan una vida media relativamente larga, en promedio mayor a 20 años, pero su productividad puede ser muy variable dependiendo del tipo de manejo que éstos reciban (Guevara et al. 1997). En casos de abandono de potreros se ha observado el desarrollo de sucesión secundaria, con la consecuente formación de los llamados

*acahuales*, manchones de vegetación secundaria abandonados o en periodo de descanso de distinto desarrollo sucesional (Guevara et al. 1997). Sin embargo, el proceso de regeneración es mucho más lento que el observado en la dinámica natural, y depende en gran parte de la distancia a los fragmentos remanentes de bosque, lo que limita su potencial de regeneración en espacio y tiempo.

En función de todos los factores anteriormente mencionados, se plantean, como necesarias, actividades de restauración o recuperación de este ecosistema. Tales actividades, sin embargo, dependen del contar con un conocimiento básico del potencial de regeneración a partir del banco de especies nativas presentes en la selva de la zona. La restauración ecológica podría resultar una aproximación útil en este caso, ya que es capaz de favorecer el potencial de recuperación del ecosistema.

### **La restauración ecológica**

La restauración, al igual que la rehabilitación y la recuperación, es uno de los aspectos asociados a la reparación de los sistemas naturales, como estrategia de manejo que busca revertir los efectos degradativos de ciertas actividades antrópicas (p.ej. contaminación, erosión, o agotamiento de recursos). Al mismo tiempo, constituye una oportunidad práctica de poner a prueba nuestro entendimiento sobre el desarrollo y funcionamiento del ecosistema (Bradshaw 1987) y de las especies que lo conforman (Bradshaw 1993), dándonos la oportunidad de evaluar la investigación ecológica (Jordan et al. 1987). La restauración además, desde su perspectiva técnica, provee herramientas útiles para encarar varios problemas de conservación, tales como los efectos de borde y fragmentación, la generación de bancos genéticos *ex-situ*, la conservación integrada y el desarrollo sustentable (Young 2000).

Bradshaw (1987) propone que los principios de la restauración de ecosistemas son los mismos que los de la sucesión ecológica. Bajo este supuesto, para analizar el potencial de restauración de una selva, es necesario remitirnos a su dinámica intrínseca. Sin embargo, puede ser

casi imposible comparar a nivel ecológico un sitio natural con otro antropizado; las propiedades físicas y bióticas de éste último son fuertemente dependientes de las interacciones entre factores específicos del sitio y del uso de la tierra (tipo de tiempo de uso, nivel de degradación, etc.). Por lo mismo, se hace muy difícil predecir trayectorias sucesionales en este tipo de sistemas (Parrotta 1992, 1995; Parrotta y Knowles 1999; Guariguata y Ostertag 2001). Debido a esto, el contexto teórico de la restauración debería basarse en la ecología básica, es decir, un proyecto de restauración debería iniciar con el estudio de la dinámica del ecosistema en cuestión y de los factores que la alteran y degradan. En el caso de la selva de Los Tuxtlas, la gran cantidad de información precedente que existe acerca de su dinámica natural permitiría abordar un estudio de restauración en una etapa posterior, como por ejemplo en el estudio del proceso de establecimiento de especies leñosas en los sitios degradados o alterados (como los potreros ganaderos). Los resultados ayudarían al restablecimiento en éstos de la cobertura vegetal natural y favorecerían el proceso de sucesión secundaria.

En el presente trabajo estudio algunos factores ecológicos de la primeras etapas del establecimiento de leñosas en potreros ganaderos, como una primera herramienta de restauración de esta selva húmeda mexicana. El propósito final es generar los primeros lineamientos de una subsecuente propuesta de manejo para recuperar los potreros de la región.

## **ANTECEDENTES**

### **La restauración ecológica en los bosques tropicales terrestres**

#### **1. Los factores limitantes en la regeneración de la selva**

La estructura vegetal de la selva no conforma una matriz homogénea, sino que consiste en un mosaico de parches en diferente estado de regeneración que presentan una composición específica particular (Martínez-Ramos 1994; Challenger 1998). La formación de estos parches se da por perturbaciones naturales, debido a la caída de árboles y ramas del dosel o, a mayor escala, por derrumbes del terreno o perturbaciones similares.

La regeneración de la selva se activa por el cambio en las condiciones ambientales (intensidad y calidad de luz que llega a la superficie, humedad y temperatura a nivel del suelo, etc.) y depende de los atributos de la comunidad (diversidad de las especies que la componen) y de las características de historia de vida de las plantas de la misma. La dinámica de formación de claros y de regeneración es un componente fundamental en la renovación del dosel (Martínez-Ramos 1994).

En lo referente a la colonización de nuevos parches, la composición florística circundante, así como los mecanismos de dispersión en espacio y tiempo, pueden determinar la llegada de nuevos propágulos a los claros. En este sentido, es necesario analizar la importancia relativa tanto de la lluvia como del banco de semillas. Se ha propuesto que la diversidad en la composición de los parches, y la colonización micorrícica además, tienen que ver con la variación en determinadas características ecológicas que presentan las especies, como el tipo de dispersión y la plasticidad fisiológica (Popma y Bongers 1991), o fenotípica en general, frente a las condiciones ambientales (Brokaw 1985, 1987; Soto-Castro 1992; Ashton 1995), de acuerdo a sus requerimientos de nutrientes del suelo y los niveles de luz (Gómez-Pompa y Del-Amo 1985). Estas variables determinan patrones de colonización de acuerdo, entre otras cosas, al tamaño del parche (Martínez-Ramos 1985; Martínez-Ramos et al. 1988; Challenger 1998). En este sentido, podríamos considerar un campo de pastura como un gran parche potencialmente recolonizable por plantas



que constituyen las primeras etapas de la sucesión. Sin embargo, se ha observado que esta última es mucho más lenta en terrenos abandonados utilizados para pasturas u otros tipos de uso agronómico (Uhl et al. 1988; Nepstad et al. 1990, 1991) que en claros naturales u otras perturbaciones de menor escala, debido a la acción de diferentes factores que limitan el proceso de regeneración del bosque (p. ej. Holl 1999; Holl et al. 2000).

Los factores limitantes para el establecimiento de especies arbóreas en pastizales se pueden enumerar de acuerdo a las etapas de la regeneración natural, y la importancia relativa de cada uno es altamente variable con el clima, el tipo de suelo, la vegetación existente en los alrededores, y la historia y tipo de manejo de la tierra (Holl 1999; Holl et al. 2000). No obstante, se pueden identificar una serie de factores que actúan a nivel general. Esto se ilustra en detalle en la Figura 1.

El primer factor limitante en la regeneración secundaria es la dispersión de semillas hacia los campos de pastura (Fig. 1a). Tal lluvia de semillas está determinada por el tipo y grado de cobertura de la vegetación circundante. Consecuentemente, se observa que la densidad de semillas en el pastizal puede disminuir entre un 10 y 300% con respecto al bosque remanente (Aide y Cavellier 1994; Holl 1999; Holl et al. 2000; Widjeven et al. 2000; Zimmerman et al. 2000; Cubiña y Aide 2001), y generalmente lo hace conforme aumenta la distancia a los fragmentos o bordes de la selva (Aide y Cavellier 1994; Zimmerman et al. 2000; Cubiña y Aide 2001; pero ver también Holl 1999). En otros casos, se encuentra una densidad mayor, pero esto es el resultado de la alta productividad por parte de las pasturas, y se corresponde con una fuerte modificación en las abundancias relativas de las especies, en particular, de la relación herbáceas/leñosas (Widjeven et al. 2000).

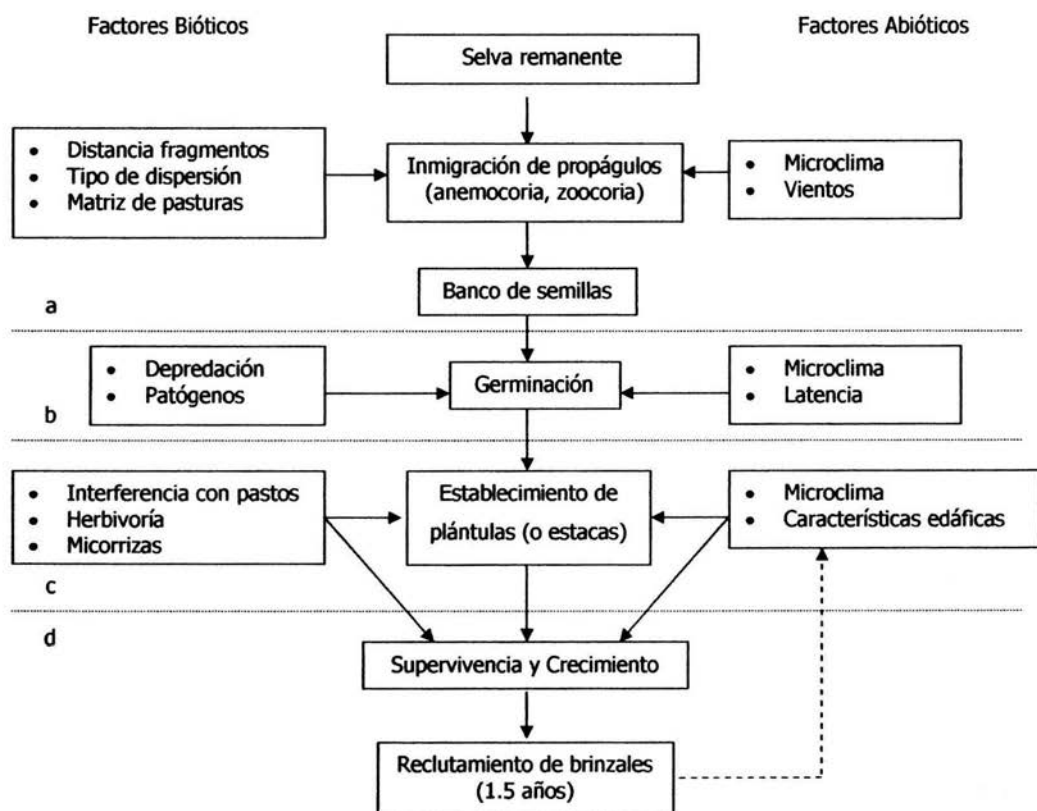


Fig. 1. Factores limitantes que actúan sobre las distintas etapas de la regeneración secundaria del bosque en sitios antropizados, en particular sobre a) la inmigración de propágulos, b) la germinación, c) el establecimiento de plántulas y d) el reclutamiento de brinzales.

Por otro lado, afectándose o no el número total de semillas, puede alterarse la composición específica de la lluvia, y de acuerdo a los síndromes de dispersión, estar esta última sesgada hacia determinadas especies que no representan la riqueza y diversidad del bosque (Uhl 1987; Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1990; Holl y Lulow 1997; Holl 1999; Wijdeven et al. 2000; Zimmerman et al. 2000; Cubiña y Aide 2001). En los casos donde el banco de semillas no es fuertemente afectado, la limitación del establecimiento estaría dada por factores posteriores en el proceso, por ejemplo la depredación post dispersión (Uhl et al. 1987; Nepstad et al. 1990, 1991, 1996; Aide y Cavellier 1994; Holl y Lulow 1997) o la germinación (Fig. 1b).

La inmigración de propágulos puede no ser exitosa debido a la presencia de una matriz de pastos que, siendo demasiado densa, actúa como barrera física impidiendo a las semillas llegar al suelo e incorporarse al banco. Esto puede tener efectos importantes en la posible existencia de un banco de propágulos (p. ej. semillas) que, vía latencia, permanecen viables, con potencial de incorporarse a la comunidad, como una suerte de "memoria" del contingente florístico más o menos permanente (dependiendo de la latencia y longevidad de las semillas).

Una vez que las semillas llegan al banco, su viabilidad dependerá en primer lugar de las condiciones edáficas (porosidad y aireación, disponibilidad de nutrientes, etc.), las que a su vez estarán determinadas por la cobertura vegetal. La presencia de depredadores postdispersión y/o patógenos también puede disminuir la supervivencia (Nepstad et al. 1990, 1991, 1996; Holl et al. 2000), y afectar además la composición, ya que la depredación puede ser específica (Holl y Lulow 1997). El efecto de los pastos sobre la germinación puede ser favorable, ya que éstos reducen la temperatura absoluta del suelo y su variación diaria, evitando la desecación (Aide y Cavellier 1994; González Montagut 1996; Holl 1999), de tal manera que la tasa de germinación puede llegar a ser comparable a la del bosque (Holl et al. 2000). Sin embargo, en otros casos estos efectos pueden variar de acuerdo a la especie en cuestión (Zimmerman et al. 2000), o bien ser negativos, debido a la disminución en la cantidad de luz que llega al suelo (Guariguata et al. 1995).

Distintos factores actúan sobre el establecimiento, supervivencia y crecimiento de las

plántulas emergentes (Fig. 1c). Por ejemplo, algunos estudios postulan que el tamaño de la semilla está fuertemente asociado a la capacidad de germinar, crecer y establecerse (Nepstad et al. 1990; Khurana y Singh 2001).

Las características edáficas pueden resultar determinantes donde el nivel de degradación es tal que el suelo no contiene las mínimas condiciones para la supervivencia de las plántulas (Aide y Cavelier 1994). En otros casos el crecimiento es comparable al registrado en bosques, por lo que no se lo considera un factor limitante para la regeneración (Holl 1999).

Tanto las características edáficas como las microclimáticas suelen estar asociadas a la presencia de los pastos. Estos últimos pueden disminuir la disponibilidad de nutrientes (Busbacher et al. 1988; Uhl y Jordan 1984; Uhl et al. 1988; Nepstad et al. 1990; Reiners et al. 1994), la humedad del suelo, y la disponibilidad de luz (Ashton et al. 1998). Al mismo tiempo, pueden funcionar como buenos proveedores de propágulos de micorrizas; en Los Tuxtlas, por ejemplo, se ha observado mayor cantidad de esporas micorrícicas en las pasturas que en el bosque (Guadarrama y Álvarez-Sánchez 1999).

Los resultados de la presencia de los pastos pueden ser variables de acuerdo a la especie (Zimmerman et al. 2000). Por ejemplo, Peterson y Haines (2000) encontraron que la colonización (abundancia) de leñosas fue drásticamente incrementada por la remoción de pastos y mantillo. Posada y colaboradores (2000) registraron un incremento del 70% en el establecimiento y mayor área basal de los individuos en sitios donde las pasturas son removidas. Holl y colaboradores (2000) observaron un aumento del 90% en la cobertura de latifoliadas, y del 37% en la riqueza de especies luego de la remoción de pastos; al mismo tiempo, 3 de 4 especies trasplantadas a sitios de alta y baja cobertura de pasturas sobrevivieron más en estos últimos.

Se ha detectado que la competencia con herbáceas también puede ser importante. En un bosque secundario de Amazonia, por ejemplo, la remoción total de la vegetación se asocia a un mayor crecimiento de tres especies de sucesión tardía (facilitación), pero no tiene efecto sobre una especie de sucesión media (tolerancia) (Ganade y Brown 2002). Sin embargo, en otros trabajos los

resultados muestran que el aclareo no necesariamente favorece la regeneración (Chapman et al. 2002) y hasta puede resultar negativo. Por ejemplo, Holl (1998) encontró un efecto significativo y positivo de la remoción de la biomasa aérea de los pastos sobre la altura y biomasa de *Calophyllum brasiliense*. Entre los pastos las plántulas crecieron un 30% más en altura y un 43% más en biomasa (raíces, tallos y hojas). Una explicación posible es su complementación en cuanto a la distribución de las raíces a distintas profundidades del suelo.

La herbivoría puede reducir drásticamente la supervivencia (Nepstad et al. 1990, 1991, 1996), sobre todo si además se combina con otros factores negativos como el estrés hídrico o edáfico (Holl y Quiros-Nietzen 1999). Los efectos pueden depender de la especie (Aide y Cavelier 1994; Zimmerman et al. 2000), y resultar no significativos cuando se analizan varias especies en conjunto (Zimmerman et al. 2000).

Janos (1996) ha sugerido que la ausencia de micorrizas en el suelo puede demorar la recuperación de áreas degradadas en los trópicos. Sin embargo, otros autores han registrado en pasturas una infección micorrízica comparable a las observadas en la selva (Fischer et al. 1994; Allen et al. 1998), y hasta mayor (Guadarrama y Álvarez-Sánchez 1999). El microclima y las características edáficas pueden ser determinantes en cuanto a los requerimientos de luz, agua y nutrientes de las plántulas (Fig. 1d), mientras que en bosques tropicales estacionales, la carencia de agua por determinado periodo de tiempo puede determinar la supervivencia (Nepstad et al. 1990, 1991; Khurana y Singh 2001).

Todos estos factores bióticos y abióticos, al influir en la supervivencia y crecimiento de las plántulas, determinan el potencial de reclutamiento de brinzales, y la consecuente recolonización de los parches.

## **2. Situación actual de la restauración de bosques tropicales: una revisión**

Una revisión de los trabajos sobre restauración realizados en bosques tropicales en los últimos veinte años de investigación, me permitió describir la situación actual de esta disciplina en este

ámbito, así como delinear algunas propuestas básicas para su acción futura.

Revisé 85 estudios en total, los cuales se distribuyen en trece países. Estos describen 25 sitios de estudio, que representan distintos tipos de vegetación. El 64% de los trabajos se enfoca al estudio de la selva alta perennifolia (selva húmeda); la selva alta subperennifolia representa un 14%, el bosque mesófilo un 13%, y los sistemas restantes menos del 7% del total (Fig. 2).

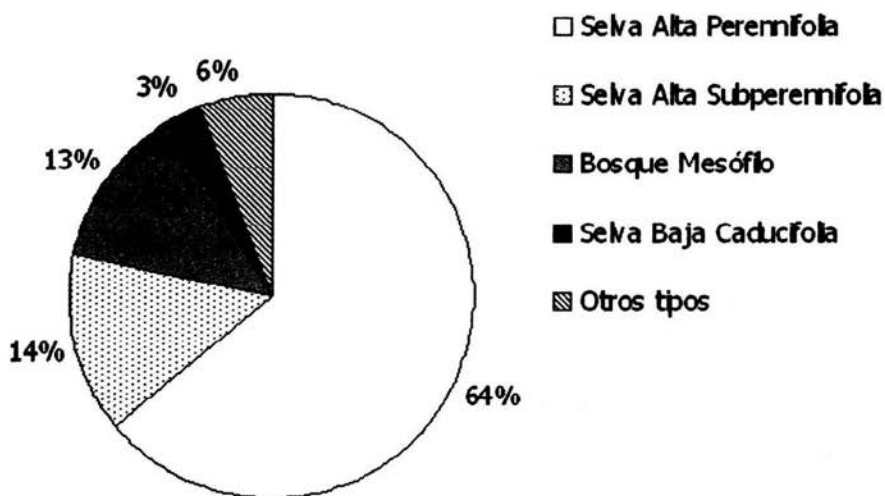


Fig. 2. Distribución porcentual de los trabajos que estudian la restauración ecológica en diferentes bosques tropicales terrestres. La clasificación de la vegetación corresponde a Rzedowski (1987).

La atención observada en los distintos ecosistemas en la literatura no responde a su representación geográfica, pero sí a su importancia biológica-ecológica (Tabla 1). La selva alta perennifolia se encuentra sobrerrepresentada en un 20%, mientras que existe una carencia de estudios en la selva alta subperennifolia y en la selva baja caducifolia, cuya representación en la literatura es la mitad y la cuarta parte, respectivamente, de lo que se podría esperar por su cobertura geográfica. Es destacable el caso de la selva baja: su extensión es comparable al bosque

mesófilo pero el porcentaje de trabajos que la estudian es casi cinco veces menor. Sin embargo, debemos tener en cuenta que la extensión geográfica de estos bosques se encuentra en constante cambio, y es difícil determinar la magnitud precisa de la deforestación, debido a la inconsistencia en su definición y en los tipos de bosque que se incluye en su análisis (Maser et al. 1997). Esto dificulta la comparación de las tasas de pérdida (Sayer y Whitmore 1991).

Tabla 1. Área estimada (millones de hectáreas) de bosques tropicales en 1990 y su representación en la literatura revisada. Los porcentajes (en paréntesis) no siempre suman 100 debido al redondeo en los números. Modificado a partir de Whitmore (1997).

	Todos los bosques tropicales	Selva seca	Selva perennifolia	Selva subperennifolia	Bosques mesófilos
<b>Asia</b>	527 (30)	155 (63)	86.6 (12)	251 (42)	35.2 (17)
<b>Africa</b>	311 (18)	45 (18)	178 (25)	42 (7)	46.5 (23)
<b>América</b>	918 (52)	48 (19)	451 (63)	298 (50)	122 (60)
<b>TOTAL</b>	<b>1.756</b>	<b>248 (14)</b>	<b>715 (41)</b>	<b>591 (34)</b>	<b>203 (11)</b>
<b>Representación en la literatura (%)</b>		<b>(3)</b>	<b>(64)</b>	<b>(14)</b>	<b>(13)</b>

Por otro lado, la situación política y económica es altamente variable entre los distintos países, lo cual podría determinar la distribución regional y política de los estudios. Si bien la mayoría de los ecosistemas tropicales existen en países en desarrollo -casi la mitad de los bosques se encuentra en el neotrópico, y junto a la porción africana contienen el 70% del total (Whitmore 1993)- se detectan algunas ausencias, como la del Amazonas Boliviano-Peruano, lo que podría deberse a una carencia de recursos para su estudio en esta región. Esto se evidencia con la existencia de un sesgo geográfico marcado (Fig. 3): el 27% de los trabajos se realiza en Costa Rica, y si sumamos los de Brasil (22%) obtenemos el 49%.



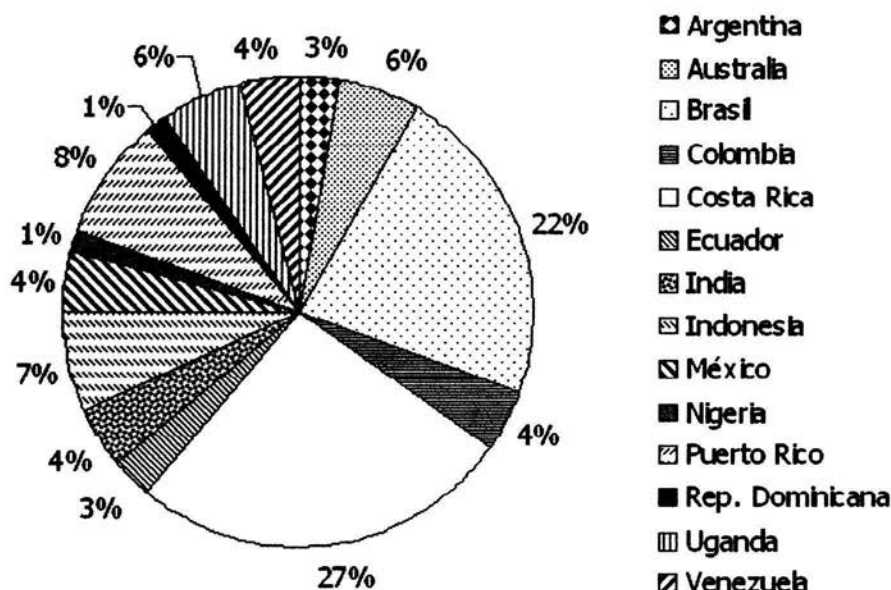


Fig. 3. Países de estudio de los trabajos sobre restauración ecológica conocidos en la literatura.

El 51% restante se distribuye entre un 8% en Puerto Rico, 7% en Indonesia, 6% en Australia y Uganda, y 4% o menos para el resto (India, Colombia, México, Venezuela, Ecuador, Argentina, Nigeria y República Dominicana). Como ya expresé, la distribución entre los países puede estar asociada con sus recursos humanos y económicos disponibles. Por ejemplo, los estudios en Costa Rica y Puerto Rico son realizados en estaciones biológicas pertenecientes o financiadas por instituciones estadounidenses, en muchos casos propietarias de los terrenos de estudio, lo cual facilita el proceso de investigación. Al mismo tiempo, no podemos olvidar los conflictos armados que sufren algunos de los países tropicales y que impiden el desarrollo normal de la investigación.

En términos de la duración de los estudios, se observa una tendencia a trabajar en plazos

de tiempo mediano a largos (Fig. 4). Los trabajos de más de 3 años alcanzan el 22% y estudian la regeneración natural o el establecimiento de nuevas especies (Parrotta 1993, 1995, 1999; Lamb et al. 1997; Parrotta et al. 1997; Parrotta y Knowles 1999; Montagnini 2000; Hummell 2000; Posada et al. 2000; Carnevale y Montagnini 2002), sea en sistemas naturales o bajo plantaciones comerciales.

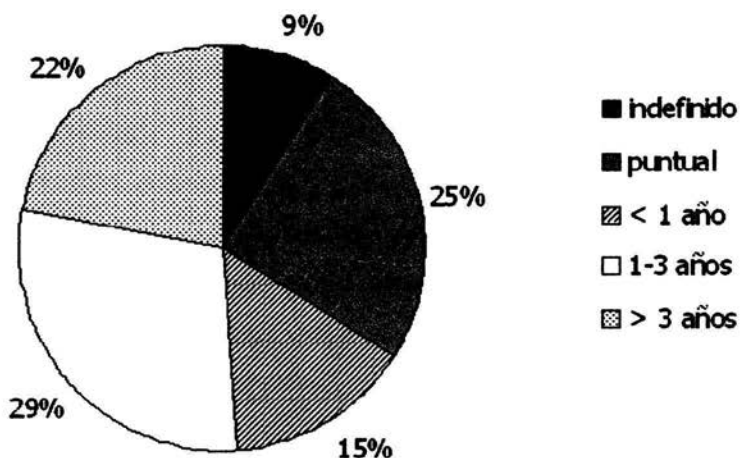


Fig. 4. Duración de los estudios de restauración en bosques tropicales.

Los que duran entre 1 y 3 años comprenden un 29% y en general se enfocan al estudio del crecimiento y supervivencia de plántulas (Uhl et al. 1982; Montagnini 1992; Gerhardt 1993; Parrotta 1993; Butterfield y Fischer 1994; Guariguata et al. 1995; Ashton et al. 1997, 1998; Lamb et al. 1997; Otsamo et al. 1997; Viana et al. 1997; Slocum 2001; Otsamo 2002), pero muy pocos (9%) a la competencia de éstas con pastos o plantas herbáceas (Gerhardt 1993; Sun et al. 1995; Aide y Cavellier 1994; Nepstad et al. 1996; Holl 1998; Holl et al. 2000; Zimmerman et al. 2000; Chapman et al. 2002), al fenómeno de herbivoría (3%) (Holl y Quiros-Nietzen 1999; Peterson y

Haines 2000) o a las condiciones edáficas (25%) (p. ej. Montagnini y Sancho 1990). Los trabajos de corta duración comprenden un 25% y describen una situación instantánea: en algunos casos se compara el establecimiento bajo distintos tipos de plantación o estados de sucesión (Kuusipalo et al. 1995; Chapman y Chapman 1996; Haggard et al. 1997; Murcia 1997; Powers et al. 1997; Otsamo 2000b; Zanne y Chapman 2001); en otros las condiciones edáficas (Montagnini et al. 1995; Rhoades et al. 1998) o microambientales en las que las plantas crecen (Slocum 2000). Algunos analizan la estructura de los sitios a restaurar o en regeneración, de acuerdo a variables como riqueza y/o composición de especies (Zahawi y Augspurger 1999; Rivera et al. 2000; Aide et al. 2000; Parrotta y Knowles 2001). Otros estudian la importancia de los dispersores de semillas en el proceso de reclutamiento (Guevara et al. 1992, 1994; Guevara y Laborde 1993). Estos trabajos no manipulan el sistema de estudio, más bien suelen ser los que brindan la información de base para posteriores experimentos. Los trabajos de menos de un año de duración (15%) analizan la lluvia y banco de semillas (Chapman y Chapman 1999; Slocum y Horwitz 2000; Widjeven et al. 2000; Zimmerman et al. 2000; Cubiña y Aide 2001), la germinación (Ashton et al. 1997a; Ganade y Brown 2002), la competencia (Sun et al. 1995) y sólo un trabajo analizó las tres variables en este período de tiempo (Aide y Cavelier 1994). Por último, un 9% no define claramente la duración del estudio en sus escritos, pero en algunos casos se trata de trabajos que describen varios experimentos simultáneamente, y éstos tienen diferentes longitudes de tiempo (Nepstad et al. 1990, 1991; Holl et al. 2000).

Existe una tendencia al estudio de pocos factores limitantes y la cantidad de trabajos realizados decrece conforme aumenta el número de factores incluidos (Fig. 5). Esto se relaciona con la duración de los estudios, ya que el análisis del proceso de restablecimiento requiere de un tiempo de seguimiento que pocos trabajos pueden completar.

Los trabajos que incluyen mayor número de factores son aquellos relacionados con la supervivencia de las plántulas, y las condiciones bióticas (p. ej. competencia) (Aide y Cavelier 1994; Zimmerman et al. 2000) o abióticas (p. ej. microclima, suelo) (Nepstad et al. 1996; Holl 1999;

Ganade y Brown 2002) en las que crecen.

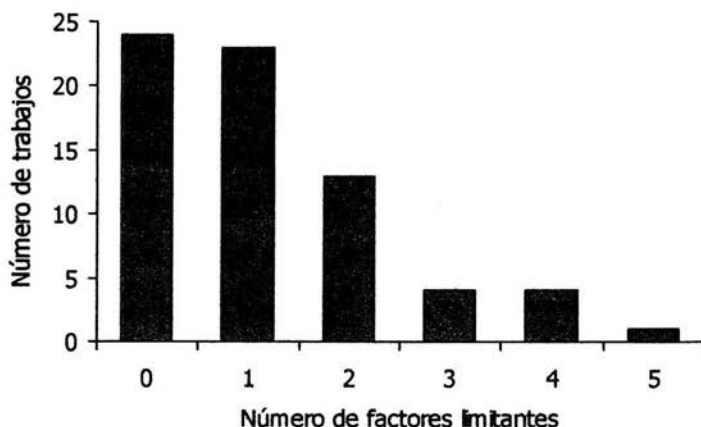


Fig. 5: Distribución proporcional en función del número de factores limitantes que se han estudiado en la regeneración de bosques tropicales.

Es destacable que un 53% no estudia experimentalmente ningún factor. Estos estudios en algunos casos describen la estructura y composición de bosques en un estado de la regeneración natural, o bajo distintas plantaciones (especies nativas, exóticas, comerciales) en un tiempo dado (Parrotta 1993, 1995, 1999; Kuusipalo et al. 1995; Chapman y Chapman 1996; Ashton et al. 1997b, 1998; Haggard et al. 1997; Murcia 1997; Powers et al. 1997; Otsamo 2000a, 2000b, 2002; Posada et al. 2000; Rivera et al. 2000; Carl Leopold et al. 2001; Zahawi y Augspurger 2001; Zanne y Chapman 2001; Carnevale y Montagnini 2002). Otro enfoque es analizar la composición y densidad de los bancos o la lluvia de semillas (Toh et al. 1999; Holl et al. 2000; Slocum y Horwitz 2000; Widjeven et al. 2000; Cubiña y Aide 2001), o las características edáficas o microambientales de diferentes sitios (Montagnini y Sancho 1990; Montagnini et al. 1995; Rhoades et al. 1998). Tal es el caso de la comparación de la situación ecológica de los sitios degradados con el bosque primario, y sin analizar la importancia relativa de los factores. Estos trabajos determinan asociaciones entre

factores o componentes del sistema; por ejemplo, un mayor reclutamiento o germinación bajo árboles remanentes (donde la cobertura de pastos es menor), permite suponer la existencia de competencia (Peterson y Haines 2000; Posada et al. 2000; Chapman et al. 2002).

En cuanto a factores limitantes, en un contexto temático, el 38% de los trabajos monitorea la supervivencia y crecimiento de plántulas, pero sólo el 29% estudia el microambiente en el que éstas crecen (Fig. 6). El 13% estudia el banco, la lluvia o depredación de semillas, y apenas un 10% estudia la competencia con la vegetación remanente y un 10% el proceso de germinación.

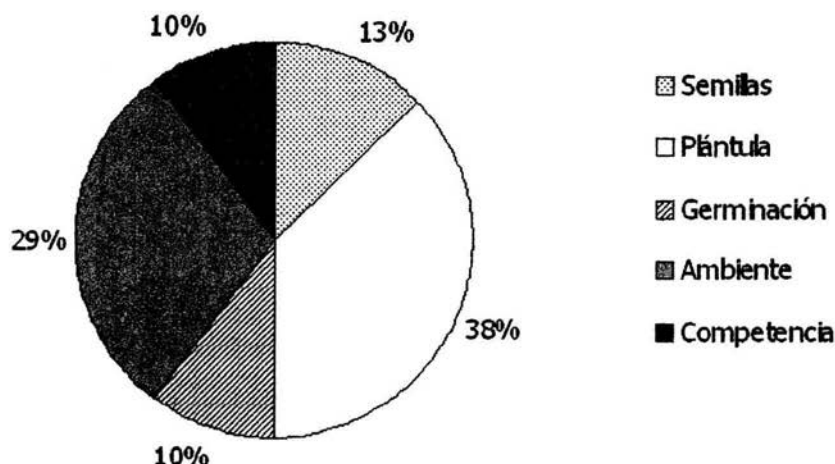


Fig. 6. Porcentaje de trabajos que estudian distintos factores que limitan la regeneración de bosques tropicales degradados. Semilla: incluye el estudio de la composición y densidad del banco y la lluvia de semillas así como fenómenos de depredación postdispersión. Germinación: se refiere a estudios de capacidad de germinación de las distintas especies, tanto en campo como en laboratorio. Plántula: incluye el monitoreo de la supervivencia y crecimiento de plántulas o renovales así como fenómenos de herbivoría. Ambiente: estudios de las condiciones microclimáticas y/o edáficas durante el proceso de establecimiento. Competencia: interacciones de las plantas leñosas del bosque con la vegetación remanente (hierbas, pastos o arbustos).

De los 23 sitios de estudio, sólo en 18 se brinda información sobre las características del suelo (72%). Ninguno de los sitios estudiados presenta suelos de alta fertilidad (Fig. 7); en un 67% el nivel de fertilidad es bajo, en un 25% moderado y apenas en un 8% moderado a alto; sin embargo, los trabajos muestran que el estrés edáfico no suele ser el factor más importante para este proceso (Nepstad et al. 1990, 1991; Holl 1999).

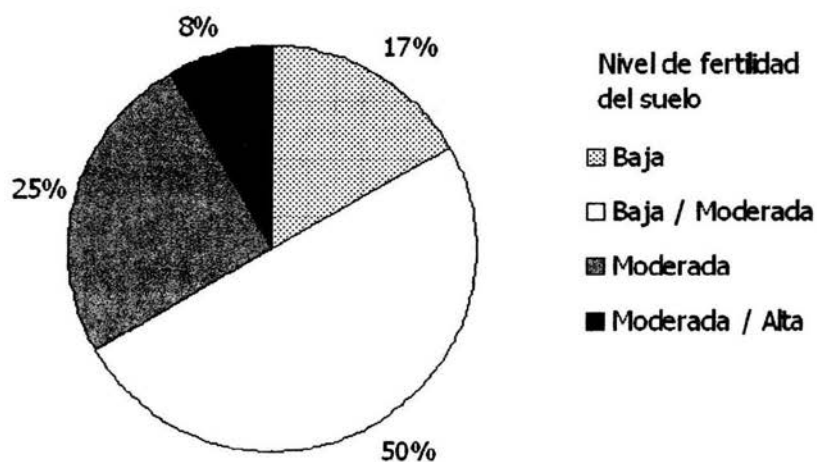


Fig. 7. Distribución porcentual de los niveles de fertilidad del suelo en los distintos sitios de estudio.

Muchos autores han destacado la importancia de la integración de la comunidad local (i.e., participación activa en la toma de decisiones y desarrollo de actividades, inclusión de su conocimiento tradicional) en las actividades de recuperación o conservación de sistemas naturales (Lamb et al. 1997; Viana et al. 1997). Sin embargo, escasos estudios incluyen la aproximación social en su proyecto. En general, éstos proponen la evaluación de los costos y beneficios de los proyectos (Mesquita 2000; Carnevale y Montagnini 2002) de forma tal que a su objetivo de

conservación se sumen otros, con fines productivos para la comunidad (Nepstad et al. 1991; Montagnini 1992). Otros rescatan las ventajas del conocimiento local (Montagnini et al. 1995; Rhoades et al. 1998), y la participación de las instituciones locales (Montagnini y Sancho 1990; Butterfield y Fisher 1994).

Resumiendo lo visto hasta ahora, podemos ver que existe una sobrerrepresentación de la selva alta perennifolia, que no tiene que ver con su extensión geográfica ni su grado de amenaza sino que se encuentra asociada a cuestiones político-económicas y a la atención que ésta en general ha recibido frente a otros tipos de bosque, determinadas fundamentalmente por su importancia en cuanto a la biodiversidad que contienen y los servicios ambientales que brinda. Por otra parte, los trabajos tienden a ser de plazo mediano a largo, con la ventaja de que permiten una mayor integración de resultados, y la desventaja de no ajustarse siempre a la escala temporal de las prioridades de conservación. Sin embargo, suelen enfocarse al análisis de la supervivencia y crecimiento de las plántulas, y aunque soslayan los factores limitantes iniciales (i.e. inmigración de propágulos, herbivoría, germinación), obtienen resultados concretos a corto plazo. El 47% de los trabajos realiza experimentos de manipulación, lo que permite establecer causalidades. Es rescatable que el número de este tipo de trabajos ha crecido en los 5 últimos años, a la par de los trabajos del tipo descriptivo (Fig. 8).



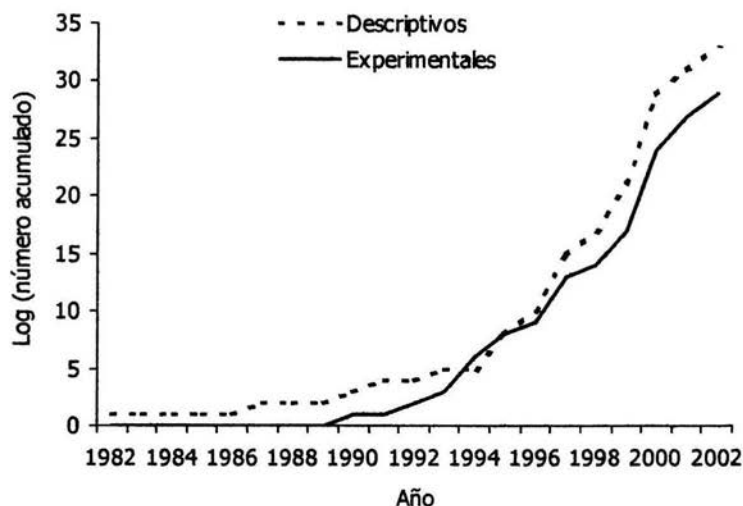


Fig. 8. Número de trabajos descriptivos y experimentales sobre restauración ecológica de bosques tropicales terrestres publicados en los últimos veinte años.

### 3. Algunas propuestas para superar los obstáculos

El restablecimiento de bosques tropicales es factible ecológicamente: la recolonización natural se ha observado en varios trabajos (Uhl et al. 1988; Nepstad et al. 1990); sin embargo, las necesidades ecológicas, socioeconómicas y a veces hasta estéticas no se satisfacen en la escala temporal en la que ésta sucede. Bajo este escenario, se han propuesto distintas formas de superar los factores limitantes del proceso de recuperación de la selva.

Existen distintas estrategias para superar las limitaciones en la recolonización de un bosque sobre un sitio degradado. Debido a la variedad de disturbios y sitios en los que ocurren, es necesario el desarrollo de herramientas que puedan ser utilizadas independiente y/o conjuntamente para alcanzar los resultados deseados a partir de diferentes condiciones iniciales (Wyant et al. 1995). Esta visión es resumida por Wyant y colaboradores (1995) como la generación de técnicas que favorezcan: i) la estabilidad física del sitio (p. ej. flujo de nutrientes, régimen hídrico, etc.), ii)

el desarrollo de suelo y, iii) la facilitación de la colonización de vegetación nativa.

En algunos pastizales o campos ganaderos del trópico, la práctica de desmonte incluye dejar un cierto número de árboles adultos en pie, que el ganado utiliza como sombra. En estos casos se ha propuesto su uso (Guevara et al. 1992, 1994; Guevara y Laborde 1993), ya que pueden funcionar como "facilitadoras" o "catalizadoras" que aceleran el proceso de regeneración (Rhoades et al. 1998; Aide et al. 2000; Holl et al. 2000; Hummel 2000; Otsamo 2000a, 2000b; Zimmerman et al. 2000). En primer lugar, pueden reducir la cobertura de pastos y potencialmente su competencia. En segundo lugar, afectan física (mayor estructura y porosidad) y químicamente (retención de agua, transferencia de nutrientes y materia orgánica) al suelo, y favorecen una mayor infección por micorrizas (Montagnini y Sancho 1990; Montagnini 1992, 2000; Rhoades et al. 1998; Lin 1999, citado por Holl et al. 2000; Parrotta 1999) (Fig. 1d). Por ejemplo, Vitousek (1984) observa que la producción de hojarasca bajo árboles es 16 veces superior a la reportada en pasturas (6.7 vs. 0.4 Mg/ha/año), y comparable con la de bosques tropicales. Sin embargo, los impactos sobre la fertilidad del suelo dependen de las características asociadas a la circulación de nutrientes, tales como la composición química de la hojarasca y la descomposición. La concentración de nutrientes en hojas puede ser un buen indicador del potencial para reciclarlos (Montagnini et al. 1995). En tercer lugar, estas especies son capaces de modificar el microclima, ya que los niveles de luz son más favorables (Loik y Holl 2001) y las fluctuaciones de la temperatura y humedad relativa atmosférica son menores (Gómez Pompa y Del Amo 1985; Guevara et al. 1992, 1994). Además funcionan como atractivos de agentes de dispersión (aves y mamíferos) (Guevara et al. 1992, 1994; Guevara y Laborde 1993; Estrada et al. 1993; Aide y Cavelier 1994). De hecho, en muchos casos las semillas que llegan a las pasturas no se dispersan en el espacio, sino que se concentran bajo estos árboles, que constituyen puntos de percha y/o alimento de aves (Nepstad et al. 1990; Guevara et al. 1992, Guevara y Laborde 1993; Martínez-Ramos y Soto-Castro 1993; Vieira et al. 1994; Wijdeven et al. 2000). Holl y colaboradores (2000) observan que el número medio de semillas zoócoras que caen por año por metro cuadrado, es similar en el bosque y bajo árboles

remanentes, pero 300 veces mayor que el reportado en las pasturas; en el caso de las de dispersión anemócora, sólo el bosque es entre 3 y 7 veces mayor que los otros dos. Vieira y colaboradores (1994), comparan la lluvia de semillas entre sitios de pasturas y plantaciones de *Cordia multispicata* en Amazonia, y encuentran en estas últimas una densidad de semillas zoócoras quince veces mayor, y una densidad de plántulas leñosas ocho veces mayor. También registran una mayor disponibilidad de nutrientes en los suelos bajo estas plantaciones y una densidad de flujo de fotones más favorable para el crecimiento de especies de bosque. Otros trabajos encontraron una riqueza de especies y densidad de semillas mayor bajo árboles remanentes que en sitios abiertos (Slocum 2000, 2001; Slocum y Horwitz 2000).

Debido a esto, diversos trabajos han propuesto el potencial de las plantaciones forestales como núcleos o frentes de regeneración (Montagnini y Sancho 1990; Parrotta 1992, 1995, 1999, 2000; Brown y Lugo 1994; Vieira et al. 1994; Montagnini et al. 1995; Nepstad et al. 1996; Ashton et al. 1997, 1998; Haggard et al. 1997; Parrotta et al. 1997; Evans 1999). Éstas pueden favorecer un aumento en la riqueza de especies del sotobosque (Parrotta 1993; Zanne y Chapman 2001), y en las tasas de colonización de especies de bosque secundario (cf. densidad de semillas) (Parrotta 1995). La identidad de las especies elegidas es un factor determinante sobre el ecosistema ya sea a nivel biótico (p. ej. cobertura de especies competidoras), o abiótico (humedad relativa, temperatura, luz, fertilidad del suelo, etc.) (Butterfield y Fisher 1994; Cavellier 1995; Montagnini et al. 1995; Parrotta 1995, 1999; Powers et al. 1997; Lugo 1997; Montagnini 2000; Slocum 2001). Las características del dosel pueden afectar la composición del sotobosque, influyendo sobre la velocidad y composición de la regeneración (Guariguata et al. 1995; Parrotta 1995).

La introducción deliberada de especies leñosas puede ser otra herramienta conveniente para orientar y favorecer la recolonización de potreros (Vieira et al. 1994; Holl et al. 2000; Zimmerman et al. 2000) principalmente porque éstas pueden actuar sobre la formación de microambientes adecuados, física y químicamente, para el establecimiento de nuevas especies (Bradshaw 1987), y al mismo tiempo funcionar como "núcleos de reclutamiento" (sensu McDonnell

y Stiles 1983). Sus diferencias en cuanto a edad, tamaño y arquitectura de la copa pueden afectar su capacidad de modificar las barreras para el establecimiento (p.ej. tipo de fruto y dispersor que atraen), y por lo tanto afectar los patrones de sucesión secundaria (Guariguata et al. 1995; Slocum 2001). Su capacidad "facilitadora" dependerá de sus efectos sobre las condiciones del sitio (Kuusipalo et al. 1995), de forma tal que los criterios de selección deberán definirse en función de sus capacidades y de las necesidades de acuerdo al nivel de deterioro (Tabla 2).

Tabla 2. Áreas recomendadas para la restauración de bosques tropicales. Derivado de Lamb et al. (1997).

<b>Ubicación</b>	<b>Observaciones</b>
Hábitats de especies particulares	Donde las poblaciones de especies particulares han sido reducidas o se encuentran en niveles críticos
Riberas	Frecuentemente centros de alta riqueza local de especies y hábitats importantes para la vida silvestre durante períodos de estrés (e.g. sequía, invierno)
Tierras degradadas dentro de reservas ya existentes	Para aumentar el valor de áreas de conservación existentes
Bordes de bosques remanentes	Para consolidar límites y reducir cambios adversos en el borde o dentro de fragmentos de bosque
Corredores que ligan islas remanentes de bosque	Para facilitar el movimiento de especies entre fragmentos aislados
Islas	Frecuentemente son el único lugar donde las especies exóticas o depredadores pueden ser excluidos
Dentro de la matriz general de tierra degradada entre fragmentos remanentes de bosques	Donde quiera que sea económica, social, o políticamente posible realizar la restauración

También deben tenerse en cuenta su procedencia o raza (Evans 1999) para utilizar la variedad genética adecuada (Harrington 1999). Por ejemplo, en sitios cuyos suelos se encuentran muy degradados pueden sembrarse especies capaces de mejorar determinada condición, como la asociación con microorganismos del suelo (p. ej. fijadores de nitrógeno). Otras especies favorecen el aumento de materia orgánica en el suelo debido a su gran producción de hojarasca, y hay las que favorecen el aumento de la disponibilidad de cationes (Harrington 1999). Las especies de rápido crecimiento pueden reducir la cobertura de pastos y disminuir los niveles de insolación, mientras que las zoócoras atraen dispersores que acarrean nuevas semillas. Otros criterios de selección pueden relacionarse con la producción de, por ejemplo, frutos comestibles o alimento para animales. También deben considerarse especies que, aunque no mejoren las condiciones ecológicas, presentan características que hacen necesaria su propagación (raras, amenazadas, pobres dispersoras), o simplemente, aquellas que sean altamente disponibles (Harrington 1999).

En los criterios de elección del sitio a restaurar influyen factores relacionados con su posición geográfica y función ecológica (Tabla 3). Las riberas, por ejemplo, pueden funcionar como corredores, así como las islas pueden actuar como posteriores fuentes de propágulos hacia otras tierras. También pueden funcionar de estas dos formas los corredores o parches arbolados sembrados en una matriz de pasturas (Parrotta 1993).

En cada sistema de estudio, las condiciones ecológicas y el nivel de degradación o amenaza tienen especial influencia en la elección de la estrategia de restauración. Una especie animal de gran porte, por ejemplo, requerirá grandes extensiones de hábitat en buen estado de conservación, mientras que determinados ecosistemas acuáticos, pueden sostenerse con pequeñas obras de ingeniería, como la construcción de canales para regular y restablecer los flujos hídricos en un manglar. En los trópicos, la cercanía de un potrero a fragmentos remanentes de selva puede determinar su interacción con éstos, por lo que cualquier actividad que aumente la conectividad será benéfica. Por otro lado, existen limitaciones debido a los regímenes de propiedad de la tierra, los recursos económicos para solventar rentas o el capital humano, las condiciones legales o

administrativas, y la disponibilidad de tiempo.

Tabla 3. Especies prioritarias a sembrar en programas de restauración de bosques. Derivado de Lamb et al. (1997).

<b>Tipo de especie</b>	<b>Observaciones</b>
Con capacidad simbiótica de fijar de nitrógeno y de mejorar la fertilidad del suelo	Pueden reducir la necesidad de utilizar fertilizantes costosos
De crecimiento rápido e inhibidoras del crecimiento de hierbas o pastos	Ayudan a generar las condiciones microclimáticas apropiadas
Atractivas de frugívoros	Favorecen la dispersión de semillas al sitio
Mutualistas capaces de sostenerse en condiciones de estrés	Pueden ayudar a mantener poblaciones silvestres
Con una capacidad de dispersión pobre (frutos grandes)	Pueden no ser capaces de colonizar otro sitio
Especies raras o amenazadas	Su siembra incrementa el tamaño poblacional

En muchos casos puede resultar difícil establecer grandes áreas puramente con objetivos de restauración, y en éstos se plantea el uso de plantaciones forestales comerciales para alcanzar metas de conservación (Parrotta 1992, 1993, 1995; Lugo et al. 1993; Chapman y Chapman 1996; Lamb et al. 1997; Parrotta et al. 1997; Parrotta y Knowles 1999, 2001; Otsamo 2000b, 2002) ya que cumplen con tres importantes roles: generan productos, mejoran el suelo y aceleran la sucesión secundaria del bosque (Parrotta 1993) con el consecuente aumento de la diversidad específica. El éxito de estos proyectos parece ser altamente dependiente de factores relacionados, en primer lugar, con la selección de especies, su densidad de plantación (Otsamo 2002), y su disposición espacial (Parrotta 1993). Se plantea que la disposición agrupada es más eficiente que la disposición uniforme en la modificación del microclima y en la atracción de dispersores (Harrington 1999). En segundo lugar, pueden ser determinantes la ubicación con respecto a fuentes de propágulos, la disponibilidad de agentes dispersores, y las herramientas de manejo aplicadas

(Parrotta 1993). Por último, no debemos despreciar el componente social en un proyecto de restauración. Es necesario considerar los beneficios biológicos potenciales de las plantaciones en conjunto con aspectos sociales, económicos y financieros.

## HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

Los factores limitantes para el establecimiento de especies leñosas de selva en campos de pastura son diversos, y afectan en distintos niveles al proceso de regeneración. Algunos de ellos pueden ser controlados (cf. Fig. 1, Antecedentes), por ejemplo con la introducción de semillas o de plántulas, o a través de la remoción de los pastos. Al mismo tiempo, la diversidad de especies puede tener influencia determinante en estos fenómenos, al afectar diversos aspectos del funcionamiento del sistema, por ejemplo la herbivoría, la competencia y algunos procesos biogeoquímicos. Cualquier propuesta de restauración debe tener en cuenta estas condiciones, así como las limitaciones temporales y los costos operativos. Con base en los antecedentes presentados se plantean, para este estudio, las siguientes preguntas:

- 1) ¿De qué magnitud es la variación en la supervivencia de seis especies leñosas nativas sembradas en un potrero? ¿Está asociada al tipo de propagación (semilla o estaca)? ¿Cuáles son los efectos de la presencia de los pastos sobre la supervivencia, y cómo varían estos efectos entre tipos de propagación y entre especies?
- 2) ¿Cómo varía el crecimiento entre especies, tipos de propagación, y con la presencia/ausencia de los pastos?
- 3) ¿Cómo varían las condiciones microambientales (a nivel del suelo) en función de la presencia de pastos y cuál es la capacidad potencial las leñosas de modificarlas?
- 4) ¿En qué medida el establecimiento varía a lo largo de un gradiente creciente de riqueza de especies?
- 5) ¿Qué cambios se producen en la comunidad vegetal a partir de la exclusión del ganado?

Dos hipótesis subyacen al presente estudio. En primer lugar se propone que determinadas especies leñosas nativas pueden actuar como facilitadoras de la recolonización de la selva en los campos de pastura, al modificar y mejorar las condiciones microambientales y edáficas de éstos. Además, sus capacidades modificadoras en cuanto a sus efectos y tiempo en que se produzcan,



dependerán de la identidad de la especie y de su capacidad de crecer en condiciones de claros (debido a sus requerimientos de luz). Al mismo tiempo, estas características pueden tener influencia en su respuesta a la interferencia con los pastos. En segundo lugar, se postula que la riqueza de especies favorece el proceso de establecimiento, debido a sus efectos positivos sobre la estabilidad y "resiliencia" del ecosistema (por ejemplo, ante un pulso de variación ambiental con efectos negativos, tal como la explosión potencial de una plaga de herbívoros o patógenos).

## **Objetivos**

El presente trabajo tiene como objetivo general explorar algunos factores limitantes en el establecimiento de seis especies leñosas nativas en un campo de pasturas. Los resultados obtenidos permitirán la generación posterior de propuestas de restauración para la selva tropical de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, Veracruz.

Se proponen como objetivos particulares evaluar y describir (cf. asteriscos en la Fig. 1):

- 1) la supervivencia de seis especies leñosas nativas con diferentes requerimientos lumínicos y potencial de propagación (semilla o estaca), en un campo de pastura abandonado, y el efecto de la presencia/ausencia de los pastos sobre esta variable
- 2) el crecimiento de estas especies y grupos, y la interacción del crecimiento con la presencia con los pastos
- 3) los cambios en las condiciones microambientales (a nivel del suelo) (temperatura, humedad e insolación) a partir de la exclusión del ganado, y la capacidad de cada una de las especies de modificar estas condiciones
- 4) los posibles efectos de la riqueza/diversidad de especies en el proceso de establecimiento de estas especies
- 5) los cambios en la composición y estructura de la comunidad vegetal a partir de la exclusión del ganado.

## LA REGIÓN DE LOS TUXTLAS

### 1. Ubicación y características

La Región de Los Tuxtlas se ubica sobre la llanura costera del Golfo de México, estado de Veracruz, y está comprendida entre los 18°25' y 18°45' latitud Norte, y los 95°00' y 95°18' longitud oeste (Fig. 9). Su principal formación es la Sierra de Los Tuxtlas, que constituye la extensión más oriental de la cadena montañosa que cruza el país con dirección oeste-este, el Eje Neovolcánico Transversal (Dirzo 1991). Esta sierra tiene un origen predominantemente volcánico y data del Oligoceno; se encuentra relativamente aislada de otros sistemas montañosos y se divide naturalmente en dos partes: una al noroeste (Volcán San Martín, 1700 msnm) y otra al sudeste (Volcán Santa Marta, 1650 msnm), separadas por una depresión donde se encuentra el lago de Catemaco (Dirzo y García 1992), el cuarto más grande del país (Pérez 1984).

Aunque el clima de la región ha sido calificado como cálido-húmedo Af(m) dentro del sistema de clasificación de Köppen (García 1981), existe una variación fuertemente determinada por la orografía (García Aguirre 1988), que lo hace cálido y húmedo en las zonas bajas, y templado húmedo hacia las cimas (Souza 1968), con abundantes precipitaciones durante todo el año y cierta dominancia de las del tipo monsonico. Entre noviembre y febrero el área es afectada por la influencia de vientos polares de variable duración e intensidad, llamados "nortes", los cuales pueden causar un descenso de la temperatura de hasta 10°C y alcanzar velocidades de hasta 80 km/h (Dirzo 1991).

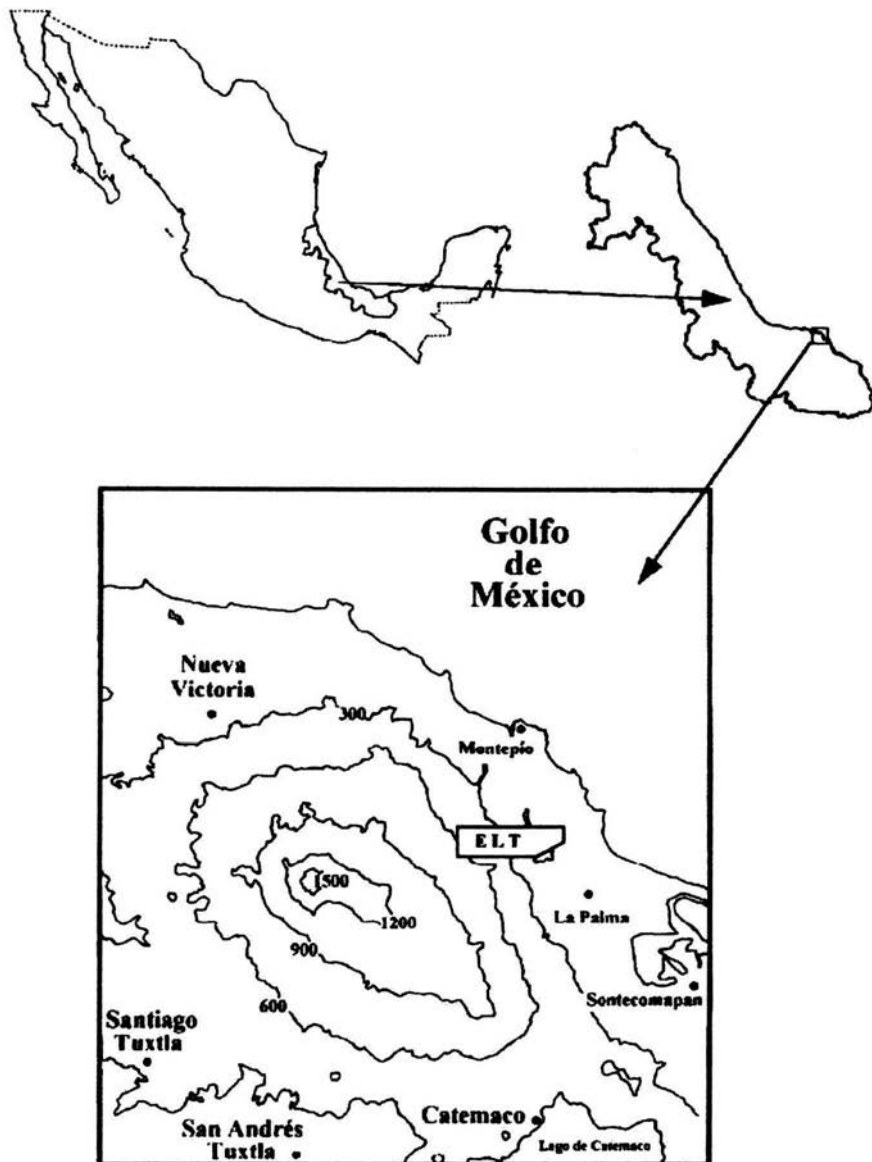


Fig. 9. Localización de la región de Los Tuxtlas en el estado de Veracruz, México. Se muestra la ubicación de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas (ELT). Tomado de Dirzo et al. (1997).

La precipitación media anual es de 4900 mm y se concentra en el verano (junio - febrero), con una media de 486 mm/mes para la estación lluviosa, aunque en la estación "seca" (marzo-mayo) nunca se acumulan menos de 100 mm al mes (García Aguirre 1988). La cantidad de precipitaciones está altamente relacionada con la exposición de las pendientes y su exposición con respecto a los vientos húmedos provenientes del Golfo de México (Soto y Gama 1997).

En la zona se han descrito suelos tipo andosoles, litosoles, regosoles, gleysoles, feozems, luvisoles y latosoles (amarillos y rojos) (Andrie 1964; Sousa 1968; Flores 1971; Rico 1972; Chizón 1984), pero también ulfisolos y ultisolos (Flores-Delgadillo et al. 1999). Según Chizón (1984) se trata de una serie de surgimientos de origen volcánico con suelos de alto contenido de materia orgánica y perfiles poco desarrollados. Para los alrededores de la Estación de Biología, Sommer-Cervantes y colaboradores (2003) definieron una zonación altitudinal caracterizada por Andosoles-Cambisoles-Regosoles-Lixisoles-Gleysoles, que presentan, en general, profundidades medias a grandes (45-160 cm), un balance de agua y aire adecuado (excepto los Gleysoles), erosionabilidad media a baja y reservas nutritivas adecuadas, pero con cierta tendencia a una alta retención de fósforo.

Su posición geográfica y heterogeneidad ambiental en cuanto a altitud sobre el nivel del mar, exposición de laderas y variación en temperatura y humedad, determinan la existencia de una variedad de ecosistemas. Si bien la selva alta perennifolia (*sensu* Miranda y Hernández-X 1963) es el tipo de vegetación predominante en las zonas bajas, si avanzamos en altitud podemos encontrar selva mediana perennifolia (550 msnm), selva de altura con liquidámbar (*L. styraciflua*) (700-900 msnm), selva con encinos (*Quercus oleoides*) (>900 msnm), y selva alta perennifolia de altura (1000-1350 msnm) (Dirzo 1991); otros ecosistemas presentes son el bosque tropical nuboso, bosque enano y los manglares en las costas (Dirzo et al. 1997).

Los Tuxtías constituye el límite boreal de la distribución de selva húmeda tropical en el continente americano (Dirzo y Miranda 1990), y contiene una notable diversidad de especies no sólo en cantidad sino también en calidad, dada la presencia de elementos de origen tropical y de

origen templado, además de un cierto nivel de endemismos (Dirzo 1991; Dirzo et al. 1997). Sin embargo, este ecosistema se encuentra altamente amenazado debido a fuertes procesos de deterioro que afectan su estructura, composición específica y funcionamiento. Dirzo y García (1992) han calculado para la zona una tasa de deforestación anual del 4.2% para el período 1967-1976 y del 4.3% entre 1976 y 1986, con un frente que avanza hacia las cimas de las sierras. Hacia el final de los 80's sólo quedaba un 26% del área original. Este proceso, asociado a fenómenos de fragmentación y defaunación (cf. Dirzo y Miranda 1990), ocasiona la pérdida de especies y el empobrecimiento del ecosistema.

## **2. El proceso de deterioro**

### ***La deforestación***

En los sistemas tropicales la deforestación ha sido el principal agente de destrucción y deterioro, llegando incluso a la pérdida de la mitad de su extensión global (Myers 1993). Para el caso de las selvas húmedas mexicanas se ha estimado una tasa de pérdida de 501,000 ha por año para la década de 1980, cifra que corresponde a una tasa del 2% anual (Masera et al. 1997).

En la región de Los Tuxtlas existían aproximadamente unas 500,000 ha de selva alta perennifolia (Ruiz Guerra 2003) pero entrando en los 90's la cobertura se estimaba en apenas 84,000 ha (INEGI 1991). Es decir, se ha perdido el 84%.

La actividad ganadera ha sido la principal causa de transformación de este ecosistema (Guevara et al. 1997) y el uso actual del suelo (agricultura semi permanente y producción ganadera extensiva) no está adaptado a su condición ecológica ni a las condiciones culturales de sus habitantes (García Aguirre 1988). El crédito a la ganadería y el aumento de la población, debido a la alta inmigración hacia el estado, favorecieron el proceso de pérdida de los recursos forestales. Además, existe una importante actividad de tala clandestina por falta de alternativas económicas, demanda en el mercado, y alto consumo de leña combustible y carbón (SARH 1992). En el siguiente apartado se describe el desarrollo de la ganadería en el estado y la región de Los Tuxtlas.

### ***La actividad ganadera en la región***

Veracruz ocupa un lugar destacado en la historia ganadera mexicana por ser el lugar de ingreso de las primeras reses al país (Barrera Bassols 1992), en la época de la conquista. En 1542 las tierras se entregaban para uso ganadero como premio de batalla. Se constituyeron estancias de gran extensión con más de 100,000 cabezas en la propiedad. Esta situación se mantuvo prácticamente hasta la época de la independencia, a partir de la cual se genera un nuevo marco político que determina la redistribución de tierras y la promoción de la colonización del estado por parte de habitantes de diferentes partes del país.

Inicialmente se manejaba el sistema de dehesa; las vacas se alimentaban de vegetación nativa por lo que no era necesario el desmonte total y por tanto la destrucción no era tan drástica (Barrera Bassols 1995). Pero a principios del siglo XX se introdujo el Cebú (*Bos indicus*), y posteriormente las razas Creole y Suiza (*Bos taurinus*, variedades) para obtener un ganado tropical mejorado en carne. El ingreso de estas razas alteró las prácticas de manejo, se introdujeron nuevos forrajes y se incorporó el uso del fuego como herramienta.

Hacia 1940 Veracruz pasó a ser el tercer estado del país en número de cabezas (después de Jalisco y Michoacán), contribuyendo con el 7.4% del total nacional. En 1950 ocupaba ya el segundo lugar (8.7% del orden nacional) y alcanzaría el primero hacia 1960, ocupando el 70% de su territorio para actividades pecuarias (Barrera Bassols 1992), contribuyendo con el 11.8% de las existencias nacionales de ganado (Fernández Ortiz 1993). Durante los años 80's se registra un disminución en la producción, aunque esto no se refleja en una reducción del número de hectáreas que la ganadería ocupa.

En 1990 el 75% del estado (4.5 millones de ha) lo constituían pastizales que alimentaban a 5 millones de reses (Barrera Bassols 1995), generados a partir de la tala de 2 millones de hectáreas de selva (Challenger 1998) y del sacrificio de tierras agrícolas; la extensión de estas últimas se redujo en forma tal que volvió a los valores de 1960 (Barrera Bassols 1995). Según Challenger (1998), la mayor parte (85,000 ha) se perdió a partir del Proyecto de Colonización del Río

Uxpanapa, que determinó el asentamiento de 20,000 indígenas chinantecos en la región desplazados por la planta Cerro de Oro. Además, este fuerte cambio de uso del suelo, que ocasionó que el desplazo de la agricultura hacia las laderas y el abandono de técnicas de uso tradicional (descansos con barbecho y rotación), determinó el aumento de la erosión. En Veracruz, el 70% del total de la superficie está ligera a moderadamente erosionada y el 20% está severamente erosionada (Barrera Bassols 1995).

En los años recientes, el estado cuenta con una superficie ganadera de 3,644,738 hectáreas, lo que equivale al 61% de su superficie total, de las cuales 2,644,060 (73%) corresponden a superficie cultivada y 1,000,678 (27%) a cobertura natural (INEGI 2001).

El ingreso de ganado a Los Tuxtlas fue temprano, cuando en 1525 Hernán Cortés funda el Marquesado de Oaxaca, cerca de lo que hoy es Santiago Tuxtla, que en 1598 alcanzaba ya a tener unas 16,000 cabezas. Para este momento se habían constituido varias haciendas, que se caracterizaban por su gran extensión y baja productividad. La actividad ganadera en la región durante los siglos posteriores sufrió variaciones en magnitud, debido a su competencia con el cultivo de algodón, la caña de azúcar, el tabaco y la extracción forestal, de forma tal que la producción en la Sierra Tuxtlica consistió sucesivamente de azúcar, algodón, tabaco y madera (Guevara et al. 1997). No obstante, la ganadería siempre se mantuvo como una fuente segura de alimentos y forma de apropiación de la tierra, hasta que en el siglo XX sufre un importante crecimiento y transformación por la introducción de razas mejoradas, como describí anteriormente para todo el estado, y la mayoría del trópico húmedo mexicano (Guevara et al. 1997). Hacia 1950 y en las tres décadas posteriores la ganadería se convierte en la actividad primaria de la zona, a costa de la agricultura y de la destrucción de miles de hectáreas de selva. A principios de los noventa el 30% del territorio de la región tiene uso pecuario exclusivo (Barrera Bassols 1992) pero con una acelerada dinámica de crecimiento.

La actividad ganadera ha sido muy importante en la región de Los Tuxtlas; por ejemplo, entre 1950 y 1984 el índice de agostadero superaba el promedio estatal. A esta importancia se

asocian fuertemente los factores sociales: durante los 40's el programa "Marcha al Mar" incentiva el desmonte y la implementación de la ganadería por parte de los nuevos colonos; durante los 60's, se estimula la dotación de terrenos ejidales y se apoya su desarrollo (Barrera Bassols et al. 1993). Sin embargo, el proceso de ganaderización no ha sido acompañado por un desarrollo tecnológico adecuado, que busque intensificar la producción y el mejoramiento genético (Barrera Bassols 1992), lo que determina el establecimiento y mantenimiento de la ganadería como actividad de bajo rendimiento económico y al mismo tiempo con alto costo ambiental.

La producción pecuaria en Los Tuxtlas creció en paralelo con el desmonte de gran cantidad de hectáreas de selva alta perennifolia (Fig. 10). La principal época de desmonte corresponde a la década de los 60's, y en función de la apertura de tierras es que aumenta posteriormente el hato ganadero y el número de hectáreas sembradas con pasturas para forraje. Luego de los 80's, la actividad ganadera ha detenido su crecimiento, aunque esto probablemente se debe a que ha alcanzado un límite físico y económico.

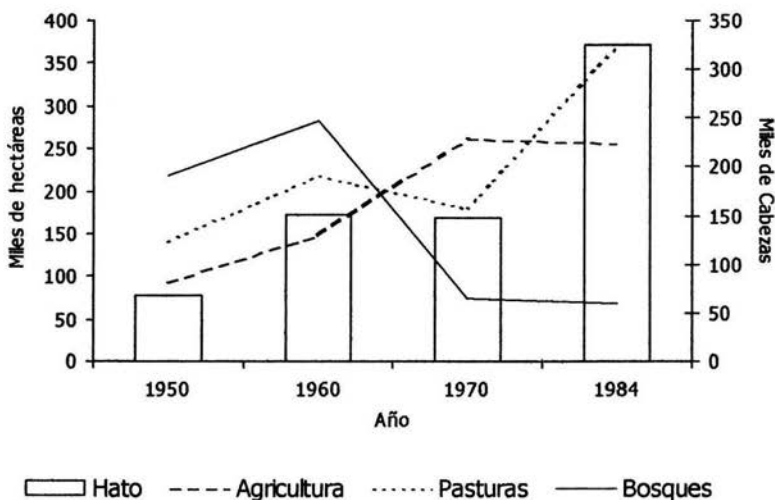


Fig. 10. Variación temporal en los diferentes tipos de uso de suelo en la región de Los Tuxtlas. Modificado a partir de Barrera Bassols et al. (1993).



### 3. La situación actual

La historia sociopolítica del país y la región han determinado la alteración de los ecosistemas naturales de Los Tuxtlas, la que actualmente constituye un mosaico de parches con diferente uso del suelo (Guevara et al. 1997). Los fragmentos remanentes de selva original persisten en áreas que han resultado poco accesibles para la agricultura (cimas, laderas escarpadas, zonas inundables), aunque también quedan algunos corredores de vegetación ribereña bordeando ríos y arroyos. Existen parches de vegetación secundaria en distinto desarrollo sucesional llamados "acahuales", pero éstos son cada vez más escasos. Los campos de cultivo y potreros ocupan la mayoría de las zonas bajas. Es común la utilización de cercas vivas para estos últimos, que pueden estar constituidas por árboles nativos o introducidos.

Si bien sus suelos volcánicos han permitido el cultivo de algunos productos como maíz, frijol o chile, la "ganaderización" de la zona ha sido muy fuerte. Los potreros de la región pueden ser de dos tipos (Guevara et al. 1992) de acuerdo a si las pasturas presentes son nativas (*Paspalum conjugatum*, *Axonopus compressus*, *Setaria geniculata*, *Panicum* spp. entre otras, llamadas "gramas") o cultivadas (*Cynodon plectostachyus*, *Panicum maximum*, llamadas "estrella africana"). Guevara y colaboradores (1997) han descrito con bastante detalle la ecología de estos potreros. En general, la mayoría se origina a través del desmonte (mediante la técnica de roza, tumba y quema), y sigue una secuencia de cultivo (maíz, frijol, chile entre otros), y posterior conversión a la ganadería. El proceso sucesional entre los distintos tipos de uso de suelo es variable; por ejemplo, las pasturas nativas son capaces de desplazar a las introducidas en caso de abandono del sitio, pero en todo caso la conversión depende mucho de las condiciones ecológicas (suelo, clima, plagas).

Existen recomendaciones para el manejo de los campos ganaderos, pero en la práctica, la carga animal y los períodos de rotación son determinados más por factores socioeconómicos que por tecnología pecuaria (Guevara et al. 1997). El sobrepastoreo permite la existencia de malezas como *Hyptis atrorubens*, *Mimosa pudica*, *Sida rhombifolia*, *Pseudoelephantus spicatus*, *Solanum*

*rudepanum* y *Acacia cornigera*, que suelen ser controladas por chapeo (corte manual con machete) o mediante la aspersión con herbicidas.

En su descripción florística, Guevara y colaboradores (1997) encuentran unas 343 especies (entre las que se incluyen 138 árboles), pertenecientes a 80 familias, siendo las mejor representadas Fabaceae, Asteraceae, Euphorbiaceae, Poaceae, Rubiaceae, Moraceae y Solanaceae. La vegetación presenta una estructura compleja; la riqueza de especies es elevada, y existe una amplia variedad de formas de crecimiento y mecanismos de dispersión. Sin embargo, tanto la estructura como la composición florística están fuertemente influidas por las prácticas pecuarias, como los frecuentes chapeos, herbicidas y el pastoreo. Además, estas últimas determinan la regeneración de numerosas especies de la selva, la que parece no estar impedida por la falta de dispersión de semillas ni por la falta de condiciones favorables para el establecimiento (Guevara et al. 1997).

Una característica destacable es la presencia de árboles o conjuntos de árboles aislados dentro de los potreros, los cuales son utilizados como sombra, frutales, reserva de leña o madera, o simplemente por ser difíciles de cortar. Estos árboles suelen ser altos (>20 m), con enormes copas, perennifolios, y de densidad y especie variables, y dan a los potreros un aspecto particular en comparación con los potreros de otras zonas, completamente planos y ralos de cualquier otro tipo de vegetación que no sea pasturas. Están, también, como árboles pequeños, los naranjos de diversas variedades, alcanzando a veces densidades muy altas (R. Dirzo, *com. pers.*).

La avifauna nativa está estrechamente relacionada con la presencia de árboles en los potreros. Algunas especies utilizan los remanentes forestales como zona reproductiva o de forrajeo (insectos y frutas) (Guevara y Laborde 1993); otras se mueven entre éstos y la selva, actuando como potenciales dispersores de semillas; tal es el caso de *Melanerpes aurifrons* (carpintero), *Cyanocorax morio* (pepe), *Psarocolius montezuma* (sanjuanera) y *Tityra* spp. (Guevara et al. 1997). También se registran algunas especies invasoras como *Crotophaga sulcirostris* (pico de cera) y *Bubulcus ibis* (garza garrapatera) (Guevara et al. 1997).

El paisaje de Los Tuxtlas ha sido fuertemente fragmentado y consecuentemente ha aumentado su heterogeneidad y se ha desencadenado la alteración de sus procesos funcionales. Sin embargo, su condición actual aún presenta posibilidades para la recuperación de muchos sectores. La alta densidad de árboles y el ingreso de dispersores en los potreros podría favorecer la conectividad entre elementos, resguardando la persistencia de los pocos fragmentos de selva original que aún quedan en la región.

## MÉTODOS

### 1. Sistema de estudio

Las especies utilizadas en este proyecto fueron: *Bursera simaruba*, *Cecropia obtusifolia*, *Erythrina folkersii*, *Gliricidia sepium*, *Hampea nutricia* y *Omphalea oleifera*. Las mismas fueron seleccionadas en función de sus características ecológicas y logísticas. En cuanto a las primeras se buscaron especies con elevadas tasas de crecimiento y que fueran capaces de tolerar tanto el estrés hídrico como edáfico; los requerimientos lumínicos podían ser variables, pero en general necesariamente altos, ya que deberán crecer en condiciones de iluminación total. En cuanto a las segundas, la disponibilidad de plántulas, brinzales o estacas en número suficiente fue el criterio determinante.

Dentro de cierto ámbito, estas especies presentan características ecofisiológicas variables, en particular sus requerimientos/tolerancia a la luz (Tabla 4). Cabe esperar entonces diferencias en sus capacidades de fijar el suelo, y de modificar sus características físicoquímicas, su aporte de materia orgánica, área foliar y por ende producción de sombra y biomasa. Su utilización como estaca o brinzal fue determinada de acuerdo a los antecedentes de uso. La descripción detallada de las especies se presenta en el Apéndice 1.

Tabla 4. Especies trasplantadas en un potrero ganadero en Los Tuxtlas. DO: demandante obligatoria, D+: muy demandante, D: demandante, d: poco demandante.

<b>Especie</b>	<b>Familia</b>	<b>Nombre común</b>	<b>Demanda de luz</b>	<b>Tamaño de parche requerido</b>	<b>Tipo de dispersión</b>	<b>Tipo de propagación utilizado</b>
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Cecropiaceae	Chancarro	DO	Muy grande	Zoócora	Semilla
<i>Hampea nutricia</i>	Malvaceae	Tecolixtle	D+	Mediano a grande	Zoócora	Semilla
<i>Gliricidia sepium</i>	Fabaceae	Cocuite	D+	Muy grande	Explosiva	Estaca
<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae	Mulato	D	Mediano	Zoócora	Estaca
<i>Erythrina folkersii</i>	Fabaceae	Colorín	D	Muy grande	Posiblemente zoócora	Semilla
<i>Omphalea oleífera</i>	Euphorbiaceae	Corcho	D / d	Mediano a pequeño	Zoócora	Semilla

*Nota:* La demanda lumínica considera además las siguientes características, a partir de Martínez-Ramos (1985), y R. Dirzo (*com. pers.*). DO: regenera únicamente en claros muy grandes ( $\geq 1000\text{m}^2$ ); D+: regenera en claros grandes ( $\approx 600\text{ m}^2$ ); D: regenera en claros medios ( $< 600\text{ m}^2$ ); D/d: regenera en claros pequeños ( $\leq 100\text{ m}^2$ ), p. ej. correspondientes a caídas de ramas. DO y D+ presentan altas tasas de crecimiento y recambio foliar y no necesitan de infección micorrízica para establecerse, la dispersión suele ser zoócora, D y D/d pueden germinar bajo sombra pero requieren necesariamente de un parche para reclutar adultos, presentan tasas medias de crecimiento y dispersión variable.

## **2. Elección del terreno**

La elección del terreno se hizo en función de criterios relacionados con las condiciones de los campos alternativos. Consideré el grado de pendiente, el microrrelieve, la presencia de vegetación secundaria, piedras y tuzas. También resultaron importantes la facilidad de acceso al terreno, y la seguridad en cuanto a la continuidad del proyecto. No hubo criterios limitantes en cuanto a la historia de manejo, pero en general todos los terrenos presentaban la historia típica de un potrero descrito por Guevara y colaboradores (1997).

Se seleccionó un lote de aproximadamente 60 m x 60 m, dentro de una propiedad privada (Sr. Pablo Tepox, del ejido Balzapote), a un costado (~ 50 m) del camino que va hacia la localidad de Balzapote, unos 3 km antes de ésta. Fue utilizado más de quince años con ganado bovino. En marzo de 2002 se estableció una cerca con alambrado para evitar el ingreso del ganado.

## **3. Colecta de plantas y preparación de estacas**

Entre noviembre del 2002 y abril del 2003 se colectaron los brinzales y estacas necesarias. Las plantas de semilla provenían de varios fragmentos de selva cercanos a la zona. El origen de las plantas fue variable, pero se puede confirmar que provenían de varias plantas maternas, de manera que debe considerarse la variación en las respuestas de las plantas como parte del error experimental del diseño. Teniendo en cuenta la abundancia de cada especie, se puede afirmar que la remoción de plántulas no afectó la regeneración natural de las mismas dentro de la selva. Se colocaron en bolsas de plástico y se trasladaron al vivero de la Estación de Los Tuxtlas, bajo protección con tela de media sombra. Dada la asincronía entre los momentos de colecta, permanecieron en el vivero distintos períodos de tiempo, que variaron entre dos y cinco meses, asegurando su riego periódico.

Simultáneamente a la colecta de brinzales se procedió al corte de estacas. El método de propagación consiste básicamente en cortar ramas y plantarlas en suelo húmedo para provocar su enraizamiento, sin necesidad de agregado de sustancias (Vázquez Yanes et al. 1997). Las mismas

tuvieron como tamaño mínimo 30 cm de largo. Las cercas vivas que existen en la zona suelen provenir de pocos individuos, por lo que no es posible discernir acerca de la procedencia de las estacas. En junio del 2003, se procedió al trasplante, con el diseño que se describe a continuación.

#### **4. Trasplante y diseño experimental**

Dentro del lote y en un diseño regular, delimité 54 parcelas de 7.5 m x 4.5 m distanciadas 2 m entre sí a cada uno de sus lados (superficie total: 3354 m<sup>2</sup>) (Fig. 11). Dividí las mismas en nueve grupos (cada uno con 6 repeticiones), a los cuales asigné al azar un tipo de "comunidad" vegetal a ser trasplantada (monocultivos y mezclas). Este diseño incluyó seis tipos de parcelas monoespecíficas (seis especies, 36 parcelas en total) y seis parcelas de mezclas diversas (2, 4 y 6 especies, 18 parcelas en total), en todos los casos con dos tratamientos de presencia/ausencia de los pastos (sin y con remoción). Dispuse los brinzales y estacas sobre una cuadrícula de 1.5 m x 1.5 m obteniendo una densidad total de 24 plantas/parcela (0.7 plantas/m<sup>2</sup>) (Fig. 11). Algunos trabajos utilizan distancias mayores a 1.5 m y por tanto menor densidad de plantas por parcela (Parrotta 1995; Lamb et al. 1997; Holl 1998; Holl y Quiros-Nietzen 1999; Loik y Holl 2000). Sin embargo, decidí utilizar esta distancia ya que de otro modo el área total aumentaba considerablemente.

#### ***Evaluación de la presencia/ausencia de pastos sobre la supervivencia***

Un total de 36 parcelas, correspondieron a monocultivos de cada una de las seis especies seleccionadas (cf. Tabla 4). Dividí todas las parcelas a la mitad, y en cada una de ellas elegí al azar una de las mitades para asignarles un tratamiento de remoción, mientras que la mitad restante fungió como testigo. El tratamiento consistió en el corte manual de la parte aérea de los pastos a lo largo de la fila de plantas y en una franja de aproximadamente 40 cm de ancho. Esta situación se mantuvo así mediante la limpieza en períodos de tiempo de acuerdo a sus tasas de crecimiento (aproximadamente cada diez a veinte días, según fuera necesario). De esta forma, la altura de los pastos nunca superó los 30 cm. La situación de remoción puede compararse en la figura 12.

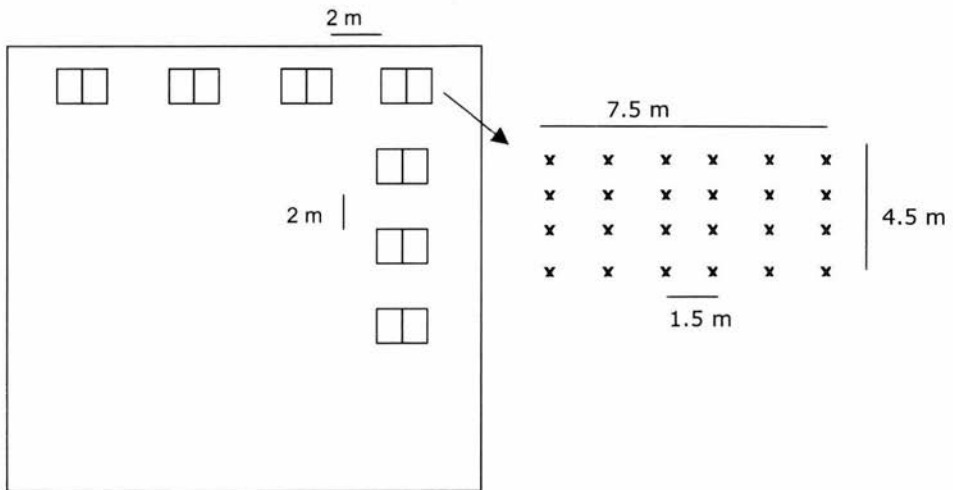


Fig. 11. Diseño de parcelas permanentes en el potrero. Cada cuadro de 7.5 m x 4.5 m representa una repetición de cada uno de los 9 tratamientos. El diseño es totalmente aleatorio. El área total no se representa a escala ni se muestran la totalidad de las parcelas. Cada (x) representa una planta.



Fig. 12. Aspecto general del tratamiento de remoción de los pastos (a la izquierda y centro de la imagen).



Registré periódicamente el número de individuos vivos por parcela y por tratamiento (especie).

### ***Evaluación de la presencia/ausencia de pastos sobre el crecimiento***

Para evaluar el crecimiento de las especies y su interacción con la presencia de pastos, sobre las mismas parcelas descritas en la sección anterior registré periódicamente las siguientes variables:

- **Altura** (cm) desde la base hasta la yema apical, medida con una cinta métrica (sin considerar las hojas que sobrepasan la yema).
- **Diámetro a la base** (mm), medida con un vernier digital. En sistemas forestales suele utilizarse el diámetro a la altura del pecho y ser registrado en centímetros (Husch et al. 1982); en este caso las plantas no alcanzan el tamaño adecuado para utilizar esta medida, por lo que decidí utilizar el diámetro en la base del tronco y registrarlo en milímetros. Antes de la primera medición, cada planta fue marcada con aerosol de color contrastante, de forma tal que las mediciones posteriores se realizaran siempre sobre el borde superior de tal marca. En los casos en que se encontraba alguna anomalía en la zona marcada (p. ej. ramificación, abultamiento, nódulos) realicé la medición por debajo de la misma.

Por otro lado, en la estimación del diámetro troncal de árboles, suelen registrarse los diámetros máximo y mínimo y se calcula el área geométrica media. Sin embargo, dado que en este caso se trata de leñosas aún jóvenes, decidí considerar sólo un diámetro y realicé la estimación considerando el área del tronco como circular.

- **Área foliar total** (cm<sup>2</sup>). La estimé a partir de multiplicar el número total de hojas por el área foliar total promedio. Esta última la calculé sobre un modelo de regresión construido previamente para cada especie, a partir de una muestra independiente de hojas. Colecté de cada especie entre 30 y 40 hojas de diversos tamaños de forma que incluyeran la variación natural en área foliar. A éstas les medí la longitud, ancho y área foliar con un medidor Delta-T Devices Ltd. (Cambridge, UK), y el programa WINDIAS ver 2.0 (Delta-T Devices Ltd.). Las funciones que mejor se ajustaron fueron las siguientes (Jump 3.2.1, SAS Institute Inc.):

*C. obtusifolia*: área = 44.169 + 0.63723\*largo\*ancho ( $R^2=0.95$ ;  $P<0.001$ )

*E. folkersii*: área = 42.9332 + 1.21453\*largo1\*ancho1 ( $R^2=0.96$ ;  $P<0.0001$ ), donde largo1 y ancho1 corresponden a las dimensiones del folíolo principal.

*H. nutricia*: área = 0.63587 + 0.64059\*largo\*ancho ( $R^2=0.99$ ;  $P<0.0001$ )

*H. appendiculatus*: área = 0.00177 + 0.6516\*ancho + 0.84415\*ancho<sup>2</sup> ( $R^2=0.98$ ;  $P<0.0001$ )

*O. oleifera*: área = -4.6727 + 1.99681\*long\*ancho ( $R^2=0.99$ ;  $P<0.0001$ )

Las hojas de las especies sembradas por estaca (*B. simaruba* y *G. sepium*) no fueron colectadas, debido a que el número de hojas producido no fue suficiente para hacer una prueba estadística.

- **Área de copa** (m<sup>2</sup>) (como estimación de la cobertura y producción de sombra). La superficie de la copa de un árbol es una medida útil para el estudio de la intercepción de la lluvia, la transmisión de luz, la acumulación de hojarasca, la pérdida de humedad del suelo y la tasa de transpiración (Husch et al. 1982). Por esto, para estimar la cobertura vegetal generada por cada árbol, y como indicador del nivel de sombra producida, decidí medir el diámetro de la copa. En el último censo, un año posterior a la siembra, a cada individuo le medí dos diámetros de su copa. A partir de ellos calculé la superficie total de la copa de cada individuo como:

$$\text{área de copa} = [(d1+d2)/4]^2 \times \pi,$$

donde d1 y d2 son los diámetros medidos.

Esta variable me permitió estimar el área total de cobertura vegetal para cada parcela.

La frecuencia en las mediciones de todas las variables mencionadas en los párrafos precedentes cambió a lo largo del estudio. El primer censo correspondió a los 30 días posteriores a la siembra. Luego realicé dos censos cada 60 días y los últimos dos cada 120 días. Estos se debe a que a partir de los primeros censos observé que las diferencias no resultaban significativas en dicho tiempo.

***Evaluación de los cambios en las condiciones microambientales (insolación, temperatura y humedad relativa) en función de la presencia/ausencia de pastos y de la siembra de leñosas***

Para evaluar los cambios en las características microambientales bajo distintas condiciones (diferentes especies, tipos de propagación o comunidades), registré algunas de ellas al inicio y final del estudio, es decir, en el momento de la siembra y al cabo de un año. Seleccioné al azar cuatro plantas por parcela y coloqué un sensor sobre el suelo debajo de cada una. Dado que este análisis se realizó con fines meramente comparativos, realicé las mediciones a mediados del mes de junio (2002-2003) en un día de cielo limpio, entre las 11 y las 14 horas, sin tener en cuenta las variaciones estacionales. El orden de las plantas fue intercalado con el de las parcelas para incluir la variación en el tiempo, es decir, monitoreé todas las primeras plantas de todas las parcelas, luego todas las segundas, etc.

Las variables medidas fueron:

- luz roja (660 nm) y de rojo lejano (730 nm) ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2, \text{s}$ ), registradas con un radiómetro modelo SKR – 100 (Skye Instruments Scotland),
- temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), registrada con un sensor HMP 35C y un Data Logger 21X (Campbell Scientific Logan Utah),
- humedad relativa (%), registrada con el mismo equipo que la temperatura.

***Evaluación de los posibles efectos de la riqueza/diversidad de especies sobre la supervivencia y el crecimiento***

Entre las 54 parcelas, 18 recibieron "comunidades mixtas" compuestas por 2, 4 y 6 especies. Cada una de las parcelas incluyó una combinación aleatoria y diferente del número apropiado de especies a partir del total seleccionado, excepto en el último caso (sexteto), donde algunas contuvieron comunidades iguales debido a la falta de individuos para completar la combinación. De esta forma, intenté contener la variación generada a partir de las combinaciones posibles de cada nivel de riqueza.

Comparé el desempeño de las especies entre los cuatro tratamientos de la misma forma que se describe en los puntos 1 y 2 (Evaluación de supervivencia y crecimiento).

***Evaluación de los cambios en la composición y estructura de la comunidad vegetal a partir de la exclusión del ganado***

Dado que el pastoreo altera la estructura y composición de la comunidad vegetal, decidí estudiar los cambios en ésta luego de la exclusión. Para lograr esto, diseñé la siguiente metodología:

- a) Dentro del lote (exclusión): sobre los caminos entre las filas de parcelas dispuse 20 transectos de 20 m cada uno (Fig. 13). Sobre éstos, a cada metro de distancia coloqué verticalmente una varilla de madera y registré la identidad de las especies que la tocaban en tres estratos (0-50 cm, 50-100 cm y 100-150 cm). De esta forma, obtuve un total de 400 puntos de muestreo. El punto de inicio del primer transecto fue al azar, y el segundo transecto inició a 5 m del primero.
- b) Fuera del lote (potrero activo): Dispuse otros 20 transectos de igual largo y contabilicé igual número de puntos (Fig. 13). Determiné el inicio de los transectos al azar sobre una línea imaginaria a lo largo de uno de los lados del lote, y la disposición fue en sentido paralelo a los ubicados dentro del lote para unificar el criterio de orientación.

Realicé estas mediciones a los 7 y 16 meses posteriores a la exclusión. De todas las especies colecté un individuo para ser identificado y posteriormente depositado a la colección de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtles (UNAM).



## 5. Análisis estadístico

### *Supervivencia y presencia/ausencia de pastos*

La proporción de individuos que sobreviven en un determinado período de tiempo no es independiente de la proporción que sobrevive en el período anterior. En mi estudio, contabilicé periódicamente el número de individuos vivos, y como estas mediciones no son independientes en el tiempo, deben utilizarse análisis del tipo de medidas repetidas. Dado que los datos no cumplían con los requisitos estadísticos necesarios tuve que descartar el análisis univariado (ANOVAR), el cual presenta comparativamente la mayor potencia; por tanto, para evaluar la supervivencia de las plantas utilicé un análisis multivariado de varianza de medidas repetidas (MANOVAR) (Potvin et al. 1990; Von Ende 1993).

Debido a que el diseño experimental que utilicé fue el de parcelas divididas (split-plot, Von Ende 1993), el modelo adecuado para este análisis incluyó además el efecto de la varianza generada por la aleatorización de las especies en las distintas réplicas. Este efecto se considera aleatorio y debe estar anidado dentro del factor especie (InfoStat 2003), de forma tal que el modelo resulta como el siguiente:

efecto total =  $\mu + \alpha_i + \beta_j + \alpha\beta_{ij} + \theta_r$  (aleatorio),

donde  $\mu$  es la media general,  $\alpha_i$  es el efecto de la especie  $i$ ,  $\beta_j$  es el efecto del pasto (presencia o ausencia),  $\alpha\beta_{ij}$  es la interacción entre ambos factores y  $\theta_r$  es la variación entre las réplicas de cada especie. Este último, que corresponde al error, está anidado en la especie y es el único efecto aleatorio dentro del modelo. Verifiqué los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas con las pruebas de Shapiro-Wilk (Shapiro y Wilk 1965) y Levene (Milliken y Johnson 1984) respectivamente. Para mejorar la normalidad y homogeneidad de varianzas de los datos calculé el arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción de individuos vivos en cada censo para utilizarla como variable dependiente. Al mismo tiempo comprobé la condición impuesta por la desigualdad  $N - M > k + 9$  (donde  $N = 864$

plantas;  $M = 2$  niveles de tratamiento y  $k = 6$  medidas en el tiempo, resultando:  $862 \gg 15$ ) (Maxwell y Delaney 1990; Von Ende 1993).

Este análisis permite distinguir el efecto de las especies debido a sus diferencias intrínsecas, los efectos de la presencia/ausencia del pasto, así como el efecto entre plantas y tratamientos debido al factor tiempo. Comprobé el efecto del tiempo mediante la transformación de los datos en  $p - 1$  contrastes (donde  $p$  es el número de medidas en el tiempo) (Potvin et al. 1990) generados con las diferencias entre dos censos consecutivos (*i.e.* contrastes de perfiles, Von Ende 1993). Un resultado significativo en un contraste implica que la pendiente de la curva de supervivencia se modifica consistentemente, representando un cambio en la tasa de mortalidad.

Dado que en algunos casos la supervivencia de las especies puede ser estimada a partir del peso específico foliar (Martínez-Garza 2003), decidí estudiar la relación entre estas variables a través de un análisis de regresión múltiple. Para el cálculo del peso específico foliar de las especies seguí la metodología de Martínez-Garza (2003).

### ***Crecimiento y presencia/ausencia de pastos***

#### **a. Condición final de las especies y grupos de propagación**

Para describir la condición final de las especies en cuanto a los estimadores de tamaño elegidos utilicé un análisis de varianza de dos vías (ANOVA), incluyendo como factores la especie, la presencia/ausencia del pasto y la interacción entre ambos, con el mismo modelo descrito en la sección anterior (split-plot).

A través de este tipo de análisis evalué las siguientes variables dependientes: altura y diámetro troncal final, área basal, área foliar total y relativa, y área de copa. Las primeras dos variables las calculé como la altura o el diámetro ganados con respecto al valor inicial (final/inicial), de forma tal de poder comparar al aumento total entre especies. El área basal se calculó con la fórmula del círculo, de manera que  $\text{área} = (d/2)^2 \times \pi$ , donde  $d$  es el diámetro a la base del tallo. El área foliar total se describió

anteriormente, mientras que el área foliar relativa se calculó en función de la altura total de la planta (área foliar total/altura final). El cálculo del área de copa se detalló en la sección 1.

Comprobé la normalidad de los datos a través de la prueba de Shapiro-Wilk (Shapiro y Wilk 1965), mientras que el supuesto de homogeneidad de varianzas lo verifiqué a través de la inspección visual de los desvíos típicos de los distintos tratamientos, y por la prueba de Levene, ya que el diseño fue desbalanceado (Milliken y Johnson 1984). En los casos en los que la interacción resultara significativa ( $P < 0.05$ ) realicé los contrastes necesarios utilizando la prueba de LSD (diferencias mínimas significativas), con un error tipo I del 0.05 (SAS 1997).

#### **b. Efectos de la presencia/ausencia de pastos sobre el crecimiento general de las especies y grupos de propagación**

Evalué el crecimiento general de cada especie bajo los diferentes tratamientos (con pasto, sin pasto). Para esto utilicé dos indicadores: el incremento relativo (Ricker 1998) y la tasa media de incremento mensual (Hunt 1982), de forma tal que

$$\text{incremento relativo} = (x_f - x_i) / x_i$$

Y,

$$R = (\ln x_f - \ln x_i) / \Delta \text{tiempo}$$

donde R es la tasa de incremento (p.ej. altura, diámetro),  $x_f$  y  $x_i$  corresponden a los valores finales e iniciales de la variable a analizar, y  $\Delta$ tiempo corresponde al periodo transcurrido durante el estudio, en este caso 12 meses.

Incluí estas dos variables en un análisis de varianza de dos vías (ANOVA) con los factores especie, presencia del pasto y su interacción, adecuando el modelo a un diseño de parcelas divididas o *split-plot* (Von Ende 1993). Verifiqué los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas con las mismas pruebas anteriores. En los casos necesarios, realicé los contrastes correspondientes, y para evitar el aumento del error tipo I apliqué la corrección de Bonferroni (Sokal y Rohlf 1995).



La tasa de crecimiento relativo suele estar relacionada con el área específica foliar (Huante et al. 1995; Cornelissen et al. 1996; Wright et al. 2000), o bien con su inversa, el peso específico foliar (Reich et al. 1992; Martínez-Garza 2003). Por esto, decidí estudiar la relación entre las tasas de crecimiento relativo (en altura y diámetro) y el peso específico foliar a través de un análisis de regresión lineal. La estimación de esta última variable se detalla en Martínez-Garza (2003).

### **c. Efectos de la presencia/ausencia de pastos sobre el crecimiento a lo largo del tiempo**

Para estudiar el crecimiento de las especies a lo largo del tiempo incluí las variables de tamaño (altura, diámetro a la base y número de hojas) en un análisis de componentes principales (ACP, SAS 1997). Realicé un análisis para cada censo, limitándolo a la obtención de un único componente. Los coeficientes de cada individuo sobre dicho primer componente ("valor", de aquí en adelante), los incluí posteriormente como variables dependientes en un análisis de varianzas multivariado de medidas repetidas (MANOVAR). Verifiqué los supuestos de homogeneidad de varianzas y normalidad con las mismas pruebas que en la sección anterior. Para evaluar los efectos del tiempo sobre los tratamientos y el desempeño de las plantas, apliqué el mismo análisis de contrastes de perfiles descrito anteriormente y comparé de la misma forma los censos consecutivos en  $p - 1$  contrastes (donde  $p$  es el número de medidas repetidas en el tiempo) (SAS 1997).

Para la tasa de cambio en el número de hojas (T) utilicé la fórmula de Fineblum y Rausher (1995), tal que:

$$T = (\# \text{ hojas totales finales} - \# \text{ hojas totales iniciales}) / \# \text{ hojas totales iniciales}$$

Calculé la tasa media de cambio para especie entre cada uno de los censos realizados y la incluí como variable dependiente en el MANOVAR, al igual que las tasas de incremento en altura y diámetro.

### ***Cambios en las variables microambientales***

Analicé las tres variables ambientales medidas de la misma forma. Utilicé para cada una el promedio por parcela. Dado que realicé las mediciones bajo un diseño pareado (con y sin pasto), analicé los promedios a través de un método estadístico que respetara el diseño espacial. Debido a que los datos no mostraron normalidad, aún luego de evaluar diferentes transformaciones, los comparé a través de la prueba de Wilcoxon (Zar 1984) para muestras pareadas. Repetí esto mismo en los subsiguientes muestreos.

### ***Efectos de la riqueza de especies y su interacción con la presencia/ausencia de pastos***

Para estudiar los efectos de la riqueza de especies sobre el proceso de establecimiento, y su posible interacción con la presencia de los pastos, utilicé las parcelas que recibieron las comunidades mixtas descritas en el diseño experimental ( $n = 18$ ).

Para completar el gradiente, eran necesarias réplicas de parcelas monoespecíficas, por lo que seleccioné aleatoriamente una submuestra de 6 parcelas del total de 36 (ver sección 4.1), de tal manera que esta submuestra está compuesta por parcelas que contienen una especie diferente (4 especies de semilla y se repiten dos especies).

Analicé los efectos de la riqueza con el mismo enfoque que en para las parcelas puras, respetando el diseño espacial del tipo parcelas divididas o split-plot (Von Ende, 1993) (ver modelo estadístico en la pág. 51). Utilicé un análisis multivariado de varianza para describir la situación final de las especies en cuanto a su altura y diámetro absolutos y relativos, el área foliar total y el área de copa. El mismo análisis sirvió para estudiar el incremento relativo total para la altura y el diámetro. Para el caso de mediciones periódicas en el tiempo, a saber las tasas de crecimiento en altura y diámetro, y la tasa de cambio en el número de hojas, utilicé un análisis multivariado de varianza de medidas repetidas, y posteriormente un análisis de contrastes de perfiles (Von Ende, 1993).

### ***Cambios en la composición y estructura de la comunidad vegetal***

Para describir la composición de las dos tipos de comunidad (potrero y exclusión), observé el número de especies que representa cada familia presente en cada censo, calculé la frecuencia de aparición y la abundancia relativa de cada una, esta última estimada como la suma de las abundancias relativas de las especies que la representan.

En segundo lugar, calculé la frecuencia y abundancia relativa de cada especie en cada censo. La frecuencia se expresó como el porcentaje de transectos en los que apareció la especie, y la abundancia se expresó como el porcentaje de registros sobre el total de registros para todo el lote. Además, obtuve el valor de importancia para cada especie a partir de la suma de su frecuencia y abundancia. En tercer lugar, comparé cualitativamente las comunidades en función de su riqueza de especies, equitatividad y diversidad por el índice de Shannon-Wiener ( $H' = \sum p_i \ln p_i$ ) (Magurran 1988). La diversidad total entre tratamientos la evalué a través de la prueba de Hutcheson (Zar 1984). Calculé la similitud entre comunidades (potrero y exclusión) a través de los índices de Sonrenson y Jaccard (Magurran 1988).

## RESULTADOS

### 1. EL EFECTO DE LA PRESENCIA DE PASTOS SOBRE LA SUPERVIVENCIA DE LAS ESPECIES

#### Y LOS TIPOS DE PROPAGACIÓN

##### Variación interespecífica y tipos de propagación

La supervivencia final de las especies resultó entre el 64 y el 88%, con una media general ( $\pm$ DE) de  $75.7 \pm 9.9\%$  al cabo de un año de estudio. El análisis de varianza multivariado (medidas repetidas) demostró que la supervivencia es significativamente diferente entre especies ( $F_{5,30}=66.16$ ;  $P<0.0001$ ), y además detectó un efecto significativo de la presencia/ausencia del pasto ( $F_{1,30} = 11.62$ ;  $P = 0.0019$ ). La interacción entre especie x pasto también resultó significativa ( $F_{5,30} = 2.70$ ;  $P= 0.0394$ ), lo que nos indica que la variación interespecífica en la mortalidad depende de la presencia/ausencia del pasto. Existe además un efecto significativo del tiempo ( $F_{5,26}= 185.54$ ;  $P<0.0001$ ), y este factor presenta una interacción significativa con la especie ( $F_{25,150}= 5.22$ ;  $P<0.0001$ ) y el pasto ( $F_{5,26}= 3.93$ ;  $P = 0.0087$ ), evidenciando que el número de individuos que mueren en cada período no es constante, y que esta variación depende de la especie y de la presencia/ausencia del pasto.

El curso temporal de la supervivencia de las plantas denota tendencias diferentes en las curvas de las especies (Fig. 14). Las especies sembradas por estaca (i.e., *B. simaruba* y *G. sepium*) presentan, en todo el tiempo, una mortalidad mayor que la de cualquiera de las especies sembradas a partir de semilla. Las primeras sufren una fuerte mortalidad en las etapas iniciales del estudio, y a los 90 días se habían muerto, en promedio, el 64% de los individuos, mientras que a los 150 días la mortalidad acumuló el 71%. En los periodos posteriores, y hasta el final del estudio, la pendiente de la curva se suaviza considerablemente en ambas especies. La supervivencia final media fue de  $10.7 \pm 1.8\%$ , pero con una importante variación: después de un año de estudio en *G. sepium* sobrevivió el 19.4%, mientras que en *B. simaruba* sólo el 2.1%.

El tiempo de vida media para estas especies fue de  $173 \pm 5$  días y resultó más homogéneo que la supervivencia final.

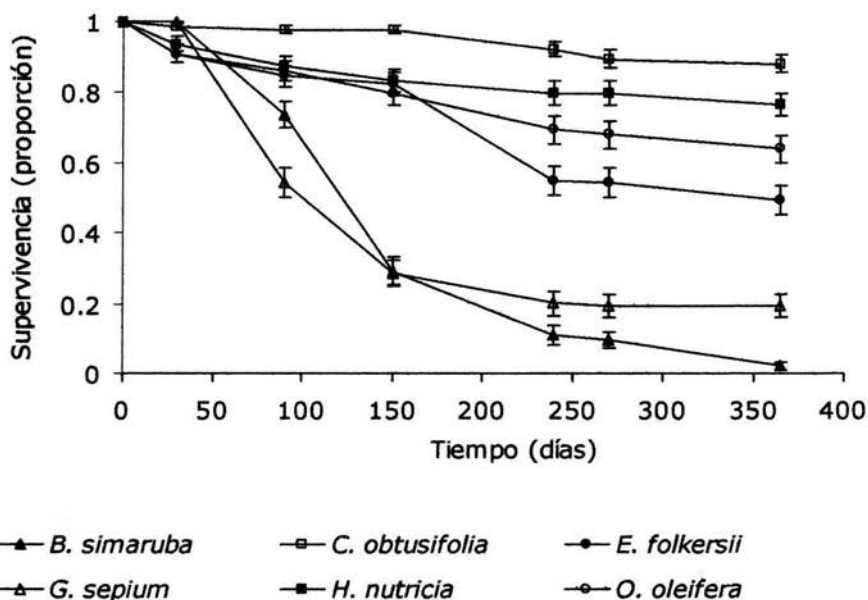


Fig. 14. Curso temporal de la supervivencia de las seis especies de estudio. Los puntos corresponden al promedio ( $\pm$ DE).

La supervivencia de las especies de semilla no sólo es mayor en términos absolutos sino que además presenta menores pendientes de caída en general. En este caso, no se observa un periodo particular donde la pérdida de individuos haya sido mayor, sino que denota un patrón de mortalidad constante, lo que determina una curva de supervivencia que podría llegar a ajustarse a una regresión lineal.

La supervivencia media final de estas especies fue  $69.4 \pm 1.9\%$ , con un ámbito que osciló entre 88% en *C. obtusifolia* y 49% en *E. folkersii*. Las otras dos especies mostraron valores

intermedios. El tiempo de vida medio de las especies de este grupo fue, en promedio, de  $308 \pm 4$  días; con una variación menor que la observada en el porcentaje de supervivencia. El tiempo mínimo lo presentó *O. oleifera*, con  $294 \pm 10$  días, y el máximo *C. obtusifolia*, con  $349 \pm 5$  días.

Un análisis de contrastes permitió identificar que, en términos generales, la supervivencia entre tipos de propagación resultó altamente significativa ( $F_{1,30} = 269.54$ ;  $P < 0.0001$ ), por lo cual decidí realizar un análisis de varianzas multivariado y de medidas repetidas, para cada grupo (i.e., propagación por estaca y por semilla) por separado.

### ***Especies sembradas por estaca***

A partir de este análisis pude observar que no existen diferencias entre el comportamiento general de la supervivencia de las especies propagadas por estaca (Tabla 5). Ambas especies de este grupo se encuentran igualmente afectadas en forma negativa por la presencia del pasto, siendo la supervivencia media menor en presencia de estos últimos (Fig. 15). Como se esperaba, el efecto general del tiempo fue significativo pero depende de la interacción con la especie ( $F_{5,6} = 8.97$ ;  $P = 0.0094$ ) y de la presencia/ausencia de pastos ( $F_{5,6} = 17.94$ ;  $P = 0.0015$ ).

El análisis de perfiles generó cinco contrastes a partir de seis censos. Aunque en el análisis global no se detectaron diferencias entre especies ( $F_{1,10} = 2.34$ ;  $P = 0.1573$ ) éstas existen cuando las observamos temporalmente, hasta los 240 días (Tabla 5), siendo siempre mayor para *G. sepium*. La competencia afectó negativamente la supervivencia hasta los 150 días. Entre los 240 y 270 días todos los factores resultaron no significativos, y fueron marginales entre los 270 y 365 días, por lo que puedo señalar que a partir de este momento la supervivencia de estas especies tiene el mismo patrón de comportamiento.

Si bien los efectos del tiempo fueron consistentes hasta el final del estudio (365 días), los dos últimos contrastes presentaron probabilidades no significativas y marginal respectivamente, sugiriendo que estas especies pueden estar cerca de alcanzar una asíntota en su supervivencia.

Tabla 5. Resultados del análisis de varianzas multivariado de medidas repetidas, y contrastes de perfiles para la supervivencia de las especies sembradas a partir de estaca.

<b>Fuente de Variación</b>	<b>g. l.</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<i>Entre tratamientos</i>			
Especie	1, 10	2.337	0.1573
Presencia de pastos	1, 10	5.543	0.0403
Especie x Presencia de pastos	1, 10	0.249	0.6284
Repetición (especie)	10, 10	1.654	0.2201
<i>Dentro de tratamientos</i>			
Tiempo	5, 6	181.520	<0.0001
Tiempo x Especie	5, 6	8.974	0.0094
Tiempo x Presencia de pastos	5, 6	17.945	0.0015
Tiempo x Especie x Presencia de pastos	5, 6	2.108	0.1952
Tiempo x Repetición (especie)	50, 50	1.457	0.0933
<i>Contrastes</i>			
<i>0 - 90 días</i>			
Tiempo	1, 10	216.249	<0.0001
Tiempo x Especie	1, 10	10.920	0.0080
Tiempo x Presencia de pastos	1, 10	26.269	0.0004
Tiempo x Especie x Presencia de pastos	1, 10	0.325	0.5811
Tiempo x Repetición (especie)	10, 10	2.855	0.0566
<i>90 - 150 días</i>			
Tiempo	1, 10	230.328	<0.0001
Tiempo x Especie	1, 10	22.923	0.0007
Tiempo x Presencia de pastos	1, 10	17.159	0.0020
Tiempo x Especie x Presencia de pastos	1, 10	0.979	0.3459
Tiempo x Repetición (especie)	10, 10	5.573	0.0060
<i>150 - 240 días</i>			
Tiempo	1, 10	26.153	0.0005
Tiempo x Especie	1, 10	6.148	0.0326
Tiempo x Presencia de pastos	1, 10	0.222	0.6479
Tiempo x Especie x Presencia de pastos	1, 10	0.710	0.4190
Tiempo x Repetición (especie)	10, 10	2.256	0.1077

Tabla 5. (Continuación)

Fuente de Variación	<i>g. l.</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>240 - 270 días</i>			
Tiempo	1, 10	1.938	0.1941
Tiempo x Especie	1, 10	0.062	0.8083
Tiempo x Presencia de pastos	1, 10	0.062	0.8083
Tiempo x Especie x Presencia de pastos	1, 10	1.938	0.1941
Tiempo x Repetición (especie)	10, 10	1	0.5
<i>270 - 365 días</i>			
Tiempo	1, 10	5.016	0.0490
Tiempo x Especie	1, 10	5.016	0.0490
Tiempo x Presencia de pastos	1, 10	3.498	0.0910
Tiempo x Especie x Presencia de pastos	1, 10	3.498	0.0910
Tiempo x Repetición (especie)	10, 10	1.057	0.4659

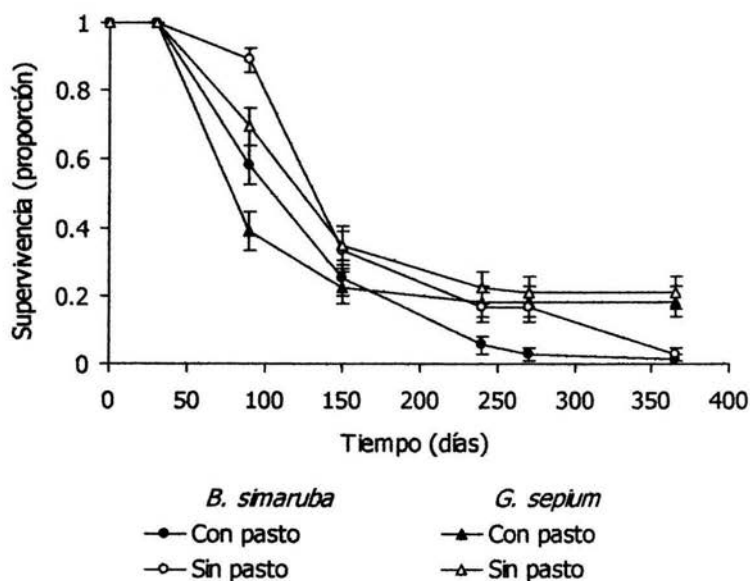


Fig. 15. Curso temporal de la supervivencia de las dos especies sembradas por estaca en diferentes condiciones de competencia con el pasto. Los puntos corresponden al promedio ( $\pm$ DE).



### ***Especies sembradas por semilla***

En general, observé que la supervivencia de las especies sembradas a partir de semilla depende de la identidad, de la presencia del pasto y de su interacción (Tabla 6). *E. folkersii* es la única especie afectada por la competencia ( $F_{1,20} = 17.37$ ;  $P = 0.0005$ ). El efecto general del tiempo resultó significativo, y también su interacción con las especies, pero no con la competencia, indicando que la supervivencia de éstas es variable durante todo el estudio y depende de la identidad del individuo pero es independiente de la presencia del pasto.

Para comparar las curvas de supervivencia realicé los contrastes necesarios. Para la corrección correspondiente utilicé el método de Bonferroni (Sokal y Rohlf 1995, pp. 240), de forma tal que  $\alpha' = \alpha / k = 0.0084$ , donde  $k$  es el número de contrastes (6).

Desde una perspectiva general, *O. oleifera* muestra una curva de supervivencia que podríamos llamar "intermedia", ya que esta especie no difiere de ninguna de las otras tres. *C. obtusifolia*, presenta una supervivencia alta, que difiere significativamente de *H. nutricia* y *E. folkersii* ( $P = 0.0084$  y  $0.0075$ , respectivamente), especies con supervivencia consistentemente menor y diferentes entre sí ( $P = 0.0064$ ), pero no diferentes de *O. oleifera*.

A través del análisis de perfiles pude analizar las variaciones temporales de los efectos globales. Los efectos del tiempo fueron significativos a lo largo de todo el estudio, sugiriendo que la supervivencia seguirá disminuyendo. Estas especies presentan un comportamiento muy similar en su supervivencia (Fig. 14). Ésta depende de la identidad sólo entre los 150 a los 270 días (Tabla 6). En el análisis de variación temporal, no se detectan efectos de la competencia en ninguno de los casos, lo que me lleva a sugerir que aunque el pasto tiene un efecto global sobre las especies éste es constante a lo largo del tiempo.

Tabla 6. Resultados del análisis de varianza multivariado de medidas repetidas, y contrastes de perfiles para la supervivencia de las especies sembradas a partir de semilla.

<b>Fuente de Variación</b>	<b>g. l.</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<i>Entre tratamientos</i>			
Especie	3, 20	22.920	<0.0001
Presencia de pastos	1, 20	6.10	0.0226
Especie x Presencia de pastos	3, 30	4.881	0.0105
Repetición (especie)	20, 20	2.853	0.0117
<i>Dentro de tratamientos</i>			
Tiempo	5, 16	39.884	<0.0001
Tiempo x Especie	15, 54	2.692	0.0040
Tiempo x Presencia de pastos	5, 16	0.682	0.6438
Tiempo x Especie x Presencia de pastos	15, 54	0.527	0.9139
Tiempo x Repetición (especie)	100, 100	1.013	0.4744
<i>Contrastes</i>			
<i>0 – 90 días</i>			
Tiempo	1, 20	24.021	<0.0001
Tiempo x Especie	3, 20	2.248	0.1140
Tiempo x Presencia de pastos	1, 20	2.054	0.1672
Tiempo x Especie x Presencia de pastos	3, 20	0.010	0.9985
Tiempo x Repetición (especie)	20, 20	1.194	0.3475
<i>90 – 150 días</i>			
Tiempo	1, 20	10.372	0.0043
Tiempo x Especie	3, 20	1.894	0.1631
Tiempo x Presencia de pastos	1, 20	1.064	0.3145
Tiempo x Especie x Presencia de pastos	3, 20	0.185	0.9054
Tiempo x Repetición (especie)	20, 20	0.372	0.9840

Tabla 6. (Continuación)

Fuente de Variación	g. l.	F	P
<i>150 – 240 días</i>			
Tiempo	1, 20	70.256	<0.0001
Tiempo x Especie	3, 20	9.471	0.0004
Tiempo x Presencia de pastos	1, 20	0.776	0.3887
Tiempo x Especie x Presencia de pastos	3, 20	1.623	0.2157
Tiempo x Repetición (especie)	20, 20	2.079	0.0549
<i>240 – 270 días</i>			
Tiempo	1, 20	9.781	0.0053
Tiempo x Especie	3, 20	4.058	0.0210
Tiempo x Presencia de pastos	1, 20	1.391	0.2521
Tiempo x Especie x Presencia de pastos	3, 20	0.231	0.8716
Tiempo x Repetición (especie)	20, 20	1.993	0.0657
<i>270 – 365 días</i>			
Tiempo	1, 20	11.478	0.0029
Tiempo x Especie	3, 20	0.465	0.7098
Tiempo x Presencia de pastos	1, 20	0.447	0.5115
Tiempo x Especie x Presencia de pastos	3, 20	0.788	0.5148
Tiempo x Repetición (especie)	20, 20	0.753	0.7339

Las especies de semilla mostraron un gradiente en su supervivencia final (Fig. 14). Entre ellas, gran parte de la mortalidad de *E. folkersii* estuvo determinada por el ataque de tuzas (*Orthogeomys hispidus*) entre los 7 y 8 meses posteriores al trasplante (enero-febrero). Estos animales, consumieron en este tiempo el 30% de los individuos, determinando una mortalidad del 66% para el período 150-240 días. Sin embargo, para el resto de los períodos la mortalidad nunca fue menor al 91%, lo que sugiere que en ausencia de las tuzas, *E. folkersii* hubiera mostrado una supervivencia considerablemente mayor.

A partir de esto, estimé la proporción de individuos vivos en ausencia de las tuzas; utilizando para dicho período la extrapolación de las tasas entre los períodos anterior y posterior. Los restantes censos se estimaron en función de la nueva proporción de sobrevivientes con las tasas reales observadas. De esta forma, obtuve para *E. folkersii* una supervivencia final del 74.5%, lo que modifica el orden del gradiente, dejándola en tercer lugar, después de *H. nutricia* (76.4%). *O. oleifera* mostró una supervivencia final del 63.9%, el menor valor con respecto a las demás especies.

Establecí un orden nominal (de 1 a 4) entre las especies de acuerdo a sus requerimientos ecológicos en cuanto a demanda de luz y tamaño de parche requerido (variables directamente asociadas), siendo éste arbitrario y únicamente ordinal. Es decir, que la diferencia entre dos valores numéricos no representa necesariamente la misma magnitud de diferencia entre la demanda lumínica de dos especies. Debido a esto analicé la correlación entre variables mediante el coeficiente de Spearman (Zar 1984). El gradiente de supervivencia final mostró una tendencia directa con el nivel de demanda lumínica y el tamaño de parche requerido (Fig. 16a), aunque no estadísticamente significativa ( $R = 0.80$ ;  $P = 0.20$ )

Aprovechando que las semillas de *E. folkersii* presentan un tamaño aproximado de  $1 \text{ cm}^2$  (Pennington y Sarukhán 1998), determiné para las demás especies un tamaño relativo con respecto a éste y estudié la relación entre los tamaños y la supervivencia. Observé una tendencia negativa con respecto al tamaño de la semilla (Fig. 16b), aunque no significativa ( $R^2 = 0.79$ ;  $P = 0.1112$ ). También analicé la dependencia de la supervivencia final con respecto a los parámetros de tamaño inicial (altura y diámetro a la base), el peso específico de la hoja y la tasa de incremento en altura. La proporción de individuos vivos para cada especie al cabo de un año, no mostró asociación significativa con ninguna de estas variables.

El ámbito de variación del peso específico de las hojas fue de  $40.1\text{-}53.8 \text{ g/mm}^2$ , con un promedio de  $47.6 \pm 6.1 \text{ g/mm}^2$ .

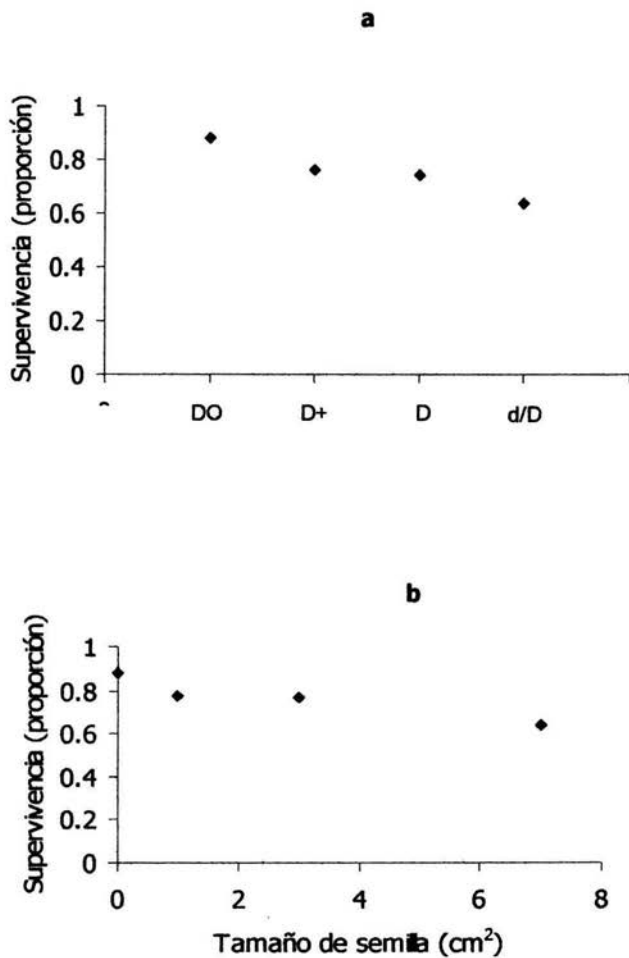


Fig. 16. Relación entre los requerimientos ecológicos de las cuatro especies sembradas a partir de semilla, y su supervivencia final al cabo de un año de estudio. a) demanda de luz y tamaño de parche; b) tamaño de semilla.

## 2. EL EFECTO DE LA PRESENCIA/AUSENCIA DE LOS PASTOS SOBRE EL CRECIMIENTO DE LAS ESPECIES Y LOS TIPOS DE PROPAGACIÓN

### 2.1 Condición final de las especies

La situación final para las especies resultó diferente en cuanto a su tipo de propagación. Las especies sembradas a partir de estaca no crecen en altura ni en diámetro, sino que utilizan sus recursos para producir rebrotes. Por claridad, presento cada grupo por separado.

#### *Especies sembradas a partir de estaca*

*B. simaruba* tuvo una supervivencia final del 2.1%, lo que representa solamente 3 individuos vivos de los 144 sembrados. Uno de ellos presentaba rebrotes al momento del censo final (junio).

En contraste, *G. sepium* mostró una supervivencia final del 19.4%, con 28 individuos vivos después de un año. El número de individuos vivos por parcela varió entre 0 y 6, con una media de 2 individuos por parcela. Al momento de la finalización del estudio, el 84% presentaba hojas y el 40% inflorescencias. Los individuos que rebrotaron tuvieron en promedio  $2.8 \pm 2.9$  ramas, y con una media de  $17.4 \pm 16.7$  folíolos cada una.

### ***Especies sembradas a partir de semilla***

Las especies mostraron diferencias significativas en cuanto a la altura final alcanzada ( $F_{3,20} = 15.23$ ;  $P < 0.0001$ ) (Fig. 17a). *E. folkersii* y *H. nutricia* son las de mayor tamaño, con alturas medias de  $132.0 \pm 8.2$  y  $121.7 \pm 4.1$  cm respectivamente. Les sigue *C. obtusifolia*, con una media de  $103.7 \pm 3.6$  cm, mientras que *O. oleifera* apenas alcanzó los  $53.9 \pm 2.0$  cm.

Debo destacar que esta variable y todas las subsiguientes relacionadas con la altura o su incremento, están subestimadas para *C. obtusifolia*. Entre los meses de febrero y marzo (240-270 días), el 82% de los individuos de esta especie perdieron por completo su meristema apical, probablemente debido al ataque por roedores.

El efecto general de la presencia del pasto también resultó significativo ( $F_{1,20} = 4.07$ ;  $P = 0.0444$ ), pero éste estuvo dado únicamente por *C. obtusifolia*, cuya altura final resultó mayor en presencia de los pastos ( $t = 2.86$ ;  $P = 0.0045$ ).

El diámetro a la base resultó similar a la altura final en cuanto a las diferencias entre especies, aunque las diferencias entre las dos primeras son algo mayores (Fig. 17b). Al igual que en la altura, las diferencias entre especies son consistentes ( $F_{3,21} = 17.80$ ;  $P < 0.0001$ ). No hubo efectos generales del pasto ( $F_{1,21} = 0.06$ ;  $P = 0.8127$ ), pero sí detecté una interacción significativa con la especie ( $F_{3,21} = 4.30$ ;  $P = 0.0053$ ). Los contrastes indican que en *H. nutricia* y *O. oleifera* el diámetro final dependió de la presencia del pasto, la cual afectó negativamente a la primera especie ( $t = -2.78$ ;  $P = 0.0057$ ) y positivamente a la segunda ( $t = 2.11$ ;  $P = 0.0355$ ).

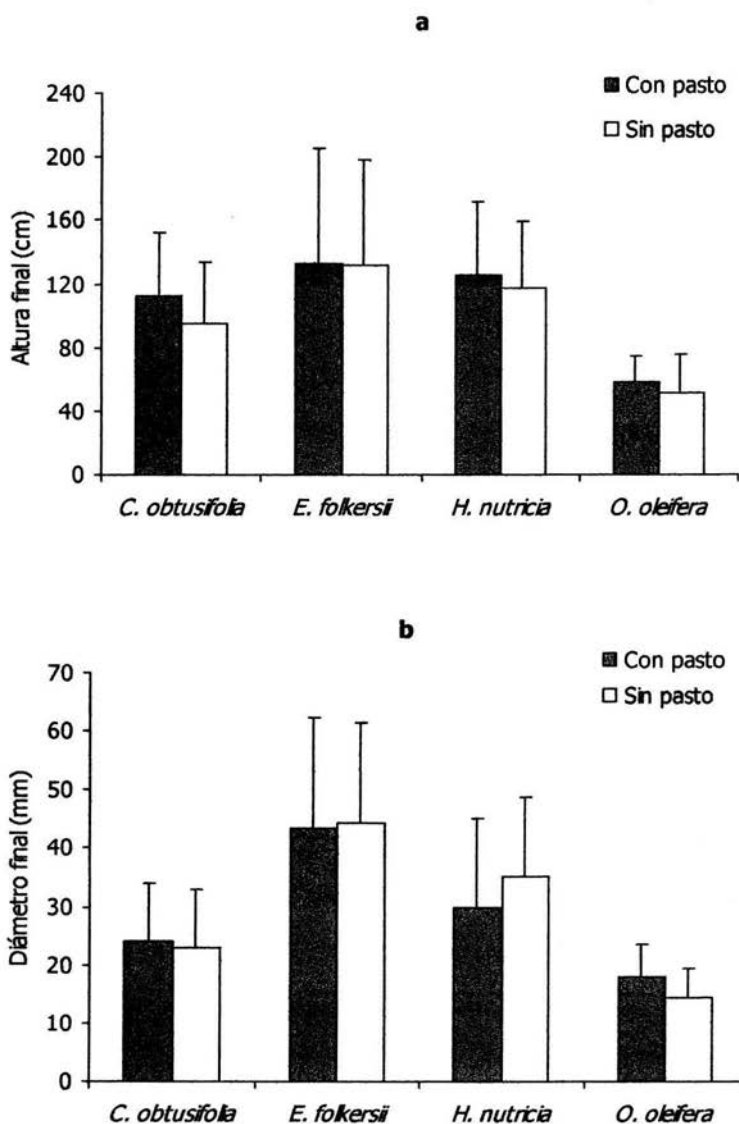


Fig. 17. Tamaño final (1 año de trasplante) alcanzado por las especies sembradas a partir de semilla. a) altura; b) diámetro. Los datos corresponden al promedio  $\pm$  DE. Las barras que comparten un asterisco indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) debido a la presencia/ausencia del pasto.



Por otra parte, observé diferencias entre las especies en su área foliar total (Fig. 18a). Esta variación no se corresponde con los patrones observados en altura o diámetro. La especie de mayor área resultó ser *H. nutricia*, que produjo entre 2.4 y 2.8 veces más superficie foliar que *E. folkersii*, 12 veces más que *C. obtusifolia* y 32 veces más que *O. oleifera*. Las diferencias entre estas tres últimas son menores entre sí y nunca superan un factor de 4.8 entre pares de especies consecutivas en orden decreciente (i.e., *E. folkersii* vs. *C. obtusifolia*, y *C. obtusifolia* vs. *O. oleifera*).

El análisis de varianza detectó diferencias significativas entre especies ( $F_{3,20} = 20.24$ ;  $P < 0.0001$ ). También observé un efecto positivo de la presencia de los pastos sobre la producción foliar ( $F_{1,20} = 7.34$ ;  $P = 0.0071$ ). Sin embargo, el área foliar total producida depende de la interacción entre ambos factores ( $F_{3,20} = 10.25$ ;  $P < 0.0001$ ); tres de las cuatro especies produjeron mayor área foliar en presencia que en ausencia de los pastos: *C. obtusifolia* ( $t = 2.05$ ;  $P = 0.0412$ ), *H. nutricia* ( $t = -1.98$ ;  $P = 0.0484$ ) y *O. oleifera* ( $t = 8.86$ ;  $P < 0.0001$ ) (Fig. 18a).

El área foliar total depende del tamaño del individuo, ya que las plantas de tamaño mayor pueden producir un número de hojas mayor. Por esto decidí relativizar el área foliar total con respecto a la altura, de forma tal que  $\text{área foliar relativa} = \text{área foliar total} / \text{altura total}$ . Esta variable mostró un patrón de valores entre especies completamente similar al observado para el área foliar total (Fig. 18b), lo que sugiere que la producción de hojas es independiente de la altura total del individuo, y el área foliar total es estimador suficiente para la comparación relativa de las especies. Sin embargo, el análisis de varianza mostró los resultados diferentes a los encontrados en el área foliar total. Detecté diferencias significativas entre especies ( $F_{3,19} = 15.27$ ;  $P < 0.0001$ ), y aunque no existe un efecto del pasto, observé una interacción entre factores ( $F_{3,19} = 5.54$ ;  $P < 0.0001$ ). Los contrastes muestran un efecto positivo de la presencia del pasto sobre la producción de superficie foliar en *O. oleifera* ( $t = 3.66$ ;  $P = 0.0003$ ), pero un efecto negativo sobre *H. nutricia* ( $t = -3.19$ ;  $P = 0.0015$ ).

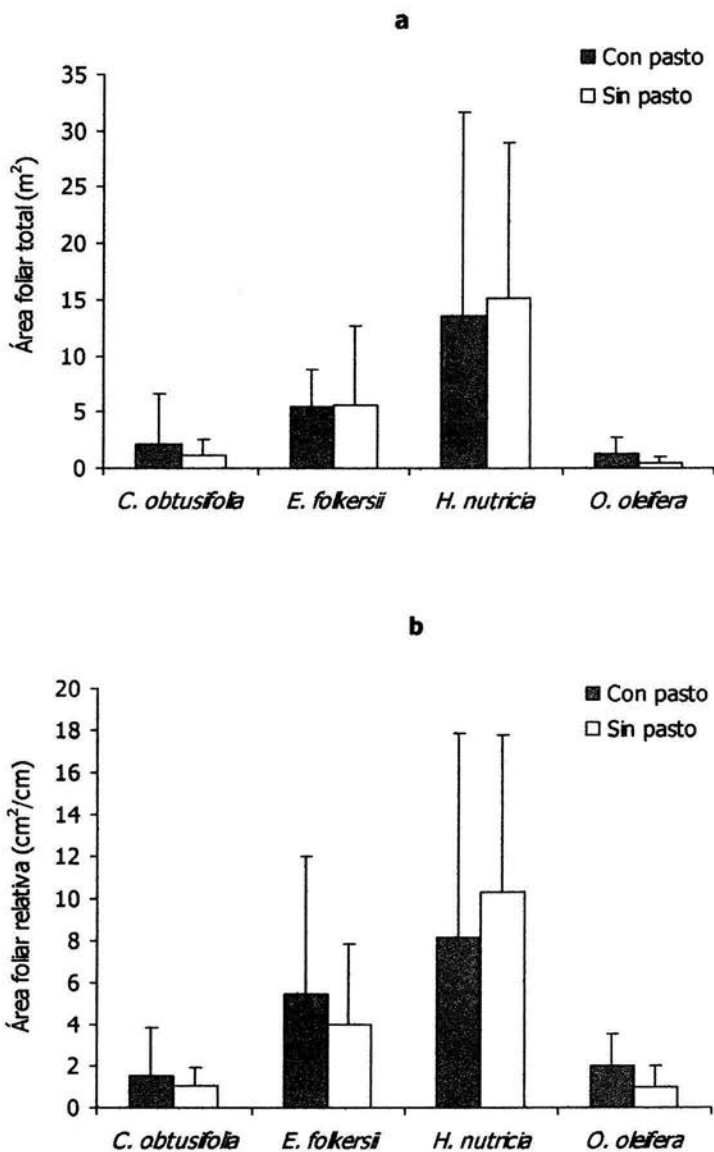


Fig. 18. Área foliar total producida por las especies sembradas a partir de semilla. a) total; b) relativa. Los datos corresponden al promedio  $\pm$  DE. Las barras que comparten un asterisco indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) debido a la presencia/ausencia del pasto.

Estos resultados son la combinación de las diferencias que existen entre las especies en el número de hojas total y en el área foliar individual, las cuales mostraron tendencias similares en respuesta a la competencia.

El área foliar individual de las especies y éste resultó significativamente diferente entre ellas ( $F_{3,20} = 7.17$ ;  $P = 0.0017$ ). La presencia del pasto tuvo un efecto general positivo sobre el área individual de las hojas ( $F_{3,20} = 6.86$ ;  $P = 0.0179$ ), aunque este resultado es consecuencia del aumento del área foliar individual sólo en *C. obtusifolia* y *O. oleifera*.

El índice de área foliar (*sensu* Larcher 1983, pp. 6) resultó altamente variable entre especies, con un ámbito que varió entre 0.004 en *O. oleifera* y 0.071 en *H. nutricia*, y con un promedio de  $0.03 \pm 0.03$ .

Al igual que el área foliar total, el área de la copa mostró un patrón de tamaños entre especies y una fuerte variabilidad entre los individuos de una misma especie (Fig. 19), con coeficientes de variación similares a los valores de las medias. Sin embargo, el patrón es diferente al observado para el área foliar total, lo que sugiere que una mayor producción de área foliar no se corresponde necesariamente con la producción de mayor sombra potencial (cf. Fig. 18a y 19). En primer lugar, si bien *E. folkersii* ( $0.46 \pm 0.48 \text{ m}^2$ ) y *H. nutricia* ( $0.37 \pm 0.39 \text{ m}^2$ ) son las especies de mayor área de copa, la magnitud de sus valores se invierte con respecto a lo observado en el área foliar; *E. folkersii* presenta una mayor área de copa que *H. nutricia*, aunque su área foliar es menor. *C. obtusifolia* ( $0.14 \pm 0.26 \text{ m}^2$ ) generó una copa media de menos de la mitad que las especies anteriores, y su diferencia con éstas es mayor que la que existe entre ésta y *O. oleifera* ( $0.04 \pm 0.05 \text{ m}^2$ ). Esta especie alcanzó un área muy por debajo de las otras especies, tres veces menor que *C. obtusifolia* y diez veces menor que la especie de mayor área. A pesar de la alta variación, el área de copa producida resultó significativamente diferente entre las especies ( $F_{3,20} = 9.35$ ;  $P = 0.0004$ ).

En segundo lugar, se observan mayores diferencias en cuanto a la presencia o ausencia del pasto, y la tendencia a una mayor área de copa en presencia de estos últimos. Sin embargo, estas diferencias no resultaron significativas, probablemente debido a los valores altos de variación entre los individuos. Por otra parte, tampoco detecté una interacción entre los factores estudiados.

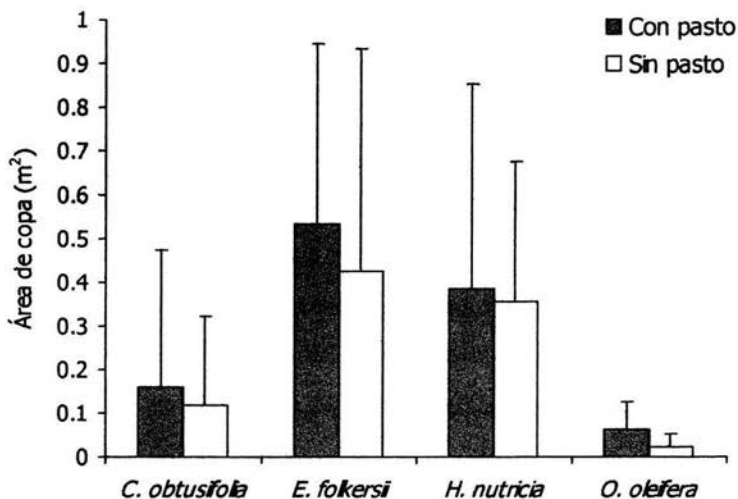


Fig 19. Área de copa de las especies sembradas a partir de semilla. Los datos corresponden al promedio ( $\pm$ DE).

A partir del área de copa pude obtener la cobertura total de cada especie y la cobertura total para todo el terreno. Esta última, la calculé como

$$\text{cobertura total} = \sum \text{cobertura media sp}_i \times \text{número de individuos vivos sp}_i$$

La cobertura vegetal total generada por estas especies fue de 83.9 m<sup>2</sup>, lo que representa solamente el 10.3% de la superficie total sembrada.

La cobertura de copa mostró un gradiente entre las especies. *H. nutricia* y *E. folkersii* fueron las de mayor valor; estas especies cubrieron el 18.6 y 14.3% respectivamente de la

superficie sembrada. El resto de las especies mostró valores entre dos y diez veces menores; *C. obtusifolia* cubrió apenas el 7.2% de la superficie y *O. oleifera* el 1.4%. *H. nutricia* aporta casi la mitad de la cobertura total (47%), y junto a *E. folkersii* contienen el 80%, mientras que *C. obtusifolia* y *O. oleifera* aportan sólo el 20% en conjunto (Fig. 20).

Aunque *H. nutricia* produjo una cobertura total de 37.6 m<sup>2</sup>, la cantidad de individuos vivos (76%) es menor que en *C. obtusifolia*, la especie de mayor supervivencia final (88%), que sólo cubrió 14.6 m<sup>2</sup>. Esto nos sugiere que el grado de cobertura que cada especie es capaz de generar depende más de su producción foliar, en cuanto a número de hojas o área foliar total, que del número de individuos que la genera.

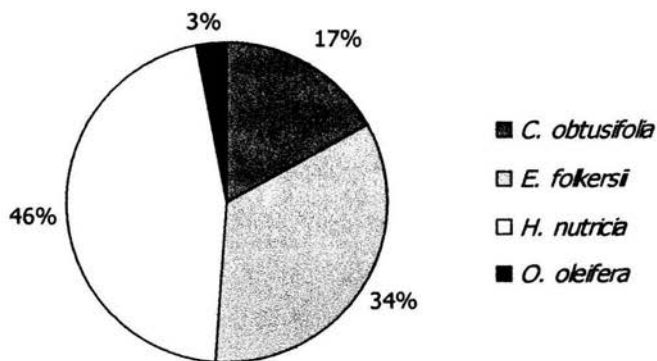


Fig. 20. Cobertura relativa de cada especie.

## 2.2 Efectos de la presencia/ausencia de pastos sobre el crecimiento total de las especies sembradas por semilla

Ya que las especies sembradas por estaca no presentaron crecimiento en altura ni en diámetro, todos los resultados que detallaré, se refieren únicamente a las especies sembradas por semilla.

El crecimiento relativo es calculado como el incremento dividido entre el correspondiente valor inicial (p. ej. incremento total en altura/altura inicial) (Ricker 1998; pp. 103).

Tanto el incremento relativo en altura como el incremento relativo en diámetro fueron altamente diferentes entre las especies (Fig. 21a y b), indicando que el crecimiento por unidad de tamaño (altura o diámetro) es diferente entre ellas, lo que implica distintas tasas de crecimiento.

*E. folkersii*, *C. obtusifolia* y *H. nutricia* mostraron incrementos relativos en altura entre 1.2 y 1.6, indicando que éstas lograron producir una altura mayor al doble de su tamaño inicial. Nuevamente, *E. folkersii* es la especie con mayor valor de incremento; ésta aumentó en un año  $1.56 \pm 0.06$  veces su tamaño. Para esta variable, *C. obtusifolia* mostró un mayor valor que *H. nutricia*, lo que nos muestra que aunque esta última obtuvo una altura final mayor, el incremento en función de su tamaño inicial fue menor que en el caso de *C. obtusifolia*. *H. nutricia* aumenta  $1.28 \pm 0.04$  veces por cada unidad de altura inicial, mientras que *C. obtusifolia* lo hace en  $1.37 \pm 0.04$  veces. *O. oleifera*, tuvo un incremento menor a 1 ( $0.80 \pm 0.05$ ), evidenciando que esta especie no alcanza a duplicar su tamaño inicial.

El incremento relativo en diámetro mostró un patrón de ordenamiento de especies diferente al observado en el incremento en altura (Fig. 21b). *E. folkersii* ( $6.5 \pm 3.0$ ) y *H. nutricia* ( $5.2 \pm 3.0$ ), produjeron más de cinco veces su diámetro inicial; *C. obtusifolia* casi quintuplica su tamaño en diámetro ( $3.8 \pm 2.0$ ), mientras que *O. oleifera* no llega a duplicarlo ( $0.7 \pm 0.6$ ).

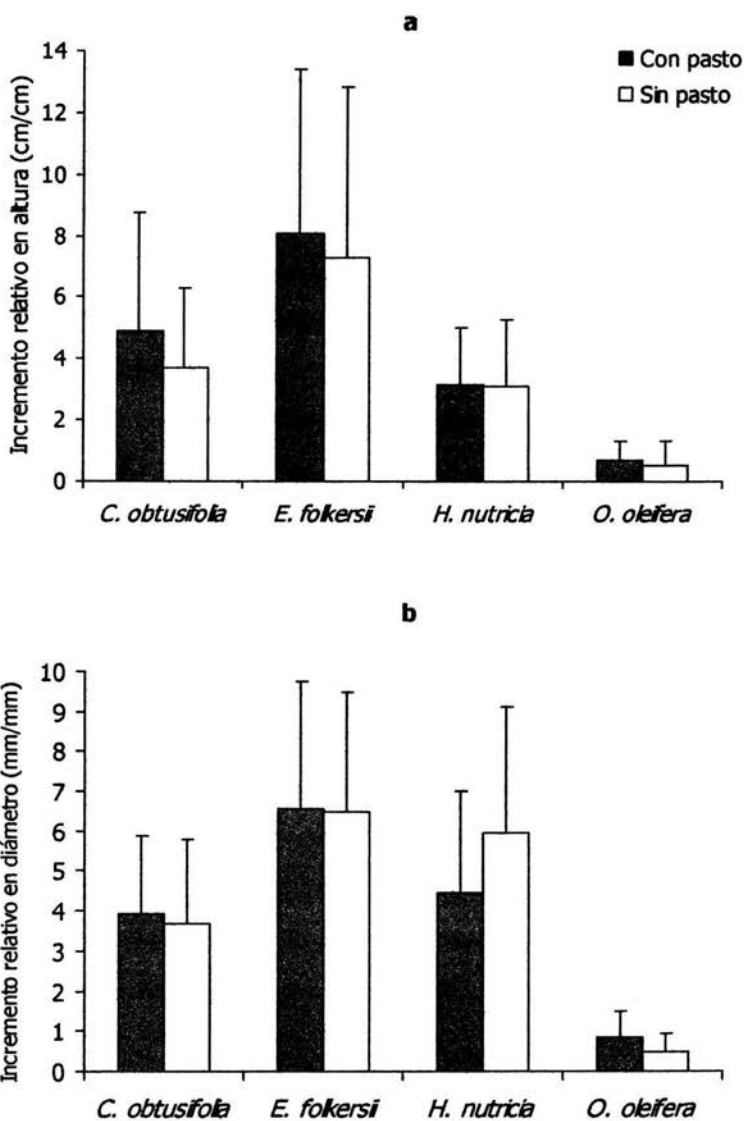


Fig. 21. Incremento relativo en el tamaño de las especies sembradas a partir de semilla. a) altura; b) diámetro a la base. Los datos corresponden al promedio  $\pm$  DE. Las barras que comparten un asterisco indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) debido a la presencia/ausencia del pasto.

Las especies mostraron la tendencia a un mayor incremento en altura en presencia del pasto; sin embargo, éste tuvo sólo un efecto marginal ( $P=0.0724$ ). En el incremento en diámetro, en cambio, encontré una interacción entre especie y pasto ( $P = 0.0002$ ). *O. oleifera* ( $t= 2.13$ ;  $P = 0.0337$ ) crece un 83% más en presencia de los pastos, mientras que *H. nutricia* ( $t = -3.87$ ;  $P= 0.0001$ ) lo hace en un 33% más en su ausencia. No detecté efecto de los pastos sobre la tasa de incremento en diámetro de las otras dos especies (*C. obtusifolia* y *E. folkersii*).

Las tasas mensuales de incremento permiten una estimación de la velocidad media de crecimiento de las especies. La tasa de incremento mensual en altura fue diferente entre especies ( $F_{3,20} = 42.28$ ;  $P < 0.0001$ ) (Fig. 22a). La especie con mayor tasa de crecimiento en altura fue *E. folkersii*, con un aumento promedio de 7.7 veces con respecto a su altura inicial. Le siguen *C. obtusifolia* (3.5) y *H. nutricia* (2.9); *O. oleifera* resultó ser la de menor incremento (0.5), con un valor un orden de magnitud menor que el resto de las especies. El análisis también detectó un efecto de la presencia/ausencia de los pastos ( $F_{1,20} = 5.02$ ;  $P = 0.0257$ ); este resultado está dado por dos de las cuatro especies (*C. obtusifolia* y *O. oleifera*), que presentaron una tasa mensual de incremento mayor en presencia de éstos. No hubo interacción entre estos factores ( $F_{3,20} = 2.12$ ;  $P = 0.0970$ ).

La tasa de incremento mensual en diámetro también varió entre especies ( $F_{3,20} = 19.20$ ;  $P < 0.0001$ ), pero mostró algunas diferencias con respecto al patrón observado en el incremento en altura; en este caso el orden es distinto (Fig. 22b): *E. folkersii* se encuentra en primer lugar, le siguen *H. nutricia*, *C. obtusifolia*, y finalmente *O. oleifera*. Si bien esta variable resultó ser independiente de la presencia de pastos ( $F_{1,20} = 0.10$ ;  $P = 0.7530$ ), encontré una interacción entre este factor y la especie ( $F_{3,20} = 4.25$ ;  $P = 0.0057$ ). Un análisis de contrastes mostró que el incremento en diámetro de *H. nutricia* y *O. oleifera* está afectado por la presencia de los pastos, pero en sentidos opuestos. La primera especie tiene una tasa mensual mayor en ausencia de los pastos, mientras que para la segunda la tasa es mayor en su presencia.



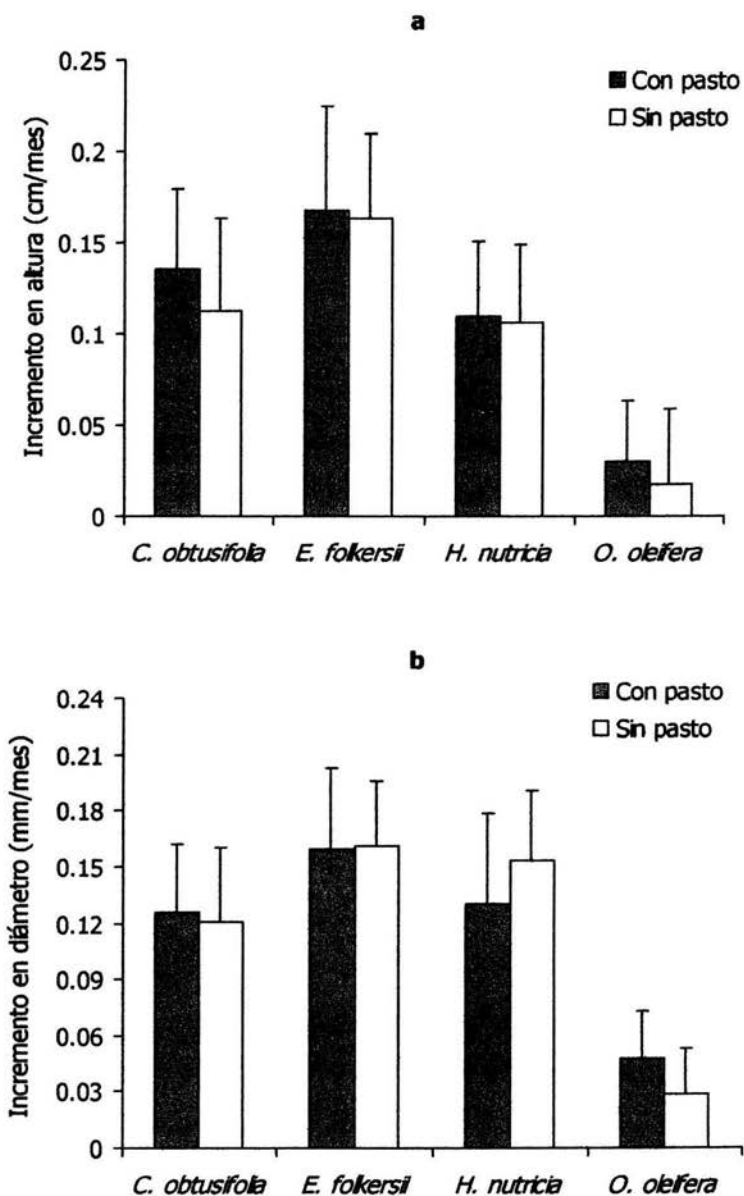


Fig. 22. Tasa de incremento mensual en las especies sembradas a partir de semilla. a) altura; b) diámetro. Los datos corresponden al promedio  $\pm$  DE. Las barras que comparten un asterisco indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) debido a la presencia/ausencia del pasto.

### 2.3 Efectos de la presencia/ausencia de pastos sobre el crecimiento de las especies de semilla a lo largo del tiempo

Los resultados de los análisis de componentes principales realizados en cada censo se muestran en la Tabla 7. En general, se obtuvo un buen ajuste de los datos a la construcción de los componentes, que explicaron entre el 58 y 81% de la variancia total en los distintos censos. Los coeficientes obtenidos para la altura, el diámetro y el número de hojas resultaron siempre positivos y mayores en las dos primeras variables, aunque en orden diferente. Esto nos indica que la altura y el diámetro tienen una alta correlación entre sí y que ambas pueden funcionar en forma independiente como buenos indicadores de tamaño de los individuos.

En algunos casos, las plantas se ordenaron más por su altura y en otros por su diámetro. Aún así, en cualquier caso, el análisis nos indica que a mayor puntaje ("valor"; cf. definición en Métodos) obtenido en el ordenamiento, mayor es el tamaño absoluto del individuo.

Tabla 7. Resultados de los análisis de componentes principales (ACP) realizados en cada censo incluyendo en el ordenamiento las variables de tamaño de los individuos.

	<b>ACP1</b>	<b>ACP2</b>	<b>ACP3</b>	<b>ACP4</b>	<b>ACP5</b>	<b>ACP6</b>
% de varianza	61.85	58.11	64.60	79.23	80.45	80.22
autovalor	1.85	1.74	1.94	2.38	2.41	2.41
<i>Coefficientes</i>						
Altura	0.64	0.68	0.56	0.56	0.60	0.56
Diámetro	0.63	0.67	0.60	0.60	0.59	0.60
Número de hojas	0.43	0.29	0.57	0.56	0.53	0.53

Las curvas de crecimiento de las especies fueron muy diferentes (Fig. 23). La especie de tamaño inicial mayor fue *O. oleifera*, muy por encima de las otras tres. Sin embargo, ésta muestra la menor tasa de crecimiento; sus valores disminuyen con el tiempo hasta que a los 150 días, y de allí en adelante, se convierte en la especie de menor tamaño. *E. folkersii* y *H. nutricia* muestran un patrón de crecimiento comparable a partir de los 90 días. Estas especies alcanzan tamaños

similares en cantidad y tiempo, aún cuando sus tamaños iniciales fueron diferentes, lo que sugeriría que *E. folkersii*, por ser la especie de menor tamaño inicial, tendría una tasa de crecimiento mayor que *H. nutricia* en las primeras etapas. *C. obtusifolia* obtuvo valores relativamente constantes a lo largo de todo el estudio, y es la especie con menor variación en su posición dentro de los ordenamientos. No se debe confundir esto con la ausencia de crecimiento, sino que indica su tamaño relativo con respecto a las demás especies fue prácticamente constante a lo largo de todo el estudio.

Es evidente la convergencia de tamaños a los 90 días posteriores a la siembra, donde las distancias entre especies en el ordenamiento son mínimas con respecto a los demás censos. Es probable que esto sea el resultado de la diferencia en las tasas de crecimiento de las especies. Las de mayor velocidad alcanzan en poco tiempo a las especies de tasas menores, para luego superarlas en tamaño y resultar entonces en un patrón de ordenamiento diferente.

Los valores obtenidos en cada ACP fueron incluidos en el análisis de varianza multivariado de medidas repetidas. Aún cuando éstos son estandarizados a través de los algoritmos del análisis, los transformé con la fórmula:  $\ln(\text{valor} + 10)$  para mejorar su normalidad.

El MANOVAR mostró que, a nivel general, las especies crecen en cantidad y velocidad diferentes (Tabla 8). No hubo efectos de competencia sobre el crecimiento, y la interacción entre las especies y el pasto resultó marginal. Esto sugiere que sólo en algunas especies el crecimiento estuvo afectado por la presencia del pasto.

Al estudiar esta situación desde una perspectiva temporal, detecté un efecto consistente del tiempo ( $F_{5,342} = 11.50; P < 0.0001$ ), así como una interacción entre tiempo y especie ( $F_{15,1032} = 31.91; P < 0.0001$ ), es decir, las especies crecen diferencialmente a lo largo del tiempo. No hubo interacción entre pasto y tiempo, indicando que la ausencia de efectos del pasto sería prácticamente constante en todo el estudio. Sin embargo, encontré una interacción triple entre la especie, el pasto y el tiempo ( $F_{15,1032} = 2.09; P = 0.0087$ ). Esta interacción está indicando que los efectos de la presencia del pasto sobre el crecimiento son diferentes dependiendo de la especie y

del tiempo o, explicado de otra forma, las especies muestran diferentes curvas de crecimiento de acuerdo a la presencia/ausencia del pasto.

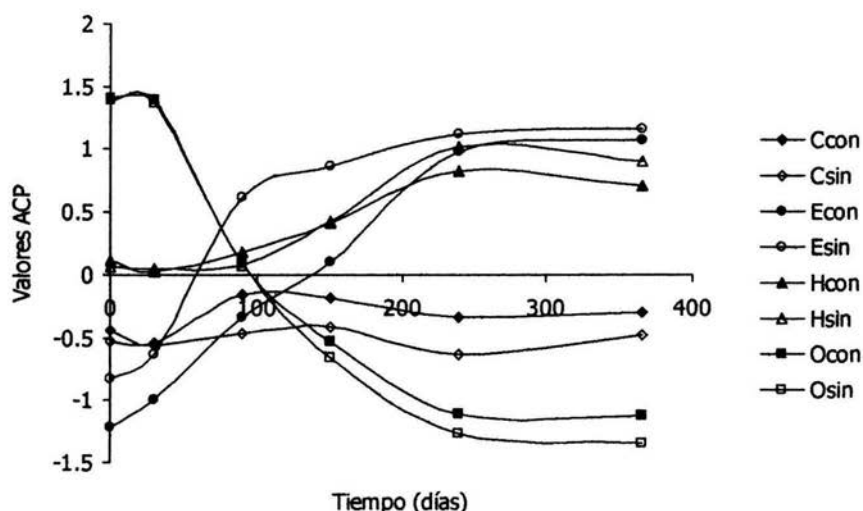


Fig. 23. Curvas de los valores de crecimiento de las especies sembradas a partir de semilla. Los puntos corresponden al promedio de los valores obtenidos en un ACP. Para detalles sobre las diferencias significativas entre especies, tratamientos o tiempo, ver el texto. C: *C. obtusifolia*; E: *E. folkersii*; H: *H. nutricia*; O: *O. oleifera*; con: presencia del pasto; sin: ausencia del pasto.

Debido a esta interacción, realicé los contrastes correspondientes para estudiar cada especie por separado. Dado que entre mis objetivos no está la comparación entre especies con fines de selección, comparé el comportamiento de cada una frente a la competencia. El análisis mostró que las especies que presentan algún tipo de variación temporal en su respuesta de crecimiento con respecto al pasto fueron *C. obtusifolia* ( $F_{5,342} = 2.386$ ;  $P = 0.0379$ ) y *H. nutricia* ( $F_{5,342} = 4.743$ ;  $P = 0.0003$ ). La primera, en términos generales, crece más en presencia del pasto, mientras que la segunda presenta un comportamiento variable, con una interacción negativa de competencia sólo en algunos momentos del año.

Tabla 8. Resultados del análisis de varianza multivariado para el crecimiento de las especies sembradas a partir de semilla. Los datos incluidos en el análisis fueron los *valores* obtenidos de un análisis de componentes principales en cada censo en el tiempo.

<b>Fuente de Variación</b>	<b>g. l.</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<i>Entre tratamientos</i>			
Especie	3, 346	20.602	<0.0001
Presencia de pastos	1, 346	0.225	0.6356
Especie x Presencia de pastos	3, 346	2.518	0.0580
Repetición (especie)	19, 346	4.224	<0.0001
<i>Dentro de tratamientos</i>			
Tiempo	5, 342	11.501	<0.0001
Tiempo x Especie	15, 1032	31.915	<0.0001
Tiempo x Presencia de pastos	5, 342	0.526	0.7568
Tiempo x Especie x Presencia de pastos	15, 1032	2.088	0.0087
Tiempo x Repetición (especie)	95, 1730	3.054	<0.0001
<i>Contrastes</i>			
<i>0 - 30 días</i>			
Tiempo	1, 346	1.635	0.2019
Tiempo x Especie	3, 346	6.441	0.0003
Tiempo x Presencia de pastos	1, 346	0.828	0.3634
Tiempo x Especie x Presencia de pastos	3, 346	1.895	0.1301
Tiempo x Repetición (especie)	19, 346	2.147	0.0038
<i>30 - 90 días</i>			
Tiempo	1, 346	0.090	0.7637
Tiempo x Especie	3, 346	96.005	<0.0001
Tiempo x Presencia de pastos	1, 346	0.569	0.4512
Tiempo x Especie x Presencia de pastos	3, 346	4.055	0.0075
Tiempo x Repetición (especie)	19, 346	3.435	<0.0001
<i>90 - 150 días</i>			
Tiempo	1, 346	0.006	0.9361
Tiempo x Especie	3, 346	60.723	<0.0001
Tiempo x Presencia de pastos	1, 346	0.576	0.4483
Tiempo x Especie x Presencia de pastos	3, 346	2.056	0.1057
Tiempo x Repetición (especie)	19, 346	1.808	0.0207

Tabla 8. (Continuación)

Fuente de Variación	<i>g. l.</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>150 – 240 días</i>			
Tiempo	1, 346	53.887	<0.0001
Tiempo x Especie	3, 346	71.469	<0.0001
Tiempo x Presencia de pastos	1, 346	0628	0.4287
Tiempo x Especie x Presencia de pastos	3, 346	2.169	0.0914
Tiempo x Repetición (especie)	19, 346	4.947	<0.0001
<i>240 – 365 días</i>			
Tiempo	1, 346	1.397	0.2380
Tiempo x Especie	3, 346	4.307	0.0053
Tiempo x Presencia de pastos	1, 346	0.082	0.7743
Tiempo x Especie x Presencia de pastos	3, 346	0.697	0.5545
Tiempo x Repetición (especie)	19, 346	3.028	<0.0001

El análisis de perfiles resultó en 5 contrastes, aunque el tiempo resultó significativo solamente para el cuarto censo (Tabla 8), es decir, las especies efectivamente aumentan en tamaño, pero este aumento no es significativo entre censos, excepto entre los 150 y los 240 días.

El crecimiento de las especies fue independiente de la presencia del pasto en todo momento; sin embargo, hubo una interacción entre este último y el factor especie entre los 30 y 90 días. Esto significa que en este período, algunas especies crecieron diferencialmente frente a la presencia/ausencia de pastos. Los contrastes mostraron que fueron *C. obtusifolia* ( $F_{1,346} = 8.584$ ;  $P = 0.0036$ ) y *H. nutricia* ( $F_{1,346} = 5.117$ ;  $P = 0.0243$ ), las que crecieron más en su presencia, mientras que *E. folkersii* ( $F_{1,346} = 4.091$ ;  $P = 0.0439$ ) lo hizo más en su ausencia.

### 3. CAMBIOS EN LAS CONDICIONES MICROAMBIENTALES EN FUNCIÓN DE LA PRESENCIA/AUSENCIA DE PASTOS Y DE LA SIEMBRA DE LEÑOSAS

#### 3.1 La presencia/ausencia de pastos

La exclusión del ganado permitió el aumento de la cobertura de los pastos (obs. pers.). Esto estuvo asociado, en primer lugar, a un aumento del 7% en la humedad relativa a nivel del suelo ( $Z= 6.43$ ;  $P<0.001$ ) (Fig. 24a). En segundo lugar, observé una disminución del 15% en la insolación de luz en el ámbito del rojo ( $Z= 7.41$ ;  $P<0.001$ ) y del 12% en la del rojo lejano ( $Z= 8.66$ ;  $P<0.001$ ) (Fig. 24b y c). Los pastos, a los 2 meses de exclusión, presentan una cobertura tal que determinan una incidencia lumínica del 65% de la insolación total que llega al suelo a cielo abierto. La temperatura, en cambio, no mostró diferencias con respecto a la presencia/ausencia del pasto.

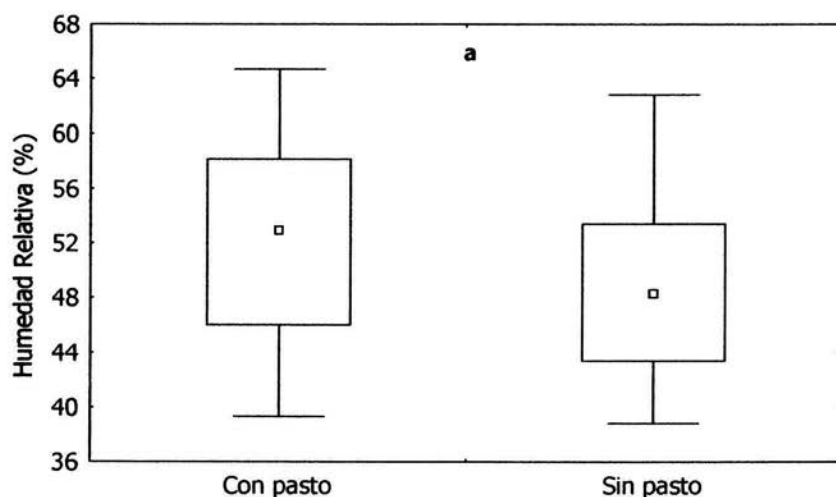


Fig. 24. Humedad relativa (a), incidencia de luz en el ámbito del rojo (b) y rojo lejano (c) a nivel del suelo en condiciones de presencia/ausencia de pastos, luego de 2 meses de exclusión del ganado. Los datos corresponden a la mediana y los percentiles de 75 y 95%. En todos los casos se observaron diferencias significativas entre medianas por la prueba de Wilcoxon ( $P<0.05$ ).

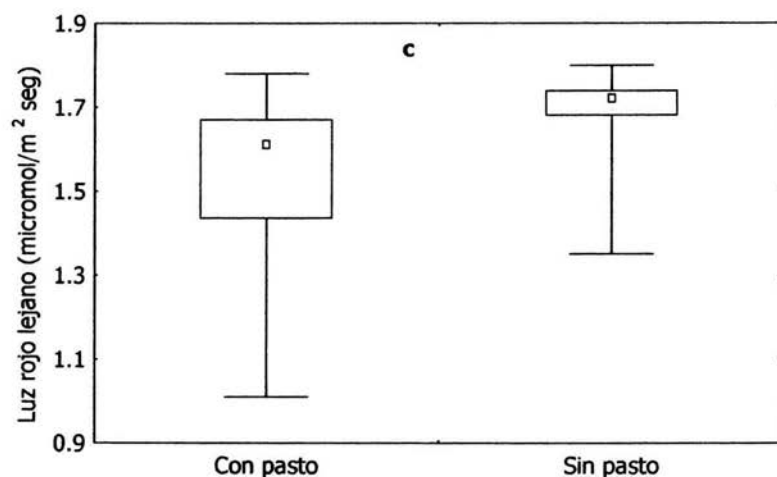
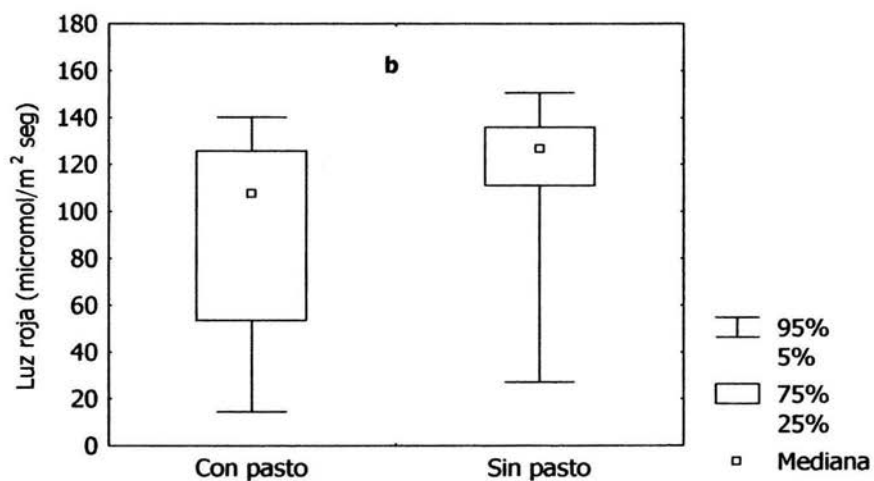


Fig. 24. (Continuación)

### 3.2 La siembra de leñosas

Debido a la carencia del equipo correspondiente, o bien de condiciones climáticas desfavorables, sólo pude repetir una medición de la incidencia lumínica al final del estudio (un año posterior al trasplante). Por esto mismo, el análisis de los cambios en las variables microambientales tiene fines



únicamente comparativos. A partir de ella pude observar, en primer lugar, que la incidencia lumínica a través de la matriz de pastos es del 10% de la incidencia a cielo abierto, un 67% menor que la observada a los dos meses posteriores a la exclusión.

Para comparar el nivel de sombra generada por las leñosas realicé un análisis de varianza incluyendo como factores la especie y la presencia/ausencia del pasto. El análisis detectó efectos de ambos factores. La incidencia de luz roja fue significativamente menor en presencia de los pastos ( $F_{1,3}= 20.61$ ;  $P<0.001$ ), y además, significativamente diferente entre especies ( $F_{3,3}= 8.12$ ;  $P=0.0002$ ) (Fig. 25). También mostró una interacción entre factores ( $F_{3,3}= 4.45$ ;  $P= 0.0087$ ), lo que evidencia que el grado de sombra depende tanto de la especie como de la presencia de los pastos.

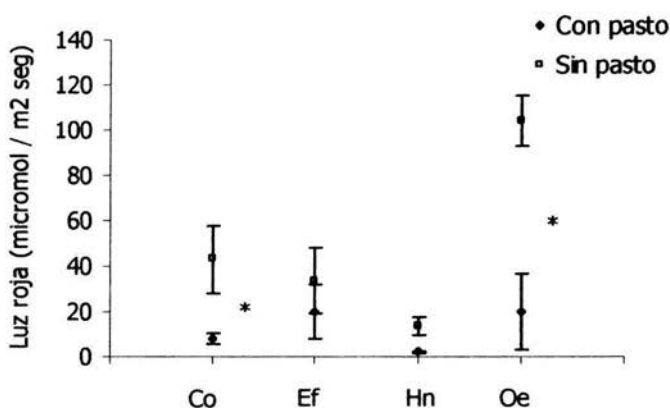


Fig. 25. Incidencia de luz roja a nivel del suelo, de las especies sembradas a partir de semilla, en presencia/ausencia de los pastos, un año después del trasplante al potrero. Los datos corresponden al promedio ( $\pm$ DE). Los asteriscos indican diferencias significativas entre medias ( $P<0.05$ ). Co: *C. obtusifolia*, Ef: *E. folkersii*, Hn: *H. nutricia*, Oe: *O. oleifera*.

Al realizar los contrastes correspondientes pude observar que algunas especies determinan una insolación comparable y similar a la producida por la matriz de pastos (11% de la total); *H. nutricia* permite una incidencia de luz roja del 12% ( $t= -0.85$ ;  $P= 0.3994$ ), y *E. folkersii* del 29%

( $t = -0.74$ ;  $P = 0.4659$ ), mientras que *C. obtusifolia* y *O. oleifera* determinan una insolación entre el 37-89%, considerablemente menor que las especies anteriores y que los pastos (Fig. 26).

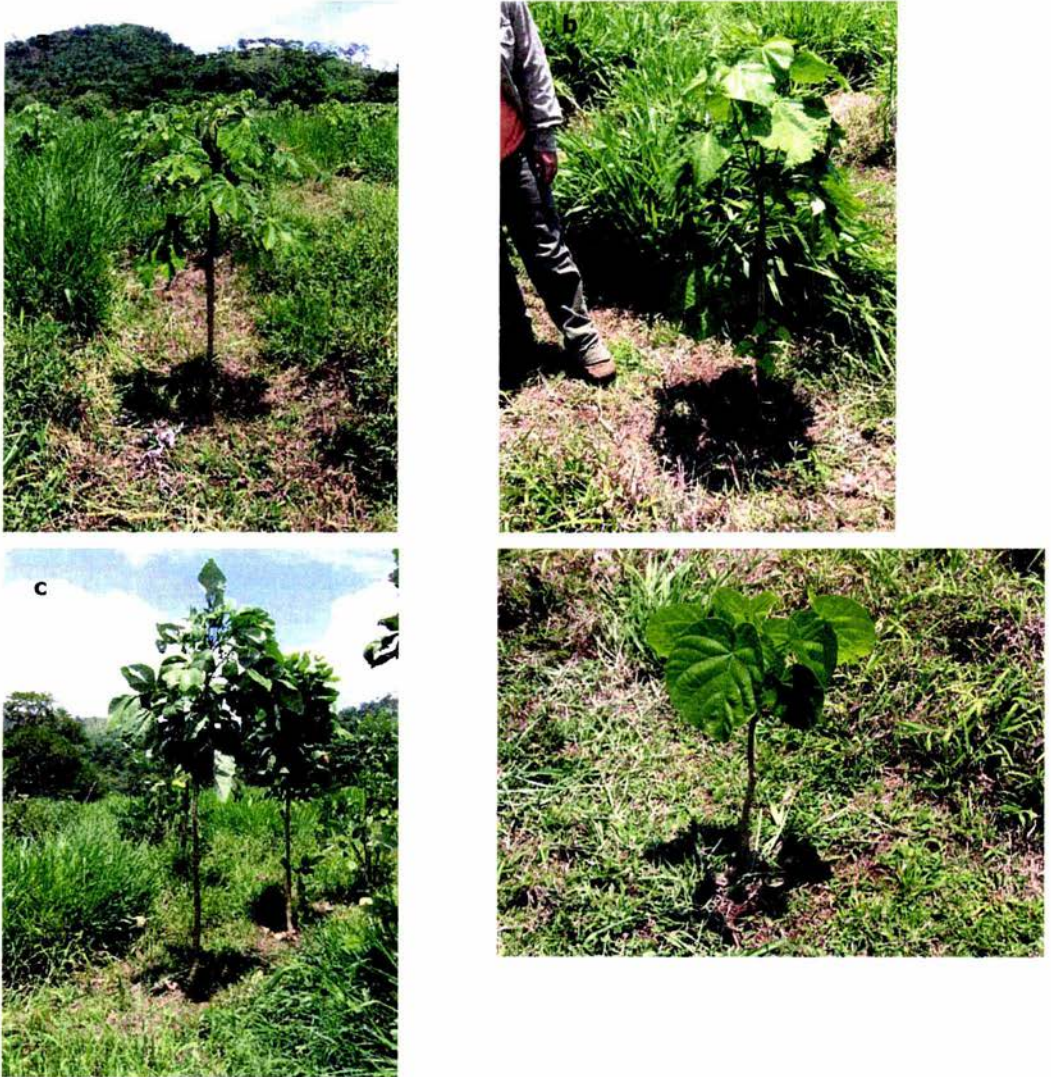


Fig. 26. Sombra producida por las especies sembradas a partir de semilla. Las ilustraciones corresponden a individuos seleccionados aleatoriamente, en condiciones de remoción de la cobertura de pasto. a) *C. obtusifolia*; b) *H. nutricia*; c) *E. folkersii*; d) *O. oleifera*.

#### **4. EFECTOS DE LA RIQUEZA DE ESPECIES Y DE LA PRESENCIA/AUSENCIA DE PASTOS SOBRE LA SUPERVIVENCIA Y EL CRECIMIENTO DE LAS ESPECIES**

Debido a la alta mortalidad que sufrieron las especies sembradas por estaca, el diseño de parcelas mixtas se vio fuertemente modificado; el gradiente de riqueza propuesto incluía parcelas con 1, 2, 4 y 6 especies pero resultó en otro, empobrecido, con 1, 2, 3, y 4 especies sembradas a partir de semilla. Al mismo tiempo, el diseño quedó desbalanceado, es decir, el número de repeticiones para cada tratamiento fue diferente. Aún así, decidí realizar los análisis correspondientes, teniendo en cuenta las limitaciones de los mismos.

##### **4.1 Supervivencia y presencia/ausencia de pastos**

La supervivencia en los diferentes tratamientos de riqueza resultó muy similar, las curvas no presentaron pendientes más bien suave, con cierta tendencia a la linealidad (Fig. 27).

El análisis multivariado de medidas repetidas mostró que la supervivencia de las plantas es independiente tanto de la riqueza como de la presencia del pasto (Tabla 9). Sin embargo, hubo un efecto general del tiempo ( $F_{5,6} = 20.19$ ;  $P < 0.0001$ ); lo que en conjunto con lo anterior, muestra que el número de individuos vivos disminuye de manera similar en todas las combinaciones de especies utilizadas (Fig. 27). El tiempo presenta, a nivel global, una interacción con el pasto ( $F_{5,11} = 4.263$ ;  $P = 0.0211$ ), sugiriendo que existe un efecto de la presencia del pasto que es variable temporalmente.

A partir del análisis de contrastes por perfiles pude observar que el efecto del tiempo es significativo para los primeros 30 días de siembra y luego de los 240 días, es decir, que el número de individuos vivos no cambia entre los 30 y los 240 días posteriores al trasplante. La supervivencia no dependió de la riqueza de especies ni de la presencia del pasto en ninguno de los intervalos de tiempo estudiados. Esto último nos indica que la interacción entre la presencia del pasto y el tiempo

observada a nivel general, no es evidente cuando se analiza a mayor detalle, es decir, a una escala de tiempo más pequeña.

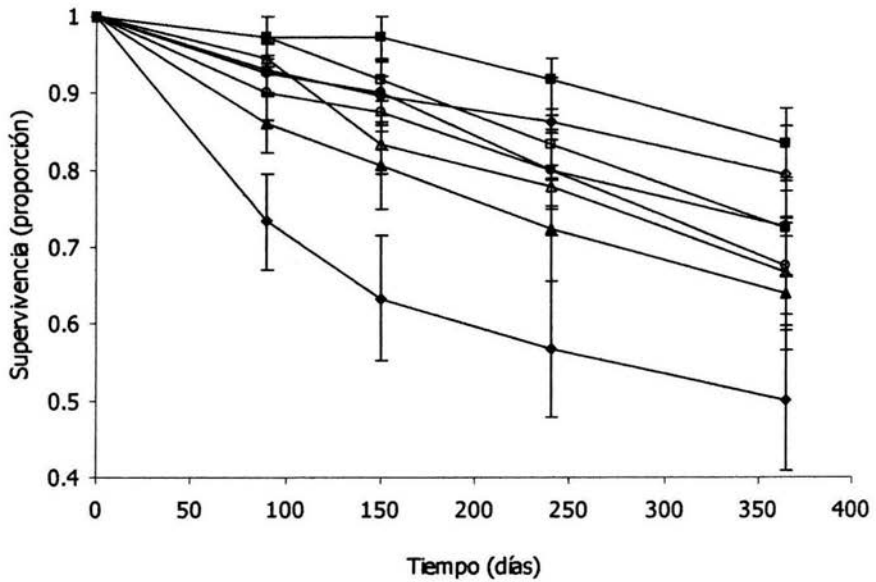


Fig. 27. Supervivencia de las plantas en las parcelas del experimento de riqueza de especies. (◆) Monoespecíficas, (▲) Pares, (■) Tríos, (●) Cuartetos. Los símbolos plenos corresponden a parcelas con pasto, los símbolos huecos a parcelas sin pasto. Los datos corresponden a valores promedio ( $\pm$ DE).

Tabla 9. Resultados del análisis de varianzas multivariado, de medidas repetidas para los efectos de la riqueza de especies y de la presencia del pasto sobre la supervivencia de los individuos.

<b>Fuente de Variación</b>	<b>g. l.</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<i>Entre tratamientos</i>			
Riqueza	3, 15	0.753	0.5372
Pasto	1, 15	0.521	0.4814
Riqueza x Pasto	3, 15	1.801	0.1901
Repetición (riqueza)	15, 15	0.924	0.5598
<i>Dentro de tratamientos</i>			
Tiempo	5, 11	29.659	<0.0001
Tiempo x Riqueza	15, 39	1.573	0.1271
Tiempo x Pasto	5, 11	4.263	0.0211
Tiempo x Riqueza x Pasto	15, 39	0.983	0.4900
Tiempo x Repetición (riqueza)	75, 75	1.757	0.0079
<i>Contrastes</i>			
<i>0 - 30 días</i>			
Tiempo	1, 15	12.298	0.0032
Tiempo x Riqueza	3, 15	0.813	0.5066
Tiempo x Pasto	1, 15	0.383	0.5451
Tiempo x Riqueza x Pasto	3, 15	1.231	0.3330
Tiempo x Repetición (riqueza)	15, 15	0.839	0.6307
<i>30 - 90 días</i>			
Tiempo	1, 15	0.231	0.6375
Tiempo x Riqueza	3, 15	0.039	0.9892
Tiempo x Pasto	1, 15	0.515	0.4839
Tiempo x Riqueza x Pasto	3, 15	0.087	0.9662
Tiempo x Repetición (riqueza)	15, 15	0.583	0.8460
<i>90 - 150 días</i>			
Tiempo	1, 15	0.089	0.7690
Tiempo x Riqueza	3, 15	1.705	0.2087
Tiempo x Pasto	1, 15	2.429	0.1400
Tiempo x Riqueza x Pasto	3, 15	0.740	0.5446
Tiempo x Repetición (riqueza)	15, 15	1.718	0.1528

Tabla 9. (Continuación)

<b>Fuente de Variación</b>	<b>g. l.</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<i>150 - 240 días</i>			
Tiempo	1, 15	1.159	0.2987
Tiempo x Riqueza	3, 15	1.731	0.2036
Tiempo x Pasto	1, 15	0.247	0.6266
Tiempo x Riqueza x Pasto	3, 15	0.663	0.5876
Tiempo x Repetición (riqueza)	15, 15	5.093	0.0016
<i>240 - 365 días</i>			
Tiempo	1, 15	5.922	0.0279
Tiempo x Riqueza	3, 15	0.669	0.5841
Tiempo x Pasto	1, 15	2.205	0.1583
Tiempo x Riqueza x Pasto	3, 15	0.188	0.9028
Tiempo x Repetición (riqueza)	15, 15	2.741	0.0299

## 4.2 Crecimiento y presencia/ausencia del pasto

### *Condición final de las parcelas*

Al final del estudio la altura total de las plantas en las parcelas con diferente número de especies resultó muy similar (Fig. 28a), pero es notable la existencia de una enorme variabilidad entre las plantas en cada uno de los tratamientos. Esta dispersión en los datos era esperable, debido a que las parcelas contienen una composición específica muy diferente en cuanto a su altura y arquitectura en general. Sin embargo, la altura total resultó ser, en global, mayor en presencia de los pastos ( $F_{1,13} = 10.65$ ;  $P = 0.0013$ ) con la excepción de las mezclas de 4 especies. Este efecto fue consistente en los otros 3 tratamientos (Fig. 28a). El diámetro total (Fig. 28b) también fue comparable tanto entre los tratamientos de riqueza como entre la presencia/ausencia del pasto. Esta variable no mostró asociación con ninguno de estos factores.



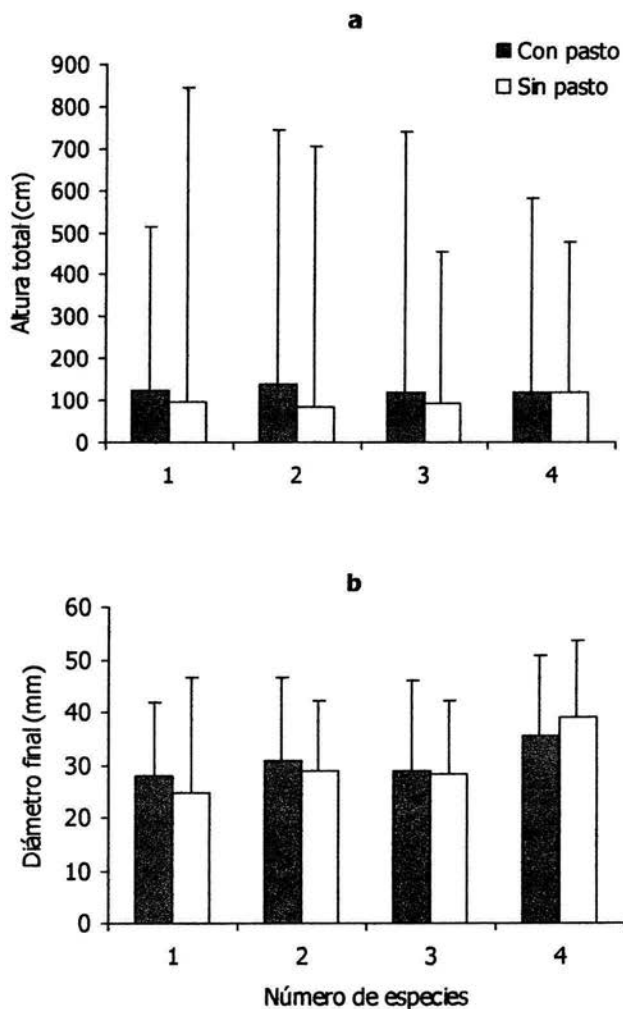


Fig. 28. Tamaño final alcanzado por las plantas en las parcelas del experimento de riqueza de especies. a) total; b) diámetro a la base. Los datos corresponden a los promedios ( $\pm$ DE).

***Efectos de la presencia/ausencia de pastos sobre el crecimiento general***

El incremento relativo en altura y diámetro no estuvieron asociados a la riqueza de especies, ni dependen de la presencia de los pastos.

La tasa de incremento en altura no estuvo afectada por la riqueza de especies, ni por la presencia del pasto. La tasa de incremento en diámetro, en cambio, mostró diferencias entre tratamientos de riqueza ( $F_{1,4}=3.94$ ;  $P=0.0094$ ). (Fig. 29a y b), pero no depende de la presencia/ausencia del pasto.

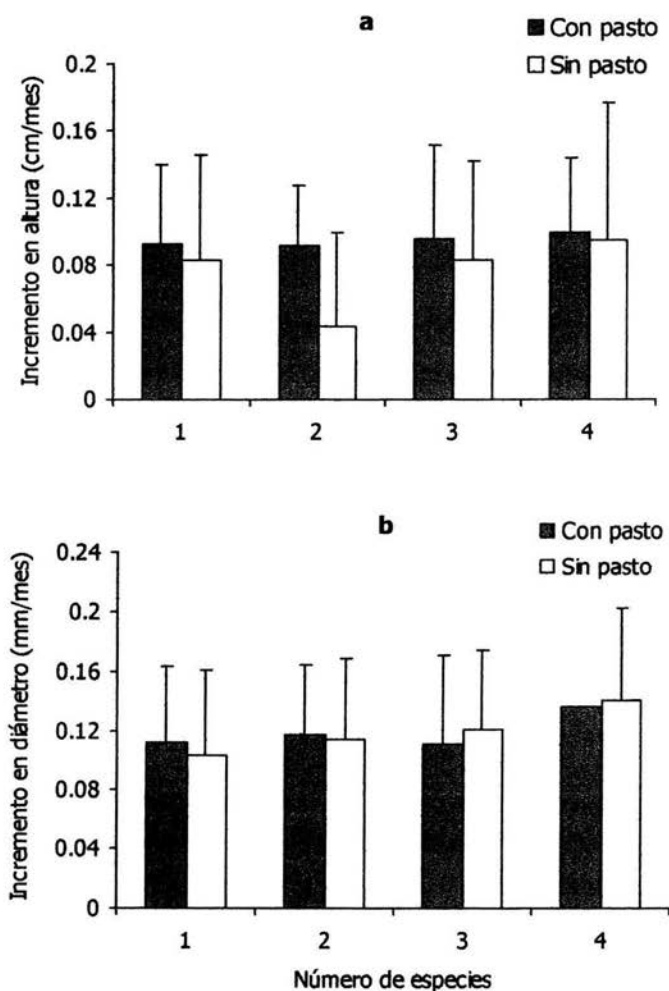


Fig. 29. Incremento mensual en las parcelas del experimento de riqueza de especies. a) altura; b) diámetro. Los datos corresponden a los promedios ( $\pm$ DE).



***Efectos de la presencia/ausencia de pastos sobre el crecimiento a lo largo del tiempo***

Los análisis de componentes principales realizados en cada censo explicaron entre el 58 y 78% de la varianza total (Tabla 10). La altura y diámetro son las variables más asociadas al componente obtenido en todos los censos; la altura presentó coeficientes mayores en los tres primeros censos, mientras que el diámetro lo hizo en los tres últimos. El número de hojas está correlacionado con estas dos variables, pero sus coeficientes siempre fueron menores, aunque en algunos casos comparable a los del diámetro.

Tabla 10. Resultados de los análisis de componentes principales en cada uno de los censos de crecimiento de las plantas sembradas en parcelas con diferentes tratamientos de riqueza.

	<b>ACP1</b>	<b>ACP2</b>	<b>ACP3</b>	<b>ACP4</b>	<b>ACP5</b>	<b>ACP6</b>
% varianza	61.16	58.36	65.53	70.18	77.74	66.58
Autovalor	1.83	1.75	1.96	2.1	2.33	2.00
<i>Coefficientes</i>						
Altura	0.65	0.66	0.61	0.57	0.58	0.61
Diámetro	0.52	0.57	0.56	0.62	0.60	0.66
Número de hojas	0.56	0.48	0.55	0.53	0.55	0.43

Las comunidades con distintos niveles de riqueza mostraron curvas de crecimiento diferentes, aunque la variabilidad en su comportamiento resultó muy grande (Fig. 30). Los pares presentaron mayor tamaño inicial, mientras que los tríos, cuartetos y parcelas mono-específicas tuvieron tamaños comparables y similares. Entre los 30 y los 150 días el patrón de ordenamiento cambia considerablemente, debido al crecimiento diferencial entre tratamientos con distinta riqueza. A partir de este momento y hasta el final del estudio el orden de los tratamientos no se modifica, mostrando el siguiente patrón descendente: cuartetos, pares, tríos y parcelas mono-específicas. Aunque el orden no resultó tal como lo esperado (mayor crecimiento a mayor

riqueza), los tratamientos con mayor y menor número de especies se posicionaron en los extremos del gradiente, con los tamaños relativos extremos.

Los valores obtenidos para el primer factor de cada análisis de componentes principales se incluyeron en el MANOVAR tal como describí en la sección de métodos. Para mejorar la normalidad de los datos transformé los valores con la fórmula:  $\ln(\text{valor} + 10)$ .

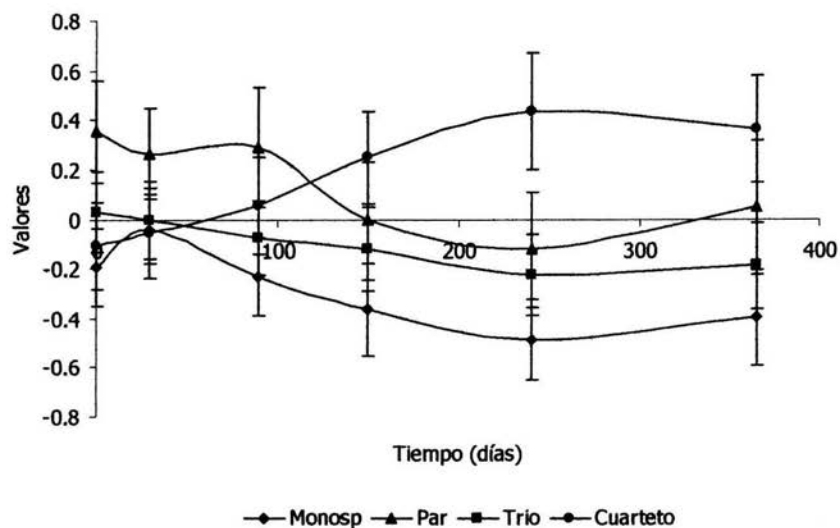


Fig. 30. Curvas de crecimiento en las parcelas del experimento de riqueza de especies. Los datos corresponden a los promedios ( $\pm$ DE).

Puedo decir que a nivel global, las diferencias entre tratamientos no fueron significativas, no hubo efectos de la presencia del pasto, ni tampoco una interacción entre éste y los tratamientos de riqueza (Tabla 7). Esto quiere decir, que desde una perspectiva general, el crecimiento de los individuos resultó independiente de la parcela en la que fueron sembrados así como de la presencia o ausencia del pasto.

El análisis de medidas repetidas mostró que no existe un efecto del tiempo a nivel global, es decir, aunque los individuos cambian significativamente su tamaño a lo largo del tiempo, la variabilidad entre ellos es tal, que las variaciones en tamaño entre las distintas parcelas no son observables estadísticamente. Sin embargo, detecté una interacción entre el tiempo y el pasto ( $F_{5,147} = 2.53$ ;  $P = 0.0313$ ), indicando que los cambios en tamaño dependen conjuntamente de la presencia/ausencia del pasto y del período de tiempo censado. Este resultado es producto de la interacción observada entre el tiempo y la presencia de pastos entre los 30 y 90 días ( $F_{1,151} = 5.74$ ;  $P = 0.0178$ ). El crecimiento tendió a ser mayor en presencia de los pastos para este periodo de tiempo. De los 5 contrastes obtenidos a través del análisis de perfiles, solamente el cuarto y quinto mostraron efectos del tiempo (Tabla 11). Esto nos indica que el crecimiento de las plantas es detectable significativamente únicamente entre los 150-240 días, y entre los 240-365 días. Para estos periodos, no hubo efectos de los tratamientos ni de la presencia/ausencia de pastos.

Tabla 11. Resultados del análisis de varianzas multivariado para el crecimiento de las plantas en la parcelas del experimento de riqueza. Los datos incluidos en el análisis fueron los *valores* obtenidos de un análisis de componentes principales para cada censo en el tiempo.

<b>Fuente de Variación</b>	<b>g. l.</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<i>Entre tratamientos</i>			
Riqueza	3, 151	2.025	0.1127
Presencia de pastos	1, 151	2.538	0.1133
Riqueza x Presencia de pastos	3, 151	0.768	0.5136
Repetición (riqueza)	12, 151	3.065	0.0007
<i>Dentro de tratamientos</i>			
Tiempo	5, 147	1.749	0.1269
Tiempo x Riqueza	15, 447	1.546	0.0853
Tiempo x Presencia de pastos	5, 147	2.533	0.0313
Tiempo x Riqueza x Presencia de pastos	15, 447	1.040	0.4117
Tiempo x Repetición (riqueza)	60, 755	1.700	0.0011

Tabla 11. (Continuación)

<b>Fuente de Variación</b>	<b>g. l.</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<i>Contrastes</i>			
<i>0 - 30 días</i>			
Tiempo	1, 151	0.101	0.7509
Tiempo x Riqueza	3, 151	0.773	0.5107
Tiempo x Presencia de pastos	1, 151	1.266	0.2624
Tiempo x Riqueza x Presencia de pastos	3, 151	0.962	0.4124
Tiempo x Repetición (riqueza)	12, 151	2.058	0.0229
<i>30 - 90 días</i>			
Tiempo	1, 151	0.001	0.9686
Tiempo x Riqueza	3, 151	0.651	0.5836
Tiempo x Presencia de pastos	1, 151	5.740	0.0178
Tiempo x Riqueza x Presencia de pastos	3, 151	0.893	0.4462
Tiempo x Repetición (riqueza)	12, 151	2.798	0.0018
<i>90 - 150 días</i>			
Tiempo	1, 151	1.444	0.2313
Tiempo x Riqueza	3, 151	3.623	0.0146
Tiempo x Presencia de pastos	1, 151	0.578	0.4483
Tiempo x Riqueza x Presencia de pastos	3, 151	0.547	0.6512
Tiempo x Repetición (riqueza)	12, 151	1.285	0.2325
<i>150 - 240 días</i>			
Tiempo	1, 151	4.190	0.0424
Tiempo x Riqueza	3, 151	2.337	0.0759
Tiempo x Presencia de pastos	1, 151	0.875	0.3509
Tiempo x Riqueza x Presencia de pastos	3, 151	0.491	0.6893
Tiempo x Repetición (riqueza)	12, 151	1.253	0.2526
<i>240 - 365 días</i>			
Tiempo	1, 151	4.147	0.0435
Tiempo x Riqueza	3, 151	1.038	0.3776
Tiempo x Presencia de pastos	1, 151	0.254	0.6149
Tiempo x Riqueza x Presencia de pastos	3, 151	2.507	0.0611
Tiempo x Repetición (riqueza)	12, 151	2.033	0.0249

## 5. CAMBIOS EN LA COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD VEGETAL EN

### FUNCIÓN DE LA EXCLUSIÓN DEL GANADO

#### 5.1 A los siete meses

En todo el lote, registré un total de 1680 individuos; el 95% de ellos fueron identificados hasta especie, dos hasta género (*Panicum* sp. y *Trifolium* sp.), y sólo uno de ellos (correspondiente a una morfoespecie distinta) quedó indeterminado, resultando en un total de 20 especies para todo el lote. La totalidad de las especies presentó una forma de crecimiento herbácea, siendo 3 de ellas rastreras (*Hyptis atrorubens*, *Desmodium* sp. y *Trifolium* sp.). Las especies pertenecen a ocho familias, cuatro de ellas comunes a ambas comunidades (Tabla 12).

Tabla 12. Lista florística de las especies registradas en el potrero y bajo la exclusión del ganado por un periodo de siete meses. x: presente; -: ausente

Especies	Familia	Exclusión	Potrero
<i>Aldama dentata</i>	Asteraceae	x	-
<i>Melanponium divaricatum</i>		x	x
<i>Killinga brevifolia</i>	Cyperaceae	-	x
<i>Borreria laevis</i>	Chenopodiaceae	x	-
<i>Phyllanthus niruri</i>	Euphorbiaceae	x	-
<i>Hyptis atrorubens</i>	Lamiaceae	x	x
<i>Calopogonium mucunoides</i>	Leguminosae	x	-
<i>Chamaecrista nictitans</i>		x	-
<i>Desmodium scorpiorus</i>		x	x
<i>Desmodium</i> sp.		x	x
<i>Mimosa pudica</i>		x	x
<i>Senna obtusifolia</i>		x	x
<i>Trifolium</i> sp.		x	x
<i>Sida rhombifolia</i>	Malvaceae	x	-
<i>Cynodon pletostachyus</i>	Poaceae	x	x
<i>Panicum laxum</i>		x	x
<i>Panicum</i> sp.		-	x
<i>Paspalum conjugatum</i>		x	x
<i>P. virgatum</i>		x	-
<i>Indeterminada</i>	Indeterminada	x	-
TOTAL		18	12
Especies exclusivas		8	2
% Representacion		90	60

Entre éstas familias, las más representadas fueron Leguminosae (7) y Poaceae (5), que contuvieron el 60% del total de especies (Fig. 31a). Asteraceae contó con el 9% (2) y Lamiaceae con el 4.5% (1). El potrero mostró una mayor riqueza de Poaceae, mientras que bajo exclusión es mayor el número de dicotiledóneas, de las familias Leguminosae y Asteraceae. Malvaceae, Chenopodiaceae y Euphorbiaceae estuvieron presentes sólo bajo exclusión y Cyperaceae es exclusiva del potrero. Estas cuatro últimas familias fueron representadas por una única especie. Las cuatro familias comunes contienen el 96% de la abundancia total de especies (Fig. 31b). Aunque Leguminosae y Poaceae son las familias más representadas por número de especies, la abundancia de esta última supera ampliamente la de cualquier otra familia, con un valor mayor al 50%. El resto de las familias no alcanza el 30% de abundancia. Las Leguminosae y Lamiaceae presentaron abundancias invertidas entre las dos comunidades, siendo las primeras más abundantes en exclusión y las segundas más abundantes en el potrero.

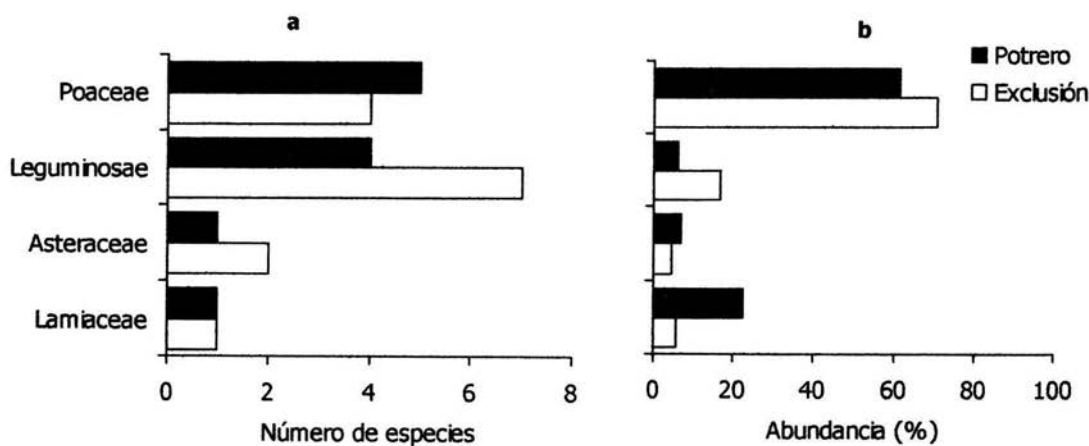


Fig. 31. Familias más importantes después de siete meses de exclusión, por a) número de especies y b) abundancia.

Las comunidades resultaron diferentes en su estructura y composición. En primer lugar, la riqueza total de especies resultó mayor en la exclusión; esta comunidad representa el 90% (18) del total de especies, con un 40% de especies exclusivas (8), mientras que sólo 60% (12) de las especies están representadas en el potrero, y apenas un 10% (2 especies) fue exclusivo de éste. El 50% (10) fueron especies comunes. En segundo lugar, la cobertura vegetal en el potrero no superó los 30 cm de altura, mientras que en la exclusión pude definir los tres estratos verticales considerados (0-50, 50-100, >100 cm, ver Métodos). El estrato inferior fue el único común a las dos comunidades.

Las especies más frecuentes en el potrero fueron *Mimosa pudica*, *H. atrorubens*, *Trifolium* sp. y *P. conjugatum* (Fig. 32a). Estas especies estuvieron presentes en más del 80% de los transectos, alcanzando en el primer caso el 100% de frecuencia. *Melampodium divaricatum* mostró una frecuencia intermedia (65%), otras tres especies tuvieron frecuencias relativas entre el 25 y el 50%, y cuatro más entre el 10 y 15%.

Bajo exclusión, *P. conjugatum* estuvo presente en todos los transectos; *M. pudica*, *P. virgatum* e *H. atrorubens* fueron muy frecuentes (85, 80 y 65%), mientras que otras cuatro especies mostraron frecuencias entre el 30 y 60%. El resto de las especies de esta comunidad (10) presentaron entre el 5 y el 30% de frecuencia. Las dos compuestas registradas en este censo (*M. divaricatum* y *A. dentata*) presentan frecuencias invertidas entre comunidades; lo mismo sucede con dos gramíneas acompañantes (*Panicum* sp. y *C. plectostachyus*).

*P. conjugatum* es la especie netamente dominante en ambas comunidades, siendo la única especie cuya abundancia total alcanza el 50% (Fig. 32b). Las especies acompañantes son *P. virgatum* en la exclusión (21.5%), e *H. atrorubens* en el potrero (22.3%). El resto de las especies no alcanza el 10% de abundancia en ningún caso.

Los pastos fueron más abundantes en la exclusión (71%) que en el potrero (61%).

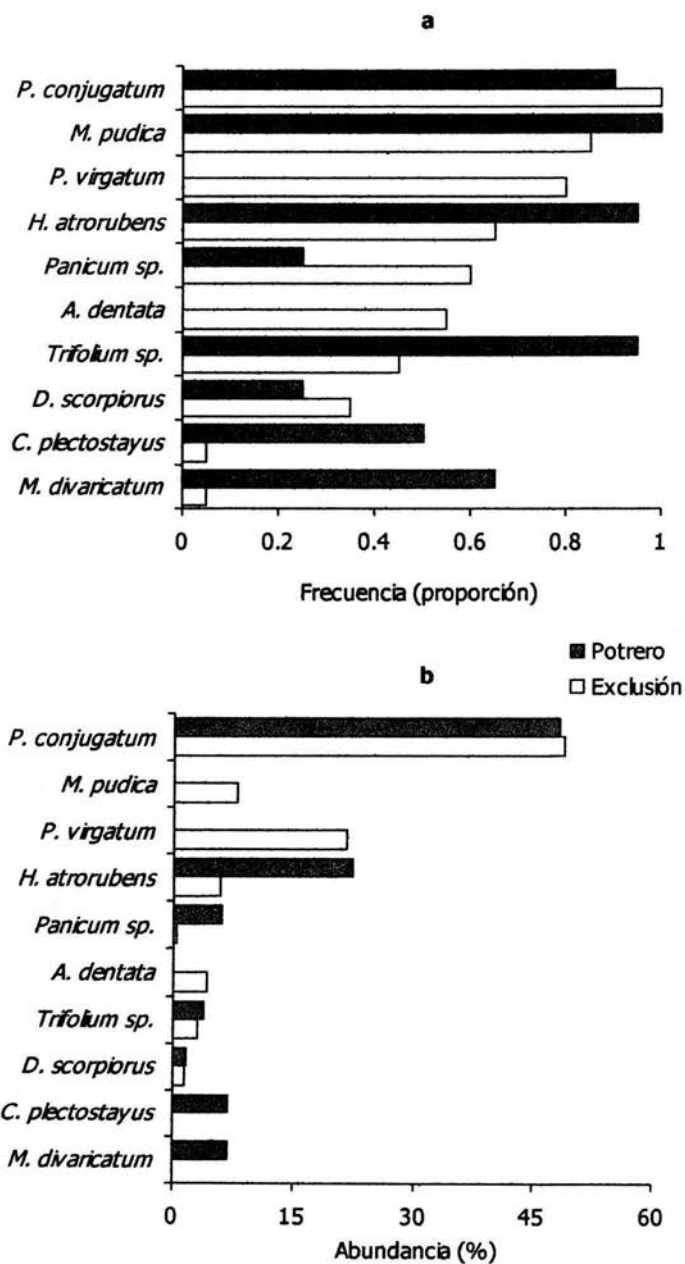


Fig. 32. Especies más importantes en el potrero y el estrato inferior de la exclusión por a) frecuencia y b) abundancia.



La riqueza total es menor en el potrero (12 vs. 18 especies), pero las abundancias relativas de la especies son mayores. Esto se refleja en la equitatividad; ésta fue de valor medio y similar para ambas comunidades (0.58 vs. 0.65), pero resultó mayor en el potrero (Fig. 33). La diversidad de especies fue muy similar entre comunidades (1.67 vs.1.61), debido a la compensación entre una mayor riqueza en la exclusión pero mayor equitatividad en el potrero. Tal diferencia en diversidad no fue estadísticamente significativa ( $t = 1.96$ ;  $P > 0.05$ ). La similitud en la composición de las comunidades resultó media, el índice de Sorenson fue de 0.67 y el de Jaccard de 0.5.

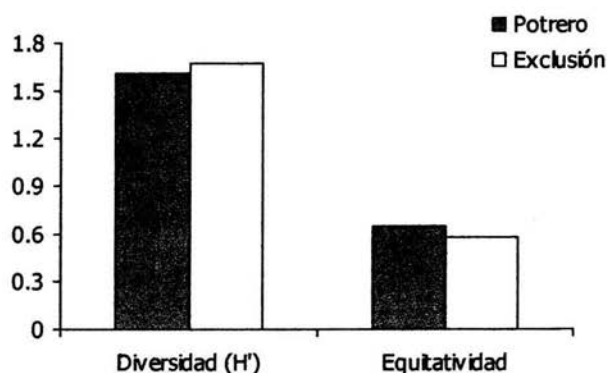


Fig. 33. Diversidad (Shannon-Wiener) y equitatividad en el potrero y el estrato inferior de la exclusión luego de siete meses.

Bajo exclusión, se observa una importante disminución del número de plantas y especies presentes de alturas mayores (Fig. 34a). Las especies rastreras están ausentes en el estrato superior, con baja frecuencia en el estrato medio y caracterizan al estrato inferior. En este último, se destaca la alta frecuencia de *M. pudica* y de los pastos *P. conjugatum* y *P. virgatum*. Esta última gramínea caracteriza el estrato superior con una frecuencia del 65%, mientras que las otras dos especies presentes (*P. conjugatum* y *C. nictitans*), apenas alcanzan el 5%. Las abundancias relativas están más ampliamente distribuidas en los estratos inferiores, y ninguna especie supera el 50% (Fig. 34b). En el estrato superior, en cambio, *P. virgatum* es la especie dominante, con el 96% de abundancia. El índice de valor de importancia (IV) de las especies en esta comunidad varió entre 0.05 y 1.6, siendo las más

importantes, en el inferior: *P. conjugatum*, *P. virgatum*, *M. pudica*, *H. atrorubens*, *Panicum sp.* y *A. dentata*. En el estrato medio las más abundantes fueron *P. conjugatum*, *P. virgatum* y *A. dentata*. En el estrato superior solamente apareció *P. virgatum*.

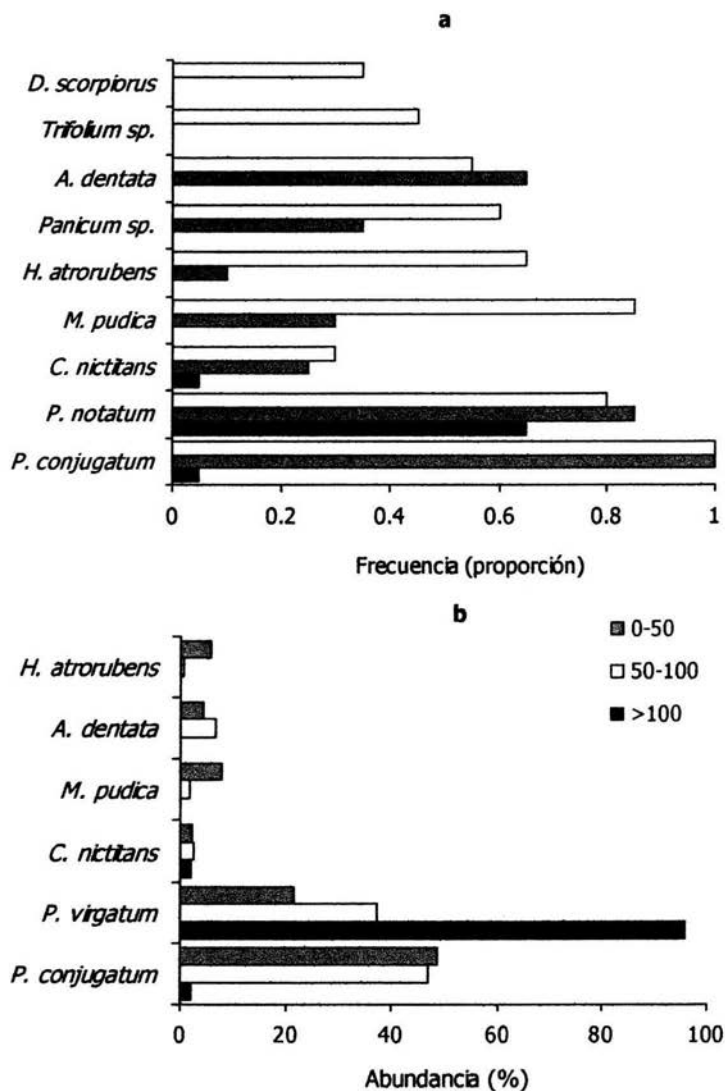


Fig. 34. Especies más importantes en los tres estratos verticales luego de siete meses de exclusión. a) frecuencia; b) abundancia.

En relación a la estructura, en la exclusión, conforme aumenta la altura, disminuyen la riqueza, la equitatividad y la diversidad (Fig. 35). Esta última, se encuentra más asociada al número de especies presentes que a sus abundancias relativas. El cambio es menor entre los estratos inferior y medio, que entre el estrato medio y superior.

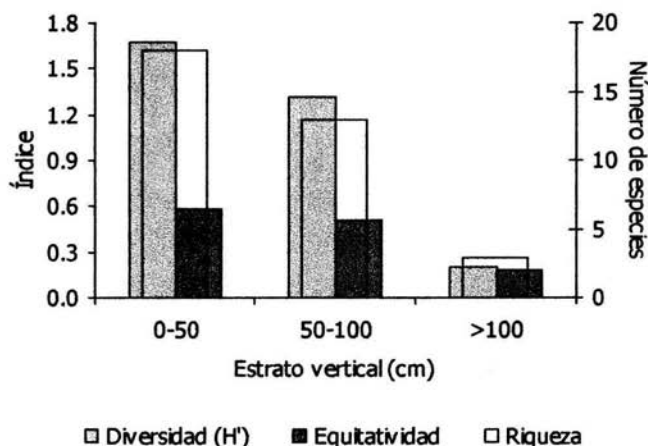


Fig. 35. Parámetros de la diversidad de la comunidad con respecto a la estratificación dentro de la exclusión luego de siete meses.

## 5.2 Cambios a los 16 meses

A este tiempo de exclusión, registré 1379 individuos pertenecientes a 23 especies (Tabla 13). Éstas representan un número mayor de familias que a los siete meses (11 vs. 8), seis de ellas fueron comunes a ambas comunidades. Las familias con mayor número de especies resultaron otra vez Poaceae (7) y Leguminosae (4) que, aunque con una riqueza menor que a los siete meses, contienen el 48% del total de especies presentes. Poaceae, Astereceae y Malvaceae fueron más ricas en la exclusión (Fig. 36a), mientras que Lamiaceae y Cyperaceae estuvieron representadas en ambas comunidades por una única especie compartida. Malvaceae y Cyperaceae fueron familias de representación única en la exclusión y el potrero respectivamente a los siete meses; sin embargo, ahora son familias comunes (cf. Fig. 31a y 36a). Euphorbiaceae se mantiene presente sólo bajo

exclusión, ahora con un número mayor de especies, mientras que en esta misma comunidad aparecen tres familias nuevas: Acanthaceae, Commelinaceae y Convolvulaceae, representadas por una especie solamente. Una especie de Caryophyllaceae aparece únicamente en el potrero.

Las familias más abundantes fueron cuatro de las seis comunes (Fig. 36b), conteniendo éstas el 99 y el 87% de la abundancia total en la exclusión y el potrero respectivamente. Poaceae, de nuevo, es proporcionalmente más abundante en el potrero, aunque estuvo aquí representada por un número menor de especies que en la exclusión (cf. Fig. 36a). Leguminosae y Asteraceae son más abundantes en la exclusión, mientras que Lamiaceae lo es en el potrero. Las dos últimas familias no alcanzan el 10% de abundancia.

Tabla 13. Lista florística de las especies registradas en el potrero y bajo exclusión del ganado por un período de 16 meses. x: presente; -: ausente

<b>Especie</b>	<b>Familia</b>	<b>Exclusión</b>	<b>Potrero</b>
<i>Blechnum brownei</i>	Acanthaceae	x	-
<i>Melamponium divaricatum</i>	Asteraceae	x	x
<i>Mikania cordifolia</i>		x	-
<i>Drimaria cordata</i>	Caryophyllaceae	-	x
<i>Commelina diffusa</i>	Commelinaceae	x	-
<i>Ipomoea</i> sp.	Convolvulaceae	x	-
<i>Cyperus tenuis</i>	Cyperaceae	x	x
<i>Acalypha</i> sp.	Euphorbiaceae	x	-
<i>Phyllanthus niruri</i>		x	-
<i>Hyptis atrorubens</i>	Lamiaceae	x	x
<i>Desmodium</i> sp.	Leguminosae	x	x
<i>D. scorpiolus</i>		x	x
<i>Mimosa pudica</i>		x	x
<i>Senna obtusifolia</i>		x	x
<i>Anoda</i> sp.	Malvaceae	x	-
<i>Sida rhombifolia</i>		x	x
<i>Cynodon plectostachyus</i>	Poaceae	x	-
<i>Echinochloa colona</i>		x	x
<i>Paspalum conjugatum</i>		x	x
<i>P. virgatum</i>		x	-
<i>Panicum laxum</i>		x	-
<i>Pennisetum</i> sp.		x	x
<i>Setaria lutescens</i>		-	x
<b>TOTAL</b>		<b>21</b>	<b>13</b>
<b>Especies exclusivas</b>		<b>10</b>	<b>2</b>
<b>% Representación</b>		<b>91</b>	<b>57</b>

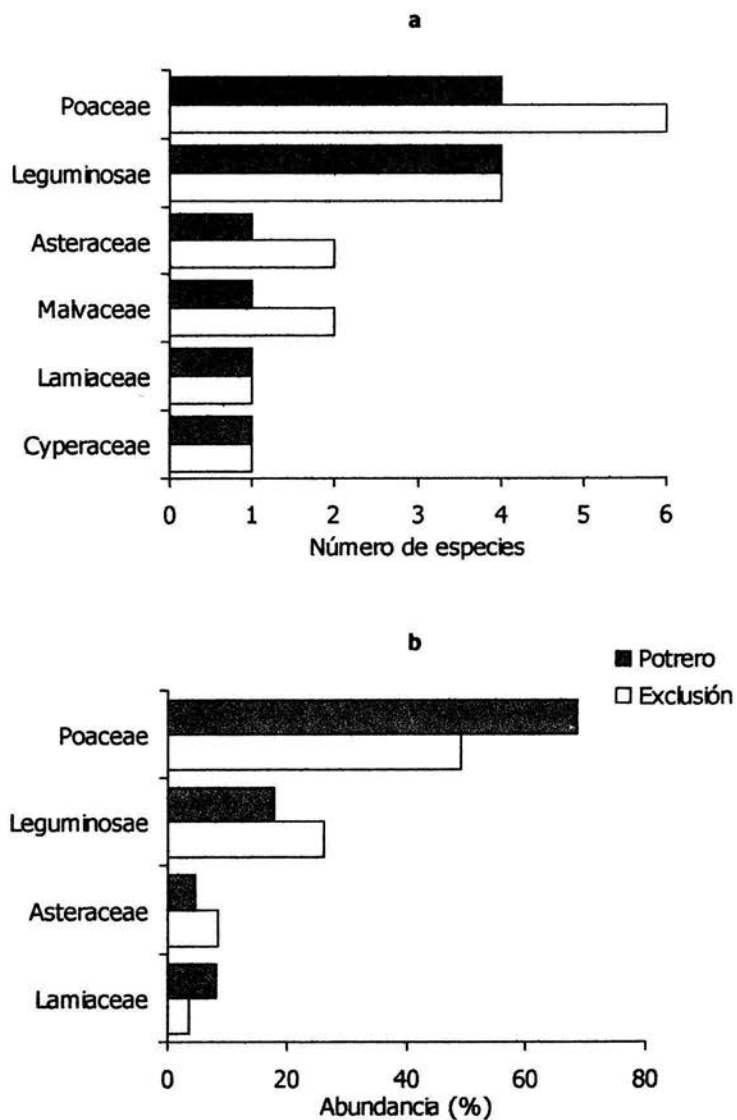


Fig. 36. Familias más importantes a los 16 meses posteriores a la exclusión, por a) número de especies y b) abundancia.

Las especies más frecuentes en cada comunidad se muestran en la Figura 37a. *P. conjugatum* sigue siendo la especie más frecuente en ambos sitios. En el potrero existen otras cuatro especies con alta frecuencia de aparición: *E. colona* (100%), *H. atrorubens* (100%), *Desmodium* sp. (95%) y *M. pudica* (85%), siendo la primera exclusiva de esta comunidad. Otras tres especies presentan frecuencias medias (25-75%) en el potrero, mientras que las especies de baja frecuencia (<10%) son cinco, cuatro de ellas de presencia única en esta comunidad (Tabla 13). Bajo exclusión sólo dos especies superan el 50% de frecuencia: *P. virgatum* (80%) y *M. pudica* (65%). Cuatro especies presentan frecuencias medias (35-45%), mientras otras doce tienen frecuencias bajas (<10%), siendo diez de ellas exclusivas.

La abundancia relativa de las especies se encuentra mejor distribuida y presenta menores valores que los registrados en los siete meses de exclusión (cf. Fig. 32b y 37b). *P. conjugatum* es la especie más abundante en ambas comunidades, aunque nunca alcanza el 50%. Las especies acompañantes presentan abundancias, en general, menores al 10% en ambos tipos de comunidad, excepto *E. colona* (26.8%) en el potrero y *M. pudica* (21.7%) en la exclusión.

Nuevamente, la riqueza total de especies es mayor en la exclusión, con 18 especies sobre 13 del potrero, de las cuales el 47.8% (11) son comunes, el 8% (2) son exclusivas del potrero y el 43% (10) sólo están presentes bajo la exclusión al ganado. Esta comunidad contiene el 91.3% (21) del total de las especies, mientras que el potrero apenas representa un 56.5% (13).

La abundancia de pastos bajo exclusión fue del 49%, un 31% menor a la abundancia registrada a los siete meses de exclusión del ganado, y un 20% menor a la registrada en el potrero en el mismo momento.

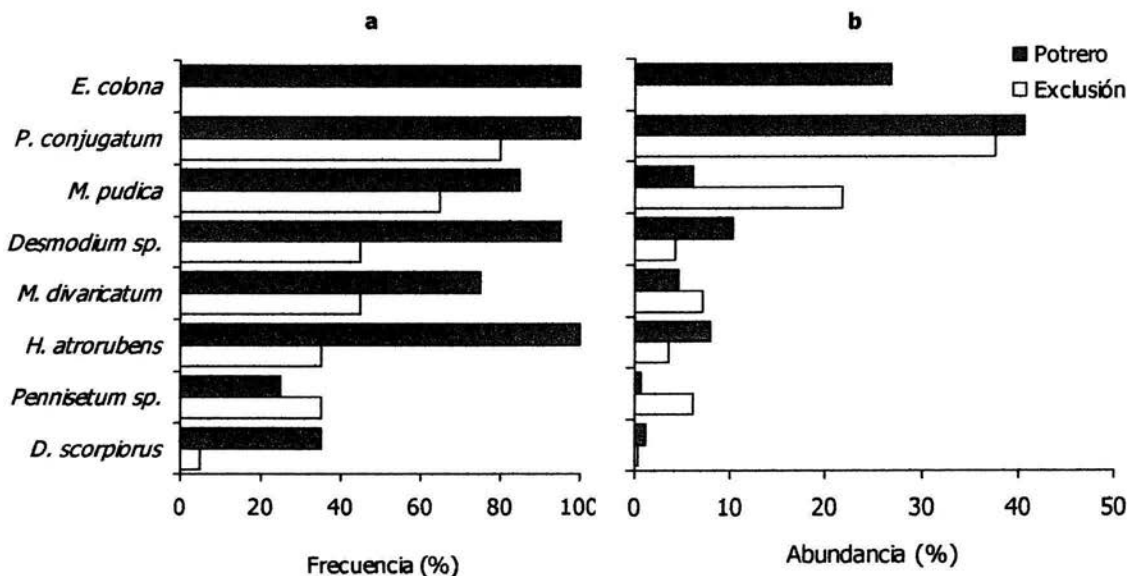


Fig. 37. Especies más importantes en el estrato inferior del potrero y la exclusión luego de 16 meses, por a) frecuencia y b) abundancia.

La diversidad de especies fue significativamente mayor en la exclusión ( $H'_{pot}= 1.65$ ;  $H'_{exc}= 2.03$ ) ( $t= 4.955$ ;  $P<0.05$ ); no así la equitatividad ( $E_{pot}= 0.64$ ;  $E_{exc}= 0.70$ ), que fue similar entre comunidades (Fig. 38). Estos resultados permitirían inferir que la diversidad de especies resultó mayor en el potrero debido a la presencia de una mayor riqueza total de especies bajo exclusión. La similitud en la composición de las comunidades no resultó muy diferente que la observada a los siete meses de exclusión. El índice de Sorenson fue de 0.65 y el de Jaccard de 0.48.

Tanto la equitatividad como la diversidad en la comunidad bajo exclusión al ganado fue mayor a la observada a los siete meses de exclusión.

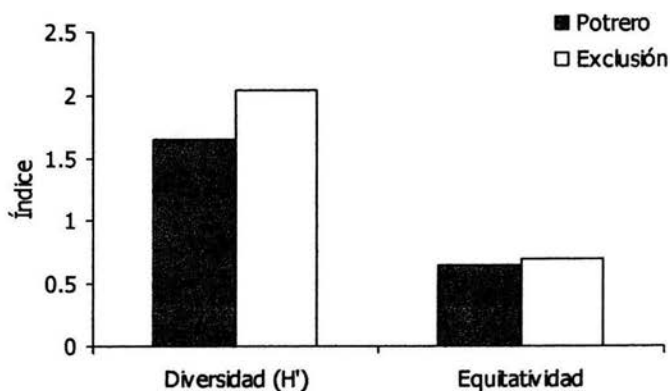


Fig. 38. Diversidad de especies y equitatividad en el potrero y el estrato inferior de la exclusión a los 16 meses luego de la exclusión del ganado.

Para los 16 meses, en la comunidad bajo exclusión al ganado se observa un número mayor de especies que a los siete meses (cf. Fig. 34a y 39a). *P. conjugatum* y *M. pudica* son las especies más frecuentes en el estrato inferior, con once especies acompañantes, de frecuencias de aparición medias a bajas (10-45%); seis de ellas sólo están presente en este estrato. Entre los 50 y 100 cm de altura, el número de especies más frecuentes es casi la mitad del observado entre 0-50 cm. *P. conjugatum* y *P. virgatum* se encuentran presentes en la mayoría de los transectos (90 y 85% respectivamente), mientras otras cinco especies lo están en el 5-30% de los transectos. En el estrato superior, de las tres especies presentes a los siete meses, sólo *P. virgatum* se encuentra, ahora, en un 80% de los transectos, por lo que en este estrato tiene una abundancia del 100% (Fig. 39b). Esta especie también está presente entre los 50 y 100 cm de altura, aunque con menor abundancia que *P. conjugatum*, que domina tanto el estrato medio como el inferior. La abundancia relativa del resto de las especies es muy baja (<20%), lo que sugiere altos valores de dominancia de *P. conjugatum* y *P. virgatum*.

El IV de las especies en este momento del estudio varió entre 1.8 y 0.05. En el estrato inferior, las especies más importantes fueron *P. conjugatum*, *M. pudica* y *M. divaricatum*; en el estrato medio fueron *P. conjugatum* y *P. virgatum*; en el superior solamente *P. virgatum*.



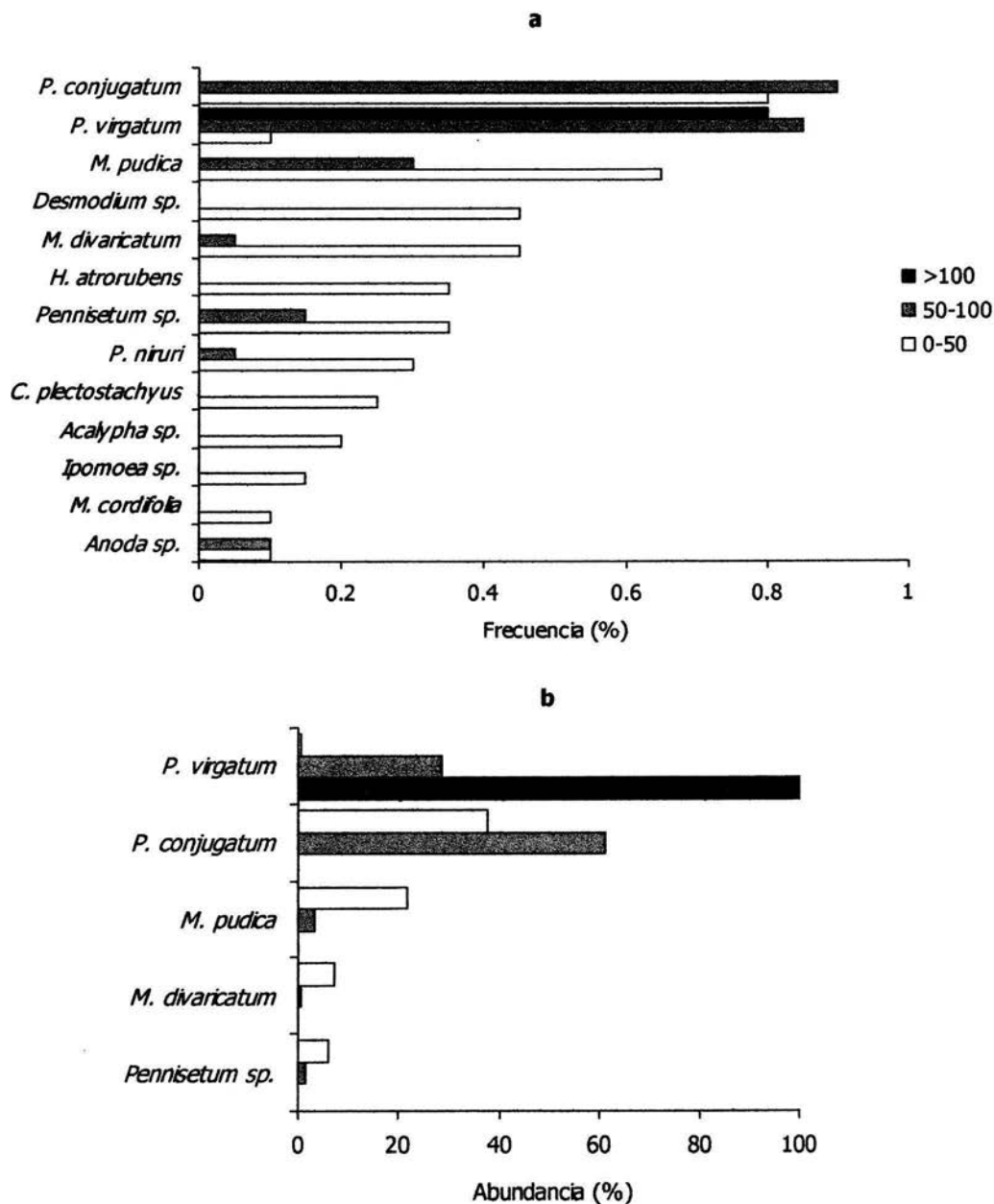


Fig. 39. Especies más importantes en los tres estratos verticales definidos para la comunidad luego de 16 meses de exclusión. a) frecuencia; b) abundancia.

La riqueza disminuye a razón de ocho especies por cada 50 cm, y sólo *P. conjugatum* supera el metro de altura (Fig. 40). La equitatividad entre los distintos estratos mostró un gradiente de disminución, y mayor fue el gradiente observado para la diversidad de especies. Estos parámetros toman el valor de cero en el estrato superior, ya que por encima de los 100 cm sólo una especie estuvo presente.

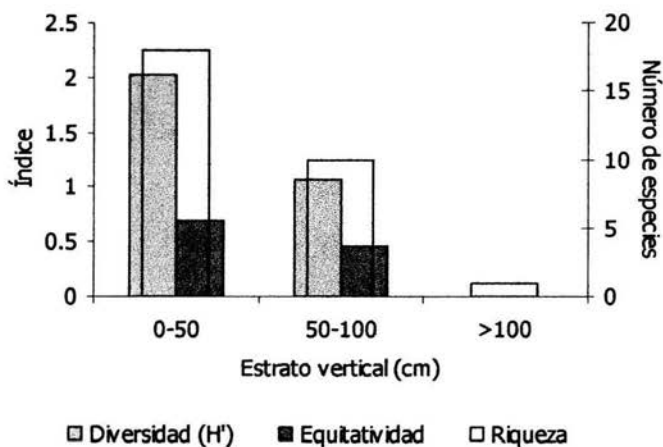


Fig. 40. Parámetros de diversidad de la comunidad en los tres estratos de altura después de 16 meses de exclusión al ganado.

## DISCUSIÓN

### **1. Los efectos de la presencia/ausencia de pastos sobre la supervivencia de las especies y los tipos de propagación**

Las especies utilizadas mostraron distintas curvas de supervivencia, y en muchos casos, un comportamiento diferente con respecto a la competencia con los pastos. Este resultado es esperable, considerando las diferencias intrínsecas entre las mismas, en cuanto a sus requerimientos ecológicos y plasticidad fenotípica. En particular, observé una notable diferencia entre tipos de propagación.

La supervivencia de las especies sembradas por estaca en general fue, inesperadamente, muy pobre. Algunos autores proponen un alto nivel de establecimiento para estas mismas especies (Vázquez-Yanes et al. 1997; Batis-Muñoz et al. 1999). Una explicación plausible a estas diferencias puede encontrarse en los tamaños utilizados (estacas pequeñas) y algunos detalles de la metodología. Las estacas fueron colectadas y almacenadas en vivero durante dos meses, tal como se recomienda en estudios previos (Vázquez-Yanes et al. 1997). Sin embargo, al momento del trasplante, el 90% de *B. simaruba* y aproximadamente el 50% de *G. sepium* presentaba una infección fúngica. Esto obligó a una nueva colecta y a la siembra de estacas frescas, que probablemente no hayan logrado producir suficientes raíces para establecerse. Los cortes deben realizarse cuando la etapa de crecimiento cesa y la abscisión de las hojas se ha presentado, a finales del otoño o en invierno (Vázquez-Yanes et al. 1997), pero éstas fueron preparadas a inicios del verano. Aunado a esto, debemos considerar que realicé el trasplante en el mes de junio, al inicio de la época de lluvias, que sumado al riego pueden haber resultado en condiciones favorables para el ataque de hongos. Batis-Muñoz y colaboradores (1999) han propuesto una alta susceptibilidad de estas especies a este tipo de padecimientos.

La longitud y diámetro elegidos para las estacas estuvieron dentro del rango recomendado para establecimiento de cercas vivas (Vázquez-Yanes et al. 1997, pp. 109). Sin embargo, los

pobladores suelen dejar las estacas al aire libre durante unas semanas antes de sembrarlas en tierra. Sería recomendable estudiar los efectos que la falta de este tratamiento pueden ocasionar sobre el éxito de establecimiento de las estacas.

En la restauración de la vegetación riparia del río Sacramento en California (EEUU), Alpert y colaboradores (1999) sembraron estacas de *Populus fremontii* y de tres especies de *Salix* sp. Para el primer caso observaron una supervivencia media del 49% en un año, mientras que las especies de *Salix*, aunque con mayor variabilidad, alcanzan el 100% de supervivencia en el mismo tiempo. Aunque las especies no son comparables entre este estudio y el presente, la diferencia en sus resultados podría estar asociada a la densidad de siembra. Una mayor distancia entre individuos permitiría aumentar el tiempo en el que comienza a actuar la competencia intraespecífica. Chapman y Chapman (1999), sembraron estacas de *Erythrina abyssinica* y tres especies de *Ficus* spp. a una densidad de 0.05 ind/m<sup>2</sup>, 14 veces menor que la que yo utilicé, aunque no informan los resultados de supervivencia. Aide y Cavelier (1994) utilizaron una densidad de plantación (0.54 ind/m<sup>2</sup>) comparable a la utilizada en este trabajo (0.71 ind/m<sup>2</sup>) con estacas de *Clusia rosea* (Guttiferae), aunque no son explícitos en cuanto al tamaño utilizado. Esta especie sobrevivió un 32.5% al cabo de 150 días, un 4% menos que las utilizadas en este proyecto.

Aún ante la pérdida de la mayoría de los individuos sembrados, la supervivencia de las especies sembradas por estaca se mostró afectada en forma negativa por la presencia del pasto. Este efecto es contundente en las primeras etapas del establecimiento y muestra un notable tendencia a disminuir conforme transcurre el tiempo, desapareciendo al cabo de los 150 días. Otros estudios han encontrado efectos de este tipo en otras especies (Aide y Cavelier 1994). La presencia de una densa matriz de pastos puede determinar un bajo nivel de incidencia lumínica así como una mayor humedad relativa local (Holl 1999) y una menor temperatura absoluta y menor variación diaria sobre la superficie del suelo (Zimmerman et al. 2000). Esta situación, por ser ecológicamente favorable para el desarrollo de hongos, puede haber sido un agravante sobre la ya condición de estrés en la que se encontraban las estacas (baja producción de raíces). En sistemas más secos, sin

embargo, la humedad de la capa superficial del suelo es independiente de la presencia de los pastos (Gerhardt 1993).

Con respecto a las especies sembradas a partir de semilla, casi ninguna de ellas ha sido estudiada en una plantación experimental, por lo que resulta difícil la realización de comparaciones. Estas especies sembradas a partir de semilla mostraron una supervivencia aceptable (75.7% en promedio). Este resultado es comparable al observado en otros sistemas de estudio con especies de requerimientos ecológicos similares (en cuanto a luz y tamaño de parche requerido) (71.4%, Davidson et al. 1998).

El nivel de supervivencia obtenido es mayor que el observado en especies tolerantes a la sombra en un potrero de la misma región (67.6%, Martínez-Garza 2003), y que en otro estudio de los Andes ecuatorianos (28.6%, Davidson et al. 1998), probablemente debido a que las condiciones ambientales fueron más favorables para las especies demandantes de luz. Al mismo tiempo, este resultado es mayor que el observado en potreros de la Amazonía brasileña (cf. Nepstad et al. 1990, 1996), pero esto puede deberse a diferencias en las condiciones climáticas y a las características del suelo. En bosques estacionales el periodo de sequía determina condiciones ecológicas extremas (estrés hídrico, altas temperaturas y alto déficit de presión de vapor) que restringen la supervivencia (Nepstad et al. 1991), al punto de determinar una correlación entre esta última y la duración de la estación seca (Gerhardt 1993).

El éxito de establecimiento de leñosas nativas en pastizales o potreros tropicales suele ser altamente variable entre las especies (Gerhardt 1993; Aide y Cavelier 1994; Nepstad et al. 1996; Otsamo et al. 1997; Davidson et al. 1998; Holl et al. 2000; Holl 2002; Martínez-Garza 2003). Un posible factor asociado es la diferencia en cuanto a sus requerimientos ecológicos, ya que en contraste con el crecimiento, la supervivencia depende menos de factores fisiológicos, especie-específicos, y más de factores ambientales, tales como la deficiencia en nutrientes, sequía, tormentas, y ataques de plagas (Ricker 1998). Si consideramos al potrero como un gran parche que forma parte del mosaico que constituye la dinámica matriz de la selva, la supervivencia de una

especie estará determinada por su capacidad para crecer en un parche de tal tamaño, y esto último estará asociado a su demanda lumínica. Bajo tal razonamiento, la supervivencia debería ser mayor para las especies altamente demandantes de luz (c.f. Tabla 4). Esta misma fue la tendencia observada a partir de mis resultados: las especies de mayor (*C. obtusifolia*) y menor (*O. oleifera*) demanda, se ubicaron en los extremos del gradiente de supervivencia, y las de demanda intermedia con valores medios y similares.

Es importante destacar que *O. oleifera* mostró una supervivencia considerablemente alta para una especie de sus características ecológicas (poca demanda de luz, semilla de gran tamaño, la menor tasa de crecimiento). El estudio de especies con estas características es necesario, dado que suelen estar poco representadas en áreas reforestadas en proceso de regeneración secundaria, presumiblemente por la limitación en su dispersión (Parrotta y Knowles 2001). *C. obtusifolia*, por otro lado, mostró una supervivencia muy alta (88%) con respecto a las demás especies. Otros estudios en *C. polyplhebia* (Holl et al. 2000; Holl 2002), mostraron niveles mucho menores, pero en ellos se utilizaron plantas cuya altura inicial fue diez veces menor que la altura de las plantas que yo sembré. La supervivencia final de *E. folkersii* estuvo fuertemente determinada por la presencia de tuzas (*Orthogeomys hispidus*) entre los 7 y 8 meses posteriores a la siembra; sin embargo, la estimación de su tasa de mortalidad en ausencia de estos animales nos muestra que esta especie podría ser capaz de obtener una supervivencia considerablemente mayor a la presente, y comparable a la de *H. nutricia*.

En otros sistemas, tal como puede ser una selva seca, otros factores además de la luz pueden contribuir a las diferencias en la supervivencia, como pueden ser los niveles de nutrientes y la resistencia a sequías o inundaciones (Gerhardt 1993).

Se ha propuesto que el tamaño de la semilla puede determinar en gran parte la capacidad de una especie para establecerse (Nepstad et al. 1990; 1991; Khurana y Singh 2001). Por ejemplo, en la cuenca Amazónica se observó una correlación positiva entre el tamaño de la semilla y la supervivencia de 11 especies nativas (Camargo et al. 2002). Las semillas más grandes tienen

mayor capacidad de soportar condiciones extremas (Gray y Spies 1997) como la sequía estacional (Nepstad et al. 1991), ya que contienen más reservas y por tanto producen plántulas más grandes y vigorosas (Zhang y Maun 1993; Khurana y Singh 2001). Este efecto sería más pronunciado en sitios de suelos empobrecidos en nutrientes (Milberg y Lamount 1997).

En el presente trabajo, la supervivencia final parece estar asociada de forma inversa y no directa (como lo propone el párrafo anterior) al tamaño de semilla, aunque no existe una relación significativa. Zimmerman y colaboradores (2000) encontraron resultados similares en Costa Rica. Un estudio específicamente diseñado para analizar la relación entre estas variables permitiría identificar la utilidad potencial del tamaño o el peso de la semilla como indicador de supervivencia para especies en proyectos de reforestación. La probabilidad de sobrevivir en el potrero no estuvo determinada por i) el tamaño al momento del trasplante, ii) la tasa de incremento en altura, ni iii) el peso específico de la hoja. En otro estudio realizado en la misma región, Martínez-Garza (2003) observó que la supervivencia de especies tolerantes a la sombra en un potrero, está directamente asociada a su incremento en altura. Pero en dicho estudio, tanto la supervivencia final (24 vs. 65%) como la tasa de incremento mensual en altura (14 vs. 81 g/mm<sup>2</sup>) mostraron ámbitos de variación considerablemente mayores que en el presente. En este sentido, las especies utilizadas en el presente trabajo podrían ubicarse en la parte inferior del gradiente observado por la autora.

La herbivoría puede actuar como un importante factor limitante en el establecimiento de las especies leñosas en pastizales o potreros (Gerhardt 1993; Nepstad et al. 1996; Holl y Quiros-Nietzen 1999), así como en plantaciones forestales (Otsamo 2000a), sobre todo considerando que algunos herbívoros (p. ej. hormigas) suelen preferir el consumo de especies arbóreas sobre los pastos o arbustos (Nepstad et al. 1996). Por ejemplo, Ashton y colaboradores (1997a) observaron que la producción en biomasa de 4 leñosas leguminosas en campos abandonados resultó mayor en sitios protegidos contra los herbívoros.

A pesar de que las plantas de este estudio recibieron un tratamiento de fumigación durante los primeros seis meses del proyecto, observé ataque de herbívoros (daño o defoliación parcial,

ataque por patógenos y consumo por parte de larvas u otros invertebrados). En particular, las plantas de *H. nutricia* presentaron una alta densidad de agallas sobre la superficie foliar prácticamente todo el año. Aunque no realicé una estimación estadística, el registro cualitativo del nivel de herbivoría por individuo me permite sugerir que esta interacción no afectó la supervivencia de las plantas.

La comparación de la mortalidad de individuos entre las diferentes repeticiones de una misma especie me permitió detectar que la densidad dentro del ámbito que utilicé, tampoco parece tener un efecto sobre la supervivencia, al menos en el período de un año. En otros estudios se han utilizado distancias comparables entre plantas (1 m, Otsamo 2000a; 2 m, Butterfield y Fischer 1994; Davidson et al. 1998; Holl 1998), o mayores (3 m, Gerhardt 1993; Holl et al. 2000; Loik y Holl 2001; Otsamo 2002). En el estudio de la supervivencia de *Cordia alliodora*, Hummel (2000) propone que al cabo de un año la competencia intraespecífica aún es baja, dado que las plantas apenas superaron el metro de altura y sus copas no se tocan entre sí. Esta suposición es válida para las plantas que yo sembré, ya que sus copas no han llegado a tocarse. Sin embargo, nada puedo afirmar acerca de la competencia potencial a nivel de sus raíces, ya que la producción de biomasa radical no fue estudiada en este trabajo, y no puedo descartar cierto grado de competencia intraespecífica entre los individuos.

A nivel general, los resultados sugieren un efecto de competencia de los pastos sobre la supervivencia de las especies sembradas a partir de semilla. Sin embargo, éste parece estar determinado únicamente por *E. folkersii*. Esta variación en la respuesta de las especies se ha observado en otros trabajos, y puede resultar lo suficientemente grande como para detectar la ausencia de efectos globales del pasto (Zimmerman et al. 2000). Se han detectado efectos positivos de la remoción del pasto sobre el establecimiento de leñosas (Aide y Cavellier 1994; Sun et al. 1995; Holl et al. 2000), o bien una asociación inversa de la supervivencia con la cobertura de pastos (Vieira et al. 1994; Chapman y Chapman 1999; Holl 2002). Sin embargo, estos trabajos no utilizan brinzales sino plántulas; las cuales presentan niveles mayores de mortalidad dentro del ciclo



de vida. La mortalidad de *E. folkersii* estuvo significativamente afectada por las tuzas (*O. hispidus*). Estos animales tienen un comportamiento territorial (Cervantes F., *com. pers.*) por lo que no atacan aleatoriamente a las plantas. La mortalidad ocasionada por las tuzas estuvo sesgada a un sector particular del lote y puede haber determinado un efecto confundido con la mortalidad sesgada hacia la presencia de los pastos. Por lo tanto, es discutible un posible efecto de competencia sobre la supervivencia de esta especie.

Por otro lado, las características edáficas pueden influir sobre la interacción leñosa-pasto. En algunos sitios se ha observado una mayor compactación en suelos de pastura (Reiners et al. 1994; Sun et al. 1995; Holl 1999) y carencia de nutrientes (Aide y Cavellier 1994; Vieira et al. 1994), y en particular pueden ser bajas las concentraciones de fósforo (Holl et al. 2000). En una situación de extrema degradación del suelo la presencia de los pastos puede favorecer el establecimiento (Aide y Cavellier 1994). Sin embargo, en el presente caso, la capa superficial del suelo presenta buenas condiciones ecológicas: presenta un pH (6) y compactación ( $0.8 \text{ g/cm}^3$ ) similares a los observados en suelos del bosque, y la cantidad de nitrógeno total (8.97 mg/g) es superior a la registrada en suelos del bosque (cf. Sommer-Cervantes et al. 2003). Por otro lado, aunque no poseo información sobre la cantidad de fósforo disponible, es esperable que éste no aumente, dada la poca variación textural entre el suelo del bosque y las pasturas. En todo caso, la limitación por fósforo sería mayor. Por lo tanto, las condiciones edáficas no estarían actuando como un factor limitante del establecimiento de leñosas, excepto para aquellas muy susceptibles a deficiencias de fósforo.

## **2. Los efectos de la presencia/ausencia de pastos sobre el crecimiento de las especies y los tipos de propagación**

Las estacas sembradas no crecieron significativamente en altura ni en diámetro en un año de estudio. El desarrollo de estas especies se centró fundamentalmente en la producción de algunos rebrotes, y en algunos casos, la producción de flores y frutos (p.ej. *G. sepium*). De los tres

individuos vivos de *B. simaruba*, sólo un de ellos produjo hojas, mientras que casi la totalidad (23 de 28) de los individuos de *G. sepium*, presentaban ramas y hojas al momento de finalización del proyecto. En un estudio en Colombia, estacas de *Clusia rosea* mostraron un comportamiento similar (Aide y Cavellier 1994). En esta especie, la pérdida del tejido fotosintético (i.e., ramas y hojas) estaría determinando la concentración de los recursos disponibles hacia la producción de este tipo de tejido. *B. simaruba*, posee una corteza con clorofila y capacidad fotosintética (Medina 1995), pero esta característica no evitó la muerte de casi la totalidad de los individuos sembrados debido al ataque de hongos.

Las plantas sembradas a partir de semilla presentaron un crecimiento significativo en un año de estudio, con variaciones entre las especies, producto de las características intrínsecas de cada una (tasa de crecimiento, tamaño máximo alcanzable, tipo de leño producido), conjuntamente con las características del ambiente en el que están creciendo (iluminación, condición edáfica, precipitaciones etc.). Las especies utilizadas, aunque nativas de la región, son especies de selva, y aún cuando son capaces de establecerse en el potrero, están creciendo bajo condiciones ambientales que no están dentro del estándar de su hábitat natural. El tamaño que alcancen será entonces función de su plasticidad para soportar las condiciones ambientales del potrero.

La altura final promedio de todas las especies en conjunto resultó similar a la altura de los pastos. Sin embargo, existen variaciones entre especies que podrían estar asociadas a su desempeño general. *E. folkersii* y *H. nutricia* fueron las especies con mayor altura final, entre el 10-18% más que *C. obtusifolia*, mientras que *O. oleífera* alcanzó alturas entre 50-60% menores al resto de las especies. Esta diversidad de alturas determina, en el dosel en formación, una mayor complejidad estructural que la que se hubiera obtenido en una plantación monoespecífica. Existe un mayor número de estratos horizontales, así como a una mayor diversidad en cuanto a las condiciones de luz e intercepción de las lluvias. El área foliar y la arquitectura de la copa, en combinación con la altura, determinarán la capacidad de cada especie de producir una sombra determinada y de modificar las condiciones microambientales por debajo.

Las diferencias entre especies en cuanto al diámetro a la base del tronco resultaron mayores que las observadas en el caso de la altura. *E. folkersii* desarrolló un tronco un 35% mayor a *H. nutricia*, un 80% mayor a *C. obtusifolia* y un 140% que *O. oleífera*. El desarrollo del tronco está determinado por las limitaciones morfológicas de cada especie, aunque también en cierta medida por las condiciones ambientales.

El área foliar total fue altamente variable entre individuos de una misma especie, pero las diferencias entre éstos no fueron mayores que las diferencias entre especies. Esta variable refleja muy bien las diferencias relativas entre especies debido a que es el resultado del producto entre el área foliar individual y el número de hojas (Ashton et al. 1997b). No detecté una relación entre el área foliar individual y el número de hojas totales (i.e., menor área foliar individual con el incremento en el número total de hojas), sino que estuvieron presentes todas las combinaciones posibles entre estas variables. Algunas especies producen una gran cantidad de hojas pequeñas (*H. nutricia*), otras pocas hojas grandes (*E. folkersii*), y viceversa.

El número total de hojas producidas es una característica morfológica específica, por lo que puede funcionar como una variable de mejor potencial descriptivo de las diferencias entre especies. Al igual que en otros casos (cf. Ashton et al. 1997b), las diferencias entre especies fueron mucho mayores para esta variable que para otras como la altura o el diámetro. El número total de hojas presenta el mismo gradiente que el área foliar total, por lo que puedo concluir que esta última depende más del número total de hojas que de la superficie foliar individual; plantas con una mayor producción tuvieron mayor área foliar total.

Ashton y colaboradores (1997b) encontraron patrones de comportamiento similar para el área foliar total y la biomasa producida. Bajo este razonamiento, se podría esperar que las especies utilizadas en el presente estudio mostraran la misma tendencia en su cantidad de biomasa (cf. Fig. 6), por lo que sería útil como un estimador de la productividad de las especies.

Por otro lado, el índice de área foliar (IAF), al estar relacionado con la intensidad lumínica que atraviesa la copa, puede estar asociado también con la riqueza de especies que se establecen

bajo el dosel (Parrotta 1995). Un dosel compuesto por especies de alto IAF puede favorecer la conformación de un sotobosque de mayor riqueza de especies (Parrotta 1995). Por ejemplo, bajo plantaciones de *Albizia lebbek* se ha observado una correlación negativa entre la densidad de plántulas y la intensidad lumínica (Parrotta 1993). Estas predicciones se limitan en una breve especulación aquí, ya que las especies sembradas son aún jóvenes y generan un IAF muy bajo. Sin embargo, es recomendable considerar este parámetro para la futura selección de especies en nuevos estudios.

El área media de copa resultó altamente diferente entre las especies, y estuvo directamente asociada con el diámetro troncal a la altura de la base. Especies que producen un tronco más grueso, serán potenciales productores de un mayor grado de sombra. El diámetro a la base del tronco podría utilizarse como indicador en la selección de especies en proyectos cuyos objetivos específicos sean la producción de un dosel y la modificación de las condiciones lumínicas bajo el mismo.

La cobertura vegetal total resultó considerablemente baja (10.3%), y el aporte de cada especie a la cobertura vegetal total estuvo en relación con su área media de copa. Es destacable que una sola especie (*H. nutricia*), representó el 50% de la cobertura vegetal total, y esto estuvo en función de su área foliar y área de copa, y no del número de individuos vivos que había al momento del censo. Esta variable, en combinación con su supervivencia promedio, permitiría la estimación del número de los individuos que son necesarios para obtener un determinado grado de cobertura vegetal.

A pesar de la variabilidad observada entre especies, los resultados sugieren que las leñosas sufren competencia con los pastos por el recurso lumínico. Los estimadores relacionados al despliegue foliar fueron los que más reflejaron estos posibles efectos. Aunque depende de la especie, en presencia de los pastos tienden a producir una mayor área foliar total. Esto se debe a las necesidades de las especies de una mayor captación de luz, y aunque no se refleja en un cambio en el número de hojas (aunque observé cierta tendencia), sí lo hace en el área foliar

individual, que siguió el mismo patrón que el área foliar total. Sin embargo, es evidente que el peso que tiene el número de hojas sobre el área foliar total es tan importante como el área foliar individual. Aunque no está determinado por la competencia, el peso influye consistentemente en las diferencias observadas entre especies en relación al área foliar total. Tampoco en el área media de copa hubo efectos de competencia, aunque observé cierta tendencia a una mayor área en presencia de los pastos. Esta variable depende en cierto grado de las condiciones ambientales en las que un árbol crece, pero está mayormente determinado por características arquitectónicas de la especie, por lo que no esperaría que respondiera necesariamente a la competencia.

Dada la alta mortalidad de las especies sembradas a partir de estaca, y que los pocos individuos sobrevivientes no mostraron un crecimiento significativo, este apartado y todos los siguientes se refieren únicamente a las especies sembradas a partir de semilla.

El incremento relativo en altura y en diámetro fueron muy diferente entre especies, indicando que los tamaños finales obtenidos no son resultado de haber presentado distinto tamaño inicial, sino que difieren en sus tasas de crecimiento. El orden de las especies fue diferente según se tiene en cuenta la altura o el diámetro. Como observé para la altura y diámetro finales, esta se debe a que las estrategias de crecimiento son intrínsecas y diferentes para cada especie. Esto se observa bien entre *C. obtusifolia* y *H. nutricia*, que presentan crecimientos relativos en altura y diámetro en orden inverso. Cabe destacar que el incremento relativo total de *C. obtusifolia* está subestimado debido a que la mayoría de los individuos perdieron su meristemo apical y una parte superior del tronco entre los 240 y 270 días de estudio, probablemente por el ataque de roedores. *O. oleifera*, mostró un incremento relativo general mucho menor que el resto de las especies.

La tasa de crecimiento relativo (TCR) puede ser un atributo clave para el desempeño de las plantas en su hábitat natural (Cornelissen et al. 1996), y en muchos casos, la mayor parte de su variabilidad está contenida en la variación en el área foliar específica (AFE; área foliar/unidad de peso) (Wright y Westoby 2000). La relación entre la TCR y ciertos atributos foliares como la AFE permitirían identificar estrategias particulares entre las especies, y su clasificación en grupos

funcionales (Cornelissen et al. 1996). Aquellas con crecimiento rápido producirán hojas con una menor inversión en biomasa (Poorter y Remkes 1990). Algunos estudios han analizado el grado de variación entre distintos estimadores del crecimiento (incremento en biomasa, altura o diámetro) y el AFE (Huante et al. 1995; Cornelissen et al. 1996; Wright y Westoby 2000), o su inversa: el peso específico (PEF; peso de la hoja/unidad de superficie) (Reich et al. 1992; Martínez-Garza 2003). Huante y colaboradores (1995) encontraron que el área foliar relativa (AFR; área foliar total/peso seco total) está directamente relacionada con el AFE ( $R^2 = 0.70$ ), mientras que Poorter y Remkes (1990) observaron una correlación positiva y significativa entre la tasa relativa de crecimiento (TRC) y la AFE. En el presente trabajo, la tasa media de crecimiento en altura mostró una tendencia negativa con respecto al peso específico de la hoja, aunque ésta no resultó estadísticamente significativa. Una explicación posible a la falta de significancia en mis datos puede estar en el grado de variación que las especies presenten en su TCR: en un ámbito limitado de valores de la TCR las tendencias pueden estar enmascaradas (Poorter y Remkes 1990). Por otro lado, en la mayoría de los casos, la tasa de crecimiento relativo se ha calculado como el incremento en peso seco por unidad de peso presente. En este trabajo utilicé como estimador de crecimiento la altura, cuya capacidad de reflejar el crecimiento general puede haber sido menor que la biomasa.

Los efectos de la competencia con el pasto sobre el crecimiento general pueden ser considerablemente variables en cuanto al parámetro de desempeño elegido, y a la especie en cuestión (cf. Holl 1998, Holl 2002). Sin embargo, al igual que en otros estudios (Gerhardt 1993; Loik y Holl 2001), las especies mostraron una tendencia a desarrollarse más (mayor incremento relativo total) y más rápido (mayores tasas medias de incremento) en altura en presencia de los pastos. En contraposición, en Paragominas, Brasil, el incremento en altura de *Cordia multispicata* fue favorecido (casi el doble) por la remoción de pastos, pero esto puede deberse a dos factores combinados: se utilizaron plántulas recién germinadas, y además el bosque presenta una estacionalidad de lluvias marcada (Nepstad et al. 1996). En estos sitios, la competencia a nivel de las raíces y no la disponibilidad de nutrientes *per se*, es la principal limitación para el crecimiento.

Plántulas de *Schizolobium amazonicum* crecieron dos veces más en parcelas donde fueron removidas las raíces de la vegetación circundante (Nepstad et al. 1991). En sitios más húmedos, donde no existe o es menor el estrés hídrico, aunque puede haber efectos negativos de la competencia sobre variables de crecimiento subterráneo (cf. Holl 1998), éstos serían de menor intensidad, y el crecimiento de las plántulas estaría más afectado por la competencia por luz que por la competencia por nutrientes (Denslow et al. 1998; Holl 1998). Una comparación experimental del crecimiento en recipientes con los dos tipos de suelo (selva y potrero), podría ayudar a comprobar esta afirmación. Aide y Cavellier (1994) observaron que algunas especies leñosas crecen más en los suelos de la selva que en los del potrero.

En cuanto a los estimadores del crecimiento en diámetro (incremento total relativo, incremento medio mensual) los resultados fueron más variables, con efectos positivos (*O. oleifera*), negativos (*H. nutricia*, *E. folkersii*), o neutros (*C. obtusifolia*).

El análisis de contrastes de perfiles mostró que en la mayoría de los censos el crecimiento de las plantas no resultó estadísticamente detectable. Esto ocurre, en primer lugar, por lo acotado del tiempo en que ocurre entre cada censo. En segundo lugar, la comparación temporal de tamaños está en función de tres variables simultáneamente, de forma tal que en el ordenamiento, cierto incremento en altura podría estar enmascarado por un leve o nulo crecimiento en diámetro o un valor negativo en la tasa de cambio del número de hojas. En tercer lugar, el análisis del efecto del tiempo es sobre el total de las especies y no sobre cada una de ellas. Algunas podrían presentar un crecimiento detectable en el ordenamiento, pero no ser éste lo suficientemente fuerte como para determinar un resultado significativo a nivel general. Esta suposición es razonable, teniendo en cuenta que las diferencias entre especies son significativas a lo largo de todo el estudio.

En el análisis del crecimiento a través del tiempo no observé efectos generales de la competencia con los pastos y tampoco una interacción de éstos con el tiempo. Sin embargo, algunas especies muestran un comportamiento diferencial frente a la presencia del pasto, indicando que la competencia puede tener efectos dispares dependiendo de la especie en cuestión.

*C. obtusifolia*, muestra un mayor crecimiento general a lo largo de todo el estudio en presencia de los pastos. *H. nutricia*, presenta un comportamiento variable, en algunos periodos su crecimiento es independiente y en otros es mayor y en presencia de pastos. *E. folkersii* y *O. oleifera* se mostraron indiferentes a la competencia.

Por otro lado, el análisis de perfiles permitió analizar a mayor detalle el crecimiento de las especies y su interacción con los pastos. Los efectos de competencia son claves entre los 30 y 90 días posteriores a la siembra. Durante este tiempo, las especies muestran un comportamiento diferente: *C. obtusifolia* y *E. folkersii* crecen más en presencia de los pastos, y *H. nutricia* lo hace en su ausencia. La ausencia de efectos durante el primer censo podría explicarse por la baja cobertura de pastos en ese momento (2 meses de exclusión al ganado), mientras que luego de los 90 días, los efectos desaparecen, en la medida que aumenta la proporción de leñosas que superan a los pastos en altura. También deben considerarse que las variaciones temporales en la cantidad de inóculos de micorrizas en el suelo pueden afectar el crecimiento de las especies o bien los posibles efectos de competencia con el pasto..

La competencia entre leñosas y pasturas fue altamente dependiente de la especie de estudio, y esto podría deberse a las diferencias que las leñosas presentan en sus requerimientos ecológicos y su tasa de crecimiento. *C. obtusifolia*, la especie demandante obligatoria de luz, es fuertemente afectada por la competencia con los pastos, y se desarrolla una estrategia de captación del recurso a través del aumento en su crecimiento en altura y en su despliegue foliar. Esto no es a costa de la disminución del vigor de su tronco, como ocurre en *H. nutricia*. Esta última, también mostró un mayor incremento en altura en presencia de pastos, pero esto estuvo asociado al menor desarrollo de su diámetro troncal. *E. folkersii*, en el tercer lugar en el gradiente de demanda lumínica, se mostró prácticamente independiente de la presencia de los pastos, probablemente por ser la especie de mayor tasa de crecimiento, lo que le permite desarrollar un altura lo suficientemente alta para escapar de la competencia en un lapso de tiempo menor. *O. oleifera*, aún siendo la especie menos demandante del gradiente, fue la más afectada por la



competencia, pero en el sentido positivo. Esta especie, desarrolló todos sus parámetros de tamaño en mayor grado en presencia de los pastos. Es probable que las condiciones microambientales (humedad relativa, insolación, temperatura, compactación del suelo) en la matriz de pastos sea más favorable para sus requerimientos ecológicos. Según Popma y colaboradores (1992), esta especie requiere de la formación de parches para su establecimiento, pero no en forma "obligatoria", lo que le otorgaría una mayor plasticidad fisiológica que el resto de las especies frente a diferentes condiciones de luz.

### **3. Los cambios en las condiciones microambientales**

No logré completar las mediciones propuestas para las condiciones microambientales, dado que en algunas salidas de campo no se contó con equipo necesario, mientras que en otras, las condiciones climáticas no permitieron la realización de las mediciones. Sin embargo, puedo discutir algunos resultados prominentes.

La exclusión del ganado permite el desarrollo de la cobertura de los pastos y, consecuentemente, la modificación de ciertos parámetros microclimáticos. En primer lugar, la presencia de los pastos determinó una disminución del 90% en la insolación a nivel del suelo, luego de un año de exclusión. En otros sistemas de estudio, se observan valores similares (91-92%, Nepstad et al. 1996) y mayores (98%, Holl 1999), que hasta pueden resultar comparables a los observados en el interior de la selva (Holl et al. 2000). Esto es importante, considerando que aproximadamente el 80% de los árboles tropicales son tolerantes a la sombra (Martínez-Ramos 1985), y que para sobrevivir y crecer requieren de características ambientales muy diferentes a las especies de crecimiento rápido (Martínez-Ramos 1985; Swaine y Whitmore 1988). Las plántulas de la mayoría de los árboles tropicales suelen sobrevivir y crecer mejor con un 10-25% de insolación total que con el 100% (Fetcher et al. 1983; Augsburger 1984; Langenheim et al. 1984; Peters 1989). Parrotta (1993) encontró una correlación negativa entre la intensidad de luz recibida a 1 m

del suelo y la densidad de plántulas en la regeneración secundaria bajo plantaciones de *Albizia lebbek*, en un ámbito de 2-29% de incidencia con respecto a la insolación total.

Un año después de haber sido trasplantadas, las especies están produciendo una sombra directa variable, en un gradiente de disminución que está en cierto grado asociado con el área de copa producida. Especies de área foliar total grande y copas anchas, como *H. nutricia* y *E. folkersii*, producen una sombra densa (12-29% de insolación total) y determinan condiciones lumínicas comparables a las generadas por los pastos (10%). *C. obtusifolia* y *O. oleifera* producen copas más pequeñas y generan una sombra más dispersa (37-89% de insolación total), permitiendo una insolación a nivel del suelo que no difiere de la que llega en condiciones abiertas. En otro trabajo en los Andes ecuatorianos, Rhoades y colaboradores (1998) observaron que la luz incidente a través de copas de *Inga* sp. y *Psidium* sp. fueron 9 y 18% respectivamente. Estas condiciones pueden ser más favorables para el establecimiento de nuevas especies; Vieira y colaboradores (1994) observan que el reclutamiento bajo *C. multispicata* (16% de insolación total) fue mayor que bajo los pastos (8%). Al mismo tiempo, el grado de sombra puede ser importante para la supresión de los pastos (Hagggar et al. 1997). La presencia del pasto también determinó un aumento en la humedad relativa del aire al nivel del suelo. Sin embargo, en un bosque seco de Costa Rica el efecto fue nulo (Gerhardt 1993).

Aunque no existen datos sobre la humedad relativa bajo las leñosas, es probable que esta variable no haya sufrido cambios tan evidentes como la insolación. Esta última, presenta variaciones locales mucho más fuertes que la primera, por lo que esperaríamos que la humedad relativa, aunque menor bajo estas leñosas que en el potrero activo, no alcanzaría valores comparables a los que se observan bajo la cobertura de los pastos. La matriz de pastos también puede conservar suficiente humedad en el suelo, de forma tal que las plantas no llegan a sufrir un estrés hídrico (Holl et al. 2000).

La temperatura a nivel de suelo no sufrió modificaciones luego de dos meses de exclusión, pero esto no me permite asegurar que esta variable no haya cambiado luego de un año de estudio.

La presencia de los pastos puede determinar una menor temperatura con respecto a las condiciones abiertas, a nivel del suelo (Reiners et al. 1994), y al mismo tiempo estar asociada a un aumento de 6-11 C° con respecto al bosque (Nepstad et al. 1996). Además, esto puede ser variable con la altura al suelo (Rhoades et al. 1998).

Las distintas especies pueden presentar diversos efectos sobre la regeneración, y estos pueden ser parcialmente explicados por las diferencias en las condiciones ambientales que generan (Haggar et al. 1997). La capacidad de "facilitar" (*sensu* Vieira et al. 1994; Ashton et al. 1997b; Parrotta et al. 1997; Powers et al. 1997; Toh et al. 1999; Holl et al. 2000) o favorecer la regeneración secundaria es uno de los puntos clave en la propuesta de utilización de leñosas de rápido crecimiento (a partir de aquí "especies facilitadoras") para desarrollar un primer dosel sobre sitios degradados a restaurar. Los servicios que estas especies brindan (mejoramiento del suelo, producción de sombra, atracción de dispersores, etc.) (Lugo 1997), determinan su potencial de selección entre especies potencialmente utilizables. En función de éstos, discutiré el potencial de facilitación de las especies utilizadas en el presente estudio para la regeneración secundaria de la selva de Los Tuxtlas.

En algunos casos, se ha observado que la riqueza de especies bajo las especies facilitadoras tiende a aumentar con la altura o el diámetro de la copa (Toh et al. 1999). En otros casos, el grado de cobertura del dosel no se asocia directamente a la densidad o el número de especies debajo del mismo (Haggar et al. 1997), pero tiene un efecto positivo sobre la lluvia de semillas (Slocum 2001). Esta última está fuertemente determinada por la calidad y cantidad de frutos producidos por la especie facilitadora, y por ende, del potencial de atracción de dispersores que traen nuevas semillas. Se ha observado que la mayoría de las especies presentes en el sotobosque bajo plantaciones son dispersadas por animales (Carnevale y Montagnini 2002).

El fruto producido es determinante del tipo de dispersor que atrae una especie (Guevara et al. 1992; 1994; Nepstad et al. 1996), aunque en condiciones de alta disponibilidad de frutos, pueden ser más importante la estructura arquitectónica y la capacidad de funcionar como sitios de

percha (Toh et al. 1999). Cinco de las seis especies utilizadas en el presente estudio presentan dispersión zoócora, por lo que en un futuro podrán constituir un núcleo de atracción de aves, murciélagos, roedores e insectos, que al ingresar al sitio, dejarán semillas de otras especies. El potencial de dispersión dependerá de la capacidad de movimiento de estos animales y de la ubicación geográfica del sitio con respecto a fragmentos de selva que actúen como fuente de propágulos.

La combinación de las características fenológicas y arquitectónicas permitiría clasificar las especies en función del tipo de fruto que ofrecen y del grado de sombra que producen. Por ejemplo, en un bosque de Costa Rica se observó que la lluvia de semillas es mayor bajo árboles con frutos frescos y de mayor altura (Slocum y Horvitz 2000). Al mismo tiempo, la diversidad y densidad de plántulas fue mayor bajo individuos de *Ficus* spp. (fruto carnoso y sombra densa), menor en *Cordia* sp. y *Cecropia* sp. (fruto seco y fresco respetivamente, y sombra dispersa), y mucho menor bajo *Pentaclethra* sp. (fruto seco y sombra densa) (Slocum 2000). Sin embargo, el crecimiento fue mayor bajo las especies que producen sombra dispersa (Slocum 2001), sugiriendo que existe un nivel de luz óptimo para las primeras etapas de la regeneración secundaria. Teniendo en cuenta que para la mayoría de los árboles tropicales, el porcentaje de insolación total óptima se encuentra entre el 10 y el 25% (Fetcher et al. 1983; Augsburger 1984; Langenheim et al. 1984; Peters 1989), en este caso, las especies más adecuadas serían entonces *H. nutricia* (12%) y *E. folkersii* (29%). La capacidad facilitadora de *C. obtusifolia* y *O. oleifera*, dependería de otras características ecológicas, como por ejemplo su grado de atracción a dispersores.

Bajo este razonamiento, y considerando en orden decreciente de importancia i) el tipo de fruto, ii) el grado de sombra producida (en función de su área de copa y el porcentaje de insolación total debajo de la misma), y iii) su tasa de crecimiento (como estimador de la velocidad para alcanzar la capacidad de fructificar), podría clasificar las especies utilizadas (Tabla 14), y ordenarlas de acuerdo a su potencial de reclutamiento de la siguiente forma: *Hampea* > *Cecropia* > *Erythrina* >> *Omphalea*

Tabla 14. Potencial de reclutamiento de las especies sembradas a partir de semilla en función de algunas de sus características ecológicas.

<b>Especie</b>	<b>Tipo de fruto</b>	<b>Tipo de sombra</b>	<b>Tasa de crecimiento</b>	<b>Potencial de reclutamiento</b>
<i>H. nutricia</i>	fresco	muy densa	alta	muy alta
<i>C. obtusifolia</i>	fresco	dispersa	alta	alta
<i>E. folkersii</i>	seco	densa	muy alta	alta / media
<i>O. oleifera</i>	fresco	muy dispersa	media	media

A largo plazo, sería recomendable el estudio detallado de la influencia de la arquitectura y fenología de estas especies sobre la heterogeneidad microclimática (patrones espacio-temporales) del sotobosque, y sobre el desarrollo del suelo (Parrotta et al. 1997). Por otro lado, el aumento en la complejidad estructural del sistema permitirá una diversidad mayor de micrositios potencialmente utilizables por distintas especies, de forma tal que no solamente aumenta la riqueza de especies vegetales, sino también la de especies animales. Luego de un año de estudio, pude observar un aumento en la detección de insectos, arácnidos, mariposas y reptiles pequeños (lagartijas). Al mismo tiempo, para este momento el 15% (19) de la población de *C. obtusifolia* albergaba colonias de hormigas (*Azteca* spp).

Los efectos "facilitadores" también dependen de la etapa del ciclo de vida de las plantas (Loik y Holl 2001), así como de las características ambientales del sitio. Loik y Holl (2001) postulan que el efecto facilitador de los arbustos establecidos sobre plántulas de árboles se da durante las primeras etapas de vida, para luego pasar a una interacción negativa, probablemente debido a cambios en las condiciones lumínicas. Por otro lado, en bosques tropicales estacionales (p. ej. Guanacaste, Costa Rica; Paragominas, Brasil) la estación seca determina fuertemente el éxito de establecimiento (Nepstad et al. 1990, 1996), por lo que el efecto facilitador de especies capaces de amortiguar la falta de agua o de producir sombra, sería mayor que en sistemas húmedos como Los Tuxtlas, donde el déficit hídrico es prácticamente nulo. Por último, es recomendable el estudio de la regeneración bajo las especies facilitadoras. La utilización de especies de sucesión temprana es

recomendable porque éstas son capaces de crear rápidamente un dosel, tanto en términos de supervivencia como de crecimiento (Davidson et al. 1998). Sin embargo, bajo el concepto de sucesión, estas especies deberían desaparecer del sistema en un cierto tiempo, permitiendo el desarrollo de un bosque secundario (Parrotta et al. 1997). La sucesión secundaria puede derivar en un "desierto de pioneras" (*sensu* Martínez-Garza y Howe 2003) incapaz de impedir la pérdida local de especies, determinando un "impuesto de tiempo" de extinción local que impedirá los futuros esfuerzos de restauración. La creación de parches enriquecidos con especies de semillas grandes, zoócoras, aceleraría la sucesión hacia una selva madura, a través de la migración de especies entre la matriz y los fragmentos de selva remanente (Martínez-Garza y Howe 2003).

#### **4. Efectos de la riqueza de especies sobre el establecimiento y su interacción con la presencia/ausencia de pastos**

Las parcelas con distintos niveles de riqueza presentaron un comportamiento diferente en cuanto su supervivencia y crecimiento. Sin embargo, el patrón entre tramientos no resultó tal como el esperado, es decir, no hubo una asociación directa entre la riqueza en la parcela y el desempeño (en cuanto a supervivencia y crecimiento). El comportamiento de las parcelas parece explicarse mejor por la identidad de las especies que las componen y no por el número de especies presentes.

Otros estudios han analizado diferentes variables en función de la riqueza de especies en sistemas compuestos por leñosas, con diferentes resultados. Por ejemplo, un estudio en Costa Rica no detectó ventaja alguna en la productividad de parcelas mixtas (compuestas por más de 6 especies) sobre parcelas puras (de 20 sp. diferentes) (Montagnini et al. 1995). En otro trabajo en Puerto Rico, la productividad resultó mayor en parcelas mixtas de *Eucalyptus robusta*, *Casuarina equisetifolia* y *Leucaena leucocephala*, que en otras puras; sin embargo, esto se atribuye a la presencia de especies asociadas con fijadores de nitrógeno (par *Casuarina/Leucaena*), y no a la riqueza de especies *per se* (Parrotta 1999). Los posibles efectos de la riqueza de especies sobre las condiciones del suelo son más difíciles de evaluar, ya que las especies tienen efectos muy

particulares sobre éste. Montagnini (2000), observó que bajo parcelas mixtas la disminución de los nutrientes del suelo es más lenta, lo que permitiría una mayor tiempo de uso efectivo del mismo.

Aunque la riqueza de especies no esté asociada al desempeño de las especies, ésta podría afectar el reclutamiento de nuevas especies en el sotobosque. En Costa Rica por ejemplo, se ha observado una mayor abundancia de individuos y una mayor riqueza de especies (30% más) bajo plantaciones mixtas (4 especies) que en otras puras (Carnevale y Montagnini 2002). Sin embargo, la abundancia relativa de cada familia fue variable con respecto al tipo de comunidad, lo que sugiere que aunque existan efectos de la riqueza, es muy difícil controlar los efectos asociados a la identidad de las especies. Las diferencias podrían explicarse en función de las condiciones lumínicas generadas por cada una, y de la cantidad de hojarasca que produce (Carnevale y Montagnini 2002). En el mismo sitio, otro estudio, esta vez con *Cordia alliodora* mezclada con monocotiledóneas mostró que en cinco años de plantación, la diversidad de especies resultó mayor en las parcelas puras (Hummel 2000).

Entonces, ¿por qué en algunos casos parece ser más eficiente una comunidad mixta y en otros una monoespecífica? Se ha postulado que la ventaja del uso de plantaciones mixtas reside en la mayor eficiencia en el uso de los recursos. Una alta productividad se puede atribuir a una mayor interceptación y eficiencia en el uso de la luz (Hummel 2000), y disponibilidad y eficiencia en el uso de nutrientes (Binkley et al. 1992). La comunidad mixta permitiría una mayor variación en la cantidad de luz incidente en el sotobosque, y más complejidad en la estratificación del follaje (Guariguata et al. 1995). En este sentido, una comunidad compuesta por especies con diferentes requerimientos lumínicos sería más exitosa (Burkhart y Tham 1992). Especies que requieren una sombra dispersa, se verían favorecidas bajo un dosel diverso en lugar de uno denso y cerrado (Montagnini 2000).

Por otro lado, la eficiencia en la utilización de los recursos (luz, agua, nutrientes) puede estar determinada por otros factores que gobiernan el comportamiento de la comunidad. La competencia, intra o interespecífica, podría estar determinando el desempeño de las plantas, y por

tanto, enmascarando los efectos de la riqueza de especies. Aunque la distancia entre individuos utilizada en el presente estudio se propuso con el objetivo de favorecer el rápido desarrollo de un primer dosel, luego de un año se hace necesaria la manipulación de la densidad de plantas, de forma tal de evitar que la competencia entre ellas tenga efectos negativos en su desempeño. Esto puede haber afectado los resultados del presente experimento.

Al mismo tiempo, es importante tener en cuenta la escala de análisis. Los efectos de la riqueza de especies podrían ser evidentes a una escala mayor, es decir, en plantaciones de una o más hectáreas, y no en pequeñas parcelas de unas decenas de superficie. Tal vez el lote entero está funcionando como una gran parcela mixta, en lugar de un grupo de parcelas mixtas o monoespecíficas.

##### **5. Los cambios en la comunidad vegetal a partir de la exclusión del ganado**

Según Guevara y colaboradores (1992, 1994), la composición específica del potrero estudiado permitiría calificarlo dentro del tipo 2, el cual, está dominado por pastos nativos (i.e., *Paspalum conjugatum*) mezclados con varias especies de leguminosas (*Mimosa pudica*, *Desmodium* sp., *Trifolium* sp.), que presentan menor cobertura que los pastos pero una frecuencia similar. El nivel de degradación debe ser bajo, ya que en caso contrario se esperaría una drástica disminución de la cobertura de gramíneas (Guevara et al. 1997). Al mismo tiempo, se trata de un potrero mixto, ya que está presente el pasto exótico *Cynodon plectostachyus*.

La riqueza total del sistema (23 especies) resultó baja con respecto al estudio realizado por Lira-Noriega (2003) (215 especies) en potreros cercanos; sin embargo, ésta puede ser variable con la localidad y el tipo de pasto presente (Lira-Noriega 2003), de la vegetación entorno al mismo (Guevara et al. 1992, 1994, 1997), las prácticas de manejo (Whalley 2000; Whalley y Hardy 2000), y del efecto del ganado sobre la heterogeneidad del terreno (Dai 2000) y el tamaño del área analizada.



La dominancia de familias como Poaceae, Asteraceae y Leguminosae se ha observado en otros potreros tanto cercanos como de localidades más alejadas (p.ej. La Palma) (Lira-Noriega 2003). Al mismo tiempo, bajo exclusión logran desarrollarse un cierto número de especies que representan familias exclusivas para esta comunidad, que determina un aumento en la diversidad de familias presentes. Es común que estas especies tengan en el potrero una alta frecuencia pero baja abundancia relativa (Lira-Noriega 2003).

La exclusión del ganado y la consecuente ausencia de pastoreo permitieron el aumento de la cobertura de los pastos, lo que determinó un baja equitatividad bajo exclusión; a pesar de esto, el aumento en el número total de especies en este sistema permitió una mayor diversidad bajo exclusión. Esta comunidad muestra una mayor complejidad estructural, con estratos verticales definibles, que constituyen un gradiente de riqueza y de diversidad de especies, y con una composición específica variable. Aunque estratos contiguos comparten una porción de la lista florística, las abundancias relativas de las especies cambian con la altura. Sin embargo, aún después de 16 meses de exclusión todas las especies presentes son herbáceas, y no observé ninguna especie arbórea ni arbustiva en el terreno. Esto no concuerda con lo observado por Lira-Noriega (2003) en otros potreros cercanos, quien detectó la presencia de un 7% de plántulas de árboles, y un 8% de arbustos. La ausencia de este tipo de forma de vida puede deberse a que la exclusión del ganado aún es reciente, y además puede depender de ubicación geográfica del terreno dentro de la matriz del paisaje. La distancia a fuentes de propágulos puede ser determinante de la llegada de nuevas especies al sistema (Guevara et al. 1992, 1994; Parrotta et al. 1997) una vez que el ganado es eliminado. Es recomendable un estudio a mayor plazo para detectar el ingreso de especies leñosas al sistema, ya que de otra forma serán necesarias estrategias de introducción. Luego de casi un año y medio de exclusión, la riqueza total del sistema aumentó un 60%, y el número de familias presentes en un 37.5%, aunque ambas comunidades siguen compartiendo aproximadamente la mitad de las familias presentes en todo el terreno.

Diversos trabajos analizan la composición y estructura de potreros con diferente tiempo de abandono para estudiar los factores que determinan el proceso de la regeneración, así como la composición de la comunidad y sus características funcionales a lo largo del tiempo (Uhl et al. 1982; Uhl 1987; Zahawi y Augspurger 1999; Aide et al. 2000; Rivera et al. 2000). La mayoría de estos estudios se realiza en plazos de tiempo superiores al presente, a veces de decenas de años, por lo que es necesario considerar que los resultados obtenidos hasta el momento brindan una primera idea de la trayectoria que puede llegar a recorrer la comunidad a partir de la exclusión del ganado. Debe considerarse que la composición florística es sensible a las condiciones de manejo (tiempo y tipo de uso), a las condiciones ambientales (pendiente, altitud) y la heterogeneidad del terreno (Lira-Noriega 2003), pero aún así puede resultar un buen descriptor de la comunidad. Un estudio que contenga las variaciones intra e interanuales de la comunidad bajo exclusión, permitirá establecer recomendaciones futuras para el manejo de este sistema, así como de potreros similares dentro de la región.

## **SÍNTESIS Y RECOMENDACIONES PARA LA RESTAURACIÓN ECOLÓGICA DE LOS TUXTLAS**

Los sistemas agrícolas y pastoriles presentan grandes diferencias con respecto al bosque, tanto en sus características ambientales como en las bióticas. Muchos son los objetivos que pueden plantearse para la regeneración de la selva sobre tales sitios (p. ej. mejoramiento del suelo, introducción de especies, modificación de las condiciones microambientales). El desarrollo de una cobertura vegetal que favorezca el aumento de la diversidad y de la complejidad estructural (en espacio y tiempo) es un punto clave para cualquier intento de modificar y/o mejorar la condición ecológica de sitios degradados o antropizados como los campos agrícolas y ganaderos. El presente trabajo muestra las primeras fases del establecimiento de especies leñosas en un potrero abandonado, como primera estrategia para el restablecimiento del ecosistema natural.

A nivel general, las especies seleccionadas se establecieron exitosamente, con valores altos de supervivencia y tasas de crecimiento aceptables. La mortalidad de las especies sembradas por estaca, se debió principalmente a cuestiones metodológicas; el uso de estas especies debe ser estudiado en mayor detalle. El alto grado de establecimiento de las especies sembradas a partir de semilla puede explicarse, no sólo por su plasticidad para crecer en las condiciones ambientales del potrero, sino además por las características ambientales de la región. Las condiciones climáticas de Los Tuxtlas, por su elevada cantidad de precipitación y continuidad durante el año, y los altos niveles de humedad, no constituirían limitación al respecto. Al mismo tiempo, sus suelos presentan condiciones ecológicas más favorables que en otros tipos de bosque tropical en cuanto a la disponibilidad de nutrientes y desarrollo de estructura (cf. Nesptad et al. 1990, 1996; Gerhardt 1993; Aide y Cavelier 1994), lo que otorga una condición ventajosa para su potencial restauración. Sin embargo, presentan cierta tendencia a una deficiencia en el fósforo disponible (Sommer-Cervantes et al. 2003) que podría ser limitante para algunas especies. Aún bajo esta limitación, la conjunción de las variables abióticas (clima y suelo) genera un escenario favorable para el establecimiento de éstas y otras especies leñosas en los potreros de Los Tuxtlas.

La competencia entre los pastos y las leñosas puede constituir un factor limitante crítico para el proceso de regeneración secundaria. En el presente estudio, la presencia de los pastos afectó el desempeño de las especies, pero con diferente tendencia y magnitud. En la medida en que la competencia no afecte el desempeño general de la planta, no será necesario el control de la cobertura de las gramíneas. En consecuencia, la remoción de los pastos en los potreros de Los Tuxtles no sería una herramienta imprescindible para lograr el desarrollo de un "dosel primario" (en un sentido ordinal y no dentro del concepto de sucesión), pero recomendable donde la cobertura vegetal fuera más densa, o bien en los casos donde se sembraran leñosas más susceptibles. En Los Tuxtles, la limpieza manual es la práctica más común para el control de los pastos. Sin embargo, otras herramientas podrían ser interesantes, como por ejemplo el pastoreo de baja intensidad, que además de controlar los pastos, puede facilitar el establecimiento de arbustos y otras leñosas, presenta un costo de aplicación más bajo que la remoción manual o química, y permite sostener en cierto grado la producción del sistema (Nepstad et al. 1990; Posada et al. 2000).

Una vez que se restablece un "dosel primario", es recomendable el estudio de la composición florística de la regeneración que se da por debajo del mismo, dado que de ello dependerá la continuidad del proceso de sucesión secundaria. La introducción de especies tolerantes a la sombra (Parrotta y Knowles 1999) o de aquellas características de una selva madura, es importante para aumentar la biodiversidad (Kageyama et al. 1994; Zimmerman et al. 2000). Por esto, se recomienda la instalación de parcelas mixtas, compuestas por especies con diferentes requerimientos ecológicos (Kageyama et al. 1992b). Estas especies pueden introducirse por adición de semillas (Posada et al. 2000) o a través de la manipulación del "dosel primario", de tal forma que la cantidad de luz sea adecuada para su establecimiento. Esto puede hacerse a través de la apertura de filas (ver Ashton et al. 1997b) o de parches artificiales (ver Mesquita 2000; Otsamo 2000a).

De esta forma, la selección de las especies a sembrar para la formación del "dosel primario" debería estar en función de las siguientes características (Vieira et al. 1994): (1) su

habilidad de establecerse en sitios abiertos o degradados; (2) el tipo de semilla (en tamaño y cantidad), (3) el grado de sombra, capaz de inhibir el crecimiento de los pastos pero no el de otros árboles, (4) su capacidad de mejorar la condición ecológica del suelo, (5) su capacidad de rebrotar en caso de daño, (6) su habilidad para mantener una densidad relativamente baja de raíces, o bien una baja tasa de crecimiento de raíces finas en la capa superficial del suelo, para no competir por agua o nutrientes y (7) su respuesta a la microbiota del suelo. Bajo estos requerimientos, se daría prioridad a especies nativas de crecimiento rápido (Parrotta et al. 1997), tal como las especies utilizadas en el presente estudio. Sin embargo, los modelos de plantación deberían respetar los patrones de distribución y abundancia naturales de las especies (Kageyama y Gandara 1999).

En la introducción el diseño espacial es fundamental, y debería emular la estructura y composición de la selva (Carpanezzi et al. 1990, Kageyama et al. 1992a, 1994). Por ejemplo, la plantación en grupos puede ser más efectiva que una distribución uniforme en la recreación de las condiciones del bosque (Harrington 1999). Aunque en algunos casos se ha observado que el agrupamiento de los árboles no está asociado a la riqueza de especies o densidad de individuos que crece debajo de ellos (Toh et al. 1999), se ha recomendado la siembra en forma de "archipiélagos" o "islas" (Nepstad et al. 1991; Parrotta 1993; Kageyama et al. 1992b; 1994; 1999, 2002). Estos debieran extenderse desde el bosque hacia la matriz a rehabilitar, para funcionar como corredores de semillas y además para abaratar los costos de siembra (Parrotta 1993; Kageyama et al. 1999; 2002). También se podrían utilizar los manchones de árboles remanentes, las cercas vivas, o bien de las "barreras contra viento" de algunos sistemas agrícolas. Estas últimas, suelen mostrar una mayor riqueza y densidad de especies del bosque a medida que aumenta la conectividad con el mismo, por lo que pueden contribuir al mantenimiento de árboles del bosque dentro del paisaje agrícola y servir como herramienta de restauración (Harvey 2000). En las tierras bajas de Costa Rica, se ha demostrado que debajo de las cercas vivas hay una producción de hojarasca e infección por micorrizas mayor, y los niveles de luz son más favorables para otras especies (Holl et al. 2000).

En la región de Los Tuxtlas, el 80% de los fragmentos de selva remanente se encuentra a más de 500 m del fragmento de mayor tamaño, y además están confinados a los sitios más inaccesibles (Mendoza E., *com. pers.*), por lo que los esfuerzos de restauración, deberían enfocarse hacia estos fragmentos y otros componentes del paisaje que favorecieran el aumento de la conectividad y el intercambio de propágulos, especies y material genético. La proximidad a fuentes de propágulos puede ser un factor muy importante en el control de la tasa de colonización de especies secundarias del bosque hacia las plantaciones (Parrotta 1993), por lo que debiera darse prioridad a sitios con distancias ventajosas para los dispersores (Parrotta et al. 1997).

En esta región, tanto las cercas vivas como los árboles remanentes son un importante componente del paisaje (Guevara et al. 1997), y podrían constituirse como sistemas de este tipo, actuando como núcleos o frentes de regeneración. La conservación y restauración de bordes de fragmentos también es una estrategia importante, ya que la persistencia de los mismos determina su capacidad de funcionar como amortiguamiento entre la matriz y el bosque.

Por todo lo expuesto, y teniendo en cuenta las limitaciones de los resultados obtenidos en el presente trabajo, puedo concluir que para la restauración de potreros ganaderos en la región de Los Tuxtlas una estrategia posible sería la siembra de especies leñosas, bajo las siguientes recomendaciones:

- Seleccionar especies con alta demanda lumínica y tasas altas/medias de crecimiento, en lo posible de dispersión zoócora
- Sembrar renovales y/o juveniles y no plántulas,
- Utilizar distancias entre individuos no menores a 1.5 m
- No es imprescindible la remoción de los pastos, sean estos nativos o exóticos
- Preferir, a largo plazo, la posterior introducción de especies tolerantes o menos demandantes
- Favorecer la restauración de los componentes del paisaje que aumenten la conectividad (árboles remanentes, bordes de fragmentos, cercas vivas, entre otros)

La realización de estudios posteriores, permitirá el desarrollo de nuevas estrategias con una visión a mayor escala, tanto espacial como temporal, que considere la problemática de la restauración de Los Tuxtlas, no únicamente desde la perspectiva ecológica sino también desde la social, y la económica.

## BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Aide T. M. y Cavelier J. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* 2: 219-229
- Aide T. M., Zimmerman J. K., Pascarella J. B., Rivera L. y Marcano-Vega H. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implication for restoration ecology. *Restoration Ecology* 8: 328-338
- Alpert P., F. T. Griggs y D. R. Peterson 1999. Riparian forest restoration along large rivers: initial results from the Sacramento River Project. *Restoration Ecology* 7: 360-368
- Alvarez-Buylla E. R. y Martínez-Ramos M. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 84: 314-325
- Allen E. B., E. Rincon, M. F. Allen, A. Perez-Jimenez y P. Huante 1998. Disturbance and seasonal dynamics of micorrhizae in a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 30: 261-274
- Andrie R. F. 1964. A biogeographical investigation of the Sierra de Los Tuxtlas, Veracruz. Louisiana State University, PhD Geography, 263 pp.
- Archibold O. W. 1995. *"Ecology of the world vegetation"*, Chapman y Hall, Inglaterra, pp. 15-59
- Ashton P. M. S., C. V. S. Gunatilleke y I. A. U. N. Gunatilleke 1995. Seedling survival and growth of four *Shorea* species in a Sri Lankan forest. *Journal of Tropical Ecology* 11: 263-279
- Ashton P. M. S., S. J. Samarasinghe, I. A. U. N. Gunatilleke y C. V. S. Gunatilleke 1997a. Role of legumes in release of successional grasslands in the central hills of Sri Lanka. *Restoration Ecology* 5: 36-43
- Ashton P. M. S., S. Gamage, I. A. U. N. Gunatilleke y C. V. S. Gunatilleke 1997b. Restoration of a Sri Lankan rainforest: using Caribbean pine *Pinus caribaea* as a nurse for establishing late-successional trees species. *Journal of Applied Ecology* 34: 915-925
- Ashton P. M. S., S. Gamage, I. A. U. N. Gunatilleke y C. V. S. Gunatilleke 1998. Using Caribbean pine to establish a mixed plantation: testing effects of pine canopy removal on plantings of rain forest tree species. *Forest Ecology and Management* 106: 211-222
- Augsburger C. K. 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* 72: 777-795
- Bainbridge D. A. 1990. The restoration of agricultural lands and dryland. En: J. J. Berger (ed.) *"Environmental restoration: Science and strategies for restoring the Earth"* Island Press, Washington D. C., pp. 4-13



- Barrera Bassols N. 1992. El impacto ecológico y socioeconómico de la ganadería bovina en Veracruz. En: E. Boege y H. Rodríguez (coord.), *"Desarrollo y medio ambiente en Veracruz"*, CIESAS-GOLFO, Instituto de Ecología A. C., Fundación Friedrich Ebert, pp. 89-114
- Barrera Bassols N. 1995. Ganadería y deforestación en Veracruz: procesos ecológicos y económicos de un espacio tropical. Tesis de maestría, Instituto de Investigaciones Antropológicas, UNAM, México.
- Barrera Bassols N., C. López Binnquist y R. Palma Grayeb 1993. Vacas, Pastos y Bosques en Veracruz: 1950-1990. En: N. Barrera y H. Rodríguez (coord.), *"Desarrollo y Medio Ambiente en Veracruz. Impactos económicos, ecológicos y culturales de la ganadería en Veracruz"*, Fundación Friedrich Ebert, CIESAS, Instituto de Ecología A. C., pp. 35-72
- Batis Muñoz A. I., M. I. Alcocer Silva, M. Gual Díaz, C. Sánchez Dirzo y C. Vázquez Yanes 1999. *Árboles y arbustos nativos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación*. Proyecto J-084-CONABIO, Instituto de Ecología – UNAM, México, 311 pp.
- Binkley D. K. A. Dunkin, D. DeBell y M. G. Ryan 1992. Production and nutrient cycling in mixed plantations of *Eucalyptus* and *Albizia* in Hawaii. *Forest Science* 38: 393-408
- Bradshaw A. D. 1987. Restoration: an acid test for ecology. En: W. R. Jordan III, M. E. Gilpin y J. E. Aber (eds.) *"Restoration ecology. A synthetic approach to ecological research"*, Cambridge University Press, pp. 23-29
- Bradshaw A. D. 1993. Restoration ecology as a science. *Restoration Ecology* 2: 71-73
- Brokaw N. V. L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66: 682-687
- Brokaw N. V. L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology* 75: 9-19
- Brooks T. M., Mittermeier R. A., Mittermeier C. G., Da Fonseca G. A., Rylands A. B., Konstant W. R., Flick P., Pilgrim J., Oldfield S., Magin G., Hilton-Taylor C. 2002. Habitat Loss and Extinction in the Hotspots of Biodiversity. *Conservation Biology* 16: 909-923
- Brown S. y Lugo A. E. 1994. Rehabilitation of tropical lands: A key to sustaining development. *Restoration Ecology* 2: 97-111
- Burkhart H. E. y Á. Tham 1992. Predictions from growth and yield models of the performance of mixed-species stands. En: M. G. R. Cannell, D. C. Malcolm y P. A. Robertson (eds.) *"The ecology of mixed species stand of trees"*, Blackwell Scientific, Boston, pp. 21-24

- Buschbacher R., C. Uhl y E. A. S. Serrao 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. II. Nutrient stocks in the soil and vegetation. *Journal of Ecology* 76: 682-699
- Butterfield R. P. y R. F. Fisher 1994. Untapped Potential. Natives species for reforestation. *Journal of Forestry* 92: 37-40
- Camargo J. L. C., I. D. K. Ferraz y A. M. Imakawa 2002. Rehabilitation of degraded areas of central Amazonia using direct sowing of forest tree seeds. *Restoration Ecology* 10: 636-644
- Carabias J., V. Arriaga y V. Cervantes 1994. Los recursos naturales de México y el desarrollo. En: P. Moncayo y J. Woldemberg (eds.) *"Desarrollo, desigualdad y medio ambiente"*, Cal y Arena, México, pp. 303-345
- Carl Leopold A., R. Andrus, A. Finkeldey y D. Knowles 2001. Attempting restoration of wet tropical forests in Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 142: 243-249
- Carnevale N. J. y F. Montagnini 2002. Facilitating regeneration of secondary forest with use of mixed and pure plantations of indigenous tree species. *Forest Ecology and Management* 163: 217-227
- Carpanezzi A. A., L. G. Da Silva Costa, P. Y. Kageyama y C. F. de Abreu Castro 1990. Espécies pioneiras para recuperação de áreas degradadas: a observação de laboratórios naturais. 6º Congreso Florestal Brasileiro Anais, São Paulo, Brasil, pp. 216-221
- Cornelissen J. H. C., P. C. Diez y R. Hunt 1996. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species an types. *Journal of Ecology* 84: 755-765
- Cubiña A. y T. M. Aide 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* 33: 260-267
- Challenger A. 1998. *"Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro"*, CONABIO - UNAM, México.
- Chapman C. A. y L. J. Chapman 1996. Exotic tree plantations and the regeneration of natural forest in Kibale National Park, Uganda. *Biological Conservation* 76: 253-257
- Chapman C. A. y L. J. Chapman 1999. Forest restoration in abandoned agricultural land: a case study from East Africa. *Conservation Biology* 13: 1301-1311
- Chapman C. A., L. J. Chapman, A. Zanne y M. A. Burgess 2002. Does weeding promote regeneration of an indigenous tree community in felled pine plantations in Uganda? *Restoration Ecology* 10: 408-415
- Chizón S. E. 1984. Relación suelo-vegetación en la Estación de Biología Los Tuxtlas, Ver. (Un

- análisis de la distribución de los diferentes tipos de suelo en relación con la cubierta vegetal que soporta). B. Sc. Thesis. Escuela Nacional de Estudios Profesionales (Zaragoza), UNAM, México D. F., 66 pp.
- Dai X. 2000. Impact of cattle dung deposition on the distribution pattern of plant species in an alvar limestone grassland. *Journal of vegetation science* 11: 715-724
- Davidson R., D. Gagnon, Y. Maufette y H. Hernandez 1998. Early survival, growth and foliar nutrients in native Ecuadorian trees planted on degraded volcanic soil. *Forest Ecology and Management* 105: 1-19
- Denslow J. S., A. M. Ellison y R. E. Sanford 1998. Treefall gap size effects on above- and below-ground processes in a tropical wet forest. *Journal of Ecology* 96: 597-609
- Dirzo R. 1991. Rescate y restauración en la selva de Los Tuxtlas. *Ciencia y Desarrollo* 7: 33-45
- Dirzo R. 2001. Tropical forests. En: S. Chapin III, O. E. Sala y E. Huber-Sannwald (eds.) *"Global Biodiversity in a changing environment"*. Springer Verlag, New York, pp. 251-276
- Dirzo R. y A. Miranda 1990. El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano. Contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia* 16: 240-247
- Dirzo R. y M. García 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* 6: 84-90
- Dirzo R., E. González-Soriano y R. Vogt 1997. En: F. Soriano González, R. Dirzo y R. Vogt (eds.) *"Historia Natural de Los Tuxtlas"*, CONABIO, Instituto de Biología, Centro de Ecología, UNAM, México, pp 3-6
- Erwin T. L. 1991. How many species are there? *Conservation Biology* 5: 330-333
- Estrada A., R. Coates Estrada, D. Meritt Jr., S. Montiel y D. Curiel 1993. Patterns of frugivore species richness and abundance in forest islands and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 107/108: 245-257
- Evans J. 1999. Planted forest of the wet and dry tropics: their variety, nature, and significance. *New Forest* 17: 25-36
- Fernández Ortiz L. M., M. T. García y D. Villafuerte solis 1993. La expansión ganadera en Veracruz: sus impactos en la economía y en la producción de alimentos. En: N. Barrera y H. Rodríguez (coord.), *"Desarrollo y Medio Ambiente en Veracruz. Impactos económicos, ecológicos y culturales de la ganadería en Veracruz"*, Fundación Friedrich Ebert, CIESAS, Instituto de Ecología A. C., pp. 15-34

- Fetcher N., B. R. Strain y S. F. Oberbauer 1983. effects of light regime on the growth, leaf morphology, and water relations of seedlings of two species of tropical trees. *Oecologia* 58: 314-319
- Fischer C. R., D. P. Janos, D. A. Perry, R. G. Linderman y P. Sollins 1994. Mycorrhiza inoculum potentials in tropical secondary forest succession. *Biotropica* 26: 369-377
- Fineblum W. L. y M. D. Rausher 1995. Tradeoff between resistance and tolerance to herbivore damage in a morning glory. *Nature* 377: 517-520
- Flores J. 1971. Estudio de la vegetación del cerro "El vigía" de la estación de biología tropical LosTuxtías, Veracruz, B. Sc. Thesis Fac. de Ciencias, UNAM, México, 95 pp.
- Flores-Delgadillo L., I. Sommer-Cervantes, J. R. Alcalá-Martínez y J. Álvarez-Sánchez 1999. Estudio morfogenético de algunos suelos de la región de Los Tuxtías, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 16: 81-88
- Ganade G. y V. K. Brown 2002. Succession in old pastures of Central Amazonia: role of soil fertility and plant litter. *Ecology* 83: 743-754
- García E. 1981. *"Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpper"* Offset Larios, México DF, 217 pp.
- García Aguirre M. C. 1988. Landscape Ecological approach for forest conservation. A case study in Los Tuxtías, Veracruz, Mexico. PhD Thesis, International Institute for Aerospace survey and earth sciences (ITC) enschede, The Netherlands.
- Gascon C., G. B. Williamson y G. A. B. da Fonseca 2000. Receding forest edges vanishing reserves. *Science* 288: 1356-1358
- Gerhardt K. 1993. Tree seedling development in a tropical dry abandoned pasture and secondary forest in Costa Rica. *Journal of Vegetation Science* 4: 95-102
- Goldsmith F. B. 1998. *"Tropical Rain Forest: A wider perspective"* Chapman y Hall, London, pp. 1-2
- Gómez Pompa A. y S. Del Amo 1985. *"Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México"* Vol. II. Inireb y Alhambra Mexicana, México.
- González-Montagut R. 1996. Establishment of three rain forest species along the riparian corridor-pasture gradient in Los Tuxtías, Mexico. Tesis Doctoral Harvard University, Cambridge.
- Gray A. N. y T. A. Spies 1997. Microsite controls on tree seedling establishment in conifer forest canopy gaps. *Ecology* 78: 2458-2473

- Guadarrama P. y J. Álvarez-Sánchez 1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, Mexico. *Mycorrhiza* 8: 267-270
- Guariguata M. R. y R. Ostertag 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185-206
- Guariguata M. R., R. Rheingans y F. Montagnini 1995. Early woody invasion under tree plantations in Costa Rica: implications for forest restoration. *Restoration Ecology* 3: 252-260
- Guevara S. y J. Laborde 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures consequences for local species availability. *Vegetatio* 107 / 108: 319-338
- Guevara S., S. E. Purata y E. Van der Maarel 1992. Floristic composition and structure vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science* 3: 655-664
- Guevara S., J. Meave, P. Moreno Cassasola, J. Laborde y S. Castillo 1994. Vegetación y flora de potreros en la Sierra de Los Tuxtlas, Mx.. *Acta Botánica Mexicana* 28: 1-27
- Guevara S., J. Laborde, D. Liesenfeld, y O. Barrera 1997. Historia natural de los potreros de Los Tuxtlas, Veracruz. En: F. Soriano González, R. Dirzo y R. Vogt (eds.) "*Historia Natural de Los Tuxtlas*", CONABIO, Instituto de Biología, Centro de Ecología, UNAM, México.
- Haggar J., K. Wightman y R. Fischer 1997. The potential of plantations to foster woody regeneration within a deforested landscape in lowland Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 99: 55-64
- Harrington C. A. 1999. Forest planted ecosystem restoration or conservation. *New Forest* 17: 175-190
- Harvey C. A. 2000. Colonization of agricultural windbreaks by forest trees: effects of connectivity and remnant trees. *Ecological Applications* 10: 1762-1773
- Holl K. D. 1998. Effects of above and below-ground competition of shrubs and grass on *Calophyllum brasiliense* (Camb.) seedling growth in abandoned tropical pasture. *Forest Ecology and Management* 109: 187-195
- Holl K. D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31: 229-242
- Holl K. D. 2002. Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *Journal of Ecology* 90: 179-187
- Holl K. D. y M. E. Lulow 1997. Effects of species, habitat and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rain forest. *Biotropica* 29: 459-468

- Holl K. D. y E. Quiros-Nietzen 1999. The effect of rabbit herbivory on reforestation of abandoned pasture in southern Costa Rica. *Biological Conservation* 87: 391-395
- Holl K. D., M. E. Loik, E. H. V. Lin y I. A. Samuels 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* 8: 339-349
- Houghton R. A. 1991. Tropical deforestation and atmospheric carbon dioxide. *Climatic Change* 19: 99-118
- Huante P., E. Rincon y I. Acosta 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology* 9: 849-858
- Husch B., C. I. Miller y T. W. Beers 1982. *"Forest mensuration"*, John Wiley and Sons, New York, 402 pp.
- Hummel S. 2000. Understory development in young *Cordia alliodora* plantations. *New Forest* 19: 159-170
- Infostat 2003. *"Infostat versión 1.5. Manual del usuario"*, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Editorial Brujas, Argentina
- Instituto de Estadística, Geografía e Informática 1991. Aerial photograph, México.
- Janos D. P. 1996. Mycorrhizas, succession, and the rehabilitation of deforested lands in the humid tropics. En: J. C. Frankland, N. Magan y G. M. Gadd (eds.) *"Fungi and environmental change"* Cambridge University Press, Cambridge, England, pp. 129-162
- Jordan III W. R., M. E. Gilpin y J. D. Aber 1987. Restoration ecology: ecological restoration as a technique for basic research. En: W. R. Jordan III, M. E. Gilpin y J. D. Aber (Eds.) *"Restoration ecology. A synthetic approach to ecological research"*, Cambridge University Press, pp. 3-21
- Kageyama P. Y., A. Reis y A. A. Carpanezzi 1992a. Potencialidades e restrições da regeneração artificial na recuperação de áreas degradadas. *Simpósio Nacional da Recuperação de Áreas Degradadas, Curitiba, Brasil*, pp. 1-7
- Kageyama P. Y., V. M. Freixedas, W. L. A. Geres, J. H. P. Dias y A. S. Borges 1992b. Consorcio de espécies nativas de diferentes grupos sucessionais em Teodoro Sampaio-SP. 2º Congresso Nacional sobre Essências Nativas, *Anais, Brasil*, pp. 527-533
- Kageyama P. Y., E. Santarelli, F. B. Gandara, J. E. Gonçalves, J. L. Simionato, L. R. Antqueira y W. L. Geres 1994. Revegetação de áreas degradadas: modelos de consorciação com alta

- diversidade. I Simpósio Sul-Americano e II Simpósio Nacional da Recuperação de Áreas Degradadas, Foz do Iguaçu, Brasil, pp. 569-576
- Kageyama P. Y. y F. B. Gandara 1999. Revegetação de áreas ciliares. En: R. R. Riberiro y F. Leitão (eds.) "*Ecologia de matas ciliares*" 1º Seminario Inter-estadual sobre reflorestamiento ambiental, Vitória-ES, s/p
- Kageyama P. Y., F. B. Gandara, R. E. de Oliveira y L. F. Duarte de Moraes 2002. "*Restauração da mata ciliar. Manual para recuperação de áreas ciliares e microbacias*", Secretaria de Estado de Meio Ambiente e Desenvolvimento Sustentável, 104 pp.
- Khurana E. y J. S. Singh 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* 28: 39-52
- Kuusipalo J., G. Adjers, Y. Jafarsidik, A. Otsamo, K. Tuomela y R. Vuokko 1995. Restoration of natural vegetation in degraded *Imperara cylindrica* grasslands: understory development in forest plantations. *Journal of Vegetation Science* 6: 205-210
- Lamb D., J. Parrotta, R. Keenan y N. Tucker 1997. Rejoining habitat remnants: restoring degraded rainforest lands. En: W. F. Laurence y R. O. Bierregaard Jr. (eds.) "*Tropical forest remnants. Ecology, Management, and Conservation of fragmented communities*" The University Chicago Press, Ch. 24
- Langenheim J. H., C. B. Osmond y P. J. Ferrar 1984. Photosynthetic responses to light in seedlings of selected Amazonian and Australian rainforest tree species. *Oecologia* 63: 215-224
- Larcher W. 1983. "Physiological plant ecology", Springer Verlag, Berlin, 302 pp.
- Lira-Noriega A. 2003. La vegetación de los potreros del norte de la sierra de Los Tuxtlas. Tesis de Grado, Facultad de Ciencias, UNAM, México, 98 pp.
- Loik M. E. y K. D. Holl 2001. Photosynthetic responses to light for rain forest seedlings planted to restore abandoned pasture, Costa Rica. *Restoration Ecology* 6: 253-261
- Lugo A. E. 1992. Tropical forest uses. In: Downing TE, Hecht SB, Pearson HA y García Downing C (eds.) "*Development or Destruction*"; Westview Press, pp. 117-132
- Lugo A. E. 1997. The apparent paradox of reestablishing richness species on degraded lands with tree monocultures. *Forest Ecology and Management* 99: 9-19
- Lugo A. E., J. A. Parrotta y S. Brown 1993. Loss in species caused by tropical deforestation and their recovery through management. *Ambio* 22: 106-109

- Magurran A. E. 1988. *"Ecological diversity and its measurement"*, Cambridge University Press, London, 179 pp.
- Martínez-Garza C. 2003. Selecting late-successional trees for tropical forest restoration. PhD Thesis in Biological Sciences, University of Illinois, Chicago, 146 pp.
- Martínez-Garza C. y H. F. Howe 2003. Restoring tropical diversity: beating the time tax on species loss. *Journal of Applied Ecology* 40: 423-429
- Martínez-Ramos M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.) *"Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México"* Alhambra, México, pp. 191-240
- Martínez-Ramos M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54: 179-224
- Martínez-Ramos M. y A. Soto-Castro 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 107/108: 299-318
- Martínez-Ramos M., E. Álvarez-Buylla, J. Sarukhán y D. Piñero 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology* 76: 700-716
- Masera O. R., M. J. Ordóñez y R. Dirzo 1997. Carbon emissions from Mexican forest: Current situation and long-term scenarios. *Climatic Change* 35: 265-295
- Maxwell S. E. y Delaney H. D. 1990. *"Designing experiments and analyzing data: A model comparison perspective"*, Wadsworth, Belmont.
- McDonnell M. J. y E. W. Stiles 1983. The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. *Oecologia* 56: 109-116
- Meffe G. K. y Carroll C. R. 1994. *"Principles of conservation biology"*, Sinauer Associates Inc., E.E.U.U., pp.237-264
- Mendoza E., R. Dirzo y J. Fay *enviado*. A quantitative analysis of forest fragmentation in Los Tuxtlas, southeast Mexico. Patterns and implications for conservation.
- Mesquita R. 2000. Management of advanced regeneration in secondary forest of the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 130: 131-140
- Milberg P. y B. B. Lamont 1997. Seed/cotyledon size and nutrient content play a major role in early performance of species on nutrient-poor soil. *New Phytologist* 137: 665-672



- Milliken G. A. y D. E. Johson 1984. *Analysis of messy data*. Vol. I, Van Nostrand Reinhold, New York.
- Miranda F. y E. Hernández-X 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. México* 28: 29-178
- Montagnini F. 1992. Experiments with native trees in Costa Rica and Argentina. *Agroforestry Today*, Jul-Sep pp. 4-6
- Montagnini F. 2000. Accumulation in above-ground biomass and soil storage of mineral nutrients in pure and mixed plantations in a humid tropical lowland. *Forest Ecology and Management* 134: 257-270
- Montagnini F. y F. Sancho 1990. Impacts of native trees on tropical soils: a study in the Atlantic Lowlands of Costa Rica. *Ambio* 19: 386-389
- Montagnini F., A. Fanzeres y S. Guimaraes da Vinha 1995. The potentials of 20 indigenous tree species for soil rehabilitation in the Atlantic forest region on Bahia, Brazil. *Journal of Applied Ecology* 32: 841-856
- Murcia C. 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62
- Murcia C. 1997. Evaluation of *Andean alder* as a catalyst for the recovery of tropical cloud forest in Colombia. *Forest Ecology and Management* 99: 163-170
- Myers N. 1993. Tropical Forest: The main deforestation fronts. *Environmental Conservation* 20: 9-15
- Nepstad D. C., C. Uhl y E. A. S. Serrao 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: a case study from Paragominas, Pará, Brazil. En: A. B. Andersoni (ed.) "*Alternatives to deforestation: steps toward sustainable use of the Amazon rain forest*", Columbia University Press, NY, pp. 215-229
- Nepstad D. C., C. Uhl y E. A. S. Serrao 1991. Recuperation of a degraded Amazonian landscape: forest recovery and agricultural restoration. *Ambio* 20: 248-255
- Nepstad D. C., C. Uhl, C. A. Pereira y J. M. Cardoso da Silva 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 75: 25-39
- Osborne P. L. 2000. "*Tropical Ecosystems and ecological concepts*", Cambridge University Press, Inglaterra, pp. 238-240

- Otsamo A. 2002. Early effects of four fast-growing tree species and their planting density on ground vegetation in *Imperata* grasslands. *New Forest* 23: 1-17
- Otsamo A., A. Göran, S. H. Tjuk, J. Kuusipalo y R. Vuokko 1997. Evaluation of reforestation of 83 tree species planted on *Imperata cylindrica* dominated grassland. *New Forest* 14: 127-143
- Otsamo R. 2000a. Early development of three planted indigenous tree species and natural understorey vegetation in artificial gaps in an *Acacia mangium* stand on an *Imperata cylindrica* grassland site in South Kalimantan, Indonesia. *New Forest* 19: 51-68
- Otsamo R. 2000b. Secondary forest regeneration under fast-growing forest plantations on degraded *Imperata cylindrica* grasslands. *New Forest* 19: 69-93
- Parrotta J. A. 1992. The role of plantation forest in rehabilitating degraded tropical ecosystems. *Agro. Ecosystems and Environment* 41: 115-133
- Parrotta J. A. 1993. Secondary forest regeneration on degraded tropical lands. The role of plantations as "foster ecosystems". En: H. Lieth y M. Lohman (eds.) "*Restoration of Tropical Forest Ecosystems*"; Kluwer Academic Publishers, Nehterlands, pp. 63-73
- Parrotta J. A. 1995. Influence of overstory composition on understory colonization by native species in plantations on a degraded tropical site. *Journal of Vegetation Science* 6: 627-696
- Parrotta J. A. 1999. Productivity, nutrient cycling, and succession in single- and mixed-species plantations of *Casuarina equisetifolia*, *Eucalyptus robusta*, and *Leucaena leucocephala* in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 124: 45-77
- Parrotta J. A. y Knowles O. H. 1999. Restoration of tropical moist forests on Bauxite-mined lands in the Brazilian Amazon. *Restoration Ecology* 7: 103-116
- Parrotta J. A. y O. H. Knowles 2001. Restoring tropical forest on lands mined for bauxite: Examples from the Brazilian Amazon. *Ecological Engineering* 17: 219-239
- Parrotta J. A., J. W. Turnbull y N. Jones 1997. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99: 1-19
- Pennington T. D. y Sarukhán J. 1998. "*Árboles Tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*" UNAM - FCE, México, 521 pp.
- Perez A. 1984. Investigaciones geológicas preliminares en el lago de Catemaco, Veracruz. Bsc. Thesis Fac. Ingeniería, UNAM. México 73 pp.
- Peters C. M. 1989. Reproduction, growth and the population dynamics of *Brosimum alicastrum* Sw. in a moist tropical forests of central Veracruz, Mexico. Ph.D. Thesis, Yale University.

- Peterson C. J. y B. L. Haines 2000. Early successional patterns and potential facilitation of woody plant colonization by rotting logs in premontane Costa Rican pastures. *Restoration Ecology* 8: 361-369
- Poorter H. y C. Remkes 1990. Leaf-area ratio and net assimilation rate of 24 wild-species differing in relative growth- rate. *Oecologia* 83: 553-559
- Popma J. y F. Bongers 1991. Acclimation of seedling of three Mexican tropical rain forest tree species to a change in light availability. *Journal of Tropical Ecology* 7: 85-97
- Popma J., F. Bongers y M. J. A. Werger 1992. Gap - dependence an leaf characteristics of trees in a tropical lowland rain forest in Mexico. *Oikos* 63: 207-214
- Posada J. M., T. M. Aide y J. Cavellier 2000. Cattle and weedy shrubs as restoration tools of Tropical Montane Rainforest. *Restoration Ecology* 8: 370-379
- Potvin C., M. J. Lechowicz y S. Tardif 1990. The statistical analysis of ecophysiological response curves from experiments involving repeated measures. *Ecology* 71: 1389 – 1400
- Powers J. S., J. P. Haggard y R. F. Fisher 1997. The effect of overstory competition on understory woody vegetation and species richness in a 7 year old plantations in Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 99: 43-54
- Reich P. B., M. B. Walters y D. S. Ellsworth 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62: 365-392
- Reiners W. A., A. F. Bouwman, W. F. J. Parsons y M. Keller 1994. Tropical rain forest conversion to pasture: changes in vegetation and soil properties. *Ecological Applications* 4: 363-377
- Rhoades C. C., G. E. Eckert y D. C. Coleman 1998. Effect of pasture trees on soil nitrogen and organic matter: implications for tropical montane forest restoration. *Restoration Ecology* 6: 262-270
- Ricker M. 1998. Enriching the tropical rain forest with native fruit trees: a biological and ecological analysis in Los Tuxtlas (Veracruz, Mexico), PhD Thesis, Faculty of the Graduate School, Yale University
- Rico M. 1972. Estudio de la sucesión secundaria en la EBITROLOTU, Bsc. Thesis Fac. de Ciencias, UNAM, México
- Rivera L. W., J. K. Zimmerman y M. Aide 2000. Forest recovery in abandoned agricultural lands in a karst region of the Dominican Republic. *Plant Ecology* 148: 115-125
- Ruiz Guerra B. 2003. Impacto de la fragmentación sobre los factores del ambiente físico y los patrones de herbivoría en plantas de la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de

Licenciatura, Fac. de Ciencias, UNAM, México, 94 pp.

Rzedowski J. 1987. "*Vegetación de México*", Editorial Limusa, México, 432 pp.

SAS Institute Inc. 1997. JMP Version 3.2.2

Saunders D. A., Hobbs R. J. y Margules C. R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-32

Sayer J. A. y T. C. Whitmore 1991. Tropical moist forest: Destruction and species extinction. *Biological Conservation* 55: 199-213

Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, Delegación estatal Veracruz 1992. La situación forestal en Veracruz: antecedentes, problemática, perspectivas. En: E. Boege y H. Rodríguez (coord.) "*Desarrollo y medio ambiente en Veracruz*", CIESAS-GOLFO, Instituto de Ecología A. C., Fundación Friedrich Ebert, pp. 205

Shapiro S. S. y M. B. Wilk 1965. An analysis of variance test of normality (complete samples). *Biometrika* 52: 591-611

Slocum M. 2000. Logs and fern patches as recruitment sites in a tropical pasture. *Restoration Ecology* 8: 408-413

Slocum M. 2001. How tree species differ as recruitment foci in a tropical pasture? *Ecology* 82: 2547-2559

Slocum M. G. y C. C. Horvitz 2000. Seed arrival under different genera of trees in a neotropical pasture. *Plant Ecology* 149: 51-62

Sokal R. R. y F. J. Rohlf 1995. "*Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*", WH Freeman and Company, New York, 859 pp.

Sommer-Cervantes I., L. Flores-Delgadillo y M. Gutiérrez-Ruiz 2003. Caracterización de los suelos de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas. En: J. Álvarez-Sánchez y E. Naranjo-García (eds.), "*Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*", UNAM, Instituto de Ecología A. C., México., pp. 17-68

Sousa M. 1968. Ecología de las leguminosas de Los Tuxtlas, Ver. An. Inst. Biol. UNAM 39: *Seria botánica* (1): 121-160

Soto Castro A. 1992. Patrones espaciales y temporales de la lluvia de semillas de grupos de árboles en una selva húmeda de México, Tesis de Licenciatura, Fac. de Ciencias, UNAM, México

Soto M. y L. Gama 1997. Climas. En: E. González Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt "*Historia Natural de Los Tuxtlas*", UNAM, México pp. 7-24

- Sun D., G. R. Dickinson y A. L. Braggs 1995. Direct seeding of *Albitonia petriei* for gully revegetation in tropical northern Australia. *Forest Ecology and Management* 73: 249-257
- Swaine M. D. y T. C. Whitmore 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86
- Toh I., M. Gillespie y D. Lamb 1999. The role of isolated trees in facilitating tree seedling recruitment at a degraded sub-tropical rainforest site. *Restoration Ecology* 7: 288-297
- Toledo V. M., J. Carabias, C. Mapes y C. Toledo 1991. "*Ecología y autosuficiencia alimentaria*" Siglo Veintiuno Editores, México.
- Toledo V. M. 1996. "*México: diversidad de culturas*" Colección CEMEX, México, pp. 191
- Uhl C. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* 75: 377-407
- Uhl C. 1988. Restoration of degraded lands in the Amazon Basin. En: E. O. Wilson (ed.) "*Biodiversity*", National Academic Press, pp. 326
- Uhl C. y C. F. Jordan 1984. Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia. *Ecology* 65: 1476-1490
- Uhl C., H. Clark y K. Clark 1982. Successional patterns asociated with slash-and-burn agriculture in the upper río Negro Region of the Amazon Basin. *Biotropica* 14: 249-254
- Uhl C., R. Buschbacher y E. A. S. Serrao 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* 76: 663-681
- Vázquez Yanes C., A. Orozco, M. Rojas, M. E. Sánchez y V. Cervantes 1997. "*La reproducción de las plantas: semillas y meristemos*". Fondo de Cultura Económica, México, 167 pp.
- Viana V. M., A. A. J. Tabanez y J. L. Batista 1997. Dynamics and Restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic Moist Forest. En: W. Laurence y R. O. Bierregaard Jr. (eds.) "*Tropical Forest Remnants. Ecology, Management, and Conservation of fragmented communities*", University of Chicago Press, USA, pp. 364
- Vieira I. C. G., C. Uhl y D. Nepstad 1994. The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. as a "succession facilitator" in a abandoned pasture, Paragominas, Amazonia. *Vegetatio* 115: 91-99
- Vitousek P. M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forest. *Ecology* 65: 285-298

- Von Ende C. N. 1993. Repeated-measures analysis: Growth and other time-dependent measures. En: S. M. Scheiner y J. Gurevitch (eds.), "*Design and analysis of ecological experiments*", Chapman and Hall, New York, pp. 113-137
- Whalley R. D. B. 2000. Grasslands, grazing animals and people- How do they all fit together? *Tropical Grasslands* 34: 192:198
- Whalley R. D. B. y M. B. Hardy 2000. Measuring botanical composition of grasslands. En: L. Mennetje y R. M. Jones (eds.). "*Field and laboratory methods for grassland and animal production research*", CAB International.
- Whitmore T. C. 1991. Tropical rain forest dynamics and its implications for management. En: A. Gómez Pompa, T. C. Whitmore y M. Hadley (eds.) "*Rain forest regeneration and management*". Man and the Biosphere Series, vol. 6, UNESCO y The Parthenon Publishing, Fracia, pp. 67-89
- Whitmore T. C. 1993. "*An introduction to tropical rain forests*", Oxford University Press, Chapter 2
- Whitmore T. C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. En: W. F. Laurence y R. O. Bierregaard Jr. (eds.) "*Tropical forest remnants. Ecology, Management, and Conservation of fragmented communities*", The University Chicago Press, Ch. 1
- Whitmore T. C. 1998. "*An introduction to tropical rain forest*". Oxford, pp. 10-13
- Whitmore T. C. y Sayer J. A. 1992. Deforestation and species extinction in Tropical Forest. En: "*Tropical deforestation and species extinction*", IUCN, Chapman and Hall, London, pp. 1-14
- Wijdeven S. M. J. y M. E. Kuzee 2000. Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restoration Ecology* 8: 414-424
- Wright I. J. y M. Westoby 2000. Cross-species relationships between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs. leaf function in 28 Australian woody species. *Functional Ecology* 14: 97-107
- Wunderle Jr. J. M. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest restoration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99: 223-236
- Wyant J. G., R. A. Meganck y S. H. Ham 1995. A planning and decision-making framework for ecological restoration. *Environmental Management* 19: 789-796
- Young T. P. 2000. Restoration ecology and conservation biology. *Biological Conservation* 92: 73-83
- Zahawi R. A. y C. K. Augspurger 1999. Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador. *Biotropica* 31: 540-552

- Zanne A. y C. A. Chapmann 2001. Expediting reforestation in tropical grasslands: distance and isolation from seed sources in plantations. *Ecological Applications* 11: 1610-1621
- Zar J. H. 1984. "*Biostatistical analysis*", Prentice-Hall, Inc., New Jersey, 718 pp.
- Zhang J. y M. A. Maun 1993. Components of seeds mass and their relationships to seedling size in *Calamovilfa longifolia*. *Canadian Journal of botany* 71: 551-557
- Zimmerman J. K., J. B. Pascarella y T. M. Aide 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8: 350-360

## APÉNDICE

### ***Cecropia obtusifolia* (Bertol.)**

**Familia:** Cecropiaceae

**Nombre común:** Chancarro, Guarumo

**Características:** Árbol monopódico, de tronco derecho y hueco, con raíces zancudas de sección circular y copa irregular, estratificada, con pocas ramas gruesas que salen horizontalmente del tronco. Corteza externa lisa, gris clara, con cicatrices circulares y abundantes lenticelas negras. Las ramas son huecas y están tabicadas; albergan hormigas del género *Azteca*, que se alimentan de los cuerpos de Müller producidos por esta especie. Yemas cubiertas por estípulas rojo grisáceas, ovadas, agudas; las hojas se disponen en espiral, son de forma peltada y profundamente palmado-partidas, con lámina de 25 a 50 cm de diámetro, membranosa; son verde oscuro en el haz y grisáceas en el envés. Se trata de una especie dioica, con flores dispuestas en espigas, axilares, sostenidas por una bráctea espatiforme. Las flores masculinas presentan perianto tubular, truncado, con dos estambres exertos. Las femeninas están separadas por una masa de pelos blancos, presentan un pequeño perianto tubular, el ovario unilocular, unilovular, y estigma capitado exerto. Florece durante casi todo el año y produce aquenios muy pequeños. Es una especie pionera que se presenta en la vegetación secundaria de cualquier tipo de selva, excepto selva baja caducifolia o espinosa; tiene amplia distribución en México, desde Tamaulipas y San Luis Potosí hasta Tabasco y Chiapas en la vertiente del Golfo, y desde el sur de Sinaloa hasta Chiapas en la del Pacífico. Se desarrolla por igual en suelos con de distinto origen y drenaje, es de crecimiento rápido y puede alcanzar hasta 15-20 m de alto y 50-60 cm de ancho en 12 o 15 años. Se ha probado en la fabricación de tableros aglomerados y pulpa de papel.

### ***Erythrina folkersii* Krukoff & Moldenke**

**Familia:** Leguminosae, subfamilia Faboideae

**Nombre común:** Cosquelite, Colorín, Sumpante

**Características:** Árbol de hasta 16m de alto y 25cm de d.a.p., con fuste cilíndrico, pocas ramas y una copa irregular abierta. Corteza externa verde pardusca, con grandes lenticelas y abundantes espinas cónicas, muy agudas. Las ramas jóvenes son gruesas, grisáceas, a veces huecas. Yemas rodeadas por numerosas estípulas escamosas, glabras, caedizas; las hojas se disponen en espiral y son trifoliadas, de 13 a 50cm de largo, incluyendo el pecíolo; los folíolos son ovoides a rómbicos, con margen entero, existen 2 glándulas redondas prominentes bajo la inserción de los folíolos laterales; las hojas se caen en la época seca. Las flores se disponen en racimos densos en las axilas de las hojas caídas, de 25 a 35 cm de largo. Son zigomorfas, con cáliz pardo rojizo, tubular



infundibuliforme, corola roja, estandarte bien desarrollado, alas y quilla muy reducidas; de los 10 estambres, 9 se unen en su mitad inferior para formar un tubo que rodea al ovario, éste último súpero, unilocular, numerosos óvulos y estigma simple. Florece de diciembre a marzo. Los frutos son vainas dehiscentes de 10 a 15 cm de largo, de color moreno oscuro, fuertemente constrictos entre las semillas en forma de collar de cuentas; contienen hasta 12 semillas rojas, lisas y duras, de hasta 1 cm de largo y maduran de junio a septiembre. La especie se encuentra como parte del estrato medio de selvas altas perennifolias y medianas subperennifolias, fundamentalmente en la vertiente del Golfo, desde Veracruz hasta Chiapas. Sus flores son comestibles y su fuste se utiliza como cercas vivas.

***Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud.**

**Familia:** Leguminosae, subfamilia Faboideae

**Nombre común:** Cocuite, Cacahuananche, y otros

**Características:** Árbol de hasta 12 m de alto y d.a.p. de hasta 35 cm, de copa irregular y ramas ascendentes. Corteza externa escamosa, pardo amarillenta a pardo grisácea. Las ramas en ocasiones huecas y habitadas por hormigas; verde a pardo grisáceas, con abundantes lenticelas. Hojas dispuesta en espiral, imparipinnadas, de 12 a 24 cm de largo incluyendo el pecíolo, compuestas por 2-9 pares de folíolos opuestos, ovados a elípticos, de color verde oscuro; se caen en la época de floración. Las flores se disponen en racimos de 10 a 15 cm de largo, en las axilas de hojas caídas; son papilionadas, con cáliz cupular, corola glabra, estandarte de color lila, redondeado; la quilla es de color blanco y lila en el borde, compuesta de dos pétalos parcialmente fusionados cerca del ápice; de los 10 estambres, 9 están unidos hasta cerca del ápice, con filamentos blancos y anteras amarillas; el ovario es súpero, estipitado, unilocular, multiovular; terminado en un estilo corto y recurvado, y un estigma capitado. Florece de diciembre a abril y sus frutos maduran de febrero o marzo a junio. Estos últimos son vainas dehiscentes aplanadas de 15 a 20 cm de largo, péndulas, verde amarillentas o verde limón, contiene de 4 a 10 semillas casi redondas. Se desconoce al área original de distribución de la especie; actualmente se encuentra en la vertiente del Golfo desde Tamaulipas, San Luis Potosí, norte de Puebla y Veracruz, hasta la península de Yucatán; y desde Sinaloa hasta Chiapas en la del Pacífico. Se lo puede encontrar en selvas medianas perennifolias y en vegetación secundaria, sobre variedad de suelos, siempre que no tengan deficiencias de drenaje. Junto a *Bursera* y *Erythrina* constituyen las especies más utilizadas como cercas vivas, por su facilidad de regeneración como estacas.

***Bursera simaruba* (L.) Sarg.**

**Familia:** Burseraceae

**Nombre común:** Chachá, Palo Mulato, Cohuite, Copal, y otros.

**Características:** Árbol de hasta 30 m de altura y d.a.p. de hasta 1 m, copa irregular y dispersa. Corteza externa con muchas escamas papiráceas, que varía de rojo a verde y pardo; abundantes lenticelas. Ramas grises con olor a copal. Hojas dispuestas en espiral, sin estípulas, imparipinnadas, de 15 a 30 cm de largo incluyendo el pecíolo, compuestas por 7 a 13 folíolos opuestos ovado-lanceolados u oblongos, con fuerte olor a copal cuando se estrujan; son generalmente caducifolios. Es una especie monoica o dioica. Las panículas masculinas se producen lateralmente en brotes nuevos, de hasta 18 cm de largo, con flores actinomorfas, de cáliz verdoso cupular, pétalos color crema verdoso o crema rosado, elípticos, valvados y reflejos, estambres de 8 a 10; presentan nectario anular, lobado en la parte central de la flor. Las panículas femeninas son más cortas, de hasta 12 cm de largo, hirsutas; tiene flores de cáliz y corola similar a las masculinas pero con sólo tres partes, 6 estambres; también hay un nectario pequeño anular que en este caso rodea la base del ovario, este último súpero, trilobular, con dos óvulos en cada lóculo, con estilo muy corto y un robusto estigma trilobado. Florece de febrero a agosto: sus frutos son cápsulas trivalvadas con sólo el exocarpo dehiscente, de 10 a 15 mm de largo, dispuestos en infrutecencias globosas u ovoides, triangulares, moreno rojizas; maduran de mayo a noviembre. Esta especie presenta variaciones morfológicas en su área de distribución; su distribución abarca desde California y Florida hasta Argentina, y en México se encuentra desde Tamaulipas y San Luis Potosí hasta Yucatán y Quintana Roo en la vertiente del Golfo, y desde Sinaloa hasta Chiapas en el Pacífico. Es muy abundante como elemento primario o secundario de selvas altas y medianas perennifolias, subperennifolias, o subcaducifolias, y puede llegar a ser especie dominantes en selvas bajas o medianas caducifolias. La amplitud de las condiciones ecológicas en las que se encuentran es muy grande.

En Los Tuxtlas, es un árbol dioico que se desarrolla en zonas abiertas y bajas en general, ya que es demandante de luz. Su corteza presenta un notable color rojo brillante y es exfoliante, lo que permite la continuidad de la fotosíntesis en los cloroplastos que se encuentran en la misma cuando el follaje se pierde durante la sequía. Su floración y fructificación son algo asincrónicas. Las flores duran un día y aunque suelen ser visitadas por abejas, moscas y hormigas probablemente éstos no sean polinizadores efectivos. Sus frutos son consumidos por varias especies de aves.

Se usa para la fabricación de chapa y madera terciada, así como mangos de herramientas; también mucho como cerca viva junto al *Gliricidia* y algunas especies de *Erythrina* debido a la fácil regeneración de sus estacas.

### ***Omphalea oleifera* Hemsl.**

**Familia:** Euphorbiaceae

**Nombre común:** Corcho, Chatet

**Características:** Árbol de hasta 30 m y d.a.p. de hasta 1 m, fuste cilíndrico con ramas dispersas en copa redonda. Su corteza externa es lisa, de color moreno rojizo o moreno grisáceo, con lenticelas en líneas verticales y grandes cicatrices horizontales de las hojas caídas. Las ramas son muy gruesas, de color pardo, con exudado transparente al cortarlas. Yemas rodeadas por numerosas estípulas pequeñas, triangulares, un poco coriáceas; las hojas se disponen en espiral, simples, con láminas de 13 x 14 cm a 25 x 27 cm, ampliamente ovadas, coriáceas; el pecíolo es glabro con dos grandes glándulas en la inserción de la hoja. Es una especie monoica, con flores en panículas muy laxas y amplias, terminales, de 25 a 30 cm de largo. Las flores masculinas son pediceladas, actinomorfas, con 2 sépalos orbiculares y ciliados, 2 pétalos redondeados e imbricados verdosos, con una línea purpúrea en el interior; presentan un grueso nectario angular y sobre él 3 estambres unidos en una columna pileiforme. Las flores femeninas son sésiles, con un perianto similar, estambres y nectario ausentes, y un ovario hinchado, ovoide, trilocular, con lóculos uniovulares, estilo grueso y estigma simple y hueco. Florece de enero a marzo. Sus frutos son bayas piriformes de 8 x 7 cm, carnosas, glabras, de color verde amarillento brillante, con tres grandes semillas de color moreno, de 3 x 2.6 cm, elipsoides, lisas, sin carúnculo. Los frutos maduran de marzo a mayo, pero pueden durar más tiempo en el árbol. Se encuentra muy frecuentemente en el estrato medio y superior de salvas altas perennifolias en el sur de Veracruz y en Oaxaca en la zona de los Chimalapas, en suelos volcánicos o aluviales. Sus semillas tostadas son consumibles.

### ***Hampea nutricia* Fryxell**

**Familia:** Malvaceae

**Nombre común:** Majagua, Jonote blanco, Tecolixtle.

**Características:** Árbol de hasta 12 m de alto y 30 cm de d.a.p., de tronco derecho con ramas ascendentes, copa estratificada e irregular. Corteza externa lisa, pardo verdosa, con abundantes lenticelas redondas. Ramas pardo-verdosas, con un indumento muy fino de pelos estrellados en las partes más jóvenes. Yemas abiertas, rodeadas por estípulas filiformes, caedizas, densamente estrellado-pubescentes; las hojas están dispuestas en espiral, simples, de lámina ovada a orbicular, con abundantes puntos glandulosos transparentes y nerviación palmada. Es una especie perennifolia y dioica. Las flores se disponen en pequeños fascículos axilares, cada una sobre un pedúnculo y sostenida por tres brácteas pequeñas y lanceoladas. Flores masculinas actinomorfas, con cáliz cerrado en botón, grisáceo, cupular y estrellado pubescente; la corola y estambres están sobre una corta columna, 5 pétalos amarillentos, obovados, imbricados, brillantes, estambres numerosos y desiguales, unidos en la parte inferior en una columna gruesa, ovario ausente. Las flores femeninas son similares, pero con estambres más cortos. También unidos, rodeando al ovario, éste grande, súpero, 3-locular, con lóculos uni o biovulares, terminado en un estilo grueso,

pubescente, con la parte estigmática fuertemente recurvada. Los frutos son cápsulas de 1.5 a 2.5 cm de largo, ovoides, o elipsoides, trivalvadas, de color verde grisáceo, con el cáliz persistente y estrellado-pubescentes en la superficie interna; maduran de febrero a abril. Es una especie distribuida en la vertiente del Golfo desde el norte de Puebla y Veracruz hasta Tabasco y el norte de Chiapas, formando parte del estrato medio de selvas altas o medianas perennifolias y subperennifolias, tanto en suelos calizos como ígneos. Su corteza a veces se utiliza en tiras para amarrar.