

00377



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS**

ESPECIES ARBOREAS PIONERAS Y LA RECUPERACION DE  
SELVAS HUMEDAS EN AREAS DEGRADADAS: ASPECTOS DE  
GERMINACION Y DESARROLLO DE PLANTULAS EN VIVERO.

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
(BIOLOGIA AMBIENTAL)

P R E S E N T A  
**MARIA ALEJANDRA GONZALEZ GUTIERREZ**

DIRECTOR DE TESIS: DR. MIGUEL MARTINEZ RAMOS



MEXICO, D. F.

NOVIEMBRE 2004

COORDINACIÓN



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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**



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

## POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional  
NOMBRE: *María Alejandra González Gutiérrez*  
— 4 de noviembre 2004

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 9 de agosto del 2004, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) González Gutiérrez María Alejandra, con número de cuenta 86154846 con la tesis titulada: "Especies arbóreas pioneras y la recuperación de selvas húmedas en áreas degradadas: aspectos de germinación y desarrollo de plántulas en vivero", bajo la dirección del(a) Dr. Miguel Martínez Ramos.

Presidente:	Dra. Alma Delfina Lucía Orozco Segovia
Vocal:	Dr. Roberto Antonio Lindig Cisneros
Secretario:	Dr. Miguel Martínez Ramos
Suplente:	Dr. Martín Ricker Reymann
Suplente:	Dr. Mario González Espinosa

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a, 26 de octubre del 2004

Dr. Juan José Morrone Lupi  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se financió con el presupuesto operativo del Dr. Miguel Martínez Ramos, mi tutor principal. Gracias a CONACyT por la Beca-Crédito otorgada para mi manutención durante la duración de la Maestría. La Dirección General de Estudios de Posgrado me brindó apoyo económico para la impresión de la tesis.

Gracias al Dr. Miguel Martínez por la dirección de este trabajo y por todo el tiempo que me ha dedicado en los últimos meses. Miguel ha sido fuente de inspiración para mí pues no deja de sorprenderme su capacidad de generar nuevas ideas alrededor de preguntas de índole ecológico y de manejo de recursos; aunque, como diría Saramago: *"el maestro merecía un alumno más capaz y la lección tendría el derecho de esperar frutos más sabrosos"*.

Agradezco a mi comité tutorial inicial, Drs. Alma Orozco Segovia y Martín Ricker por su interés y ayuda a lo largo del desarrollo del trabajo. La Dra. Orozco me hizo perder al miedo al trabajo relacionado con las semillas, al que yo veía como una ardua tarea y el Dr. Ricker me brindó todas las facilidades para trabajar en su propio espacio en la Estación de Biología Los Tuxtlas, además de que me permitió usar el vivero que él ya había acondicionado en gran medida. Y muchas gracias también a los Drs. Roberto Lindig Cisneros y Mario González Espinosa, quienes conformaron mi comité definitivo. Todos ellos enriquecieron este trabajo con sus valiosas aportaciones.

La Dra. Christina Siebe y su Técnica Académica, Andrea Herre, me apoyaron enormemente cuando probé suerte con el trabajo en Coatzacoalcos y en la fase de la descripción de suelos en la región de Los Tuxtlas, es una pena que el trabajo no haya logrado concretarse, pues seguramente habría sido muy enriquecedor para mí.

Agradezco a la Dra. María del Carmen Mandujano (*Meli*) por aceptarme en su laboratorio como una estudiante más (ella me heredó junto con el mobiliario del "Laboratorio de Ecología de Árboles" del Dr. Franco, y ante eso no pudo hacer mucho). En realidad, este trabajo inició, tomó forma y prácticamente se concluyó (impresión incluida) en el "Laboratorio de Dinámica de Poblaciones y Evolución de Historias de Vida", del cual ella es responsable... Parece que ahora finalmente podrá deshacerse de mí, aunque *"quién sabe"*.

Gracias también al Biol. Aldo Valera (y por supuesto a la Drs. Valeria Souza y Luis Eguiarte) por permitirme usar su espacio de trabajo en mis pruebas experimentales de germinación, así como por sus aportaciones en la técnica para sembrar y en el escarificado de las semillas de *Erythrina*. La Biol. Ana I. Bátis, hizo todo lo posible para facilitarme el uso de las cámaras de condiciones controladas en el Instituto de Ecología. El Biól. Jorge Rodríguez me apoyó con toda la logística que rodeó a este trabajo y me permitió salvar la distancia entre Morelia y el D.F., el Biol. Rubén Pérez-Ishiwara me facilitó materiales y apoyo logístico en el Instituto de Ecología. El Ing. Heberto Ferreira ha dedicado siempre tiempo e interés a la resolución de mis problemas de cómputo, muchas gracias por esto, de la misma forma gracias al Ing. Alejandro González responsable de la misma área en el Instituto de Ecología. Gracias al Departamento de Cine de la Facultad de Ciencias de la UNAM, por la toma de fotografías de las semillas y las plántulas, las cuales tienen una calidad inmejorable.

El Dr. Guillermo Ibarra Manríquez me sugirió las especies idóneas para ser colectadas durante la primera fase de este proyecto, no puedo haber tenido mejor ayuda. También le agradezco todas las diligencias que ha realizado como Responsable del Posgrado en el CIEco-Morelia.

El arduo trabajo de campo sólo pudo concretarse gracias al enorme apoyo de Porfirio y varios miembros de su familia, como su esposa y su hijo Alejandro. Gracias también a José Luis, quien estuvo dispuesto a coleccionar semillas de *Cecropia*, a pesar de las aguerridas y torturantes hormigas.

Gracias a Praxedis Sinaca por su aportación en el trabajo físico y por sus valiosas ideas, las cuales me resolvieron la vida en más de una ocasión. Santiago Sinaca ayudó generosamente a la colecta de semillas de varias de las especies, aún con una remuneración económica muy precaria -por decir lo menos-, se los agradezco infinitamente.

El Biol. Marco Antonio López me ayudó con la escarificación de las semillas de *Erythrina* en la Estación de Biología, aún bajo el riesgo de perder sus dedos y su apoyo fue muy valioso para establecer el vivero en el mes de marzo de 2002. El M. en C. Bernardo Sachman me apoyó en la colecta de datos en el mes de junio de 2002 y no tuvo más remedio que luchar contra las espinas de *Erythrina* y tolerar el calor agobiante, mil gracias por su apoyo y amistad.

Quiero hacer hincapié en que este trabajo fue menos pesado gracias al apoyo constante de los trabajadores de la Estación de Biología Los Tuxtlas, pues el tener siempre la ropa "limpia y seca", la habitación "habitabile" y la comida "comible" me permitió pensar sólo en el trabajo (o casi).

Gracias a mis queridos amigos de Lab. de "Dinámica de Poblaciones y Evolución etc., etc., etc.": Adriana García, Lucía Plasencia, Gisela Aguilar y César Rodríguez, por su apoyo en el cuidado de mis "semillitas" cuando tuve que salir al campo. César también me ayudó muchísimo en la fase inicial de los experimentos de germinación en condiciones controladas, pues su experiencia previa con sus semillas me evitó mucho trabajo.

Como ya mencioné más arriba, desde que este trabajo se planteó formalmente, todos los miembros del "Laboratorio de Dinámica de Poblaciones y Evolución de Historias de Vida" (¡uff!) del Instituto de Ecología, estuvieron dispuestos a escuchar mis ideas, aún en una fase muy preliminar, y después, siempre han estado interesados por conocer mis avances y mis problemas, se los agradezco mucho a todos ellos: Adriana García, Ángeles islas, Martha Yáñez, Dolores Rosas, César Rodríguez, Eduardo Rendón, Dérík Castillo, Sandra Chediack, Andrés Keiman y Nicolás Palleiro (todos ellos de la vieja camada), Lucía Plasencia, Gisela Aguilar, Ale García-Naranjo, Gabriel Sandoval, Erick García e Israel Carrillo son reclutas relativamente recientes pero no por ello menos interesados en este trabajo (ni menos queridos). A Celia Oliver sólo la puedo describir como de la vieja camada por la edad (¡ja!), pero ella se integró al grupo en tiempos más recientes y ahora es una gran amiga. Bernardo Sachman y Edmundo Huerta son dos amigos y compañeros de los "laboratorios de al lado", con quienes he tenido la oportunidad de intercambiar ideas y buenos momentos.

No puedo dejar de mencionar a mis compañeros de generación (o casi): Yaayé Arellanes, Leonel López y Jorge Rodríguez, gracias por la solidaridad y la mutua retroalimentación. Deseo que en el futuro sigamos coincidiendo y llevando a feliz término proyectos tan fructíferos como lo fue la maestría.

Les agradezco enormemente a María Luisa Cortés, a su esposo Leo y a su hija Ana el haberme recibido generosamente en su casa en La Tenencia Morelos, en Morelia. Ellos se convirtieron en mi familia en el ambiente nuevo y a veces un poco solitario de mi incursión "a la provincia". Mil gracias a los tres.

Y mi pequeña-enorme familia siempre está a un lado mío, dispuesta a echarme una mano cuando yo lo necesite. Ellos representan para mí la acepción más pura de la palabra solidaridad. Mi amor para todos ellos: Evangelina, María Auxilio, Patricia, Antonio, Ana Gisela, Crispín, Miguel, María de los Ángeles, Guillermo, Margie y Amaury.

Y cuando el cheque no estuvo a tiempo, la Fundación Gutiérrez-Ramírez (es decir, mi Madre) me proveyó de los fondos necesarios para realizar las salidas al campo (además de todo), nuevamente, mil gracias.

Octubre de 2004

Dedico esta tesis a mi amiga y compañera Dolores Rosas, deseando con todo el corazón que muy pronto pueda tenerla entre sus manos y decirme, con una enorme sonrisa, que el trabajo "*¡ni fue tan bueno!*".

***Suave Patria: permíteme que te envuelva  
en la más honda música de selva  
con que me modelaste por entero  
al golpe cadencioso de las hachas,  
entre risas y gritos de muchachas  
y pájaros de oficio carpintero.***

La Suave Patria (Fragmento)

Ramón López Velarde

***“Cuando emprendas tu viaje a Itaca, ruega que el viaje sea largo, lleno de aventuras, lleno de conocimientos...Mantén a Itaca en tu mente. Llegar allá es tu destino final, mas no apresures el viaje. Es mejor dejar que dure muchos años y anclar en la isla cuando seas viejo, rico con lo que habrás ganado en el camino, sin esperar que Itaca te ofrezca riquezas. Itaca te ha regalado la hermosa travesía. Sin ella nunca habrías emprendido el viaje”.***

Constantino Cavafis.

## **ÍNDICE GENERAL**

RESUMEN	i
I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES	2
II.1 Problemática de pérdida de bosques y degradación ambiental	2
II.2 Restauración y recuperación de ambientes degradados	4
II.3 Selección de especies para la recuperación ecológica	6
II.4 El papel de las semillas	9
II.5 Importancia de las plantaciones mixtas	11
III. JUSTIFICACIÓN	13
IV. OBJETIVOS	13
V. MÉTODOS	14
V.1 ÁREA DE ESTUDIO	14
V.1.1 Geología	14
V.1.2 Geomorfología	15
V.1.3 Edafología	15
V.1.4 Hidrología	17
V.1.5 Clima	17
V.1.6 Tipos de vegetación	17
V.1.7 Fauna	17
V.2 ESPECIES DE ESTUDIO	18
V.3 MÉTODOS EMPLEADOS EN EL ESTUDIO DEL POTENCIAL GERMINATIVO DE LAS SEMILLAS	18
V.3.1. Obtención de las semillas	18
V.3.2. Pruebas de germinación	23
V.3.2.1 Tratamiento de las semillas para las pruebas de germinación	24
V.4. MÉTODOS DE DESARROLLO DE PLÁNTULAS EN VIVERO	26
V.4.1. Construcción del vivero	26
V.4.2 Siembra y germinación	27
V.4.3 Trasplante	28

V.4.4 Etiquetado de las plántulas	29
V.4.5 Cuidados especiales	29
V.5. OBTENCIÓN DE DATOS Y ANÁLISIS ESTADÍSTICO	30
V.5.1 Experimentos de germinación	30
V.5.2 Crecimiento en vivero	31
V.5.2.1 Relación alométrica entre el crecimiento en altura y diámetro del tallo	31
V.5.2.2 Tasa de Crecimiento	32
VI RESULTADOS Y DISCUSIÓN	32
VI.1 POTENCIAL DE GERMINACIÓN	32
VI.1.1 Experimento piloto de germinación	32
VI.1.2 Viabilidad de semillas después de un año de almacenamiento	35
VI.1.3 Velocidad de germinación	39
VI.1.4 Sincronía en la germinación	39
VI.2. CRECIMIENTO DE PLÁNTULAS EN CONDICIONES DE VIVERO	40
VI.2.1. Crecimiento absoluto en altura y diámetro	40
VI.2.2. Tasa relativa de crecimiento	45
VI.2.3. Relaciones alométricas	46
VI.3. Supervivencia y manejo en el vivero	57
VII CONCLUSIONES	59
REFERENCIAS	60

## RESUMEN

Se exploró el porcentaje de germinación de tres especies arbóreas pioneras de selva alta perennifolia durante el período de un año bajo condiciones rústicas de almacenamiento. Estas especies fueron *Erythrina folkersii*, *Hampea nutricia* y *Heliocarpus appendiculatus*. También se estudió la sobrevivencia y crecimiento de estas especies además de *Cecropia obtusifolia* en condiciones de vivero. Los resultados obtenidos en los experimentos mensuales de germinación muestran que *Erythrina folkersii* y *Heliocarpus appendiculatus* poseen semillas ortodoxas, las cuales mantienen porcentajes altos de germinación (más del 90%) aún después de permanecer almacenadas por un año, mientras que el porcentaje de germinación de *Hampea nutricia* decreció hasta llegar al 11% en ese mismo lapso de tiempo. La semillas de *Heliocarpus appendiculatus* demostraron ser termoblásticas, pues requirieron ser sometidas a altas temperaturas (40 °C) para disparar la germinación y alcanzar porcentajes importantes de la misma (99%). Las cuatro especies germinan de forma sincrónica (en un lapso no mayor a los 29 días). La velocidad de germinación, analizada como el número de días requeridos para alcanzar el 70% de germinación fue significativamente distinta entre *Hampea nutricia* y las otras dos especies ( $F_{2,25} = 51.3$ ,  $P < 0.001$ ). En promedio, esta última especie demostró una velocidad de germinación cuatro veces más lenta que *Erythrina folkersii* y *Heliocarpus appendiculatus* y esta tendencia no se modificó con el tiempo de almacenamiento ( $F_{3,22} = 1.55$ , N.S.). En condiciones de vivero, *Cecropia obtusifolia*, *Hampea nutricia* y *Heliocarpus appendiculatus* presentaron porcentajes de sobrevivencia por arriba de 95%, mientras que *Erythrina folkersii* presentó la más baja, con un 68%. Se calculó la Tasa Relativa de Crecimiento (TRC) de las cuatro especies en condiciones de vivero, *Heliocarpus appendiculatus* mostró el crecimiento mayor, tanto en altura ( $0.772 \pm 0.013$  cm/cm/mes) como en el diámetro en la base del tallo ( $0.577 \pm 0.011$ ), mientras que *Hampea nutricia* mostró el crecimiento menor, tanto en altura ( $0.315 \pm 0.006$ ) como en el diámetro del tallo ( $0.229 \pm 0.005$ ). Tanto *Cecropia obtusifolia* como *Hampea nutricia* mostraron los porcentajes mayores en el coeficiente de variación en la TRC. El análisis alométrico del crecimiento entre la altura y el diámetro en la base del tallo demostró que tanto al inicio como al final de las mediciones de altura y diámetro del tallo, las plántulas de *Heliocarpus appendiculatus* tuvieron la mayor altura tomando como base de comparación un mismo diámetro. En el caso particular de *Erythrina folkersii*, las plántulas debieron ser tratadas con un plaguicida mientras se desarrollaban en el vivero para disminuir el ataque de herbívoros, las otras tres especies presentaron un buen desarrollo y prácticamente ningún ataque de herbívoros o enfermedades. A pesar del daño sufrido por *Erythrina folkersii*, las cuatro especies se perfilan como buenas opciones para ser manejadas en vivero.

## I. INTRODUCCIÓN

En la actualidad difícilmente podemos hablar de sistemas naturales en los que no se haya hecho sentir la intervención del ser humano, a grado tal, que muchos de los sistemas biológicos nativos que hoy conocemos son en realidad producto del manejo, o al menos, de algún grado de intervención humana (Willis *et al.* 2004). Por esta razón, podemos esperar que la composición de especies y la abundancia relativa de cada una de ellas en los diferentes ecosistemas sean un reflejo directo de la actividad del hombre (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1976, Bruns y Gilcher 1995).

La obtención de bienes materiales por parte de las sociedades humanas se ha visto acompañada, con gran frecuencia, por la sobreexplotación de los recursos naturales y esto ha llevado a la degradación paulatina de los ecosistemas. Por lo tanto, hoy en día es necesario pensar en la restauración y recuperación de los mismos, a fin de asegurar que en el futuro podamos disfrutar de los bienes y servicios de los que la naturaleza nos provee (Bradshaw 1987, Brown y Lugo 1994, Bradshaw 1995, Bouma *et al.* 1998).

Sin embargo, la información actual acerca del funcionamiento de los ecosistemas y de las especies que los conforman es limitada y eso representa una dificultad importante a la hora de emprender trabajos que permitan su restablecimiento. Por este motivo, y dada su amenaza constante, es de suma importancia emprender trabajos que nos permitan explorar tanto la biología básica de los organismos como su interacción al interior de las comunidades y ecosistemas, antes de que las especies se encuentren en peligro o definitivamente desaparezcan (Cairns Jr. 1990, Cervantes-Gutiérrez *et al.* 2001, Comerford 1999). La investigación que se lleve a cabo a través de los trabajos de restauración y recuperación de ambientes perturbados puede proveernos de conocimientos básicos sobre el funcionamiento de los ecosistemas antes de que éstos sufran un grado de deterioro mayor (Connell y Slatyer 1977, Jordan III 1995). Esto nos brindará la oportunidad no sólo de emplear la información que se ha generado hasta ahora en la investigación básica en ecología, sino que el hecho de trabajar bajo condiciones de gran particularidad –como puede ser un ambiente alterado– nos permitirá un nuevo acercamiento al estudio y entendimiento de la dinámica de los sistemas

naturales a través de la formulación de nuevas hipótesis de trabajo y la búsqueda de las respuestas (Guariguata y Ostertag 2001).

Una de las herramientas que puede resultar de gran utilidad es la generación de información acerca de la propagación de nuestras especies nativas, con el fin de su reintroducción en ambientes perturbados, en primer lugar, aprendiendo acerca de los elementos que faciliten su propagación en vivero y su posterior desarrollo bajo condiciones de reintroducción (Ádjers *et al.* 1998, Cervantes *et al.* 1998, Green 1999, Loik y Holl 1999, Holl 2002).

El presente trabajo exploró aspectos del potencial germinativo y del crecimiento de cuatro especies arbóreas pioneras: *Cecropia obtusifolia*, *Erythrina folkersii*, *Hampea nutricia* y *Heliocarpus appendiculatus*, las cuales pueden ser utilizadas en proyectos de restauración y recuperación de áreas cálido-húmedas perturbadas, basándonos en el criterio de que son especies abundantes en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, por lo que son una fuente constante y segura de propágulos (Martínez-Ramos 1985, Ibarra-Manríquez y Sinaca 1996, Ibarra-Manríquez y Sinaca 1997, Ibarra-Manríquez *et al.* 1997). En particular, se estudió la viabilidad potencial de las semillas de estas especies, su éxito en la germinación y su desarrollo en vivero, registrado como crecimiento absoluto, relativo y alométrico.

## **II. ANTECEDENTES**

### **II.1 Problemática de la pérdida de bosques y degradación ambiental**

La presión actual a la que se encuentran sometidos los ecosistemas está provocando la reducción del banco genético de los seres vivos, por ejemplo, muchas prácticas de extracción de organismos vegetales se basan en la selección de individuos con características morfológicas atractivas para su comercio (talla, color, forma, constitución, etc.) y una consecuencia extrema de este tipo de extracción, aunado a la reducción o transformación del hábitat, es el aumento del riesgo de extinción de las especies (Maynard-Smith 1989, Leakey y Newton 1994, Ceccon y Miramontes 1999, Chapin III *et al.* 2000).

Este problema se agrava aún más cuando consideramos que sólo unas cuantas especies, en relación con la totalidad de la diversidad vegetal con la que contamos, son nuestras fuentes de provisión netas de una amplia gama de satisfactores. En Brasil, por ejemplo, de 1500 especies reportadas en los años setenta, sólo cinco eran explotadas por la industria maderera (esto correspondía al 90% de la madera exportada de la región). Y aún cuando para 1989 el número de especies explotadas se había incrementando a 200 (60% de toda la producción de madera aserrada y laminada en el país), la cifra continúa reflejando el pequeño porcentaje de especies utilizadas (Browder 1988, Uhl y Vieira 1989, citados en Ceccon y Miramontes 1999). Por otro lado, el reducido número poblacional de muchas especies (en muchos casos de menos de 1 individuo por ha) las coloca en situación de vulnerabilidad, por lo que se hace urgente el establecer planes de manejo para ellas (Bongers *et al.* 1988, Maynard-Smith 1989, Bruns y Gilcher 1995, Nason *et al.* 1998, Clark *et al.* 1999, González-Gutiérrez 2000). Una medida adecuada para tratar de resolver este problema sería la de diversificar nuestras fuentes de recursos, explorando el potencial de un mayor número de especies (Guevara *et al.* 1992, Leakey y Newton 1994, Prance 1994, Vázquez-Yanes y Rojas-Aréchiga 1996).

Una presión adicional a este problema son las grandes tasas de deforestación a nivel mundial, las cuales ocurren como producto del cambio en el uso del suelo, al convertirse áreas selváticas en campos de cultivo o en zonas de crianza de ganado (Reining y Heinzman 1992, Ashton *et al.* 1997, Young 2000, DeWalt *et al.* 2003). En un estudio llevado a cabo por Dirzo y García (1992) en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, se mostró que de 1967 a 1976 el área originalmente cubierta con selva alta perennifolia decreció en un 64% en la zona noroeste de la región, y que la tasa anual de deforestación en ese periodo fue de alrededor de 4.2%. Dicho estudio enfatiza la necesidad de proteger las áreas remanentes y la aplicación de un programa de restauración de la selva. A nivel mundial, los cálculos acerca de la extensión total de las áreas degradadas en las selvas húmedas varían ampliamente, de acuerdo con Daily (1995) se trata de cerca de 427 millones de ha, mientras que Hamilton (1990) hace referencia a 758 millones de ha al año.

## II.2 Restauración y recuperación de ambientes degradados

Dada la velocidad a la que los ecosistemas son convertidos y sobre explotados, prácticas tales como la restauración y la recuperación ecológica se hacen necesarias con el fin de amortiguar el daño antropogénico provocado. Estas prácticas son fundamentales en el mantenimiento de los servicios ambientales que proveen los sistemas naturales (tales como aprovisionamiento de oxígeno y agua, captura de CO<sub>2</sub>, retención de suelos, regulación climática, etc.), en la conservación de la biodiversidad y en el mantenimiento de la productividad de las tierras agrícolas. Este último punto es vital para asegurar un adecuado suministro de alimentos ante una población en continuo crecimiento (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1976, Jordan *et al.* 1983, Hamilton 1990, Daily 1995, Grace *et al.* 1995, Maguire 1995, Bruns y Gilcher 1995, Cairns Jr. 1995, Etchevers 1999, Holl y Kappelle 1999).

Uno de los aspectos más preocupantes de la pérdida de recursos es la degradación de la tierra, la cual se puede definir como la reducción o pérdida de su productividad o de su capacidad para proporcionar beneficios al hombre, entendiéndose desde la producción de alimentos hasta espacios de recreación (Brown y Lugo 1994, Daily 1995). En este sentido, el daño puede ir desde la conversión leve hasta uno muy severo, bajo el cual la vocación del suelo cambia radicalmente, y en este caso, el sistema no es capaz, por sí mismo, de regresar a su estado original dada la magnitud del daño infligido (Brown y Lugo 1994). Ya se trate de ambientes relativamente perturbados, hasta aquellos en que el daño ha sido severo, se hace cada vez más urgente el tomar iniciativas que nos permitan recuperar en el sentido más estricto esos ambientes degradados y una herramienta es la restauración ecológica.

En términos estrictos, restaurar se refiere a reproducir el sitio, es decir, a llevarlo a las condiciones en las que se encontraba antes de ser perturbado, sin importar el grado de deterioro que presente, y a fin de lograr esto, se requiere la reintroducción de los elementos que fueron extraídos o eliminados para que el sistema retorne a su estructura, dinámica y funcionamiento natural (Jordan *et al.* 1987, Rincón *et al.* 1999). Además, el restaurador debe asegurar las condiciones físicas adecuadas para que las especies reintroducidas prosperen en el sitio (Society for Ecological Restoration International

2002). Sin duda, hablar de la restauración de un ecosistema como su total reproducción puede parecer no sólo como un reto de enorme envergadura, sino también como un proceso difícil de reproducir paso a paso en todas sus etapas. Esto se debe a que la serie de eventos que han dado lugar a cada ecosistema y/o comunidad no pueden ser provocados y repetidos en la forma y el orden exacto en que ocurrieron. Además, en la mayoría de los casos, nuestro conocimiento acerca de cómo funcionan las comunidades y ecosistemas es limitado, y las especies que formaban parte del sistema original pueden no estar presentes o encontrarse en una cantidad insuficiente para reactivar los procesos del sistema (Cairns Jr. 1995, Daily 1995, Johnson *et al.* 1996, Chapin III *et al.* 2000).

Dado que en la literatura existe la tendencia a utilizar términos tales como restauración, rehabilitación, recuperación, reclamación, reconstrucción, sustitución (y otros) como descriptores de procesos específicos pero también como sinónimos (Hobbs y Harris 2001, van Diggelen *et al.* 2001), hemos optado por referirnos al proceso de mejoramiento, enriquecimiento y manipulación de los sistemas naturales como *recuperación* (ver Brown y Lugo 1994, Bradshaw 1995, Hobbs y Norton 1996), término que también es usado como sinónimo de *restauración* por la Sociedad de Restauración Ecológica de los Estados Unidos de América (SER por sus siglas en inglés) (Society for Ecological Restoration International 2002). Teniendo en cuenta las consideraciones anteriores, la función del "recuperador" es acelerar los procesos sucesionales o iniciarlos en ambientes donde el grado de perturbación impide que este fenómeno inicie, así como evitar que el proceso quede detenido por alguna razón (Brown y Lugo 1994, Lamb 1998).

La investigación que se realice en el área de la recuperación ecológica puede proporcionarnos información adicional acerca de los procesos que ocurren al interior de los ecosistemas. Además, tal investigación nos puede facilitar la identificación de factores críticos para este proceso (Bradshaw 1987, Montagnini *et al.* 1993, Condit 1995, Jordan III 1995, Clark *et al.* 1999). En este sentido, varios autores han llamado la atención hacia procesos que pueden estar jugando un papel importante en la estructuración y dinámica de los ecosistemas, tales como las perturbaciones (Bruns y Gilcher 1995), la herbivoría y las interacciones positivas entre organismos, así como la necesaria reevaluación de la competencia como modelador de las mismas (Pomerantz 1981, Strauss 1991, Oksanen 1991, Bertness y Callaway 1994, Tilman 1994, Condit 1995, Olf y Ritchie 1998). Otro

punto muy importante es la relevancia de las llamadas *especies clave*, cuya presencia o ausencia puede determinar la estructura y la dinámica del sistema en su totalidad (Brown y Heske 1990, Dirzo y Miranda 1990, Nason *et al.* 1998, Toh *et al.* 1999). Sin duda, la recuperación de ambientes perturbados nos abre una amplia gama de posibilidades que nos permitirían observar y comprender estos fenómenos desde una perspectiva más real (Brown y Heske 1990, Aide *et al.* 1995, Ashton *et al.* 1997, Parrotta y Knowles 1999).

En la literatura también existen diversas opiniones acerca de los mejores indicadores de éxito en el proceso de recuperación, algunos de los cuales pueden ser: 1) generar y mantener la sostenibilidad del sistema, 2) desarrollar resistencia a la invasión por especies exóticas, 3) conservar la resiliencia, 4) incrementar la productividad, 5) robustecer los ciclos de nutrientes y 6) generar una mayor complejidad en las interacciones bióticas (Cairns Jr. 1995, Ewel 1987, St. John 1990, Brown y Lugo 1994, Parrotta *et al.* 1997a, Chapin III *et al.* 2000, Gunderson 2000, Hobbs y Harris 2001). Sin duda, los objetivos concretos que se persigan en el proceso de recuperación nos pueden brindar la pauta para decidir qué tipo de indicador es el más adecuado para evaluar el éxito de la tarea (Pfadenhauer 2001).

### **II.3 Selección de especies para la recuperación ecológica**

Desde hace varios años se ha reconocido que la vegetación puede tener una gran influencia sobre las propiedades del suelo, y en particular el rubro de la fertilidad del mismo puede estar fuertemente influido por el tipo de especies que crecen en un sitio en particular (Hobbie 1992, Vinton y Burke 1997, Binkley y Giardina 1998, Comerford 1999). En trabajos llevados a cabo en bosques templados (Binkley y Giardina 1998) se ha encontrado que los individuos arbóreos pueden afectar las características del suelo en un radio de 10 m a partir del tronco, comparado con el intervalo de 1 a 5 m de los arbustos. En este sentido, varios trabajos han demostrado que el establecimiento de especies leñosas es una estrategia exitosa en el mejoramiento de las condiciones microambientales y del suelo en general (Guariguata *et al.* 1995, Lamb 1998, Holl y Kappelle 1999, Toh *et al.* 1999, Howlett y Davidson 2003). Sin embargo, no hay que

olvidar que el grado de perturbación del sitio es un factor determinante en el establecimiento de las especies.

El impacto directo de las especies sobre el suelo está directamente relacionado con la captación de nutrimentos por parte de los árboles, así como con la retención y la degradación de la materia vegetal producida por los mismos (Nair 1984, Danso *et al.* 1992, Montagnini y Sancho 1994, Ashton *et al.* 1997, Loreau 1998, Vitousek 1998, Holl *et al.* 2000). Se ha demostrado que hojarascas de diferentes calidades (diferentes relaciones C/N), pueden influir directamente en la textura del suelo y la formación de agregados, dos aspectos directamente relacionados con la disponibilidad de nutrimentos y agua del suelo, por lo que las características de la vegetación que se desarrolla en un sitio pueden impactar a su vez a las propiedades del suelo (Bradshaw y Chadwick 1980, Chapin y Van Cleve 1989, Montagnini y Sancho 1990, Palm y Sanchez 1990, Perry y Amaranthus 1990, Bruijnzeel 1991, Danso *et al.* 1992, Hobbie 1992, Scholes 1993, Soto-Pinto *et al.* 1993, Montagnini y Sancho 1994, Silver 1994, Montagnini, *et al.* 1995, Parrotta 1995, Killingbeck 1996, Vázquez-Yanes y Batis 1996, Ashton *et al.* 1997, Cervantes *et al.* 1998, Berendse 1999, Sprent y Parsons 2000, Campo *et al.* 2001, Carnevale y Montagnini 2002, Xuluc-Tolosa *et al.* 2003). Por lo anterior, la selección de especies adecuadas es de suma importancia para atacar problemas específicos en el proceso de recuperación de suelos degradados, no sólo en lo que se refiere a rehabilitar los ecosistemas naturales, sino en la planeación de sistemas agroforestales y silvopastoriles (Palm y Sanchez 1990, Danso *et al.* 1992, Barnes y Simons 1994, Guariguata *et al.* 1995, Vázquez-Yanes 1998, Parrotta *et al.* 1997a, Smale *et al.* 2001).

Por ejemplo, cuando los suelos perturbados presentan deficiencias de nitrógeno, la introducción de especies fijadoras de este elemento puede ser una acción importante de enriquecimiento del suelo, ya que de esta manera, el nitrógeno atmosférico es convertido a formas químicas disponibles para las plantas en general, no sólo para aquellas que mantienen relaciones simbióticas con bacterias nitrificantes (Hamilton 1990, Hobbie 1992, Montagnini *et al.* 1993, Montagnini y Sancho 1994, Vázquez-Yanes y Batis 1996, Binkley y Giardina 1998). En este contexto, también es importante explorar la asociación de las especies introducidas con hongos micorrízicos y con bacterias fijadoras de nitrógeno (Valdés 1989, St. John 1990). Además de que los proyectos de

recuperación se han enfocado poco al estudio y recuperación de los microorganismos del suelo (Binkley y Giardina 1998, Young 2000).

Sin lugar a dudas, además de las propiedades ecológicas de las especies seleccionadas, se deben tener presentes los factores económicos, políticos y sociales involucrados en la apropiación y el manejo de los recursos, así que debe pensarse en el beneficio económico y social que le reportarán al hombre esas especies (Leakey y Newton 1994). Otro factor de suma importancia es el grado de perturbación que presentan las áreas en donde se introducirán las especies, ya que la historia de uso de cada sitio determinará en buena medida las estrategias a seguir (Karin 1993, Hobbs y Norton 1996).

Particularmente, las especies denominadas pioneras y secundarias poseen características que las convierten en candidatos idóneos para ser utilizadas en procesos de recuperación, ya que presentan un rápido crecimiento, ciclos de vida cortos (aproximadamente de 40 años), madera de baja densidad, son demandantes de luz y producen grandes cantidades de semillas en comparación con las especies primarias (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1976, Vázquez-Yanes 1980, Bazzaz y Pickett 1980, Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992, Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes 1990, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1992, Parrotta *et al.* 1997a, Davidson *et al.* 1998). Además, las especies que se establecen en las primeras fases sucesionales (y las que arriban a ambientes perturbados en general) aparentemente presentan requerimientos nutricionales bajos, dado que suelen ocupar de forma natural sitios con baja disponibilidad de recursos (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1976, Aweto 1981, Hobbie 1992, Montagnini y Sancho 1994, Vázquez-Yanes 1998, Paliwal y Kannan 1999, Xuluc-Tolosa *et al.* 2003).

El establecimiento de especies secundarias puede proveer de varios beneficios al desarrollo del ecosistema, entre ellos se encuentran: 1) la captura de elementos nutritivos por medio de la planta y su incorporación a la fracción biótica del sistema y 2) la creación de un microambiente favorable al establecimiento de un mayor número de especies (Vázquez-Yanes 1980, Montagnini *et al.* 1993, Davidson *et al.* 1998, Toh *et al.* 1999). Derivado de lo anterior, podemos iniciar la recuperación de un ecosistema ensamblando

“comunidades simples” con la reintroducción de especies de etapas tempranas de la sucesión, para continuar después con especies de etapas sucesionales subsecuentes incrementando gradualmente la complejidad del sistema. La creación de combinaciones entre las diversas formas de crecimiento y las diferentes estrategias de uso de los recursos por parte de las especies, pueden ayudarnos a recrear y mantener la estabilidad y resiliencia del sistema (Bradshaw 1987, Harper 1987, Turner 1987, Strauss 1991, Bertness y Callaway 1994, Aide *et al.* 1995, Hooper y Vitousek 1997, Parrotta *et al.* 1997a, Parrotta *et al.* 1997b, Hector 1998, Lamb 1998, Holmes y Richardson 1999).

Algunos de los problemas que pueden surgir a la hora de recuperar el ecosistema son la falta de proveedores de propágulos, la corta longevidad de las semillas o su ausencia en el banco del suelo, la reducida disponibilidad de dispersores, la presencia de especies que detengan la sucesión y las limitantes del suelo, tales como la pobreza de nutrientes o su mala estructura (alta compactación), además de que el conocimiento acerca del desarrollo de las plántulas de especies nativas, tanto en vivero como en condiciones naturales es muy reducido (Ludlow-Wiechers y Vázquez-Yanes 1976, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1996, Radomiljac 1998, Etchevers 1999, Holl y Kappelle 1999, Toh *et al.* 1999).

#### **II.4 El papel de las semillas**

La gran diversidad de especies vegetales presentes en las selvas altas perennifolias y las condiciones ambientales favorables que existen en ellas, se ven reflejadas en los atributos de las semillas. Estas presentan toda una gama de formas y estrategias, que van desde la época y cantidad en que son producidas hasta los síndromes de dispersión que presentan (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1987, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993, Vázquez-Yanes y Rojas-Aréchiga 1996). Estos atributos van a definir, finalmente, el éxito que tenga la semilla en la germinación y en el establecimiento de la plántula.

De forma muy breve, podemos definir a la semilla como un cuerpo constituido por un embrión latente, materiales de reserva y tejidos derivados de la reproducción sexual y

de la planta madre, los cuales envuelven a aquellos (Baskin y Baskin 1998, Vázquez-Yanes 1999). La semilla cumple diversas funciones: reproducción, diseminación, dispersión y permanencia en el hábitat a lo largo de etapas o eventos desfavorables para la germinación. Se han establecido dos grandes grupos de semillas de acuerdo con su longevidad potencial (en condiciones de almacenamiento), la cual se refiere a la capacidad que tienen para permanecer viables por ciertos periodos de tiempo, el primer grupo corresponde a semillas ortodoxas, las cuales se incorporan al banco de semillas del suelo y pueden tolerar condiciones adversas hasta que el escenario ambiental mejore y la germinación tenga más probabilidades de éxito; el segundo grupo está constituido por semillas recalcitrantes, las cuales no poseen ningún tipo de latencia (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1987, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993, Vázquez-Yanes y Rodríguez-Hernández 1995, Vázquez-Yanes 1999).

Las particularidades que muestran las semillas recalcitrantes u ortodoxas imponen limitaciones y al mismo tiempo abren perspectivas en cuanto a la conservación del germoplasma y al uso de semillas en proyectos de diversa índole. El conocimiento de la biología de las semillas es fundamental en el desarrollo de plantaciones forestales y en los procedimientos que involucran la reintroducción de especies en áreas degradadas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993, Vázquez-Yanes y Rodríguez-Hernández 1995, Vázquez-Yanes y Batis 1996, Coates y Burton 1997, Baskin *et al.* 1999, Vázquez-Yanes 1999). Por lo tanto, es necesario aumentar el conocimiento acerca de la viabilidad y longevidad de las semillas para que, a partir de él, seamos capaces de proponer estrategias para su conservación, las cuales permitan un fácil acceso al recurso a fin de propagar las especies cuando así se requiera, o como práctica de conservación ante la pérdida de la variabilidad genética (Moreno-Casasola 1976, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1992, Vázquez-Yanes y Rojas-Aréchiga 1996, Vázquez-Yanes y Toledo 1989, Vázquez-Yanes 1999).

El conocimiento de la biología de las semillas también debe ser la base para trabajos enfocados al estudio de procesos a nivel de comunidad, tales como el establecimiento de las plantas, la sucesión y la regeneración natural (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993, Toh *et al.* 1999). Con esta información podemos ser capaces de manejar los recursos vegetales nativos de cualquier comunidad. La existencia de un

banco de semillas y su constitución también pueden jugar un papel primordial en la recuperación de áreas degradadas (Quintana-Ascencio *et al.* 1996, Parrotta *et al.* 1997a, Bakker y Berendse 1999, Toh *et al.* 1999, Khurana y Singh 2001, Rowland y Maun 2001). En caso de que este banco no exista, debido al daño infringido al ecosistema, la cercanía de fuentes de propágulos desde áreas no perturbadas cercanas al sitio que se desea recuperar puede proveer de material biológico de gran valor para realizar la recuperación del sistema (Cairns Jr. 1990, Guevara *et al.* 1992, Karin 1993, Bruns y Gilcher 1995, Young 2000).

Las semillas de las especies pioneras que se han estudiado hasta ahora son heliófilas, lo que significa que requieren de luz para germinar. En algunos trabajos se ha encontrado que las semillas son capaces de detectar la duración de la luz directa que incide sobre ellas, por lo que el fitocromo y valores elevados de la relación rojo/rojo lejano (R/RL) intervienen en los procesos de germinación (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1987, Orozco-Segovia *et al.* 1993). El estudio del papel que juega la luz, en particular el del efecto de la relación R/RL, permitirá establecer medidas que permitan el almacenamiento de semillas en condiciones controladas (Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes 1992). Otro factor importante es la fluctuación diaria de la temperatura a nivel del suelo, la cual es más evidente en sitios en los que se han abierto claros. Esta fluctuación puede funcionar como una señal de la calidad del sitio que las semillas termoblásticas y heliófilas usan para germinar (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1982).

## **II.5 Importancia de las plantaciones mixtas**

Las plantaciones de árboles pueden ser una herramienta de gran utilidad para acercarnos al estudio de la ecología de árboles nativos, y el conocimiento generado puede ser aplicado para llevar a cabo la recuperación de los bosques (Beer 1986, Karin 1993, Montagnini *et al.* 1993, Guariguata *et al.* 1995, Montagnini *et al.* 1995, Vázquez-Yanes y Batis 1996, Parrotta *et al.* 1997b, Lamb 1998, Paliwal y Kannan 1999, Carnevale y Montagnini 2002). Las plantaciones enfocadas a la recuperación distan mucho de tener las características y particularidades de las plantaciones forestales para explotación comercial, dado que los objetivos que se persiguen son completamente diferentes, ya

que en éstas últimas se persigue el beneficio monetario más que ecológico y se descuidan aspectos tales como la generación de información biológica de las especies, la selección idónea de los árboles de acuerdo a las características físicas del medio donde se siembran y la comprensión de las interacciones bióticas que la asociación de diferentes especies genera (Horowitz 1990, Parrotta 1995, Pakkad *et al.* 2003). Con relación a lo anterior, el conocimiento de la historia de vida y la dinámica poblacional de las especies puede permitirnos el seleccionar de forma más adecuada a los organismos que nos permitan una probabilidad de éxito mayor en proyectos de recuperación (Chambers *et al.* 1998, Horowitz 1990, Parrotta *et al.* 1997a, Paliwal y Kannan 1999, Rowland y Maun 2001, Smale *et al.* 2001, Soehartono y Newton 2001, Pakkad *et al.* 2003).

Además, la presencia de especies diferentes podría representar una gran ventaja en cuanto al incremento de la biodiversidad en el sitio, básicamente porque las especies actuarán como atractoras de una mayor variedad de organismos potencialmente dispersores de semillas (Guevara *et al.* 1992, Toh *et al.* 1999, Zanne y Chapman 2001). Otra ventaja es que se reduce la competencia al mezclar individuos con estrategias diferentes en el uso de los recursos, a lo cual Hector (1998) ha denominado complementariedad. Otro efecto directo es que se reduce el ataque masivo por predadores y enfermedades, en el caso de que las especies reporten alguna utilidad al hombre, estos beneficios pueden incrementarse al generar más de un recurso (Lamb 1998). En el sentido de la competencia por recursos limitantes, lo ideal en el caso de que se provea a un sitio con propágulos de diferentes especies en cantidades limitadas a fin de evitar que una especie sea más abundante que las otras y desplace a las demás (Tilman 1994, Hooper y Vitousek 1997).

Derivado de lo anterior, sería deseable que las especies arbóreas seleccionadas para realizar trabajos de recuperación presenten características que faciliten su manejo. Entre estas características puede resaltarse su facilidad de propagación, lo cual involucra una elevada producción de propágulos, la fácil colecta de los mismos y tolerancia de éstos a largos periodos de almacenamiento. Sería deseable que las semillas presenten altos porcentajes de germinación, y que las plántulas tengan rápido crecimiento y una buena producción de materia orgánica. Además de estas características, las especies

seleccionadas deberían mostrar resistencia a las condiciones limitantes de los sitios donde serán introducidas, no convertirse en especies invasoras, ser fuente de recursos para la fauna local, presentar asociación con micorrizas y/o bacterias nitrificantes y, en la medida de lo posible, es deseable que provean de algún tipo de recurso a los pobladores locales (Valdés 1989, Perry y Amaranthus 1990, Vázquez-Yanes y Batis 1996, Vázquez-Yanes *et al.* 1997, Binkley y Giardina 1998, Holl *et al.* 2000, Rawat y Singh 2000, Blakesley *et al.* 2002, Regusa-Netto 2002, Caravaca *et al.* 2003, Pakkad *et al.* 2003).

### **III. JUSTIFICACIÓN**

Debido a que no se tiene suficiente información acerca de la latencia y la germinación de varias especies pioneras, ni registros acerca de las tasas de crecimiento de las mismas ya sea en condiciones de vivero o en campo, es necesario explorar estas características en una amplia gama de especies, pues es muy probable que identifiquemos algunas de ellas con gran potencial para ser usadas en programas de recuperación de sistemas degradados.

### **IV. OBJETIVOS**

- Estudiar la viabilidad potencial y el éxito en la germinación de semillas de especies pioneras abundantes en claros naturales y áreas perturbadas,
- Explorar la capacidad de almacenamiento de semillas de estas especies, con el fin de conocer su latencia bajo condiciones de almacenamiento rústicas,
- Determinar la tasa de germinación y el crecimiento y sobrevivencia de plántulas de estas especies bajo condiciones de vivero rústico.

## **V. MÉTODOS**

### **V.1 ÁREA DE ESTUDIO**

El presente trabajo consideró el estudio de especies de árboles que ocurren en los terrenos de la "Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas" (Figura 1) (95° 04' a 95° 09' longitud oeste y 18° 39' a 18° 36' latitud norte), la cual se encuentra enclavada en la Sierra de los Tuxtlas, en el Estado de Veracruz (Dirzo *et al.* 1997).

Dicha sierra está conformada por montañas de origen volcánico, en un área de aproximadamente 90 x 50 km (18° 10' a 18° 45' latitud norte y 94° 42' a 95° 27' longitud oeste), sobre la llanura costera del Golfo de México y se encuentra dividida de forma natural en dos partes: en el noroeste por el volcán San Martín Tuxtla (1,680 m s.n.m.) y en el sureste por el volcán Santa Marta (1,650 m s.n.m.), entre los cuales existe una depresión en la que se encuentra el lago Catemaco. Esta sierra constituye la porción más oriental del Eje Volcánico Transversal (Dirzo y García 1992, Dirzo *et al.* 1997, Soto y Gama 1997).

La zona tiene gran relevancia debido a que en la actualidad es la región más septentrional en nuestro país que sustenta una vegetación de selva alta perennifolia y a la alta biodiversidad que registra, pues en ella convergen especies que se desarrollaron en el norte y sur del continente y también a la existencia de especies endémicas (Dirzo y García 1992).

#### **V.1.1 Geología**

En región de los Tuxtlas, el relieve predominante es volcánico y está formado por el macizo de San Andrés, también llamado de Los Tuxtlas, el cual está rodeado por la cuenca de sedimentación de Veracruz, la cual está constituida por tierras bajas y pantanosas (Martín-Del Pozzo 1997).

Las rocas originadas por la acción volcánica son principalmente basaltos y basanitas de la época terciaria, pero en algunos sitios cercanos existen afloramientos rocosos del Eoceno y el Cretácico. Las rocas más antiguas son arcillas tobáceas y areniscas marinas, mientras que en épocas más recientes los depósitos son de origen volcánico, volcanoclásticos y arenas (Ríos-Macbeth, 1952 citado en Martin-Del Pozzo 1997).

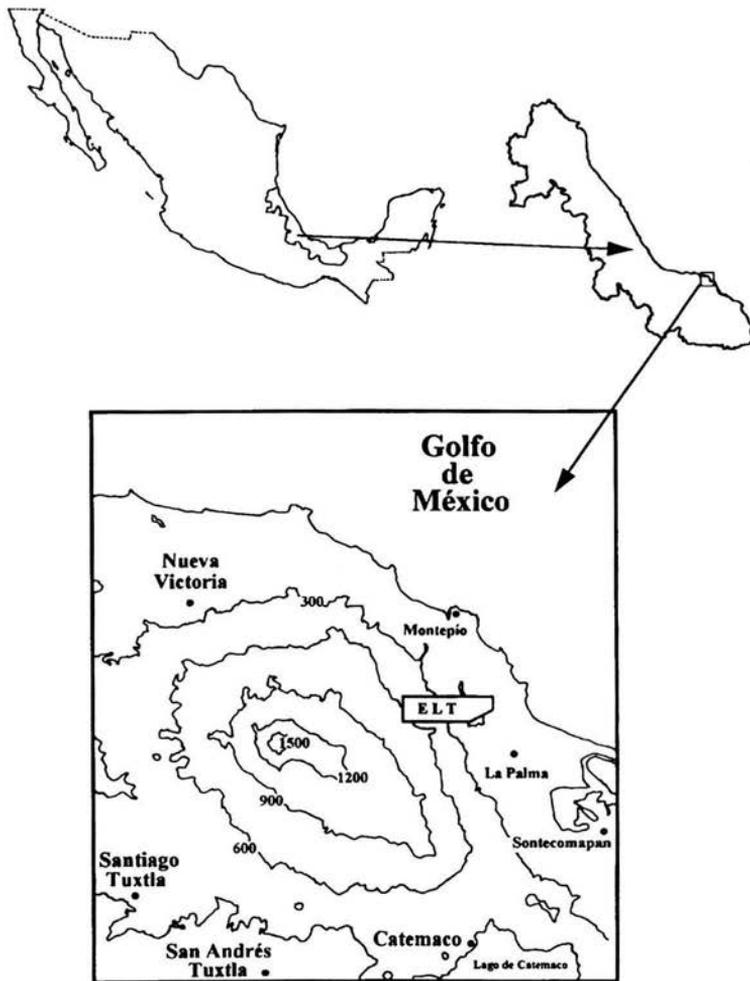
### V.1.2 Geomorfología

Las formaciones volcánicas presentan diferentes alturas, que van desde el volcán San Martín (1680 m), la Sierra de Santa Martha (> 1400 m) y el Vigía (860 m) hasta numerosos conos de menos de 900 m. Todo esto provoca que la red fluvial sea radial. En la parte baja de la región se da la formación de zonas pantanosas por el aporte de los ríos, mientras que también se encuentran formaciones rocosas debidas a la actividad volcánica (Martin-Del Pozzo 1997).

El litoral también está influido por las formaciones rocosas, y presenta cordones de dunas que son interrumpidos por acantilados de rocas basálticas (Coll de Hurtado 1979, citado en Martin-Del Pozzo 1997). La acción erosiva de las olas sobre las lavas da como resultado acantilados verticales y entrantes abruptos, mientras que la sedimentación propicia la formación de barras y playas (Martin-Del Pozzo 1997). Los derrames recientes también han rellenado varios lechos de ríos, provocando la formación de cascadas, mientras que las cenizas han contribuido a la presencia de lomeríos bajos. Los volcanes presentan diferentes grados de erosión, siendo los más antiguos los que presentan pendientes más suaves mientras que los más recientes muestran pendientes más abruptas (Martin-Del Pozzo 1997).

### V.1.3 Edafología

En el área de la Estación de Biología Los Tuxtlas, los suelos más comunes son andosoles, cambisoles, regosoles, lixisoles y gleysoles (Sommer-Cervantes *et al.* 2003).



**Figura 1.** Ubicación de la Estación de Biología Los Tuxtlas (ELT) (Tomado de González-Soriano *et al.* 1997).

#### **V.1.4 Hidrología**

Debido al macizo de San Andrés, en la región norte del área las aguas de los ríos fluyen hacia el Golfo de México, mientras que en el sur se integran a los ríos como el San Andrés, el cual se une al río Santiago y a partir de éste, los caudales desembocan sucesivamente en el Hueyapan y San Juan hasta alcanzar el Papaloapan. En la región central, los cauces son jóvenes, debido al vulcanismo, mientras que hacia el sur el flujo del agua es más lento y curvante, lo que indica una mayor edad de los sistemas (Ríos-Macbeth, 1952 citado en Martin-Del Pozzo 1997).

#### **V.1.5 Clima**

En la sierra de los Tuxtlas La temperatura media anual es de 26°C, y el clima se clasifica como cálido húmedo, de acuerdo a la clasificación de Köepen. La precipitación se encuentra por arriba de los 4000 mm anuales, con lluvias frecuentes a lo largo del año, excepto de marzo a mayo, cuando ocurre una disminución de las mismas, mientras que la precipitación se incrementa de octubre a febrero debido a la acción de los vientos provenientes del norte, los cuales llegan a la zona cargados de humedad (Soto y Gama 1997).

#### **V.1.6 Tipos de vegetación**

El tipo de vegetación en la zona corresponde a selva alta perennifolia, de acuerdo a los criterios de Miranda y Hernández X. (1963). Las especies que dominan el estrato bajo (< 10 m) son: *Astrocaryum mexicanum*, *Chamaedorea* spp. y *Trophis mexicana*, mientras que en el estrato medio (de 10 a 20 m de altura) las especies predominantes son: *Cymbopetalum baillonii*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Orthion oblanceolatum*, y *Dendropanax arboreus*, las especies más abundantes en el estrato alto (> 20 m) son: *Brosimum alicastrum*, *Nectandra ambigens* y *Poulsenia armata* (Piñero et al. 1977, Bongers et al. 1988).

### **V.1.7 Fauna**

Para detalles con relación a la fauna de la región de Los Tuxtlas consultar González-Soriano *et al.* (1997).

## **V.2 ESPECIES DE ESTUDIO**

Los criterios para seleccionar a las especies arbóreas para este estudio fueron dos: 1) su alta abundancia en la zona y 2) una producción importante de propágulos por individuo arbóreo (ver Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992, Ibarra-Manríquez y Sinaca 1995, Ibarra-Manríquez y Sinaca 1996, Ibarra-Manríquez y Sinaca 1997, Ibarra-Manríquez *et al.* 1997). En total se colectaron semillas y frutos de 11 especies, cuyas características distintivas a nivel de semillas se muestran en el Cuadro 1. Estas especies pertenecen al grupo de árboles pioneros más comunes de la región de estudio, cuyas plántulas se desarrollan en claros naturales de la selva y en campos abandonados (Martínez-Ramos 1985). En el Cuadro 2 se muestran las características de las cuatro especies que se manejaron en el vivero, las que a su vez fueron seleccionadas por su alta tasa de germinación en el mismo.

## **V.3. MÉTODOS EMPLEADOS EN EL ESTUDIO DEL POTENCIAL GERMINATIVO DE LAS SEMILLAS**

### **V.3.1. Obtención de las semillas**

La colecta de los frutos y las semillas se llevó a cabo durante los años 2001 y 2002. En todos los casos se aprovecharon los picos de fructificación y se seleccionaron al menos 15 árboles de cada especie para hacer la colecta (Gunn 2001). Las semillas y frutos se obtuvieron directamente de la copa (Friday 2000). En el Cuadro 3 se muestran las especies y la fecha de colecta.

**Cuadro 1.** Características de los frutos y las semillas de las once especies usadas en el experimento piloto de germinación\*.

<b>Especie</b>	<b>Fruto</b>	<b>Semilla</b>	<b>Fructificación</b>
<i>Acacia cornigera</i>	Vainas dehiscentes de 5.8-10 cm de largo y 1.3-2 cm de ancho, cilíndrica, rojiza a pardo pálida, indehiscente, con 15-25 semillas por fruto.	5-7 mm de largo, 4-6 mm de ancho y 2.5-3 mm de grueso, elipsoides a esféricas, negras, brillantes y rodeadas por el mesocarpo esponjoso de color blanquecino amarillento. Germinación epigea.	De octubre a diciembre.
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Infrutescencias café verdosas y flácidas cuando maduran, que pueden contener más de 4,000 aquenios de ca. 1 x 2 mm.	Cada aquenio contiene una semilla. Fotoblásticas. Ortodoxas. Produce grandes cantidades de semillas. Es consumida y dispersada por una amplia variedad de organismos. Germinación epigea.	De abril a mayo y de septiembre a octubre.
61 <i>Erythrina folkersii</i>	Vainas dehiscentes de 10 a 15 cm de largo y de 1.5 a 2.2 cm de ancho, pardo muy oscuras, fuertemente constrictas entre las semillas.	De color rojo intenso, lisas, duras, elipsoides, ca. 1 cm de largo, hasta 12 semillas por fruto. Ortodoxas, presentan latencia primaria. Germinación semihipogea.	De junio a septiembre.
<i>Eupatorium galeottii</i>	Infrutescencia de 9 a 18 cm de largo incluyendo el pedúnculo. Pedúnculo de 1.5-5 cm de largo y 0.1-0.3 cm de ancho. Cipselas de 2-5 mm de largo y 0.5-1 mm de ancho, pardo grisáceas, 4-5 sulcada longitudinalmente, con el papus blanco-amarillento, de 1.5-2 mm de largo.	1 semilla por fruto. Endospermo ausente. Germinación epigea.	De marzo a mayo.
<i>Hampea nutricia</i>	Frutos capsulares de 1.5 cm a 2.5 cm de largo, dehiscentes, ovoides o elipsoides, trivalvados.	Semillas de color gris oscuro, ca. 1 cm de largo, rodeadas parcialmente de un arilo blanco. Germinación hipogea.	De febrero a mayo

Continuación...

Especie	Fruto	Semilla	Fenología
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	Nuececillas de 3 mm de diámetro, globosas, ligeramente comprimidas, con el borde rodeado de numerosas proyecciones filiformes, rojizas, todo el fruto está cubierto por abundantes pelos estrellados.	Cada fruto contiene 2 o hasta 4 semillas de 2 mm de diámetro. Ortodoxas. Termoblásticas. Germinación epigea.	De febrero a mayo
<i>Lycianthes heteroclita</i>	Baya roja, esférica ca. 6-8 mm de largo por ancho.	Numerosas semillas por fruto, 0.8-10 mm de diámetro. Germinación epigea.	De julio a diciembre
<i>Myriocarpa longipes</i>	Infrutescencia de 15 a 20 cm de largo. Aquenios de 0.9-1.2 mm de largo y 0.5-0.7 mm de ancho, elipsoides, pardo oscuros y con una semilla por fruto.	Planas, pardas a negruzcas. Menos de 0.0001 g. Endospermo presente. Fotoblásticas. Germinación epigea.	De enero a abril y de julio a septiembre.
20 <i>Piper hispidum</i>	Infrutescencia 4-6 cm de largo 3-4 mm de ancho de color verde gris, con numerosas semillas.	Menores de 1 mm. Color negro. Germinación epigea	De enero a diciembre
<i>Robinsonella mirandae</i>	Esquizocarpio estrellado de 2 a 3 cm de diámetro, moreno, con el cáliz persistente, con escasos pelos persistentes estrellados; cada carpelo alado contiene una semilla.	ca. 2 mm de diámetro. Germinación epigea	De marzo a mayo.
<i>Trichospermum mexicanum</i>	Cápsulas de 2 a 2.5 cm de ancho por 2 cm de largo, bivalvadas, comprimidas, con el estilo permanente, de color moreno pardusco, pubescente.	El fruto contiene numerosas semillas de 2 mm de diámetro, aplastadas, morenas, rodeadas en el margen por numerosos tricomas café oscuros a manera de cilios. Epigea	De septiembre a mayo o de enero a diciembre

\* Referencias consultadas: Vázquez-Yanes y Smith 1982, Estrada *et al.* 1984, Ibarra-Manríquez 1985, Núñez-Farfán 1985, Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1990, Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992, Frias-López 1996, Vázquez-Yanes *et al.* 1996, Álvarez-Buylla 1997, Núñez-Farfán y Dirzo 1997, Ibarra-Manríquez *et al.* 1997, Kass 1998, Pennington y Sarukhán 1998, Vázquez-Yanes 1999, Zepeda-Cisneros *et al.* 1999, Gómez-Marin *et al.* 2001, Ibarra-Manríquez *et al.* 2001, Pearson *et al.* 2003.

**Cuadro 2.** Características de las cuatro especies manejadas en vivero\*.

Especie	Forma de vida	Tronco	Hojas	Flores
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Árbol monopódico, 20-30 m y 20-40 cm de d.a.p.	Recto, hueco, mirmecófilo. Produce raíces zancudas. Corteza lisa de color gris claro, con cicatrices dejadas por las estípulas caídas. Copa irregular, estratificada, con pocas ramas gruesas.	Hojas simples, en espiral, peltadas y profundamente palmado-partidas, con abundante pubescencia en el envés, alcanzan los 30 cm de diámetro. Presencia de Cuerpos de Müller en las axilas de las ramas (trichilias).	Especie dioica. Flores muy pequeñas, de menos de 1 mm de largo, en espigas axilares, blanco amarillas.
<i>Erythrina folkersii</i>	Árbol, raramente arbusto, 5-10 m y 35 cm de d.a.p.	Fuste cilíndrico, con lenticelas evidentes en el tronco y ramas, con agujones cónicos y de punta aguda, caedizas al engrosarse al tallo. Corteza lisa, parda. Copa irregular, abierta, con pocas ramas gruesas.	Trifolioladas, de 13-50 cm de largo, en espiral. Foliolos de 4.7-19 cm de largo y 3.7-17 cm de ancho, verde intenso en el haz y glaucos en el envés, anchamente ovoides a rómbicos, con el margen entero y dos glándulas prominentes en el ápice del pecíolo.	Especie hermafrodita. Flores en racimos densos con forma cónica. Flores zigomorfas, cáliz de color pardo-rojizo, tubular o infundibuliforme, corola roja, con el estandarte bien desarrollado.
<i>Hampea nutricia</i>	Árbol, 12 m y 30 cm de d.a.p.	Recto, corteza lisa con abundantes lenticelas prominentes. Copa estratificada y redondeada.	Simples, en espiral, de 8-16 cm de largo y 6.5-16 cm de ancho, anchamente ovadas, margen entero, nervación actinodroma, prominente en el envés, con abundantes puntos glandulosos transparentes.	Especie dioica. Flores actinomorfas, que se localizan en pequeños fascículos axilares, pétalos de color amarillento a cremoso.
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	Árbol, 25 m y 50 cm de d.a.p.	Fuste cilíndrico. Corteza lisa, verde grisácea, con algunas lenticelas. Copa pequeña, con ramas ascendentes.	Hojas simples, en espiral, de 5-20 cm de largo y 5-17 cm de ancho, anchamente ovadas, borde aserrado, con varias glándulas en el margen del envés, cinco nervios prominentes desde la base de la hoja y dos aurículos foliáceos conspicuos en la base.	Especie dioica. Flores actinomorfas en panículas terminales y axilares, pétalos de color crema amarillento.

Continuación...

Especie	Fenología	Ecología y Hábitat	Usos	Distribución
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Produce hojas a lo largo del año. Florece y fructifica durante todo el año, aunque es posible distinguir dos picos en la fructificación (de abril a mayo y de septiembre a octubre).	Especie pionera temprana. Coloniza los claros abiertos por perturbaciones naturales y/o antropogénicas en selvas altas y medianas perennifolias y subperennifolias.	En algunas zonas los troncos se usan para construir balsas de poca duración.	En la vertiente del Golfo de México desde Tamaulipas y San Luis Potosí hasta Tabasco y en la vertiente del Pacífico desde el sur de Sinaloa hasta Chiapas.
<i>Erythrina folkersii</i>	Parcial a totalmente caducifolia durante los meses de enero a marzo. Produce flores de febrero a mayo y fructifica de junio a septiembre.	Pionera tardía que forma parte del estrato medio de selvas altas perennifolias y medianas subperennifolias. Las semillas caen cerca de la planta progenitora.	Las flores son comestibles; el árbol se usa como sombra para otros cultivos y para cercas vivas.	Se localiza principalmente en la vertiente del Golfo de México, desde Veracruz hasta Chiapas
<i>Hampea nutricia</i>	Produce hojas a lo largo del año. Florece de agosto a octubre y fructifica de febrero a mayo.	Especie pionera tardía, que forma parte del estrato medio de selvas altas y medianas perennifolias y subperennifolias. Es dispersada por aves y mamíferos.	La corteza se usa para amarrar diversos objetos. De esta especie se obtienen parasitoides del "picudo del algodón", usados como control biológico contra éste.	En la vertiente del Golfo de México, desde el norte de Puebla y Veracruz hasta Tabasco y el norte de Chiapas.
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	Brevemente caducifolia, produce hojas jóvenes de enero a marzo. Florece de enero a marzo y fructifica de febrero a mayo	Especie pionera temprana. Coloniza los claros abiertos por perturbaciones naturales y/o antropogénicas en selvas altas y medianas perennifolias y subperennifolias. Produce grandes cantidades de semillas. Anemócora.	La corteza fibrosa es utilizada para fabricar cuerdas muy durables y flexibles.	En la vertiente del Golfo de México desde San Luis Potosí y el norte de Puebla hasta el sur de Veracruz y el norte de Oaxaca.

\* Referencias consultadas: Vázquez-Yanes y Smith 1982, Estrada *et al.* 1984, Ibarra-Manríquez 1985, Núñez-Farfán 1985, Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1990, Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992, Frías-López 1996, Vázquez-Yanes *et al.* 1996, Álvarez-Buylla 1997, Núñez-Farfán y Dirzo 1997, Ibarra-Manríquez *et al.* 1997, Kass 1998, Pennington y Sarukhán 1998, Vázquez-Yanes 1999, Zepeda-Cisneros *et al.* 1999, Gómez-Marin *et al.* 2001, Ibarra-Manríquez *et al.* 2001, Pearson *et al.* 2003.

**Cuadro 3.** Especies colectadas para llevar a cabo las pruebas de germinación y fecha en que se realizó la colecta de cada una de ellas.

<b>Especie</b>	<b>Familia</b>	<b>Mes de colecta</b>
<i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd.	Fabaceae	abril 2001
<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	Cecropiaceae	julio 2001
<i>Erythrina folkersii</i> Krukoff & Moldenke	Fabaceae	abril, mayo, julio 2001
<i>Eupatorium galeottii</i> B.L. Rob	Compositae	abril 2001
<i>Hampea nutricia</i> Fryxell	Malvaceae	abril, mayo 2002
<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	Tiliaceae	abril 2001; abril 2002
<i>Lycianthes heteroclita</i> (Sendtner) Bitter	Solanaceae	julio 2001
<i>Myriocarpa longipes</i> Liebm.	Urticaceae	julio 2001
<i>Piper hispidum</i> Sw.	Piperaceae	julio 2001
<i>Robinsonella mirandae</i> Gómez Pompa	Malvaceae	abril 2001
<i>Trichospermum mexicanum</i> (DC.) Baill.	Tiliaceae	abril 2001

Las semillas de *Cecropia obtusifolia*, *Piper hispidum*, *Lycianthes heteroclita* y *Hampea nutricia* se lavaron en agua corriente y se pusieron a secar sobre una superficie plástica inmediatamente después de ser colectadas. Una vez que se secaron se colocaron en bolsas de papel estraza y se mantuvieron abiertas durante cuatro días para que perdieran cualquier resto de humedad (en el laboratorio en el D.F.). Las semillas y los frutos secos también se colocaron en bolsas de papel estraza y se dejaron secar durante el mismo tiempo que en el caso anterior. Después de este periodo, las bolsas con las semillas se almacenaron en una gaveta del laboratorio en el D.F. en condiciones de oscuridad de acuerdo a la recomendación de Ludlow-Wiechers y Vázquez-Yanes (1976). La temperatura en el interior de la gaveta fluctuó entre los 20 y los 26 °C.

### V.3.2. Pruebas de germinación

En el mes de octubre de 2001 se llevó a cabo una prueba piloto de germinación en la cual las semillas colectadas durante ese año fueron sembradas en cajas de Petri de 8.5

cm de diámetro conteniendo agar bacteriológico al 1% preparado con agua destilada (Ludlow-Wiechers y Vázquez-Yanes 1976, Vázquez-Yanes *et al.* 1997). La cámara de condiciones controladas se ajustó para mantener una temperatura constante de 25 °C ( $\pm$  2 °C) y fotoperiodos de 12 horas (luz blanca) (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993). Cada caja se colocó dentro de una bolsa plástica transparente, para preservar la humedad en su interior y evitar la desecación del agar. En el Cuadro 4 se muestra el número de semillas de cada especie que fueron sembradas. No se realizaron réplicas para todos los casos debido al reducido número de semillas con las que contábamos (Gunn 2001).

**Cuadro 4.** Número de semillas sembradas para cada especie en el experimento piloto de germinación.

<b>Especie</b>	<b>No. de semillas sembradas</b>
<i>Acacia cornigera</i>	10
<i>Cecropia obtusifolia</i>	34
<i>Erythrina folkersii</i>	39
<i>Eupatorium galeottii</i>	34
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	32
<i>Lycianthes heteroclita</i>	20
<i>Myriocarpa longipes</i>	33
<i>Piper hispidum</i>	20
<i>Robinsonella mirandae</i>	30
<i>Trichospermum mexicanum</i>	30

### V.3.2.1 Tratamiento de las semillas para las pruebas de germinación

La semillas de *Erythrina folkersii* y de *Acacia cornigera* fueron sumergidas de 2 a 3 minutos en agua hirviendo (fuera del fuego) con la finalidad de escarificar la testa y facilitar la germinación (Baskin *et al.* 1998, Li *et al.* 1999, Rawat y Singh 2000).

Posteriormente, la testa de *Erythrina folkersii* se cortó con tijeras en uno de los extremos,

teniendo cuidado de no dañar el embrión. Las semillas de ambas especies se colocaron en una solución de alcohol al 10% durante tres o cuatro minutos aproximadamente, después se enjuagaron en agua destilada, se colocaron sobre el agar y se llevaron a la cámara de germinación.

Las semillas del resto de las especies se lavaron en una solución de cloro al 20% a la que se le agregó un poco de detergente para romper la tensión superficial del agua y que esto permitiera la completa inmersión de las semillas en la solución desinfectante. Después de mantenerlas en este medio de tres a cuatro minutos se enjuagaron con agua destilada y se colocaron en el agar. Consideramos que la germinación había ocurrido una vez que la radícula emergía fuera de la testa de la semilla (Kozłowski *et al.* 1991) Las cajas se revisaron diariamente a fin de registrar cada evento de germinación.

A partir de los resultados del experimento piloto se seleccionaron las cuatro especies que mostraron un mayor porcentaje de germinación, éstas fueron: *Cecropia obtusifolia*, *Eupatorium galeottii*, *Erythrina folkersii* y *Piper hispidum* y llevamos a cabo un segundo experimento de germinación en el mes de enero de 2002. Para el caso de *Cecropia obtusifolia*, *Eupatorium galeottii* y *Piper hispidum* se sembraron 30 semillas en cada caja con cinco réplicas, mientras que en el caso de *Erythrina folkersii*, debido al mayor tamaño de las semillas, se sembraron sólo 15 en cada caja con 10 réplicas, para un total de 150 semillas por especie. El procedimiento para la siembra fue el mismo que en el experimento piloto realizado en octubre.

En abril de 2002 descartamos a *Eupatorium galeottii* y a *Piper hispidum* por su baja germinación en el vivero, pues se inició la siembra de las mismas en almácigo y su éxito en la germinación fue prácticamente nulo. También descartamos a *Cecropia obtusifolia* debido a que las semillas colectadas no tuvieron un manejo adecuado y fueron atacadas por hongos poco después de la colecta, por lo que resultó imposible usarlas.

Las especies que fueron seleccionadas definitivamente para los experimentos de germinación mensual fueron *Erythrina folkersii*, *Hampea nutricia* y *Heliocarpus appendiculatus*. El protocolo de siembra para éstas dos últimas especies fue el mismo que se aplicó para las otras especies, con la particularidad de que los restos de arilo en

las semillas de *Hampea nutricia* provocaban la proliferación y desarrollo de hongos, así que fue necesario lavarlas en una solución de cloro al 20% y colocarlas en agar nuevo una o dos veces más durante el tiempo que duraba cada experimento mensual para evitar que los hongos mataran a las semillas. Para el caso de *Heliocarpus appendiculatus*, una vez que las semillas se colocaron sobre el agar, se sometieron a una temperatura de 40 °C durante cuatro horas en una estufa. Posteriormente se trasladaron a la cámara de condiciones controladas, bajo el mismo tratamiento de temperatura y luz que el resto de las especies.

La germinación de las semillas se registró diariamente, cada caja fue considerada como una réplica, por lo que los resultados de cada una se promediaron entre el número total de cajas de acuerdo a cada especie. Para *Cecropia obtusifolia* y *Heliocarpus appendiculatus* fueron cinco cajas y para *Erythrina folkersii* y *Hampea nutricia* fueron 10 cajas por cada experimento mensual. Entre cada mes transcurrió un lapso de 30 días y cada caja se revisó diariamente. En algunos meses no fue posible realizar la siembra para alguna de las especies, debido a que las fechas coincidieron con trabajo en el vivero en la Estación de Biología Los Tuxtlas.

#### **V.4. MÉTODOS DE DESARROLLO DE PLÁNTULAS EN VIVERO**

##### **V.4.1. Construcción del vivero**

El vivero se construyó dentro de los terrenos de la "Estación de Biología Los Tuxtlas", con materiales perecederos, excepto la malla de mosquitero de color verde que se usó como techo raso y que cumplió tres funciones principales: 1) proporcionar un poco de sombra a las plántulas, 2) amortiguar el impacto directo de las gotas de agua al regar con una manguera, lo cual fue una práctica diaria antes de que iniciara la temporada de lluvias o cuando pasaron más de dos días sin un evento pluvial y, 3) evitar, en la medida de lo posible, que semillas transportadas por el viento cayeran dentro de las bolsas con tierra.

El vivero también estaba cercado en tres de sus lados con alambre de púas para evitar el acceso del ganado vacuno, el cual suele deambular libremente en el camino de terracería adyacente al límite Este de la Estación de Biología. En dos de los márgenes

del vivero se encontraban algunos arbustos y árboles no mayores a los dos metros de altura, los cuales eran podados con cierta frecuencia para evitar que sus ramas proporcionaran sombra a las plántulas. La tierra usada para la germinación de las semillas se recolectó en las inmediaciones de la Estación de Biología, siempre en sitios adyacentes a vegetación primaria o secundaria y se mezcló perfectamente antes de proceder al llenado de las bolsas.

#### **V.4.2 Siembra y germinación**

Debido a los buenos resultados en la germinación de *Cecropia obtusifolia*, *Erythrina folkersii*, *Eupatorium galeottii* y *Piper hispidum* bajo condiciones controladas, estas especies fueron seleccionadas para la fase de germinación y desarrollo en vivero. Las semillas se sembraron en marzo de 2002 y para tal fin se utilizaron las semillas que se colectaron el año anterior (2001). No se contabilizó el número total de semillas sembradas, debido a que *Cecropia obtusifolia*, *Eupatorium galeottii* y *Piper hispidum* se sembraron en almácigos y por esta razón usamos una gran cantidad de semillas, además de que discriminamos a las plántulas, usando sólo a aquellas con buen tamaño para ser trasplantadas cada mes, por lo que hubo plántulas que nunca usamos para la fase de vivero. En el caso de *Erythrina folkersii* se sembraron varias semillas por bolsa, y cuando se consideró que las plántulas podían tolerar el trasplante las llevamos a bolsas individuales. En este caso, también tuvimos varias plántulas cuyo crecimiento no monitoreamos.

Se sembraron cuatro semillas de *Erythrina folkersii* en cada bolsa, cuya dimensión fue de 34.5 cm de altura x 25.5 cm de ancho (con la bolsa extendida), tratamos de que las semillas estuvieran distribuidas a igual distancia unas de otras dentro de la misma, lo cual permitió el ahorro de este material en el vivero, y aparentemente, las plántulas de algunas de las especies no se ven afectadas por el trasplante (Mexal *et al.* 2002). Las semillas de *Cecropia obtusifolia*, *Eupatorium galeottii* y *Piper hispidum* se sembraron en almácigos de 40 cm de diámetro y 5 cm de profundidad. En este último caso, las semillas se esparcieron por toda la superficie y se presionaron suavemente en la tierra, tratando

de que quedaran cubiertas por una delgada capa de suelo (de 2 a 3 mm) (Lemckert 1986).

Un mes después de la siembra (abril), se constató que las semillas de *Eupatorium galeottii* y *Piper hispidum* tuvieron un éxito de germinación mínimo. Aparentemente, la baja germinación de *Eupatorium galeottii* se debió, sobre todo, a la depredación de las semillas por hormigas. Debido a esto, ambas especies se reemplazaron con *Heliocarpus appendiculatus* (Tiliaceae) y *Hampea nutricia* (Malvaceae), dos especies que se encontraban en fructificación en ese momento, por lo que se colectó una cantidad suficiente para llevar a cabo las pruebas mensuales de germinación en condiciones controladas además de la producción de plántulas en el vivero.

En el caso de *Heliocarpus appendiculatus*, se realizó un ensayo sembrando frutos y semillas, comprobamos que la germinación es buena a partir de frutos y fueron éstos lo que usamos para iniciar la siembra en almácigos, los cuales ya se describieron previamente. Las semillas de *Hampea nutricia* se sembraron en bolsas de 23 cm de altura x 25.5 cm de ancho (dimensión de las bolsas extendidas), se colocaron cuatro semillas por bolsa, cuidando que entre las semillas quedara el mismo espacio.

#### **V.4.3 Trasplante**

*Erythrina folkersii* fue trasplantada en los meses de abril y mayo, cuando las plántulas tenían entre uno y dos meses de edad a bolsas de 34.5 cm de altura x 25.5 cm de ancho (tamaño de la bolsa extendida) (Cuadro 5), mientras que *Cecropia obtusifolia* fue trasplantada a bolsas de 15 cm de altura x 15.5 cm de ancho, durante los meses de abril a julio, esto es, se comenzaron a trasplantar algunos individuos cuando contaban con un mes de edad mientras que otros permanecieron en el almácigo hasta cuatro meses, que fue cuando se consideró adecuado su trasplante. Esta diferencia obedeció al lento crecimiento inicial de muchas de las plántulas.

En todos los casos tratamos de no dañar el sistema radical de las plantas, lo cual requirió de más cuidado en el caso de *Erythrina folkersii*, pues las raíces de esta especie

estaban mucho más desarrolladas que las de *Cecropia obtusifolia*, pues creció a una tasa mayor. En el trasplante de *Erythrina folkersii* sólo sacamos tres plántulas de cada bolsa, por lo que una planta permaneció sin ningún cambio desde su siembra.

Trasplantamos *Hampea nutricia* en el mes de junio, cuando las plántulas tenían dos meses de edad, a bolsas de 23 cm de altura x 25.5 cm de ancho. Las plántulas de *Heliocarpus appendiculatus* fueron trasplantadas de los almácigos a bolsas de 17.5 cm de alto x 15 cm de ancho (tamaño de la bolsa extendida) en los meses de junio y julio, cuando las plántulas tenían entre dos y tres meses de edad.

#### **V.4.4 Etiquetado de las plántulas**

Cada uno de los individuos fue etiquetado con un número consecutivo a partir del trasplante, lo cual permitió su identificación y el registro de su desarrollo y de su sobrevivencia. El momento del trasplante y etiquetado lo determinó que las plántulas fueran lo suficientemente robustas para soportar el peso de la cinta Dymo y el alambre para atarla al tallo (Cuadro 5). *Erythrina folkersii* fue etiquetada en el mes de mayo, *Hampea nutricia* en junio (ambas con dos meses de edad), *Cecropia obtusifolia* y *Heliocarpus appendiculatus* en el mes de julio (la primera tenía cuatro meses de edad y la segunda tres meses). Cada plántula trasplantada fue medida en altura (desde el nivel del suelo hasta el meristemo apical) con una cinta métrica usando una resolución de milímetros, y el diámetro en la base del tallo se registró con un vernier a 0.1 mm de precisión (Karin 1993). Se intentó realizar las mediciones cada mes, a partir del momento en que se etiquetaron. Las fechas con los registros de la talla en altura y diámetro en la base del tallo se muestran en el Cuadro 5. Durante el mes de agosto no se tomaron estos datos.

#### **V.4.5 Cuidados especiales**

Fue necesario aplicar el insecticida Lorsban 480 EM (Clorpirofos etil fosforotioato, categoría toxicológica III) a las plántulas de *Erythrina folkersii* en el mes de septiembre de

2002 debido al ataque de insectos, lo cual provocó que casi todos los individuos perdieran un gran porcentaje del follaje. La aplicación se repitió aproximadamente cada semana, preferentemente en días sin lluvia, para evitar que fuera lavado del follaje. En total se realizaron tres aplicaciones, después de esto el ataque no persistió, por lo que no fue necesario continuar con este tratamiento. Para evitar la manipulación de las plantas con insecticida, la talla de los individuos de esta especie no fue registrada en el mes de septiembre.

También fue necesario rotar las bolsas con las plántulas dentro del área del vivero para evitar que las raíces se anclaran al suelo, pues el desarrollo de las mismas fue importante sobre todo en el caso de *Erythrina folkersii*. Otro aspecto importante es que los tallos de *Heliocarpus appendiculatus* que se encontraban en las orillas de los grupos de plántulas crecieron mucho más rápido que los que se encontraban hacia el centro de los grupos, por lo que la rotación también debe considerarse para evitar la competencia por luz y que algunos de los individuos queden suprimidos. *Cecropia obtusifolia* y *Hampea nutricia* no requirieron de ningún tipo de cuidado especial.

**Cuadro 5.** Se muestran mes a mes las actividades de siembra (S), trasplante (T), etiquetado (E) y registro de talla (M) para cada una de las cuatro especies cultivadas en vivero.

Especies	mar	abr	may	jun	jul	ago	sep
<i>Cecropia obtusifolia</i>	S	T	T	T	T, E, M		M
<i>Erythrina folkersii</i>	S	T	T, E, M	M	M		
<i>Hampea nutricia</i>		S		T, E, M	M		M
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>		S		T	T, E, M		M

## V.5. OBTENCIÓN DE DATOS Y ANÁLISIS ESTADÍSTICO

### V.5.1 Experimentos de germinación

Los datos mensuales de germinación de cada especie se procesaron para obtener: 1) el porcentaje promedio de germinación mensual (PG), su varianza, desviación y error

estándar, 2) la tasa de germinación (TG, número de días para alcanzar el 70% de germinación), 3) el coeficiente de variación del número de días requeridos para germinar (CVG). En la literatura, la tasa de germinación es un dato muy valioso para considerar los atributos de las especies que se van a producir en vivero, ya que trabajos previos consideran que la obtención de un 40 a un 70% de germinación es un porcentaje exitoso para el manejo de plántulas en vivero (Pakkad *et al.* 2003), en este trabajo consideramos que el 70% es un porcentaje óptimo que permite maximizar los recursos. La tasa de germinación, como aquí se define, tuvo para todas las especies una estrecha relación con el promedio de días requeridos para la germinación ( $r > 0.90$ ,  $n > 6$ ,  $P < 0.001$ ).

Se evaluó si existieron diferencias estadísticamente diferentes entre las especies en el porcentaje de germinación, la tasa de germinación y el coeficiente de variación en función del tiempo de almacenamiento a través de modelos lineales generalizados (GLIM) (Crawley 1993). En la construcción de los modelos se consideró un error normal y una función de unión idéntica (Crawley 1993). Las variables de respuesta (PG, TG y CVG) se normalizaron para cumplir con los requerimientos de un análisis paramétrico (PG y CVG se transformaron con la función angular, arcoseno; Sokal y Rohlf 1995). Los factores que se tomaron como variables independientes fueron: la especie, con tres niveles, y el tiempo de almacenamiento en meses como variable continua. La interacción entre el factor especie y el tiempo se usó para evaluar diferencias entre especies en la tasa de cambio de PG, TG y CVG con el tiempo de almacenamiento.

## **V.5.2 Crecimiento en vivero**

### **V.5.2.1 Relación alométrica entre el crecimiento en altura y diámetro del tallo**

El patrón de crecimiento alométrico en altura (y) y diámetro (x) del tallo de las plántulas en vivero de cada especie se analizó a través de Modelos de Regresión tipo II, los cuales suponen error en la variables x y y (Sokal y Rohlf 1995, Zar 1996). Las variables se transformaron a escala logarítmica y la pendiente de regresión indica el cambio relativo de la altura respecto a un cambio relativo en el diámetro. Se usó una prueba de t-Student para comparar las pendientes alométricas entre especies a lo largo del tiempo.

### V.5.2.2 Tasa de Crecimiento

A fin de evaluar de manera comparativa el rendimiento de las plántulas en vivero, se obtuvieron estimadores de la tasa absoluta (TAC) y relativa de crecimiento (TRC) de la altura y del diámetro del tallo, en diferentes momentos de su desarrollo. Para cada plántula se calculó la TAC como:

$$(X_2 - X_1)/(t_2 - t_1)$$

donde  $X$  es la altura o el diámetro y  $t$  es el tiempo transcurrido en meses.

Para cada plántula se calculó también la TRC (Hunt 1978), usando la siguiente fórmula:

$$TRC = \text{Ln}(\text{crecimiento final}) - \text{Ln}(\text{crecimiento inicial}) / t_2 - t_1$$

Para evaluar diferencias en las tasas de crecimiento absoluto y relativo entre especies se usó una prueba de ANOVA.

## VI RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### VI.1 POTENCIAL DE GERMINACIÓN

#### VI.1.1 Experimento piloto de germinación

En el experimento llevado a cabo en el mes de octubre de 2001, *Acacia cornigera*, *Lycianthes heteroclita* y *Robinsonella mirandae* presentaron nula germinación (Cuadro 6). De estas especies, *Acacia cornigera* y *Lycianthes heteroclita* son especies que se establecen en sitios abiertos y a la orilla de los caminos, por lo que pueden ser consideradas como especies pioneras típicas (pioneras tempranas) (Dirzo *et al.* 1997, Martínez-Garza y González-Montagut 1999), mientras que *Robinsonella mirandae* se establece bajo la sombra, pero requiere de la apertura de claros para llegar al dosel, por lo que se trata de una especie secundaria, o pionera tardía (Sarukhán *et al.* 1985).

En el caso de *Acacia cornigera*, la nula germinación que mostró puede deberse a que la inmersión en agua caliente no es suficiente para escarificar la testa, sin embargo, Li *et al.* (1999) reportan que el colocar las semillas de *Acacia* spp. en agua hirviendo rompe la latencia física en esta especie. Un punto importante es que transcurrieron seis meses entre la colecta de *Acacia cornigera* y la prueba piloto de germinación, además de que sólo se utilizaron 10 semillas para este experimento debido sobre todo al reducido número de individuos en fructificación que se localizaron en el campo, por lo que se hace necesario experimentar con un mayor número de semillas y hacer las siembras lo más rápido posible después de éstas sean colectadas (Baskin y Baskin 1998).

Las semillas de *Robinsonella mirandae* y *Lycianthes heteroclita* también pasaron varios meses almacenadas (seis meses la primera y tres la segunda) y posiblemente las semillas perdieron su viabilidad en este período o es necesario algún tratamiento de escarificación que permita su germinación. No hay información sobre la biología de estas especies, por lo que no está claro qué factores impidieron su germinación. Una herramienta utilizada para determinar si las semillas son ortodoxas o recalcitrantes es la desecación de las mismas, pues si aún después de perder un alto porcentaje de humedad permanecen viables, es posible afirmar que son capaces de incorporarse al banco de semillas del suelo (Farnsworth 2000, Rodríguez *et al.* 2000). Es importante hacer notar que las especies estudiadas en este trabajo no fueron sometidas a este tratamiento (Baskin y Baskin 1998).

*Heliocarpus appendiculatus*, *Myriocarpa longipes* y *Trichospermum mexicanum* mostraron porcentajes de germinación por debajo del 40% (Cuadro 6). Estas tres especies se consideran pioneras tempranas (Martínez-Ramos 1985, Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes 1990, Meave e Ibarra-Manríquez 1997, Bazzaz 1998) y *Myriocarpa longipes* está reportada como ortodoxa (Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes 1990), por lo que no es clara la razón de los bajos porcentajes de germinación obtenidos. Sin embargo *Heliocarpus appendiculatus* se colectó nuevamente entre los meses de abril y mayo de 2002 y después de que las semillas fueron sometidas a un tratamiento de calor (40 °C) durante 4 horas se registró la germinación del 99% de las semillas (ver Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1982). Probablemente estas especies podrían responder a algún tratamiento de escarificación, lo que permitiría incrementar su porcentaje de germinación.

**Cuadro 6.** Porcentaje de germinación para 10 especies pioneras de la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, en cámaras de crecimiento. Esta información corresponde al experimento piloto (ver texto para más detalles). Entre paréntesis se muestra el error estándar. En la columna de semillas se indica el número total de semillas sembradas por especie.

<b>Especies</b>	<b>Semillas</b>	<b>Porcentaje de germinación</b>
<i>Acacia cornigera</i>	10	0
<i>Cecropia obtusifolia</i>	34	85 (± 6.1)
<i>Erythrina folkersii</i>	39	97 (± 2.7)
<i>Eupatorium galeottii</i>	34	71 (± 7.8)
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	32	16 (± 6.5)
<i>Lycianthes heteroclita</i>	20	0
<i>Myriocarpa longipes</i>	33	36 (± 8.4)
<i>Piper hispidum</i>	20	85 (± 8.0)
<i>Robinsonella mirandae</i>	30	0
<i>Trichospermum mexicanum</i>	30	10 (± 5.5)

Las especies que mostraron los porcentajes más altos de germinación en el experimento piloto fueron *Cecropia obtusifolia* (85%), *Erythrina folkersii* (97%), *Eupatorium galeottii* (71%) y *Piper hispidum* (85%). Estos altos índices de germinación responden a lo que esperaríamos, de manera general, para las especies consideradas como pioneras típicas (Guevara y Gómez-Pompa 1972, citado en Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1976, Vázquez-Yanes 1980, Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1992, Field y Vázquez-Yanes 1993, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993, Davidson *et al.* 1998).

Los resultados del segundo experimento de germinación (enero 2002) arrojaron porcentajes elevados para las cuatro especies que se probaron: *Cecropia obtusifolia* (98%), *Erythrina folkersii* (91%), *Eupatorium galeottii* (78%) y *Piper hispidum* (93%). Los resultados para *Heliocarpus appendiculatus* y *Hampea nutricia*, cuyos experimentos de

germinación se realizaron a partir de abril y mayo de 2002 también se muestran en el Cuadro 7.

**Cuadro 7.** Porcentaje de germinación de las especies seleccionadas para la fase de vivero y las pruebas mensuales de germinación. Entre paréntesis se muestra el error estándar.

Especie	Porcentaje de germinación	Fecha de colecta de las semillas
<i>Cecropia obtusifolia</i>	98 ( $\pm$ 1.1)	julio de 2001
<i>Erythrina folkersii</i>	91 ( $\pm$ 2.3)	abril de 2001
<i>Eupatorium galeottii</i>	78 ( $\pm$ 3.4)	abril de 2001
<i>Piper hispidum</i>	93 ( $\pm$ 2.1)	julio de 2001
<i>Hampea nutricia</i>	99 ( $\pm$ 1.1)	abril y mayo de 2002
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	99 ( $\pm$ 1.1)	abril y mayo de 2002

#### VI.1.2 Viabilidad de semillas después de un año de almacenamiento

En la Figura 2 se muestran los resultados de la germinación a lo largo de un año para *Erythrina folkersii*, *Hampea nutricia* y *Heliocarpus appendiculatus*. Trabajos previos con *Cecropia obtusifolia* han demostrado una viabilidad potencial de hasta 5 años en el banco de semillas del suelo (Álvarez-Buylla 1997, Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1990, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993).

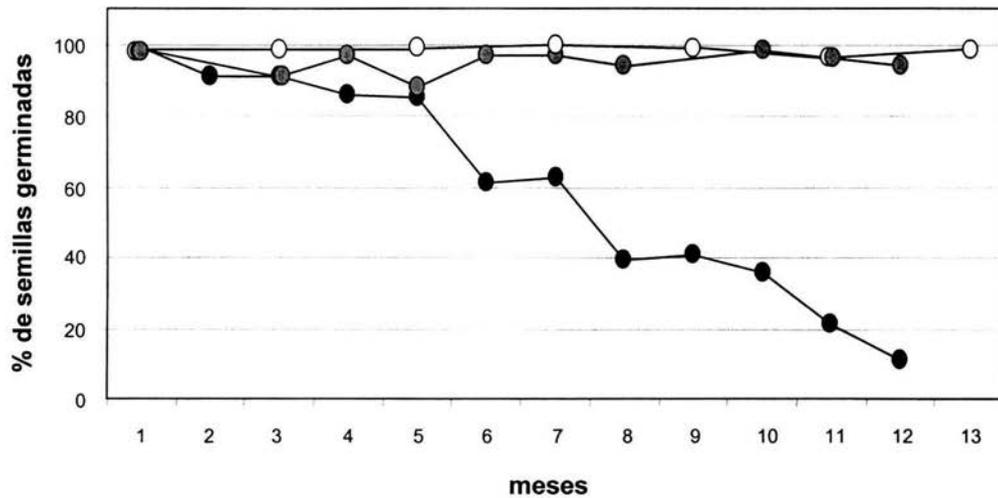
En el caso de *Erythrina folkersii*, trabajos anteriores la han descrito como una especie ortodoxa, lo cual es evidente al observar los altos índices de germinación obtenidos incluso con un año de almacenamiento, el cual se mantuvo por arriba del 97% (Figura 2). En el campo es posible encontrar semillas de esta especie de la temporada reproductiva anterior, ya sea aún adheridas a las vainas abiertas y secas, bien sobre la superficie del suelo o, incluso en algunos casos, enterradas bajo algunos milímetros del mismo, aparentemente en perfectas condiciones, pues no hay rastro alguno de daño por insectos, hongos y/o patógenos (observación personal) (ver Bumatay *et al.* 1993, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993).

La latencia que presenta *Erythrina folkersii* es primaria o física, es decir, la testa es impermeable al agua y la escarificación es necesaria para iniciar el proceso de germinación (Sánchez *et al.* 1993, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993, Baskin y Baskin 1998, Baskin *et al.* 1999, Li *et al.* 1999, Hidayati *et al.* 2001). En el presente trabajo constatamos que la inmersión de las semillas en agua hirviendo por unos cuantos minutos (ver Métodos) facilitaba el corte de la testa con tijeras, lo cual permitió la imbibición y la subsiguiente germinación. Blakesley *et al.* (2002) reportan un período de germinación de semillas de *Erythrina* spp. de 7 días, mientras que Friday (2000) reporta lapsos de germinación para *Erythrina sandwicensis* de 3 a 14 días, algo muy similar a lo encontrado en este estudio.

En el caso de *Hampea nutricia*, es posible observar un decremento gradual en el porcentaje de germinación con el tiempo, pues éste pasó de un 99% en el primer mes, a sólo el 11% un año después (Figura 2). En los Métodos se ha mencionado ya que las semillas se encuentran rodeadas de arilo y es prácticamente imposible eliminar por completo este tejido, lo que facilitó la proliferación de hongos sobre el cuerpo de la semilla y también sobre el agar, algo que no ocurrió fácilmente con las otras especies. Debido a esto, es posible pensar que los hongos tal vez enmascararon un poco el porcentaje real de germinación, pues el desarrollo de las hifas llegó a penetrar por completo a algunas semillas, lo que sin duda afectó la capacidad del embrión para germinar. Posiblemente su inmersión previa en algún fungicida elimine de manera importante este problema. Bonner *et al.* (1994 citado en Gunn 2001) sugieren la inmersión de las semillas en una solución de hipoclorito de sodio (NaOCl) al 10% o de peróxido de hidrógeno (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) al 30% por 20 minutos para reducir este tipo de problemas. Sin embargo, Yuan *et al.* (1990 citados por Gunn 2001) observaron que la contaminación por hongos de hasta un 60% en semillas de *Eucalyptus*, *Acacia* y *Casuarina* no provocó una disminución significativa en su frecuencia de germinación. Es importante hacer notar que a lo largo de los meses, el tiempo requerido por esta especie para alcanzar el 70% de germinación se acortó, tal vez debido a que las semillas pasan por un período de maduración, necesario para antes de que el embrión madure (Vázquez-Yanes y Orozco Segovia 1993).

En el caso particular de *Heliocarpus appendiculatus*, se llevaron a cabo varias pruebas aplicando calor a las semillas una vez colocadas en el agar, a fin de constatar si con esto se podía mejorar el porcentaje de germinación que ocurrió en el primer experimento (octubre de 2001) donde se registró sólo un 16% (Cuadro 6), pues otra especie del mismo género (*Heliocarpus donnell-smithii*) es una especie reportada como termoblástica (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1982) por lo que se pensó que *Heliocarpus appendiculatus* también podría serlo. Después de varios ensayos con diferentes temperaturas logramos altos porcentajes de germinación (incluso del 99%) y este porcentaje bajó muy poco después de un año de almacenamiento (94%), por lo que podemos considerar que *Heliocarpus appendiculatus* se comporta como una especie ortodoxa que posee requerimientos muy específicos para desencadenar el proceso de germinación. En este caso particular, el aumento en la temperatura escarifica la semilla, permite la imbibición y la subsiguiente germinación. Este resultado es el típico que esperaríamos para una especie que germina en claros, pues es en estos sitios donde es posible registrar hasta 15 °C más por encima de la temperatura que se registra en el interior del bosque (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1982, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993) y esta variable ambiental puede ser el factor que dispara el proceso de germinación bajo las condiciones adecuadas.

En general, las tres especies germinaron dentro de un intervalo de pocos días y de forma sincrónica, las semillas de *Erythrina falkersii* germinaron dentro de un lapso de 7 días, *Heliocarpus appendiculatus* en un lapso no mayor de diez días y *Hampa nutricia* fue la especie que mostró períodos de germinación más largos, pues aún al día 29 algunas semillas germinaron. A pesar de esto último, podemos considerar a las tres especies como semillas de germinación rápida y sincrónica (Blakesley *et al.* 2002).



**Figura 2.** Resultados de la germinación a lo largo de un año para *Erythrina folkersii* —○— , *Hampea nutricia* —●— y *Heliocarpus appendiculatus* —●— .

### VI.1.3 Velocidad de germinación

La Figura 3 muestra dos ejemplos contrastantes del porcentaje de germinación acumulada a través del tiempo. En un caso, *Erythrina folkersii* alcanzó el 100% en 4 días y en el otro, *Hampea nutricia* lo alcanzó en 29 días. La velocidad de germinación analizada como el número de días requeridos para alcanzar el 70% de germinación fue significativamente distinta ( $F_{2,25} = 51.3$ ,  $P < 0.001$ ) entre *Hampea nutricia* y las otras dos especies. En promedio, esta última especie mostró una velocidad de germinación hasta cinco veces más lenta que *Erythrina folkersii* y *Heliocarpus appendiculatus* y esta tendencia no varió ( $F_{3,22} = 1.55$ , N.S) con el tiempo de almacenamiento (Figura 4).

Aunque las semillas de las tres especies germinan de manera rápida en respuesta a los estímulos ambientales (condiciones óptimas de luz y temperatura), como se ha notado en otras especies pioneras (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993), es claro que las semillas de *Hampea nutricia* poseen atributos distintos. Parecería que estas semillas se encuentran en un punto intermedio entre las típicas ortodoxas y las recalcitrantes. Por un lado, pueden germinar después de haber permanecido almacenadas en condiciones secas por varios meses, pero esta capacidad disminuye notablemente con el tiempo, lo cual puede deberse al desarrollo de latencia secundaria o bien a pérdida de la viabilidad (Baskin y Baskin 1998). Por otro lado, su respuesta a los estímulos de germinación puede parecer relativamente lenta, en comparación con semillas de otras especies ortodoxas, y también es interesante que aún cuando las semillas de esta especie y de *Erythrina folkersii* tienen un tamaño similar, muestran fuertes diferencias en su comportamiento germinativo. Con la información con la que se cuenta hasta el momento, no es posible explicar las diferencias en el comportamiento de ambas especies.

### VI.1.4 Sincronía en la germinación

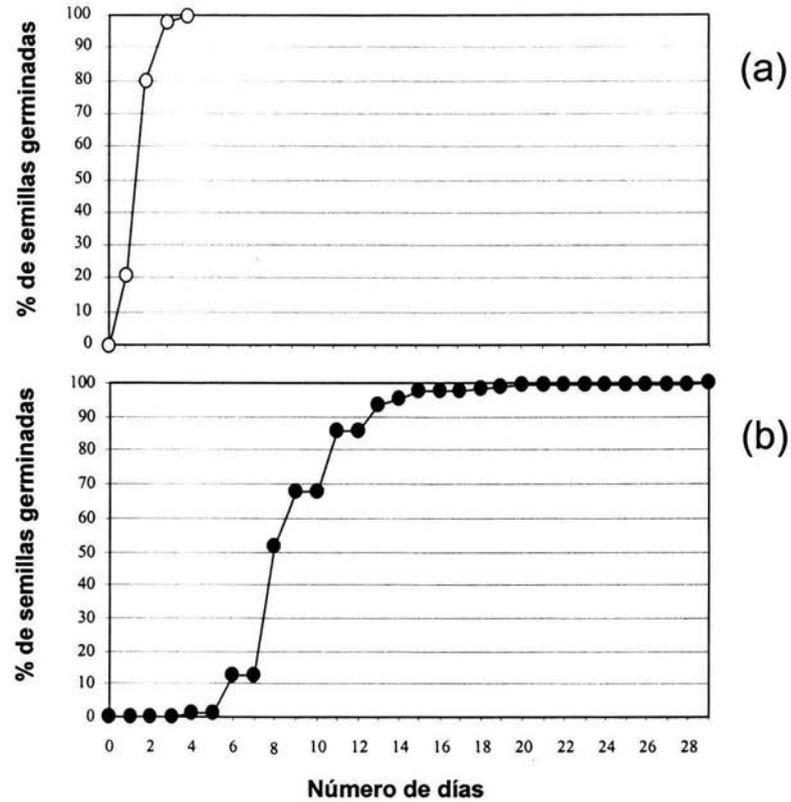
La Figura 5 muestra tres ejemplos de la distribución de semillas germinadas a intervalos distintos de tiempo para cada especie de estudio. El intervalo de días en los que ocurre la germinación para *Erythrina folkersii* varió de uno a siete días y para *Heliocarpus*

*appendiculatus* varió de uno a diez, mientras que para *Hampea nutricia* varió de 4 a 29 días. En *Erythrina folkersii* ocurrieron eventos sincrónicos de germinación de entre 50 y 60% en un solo día, en *Heliocarpus appendiculatus* fueron de 20 a 60% y en *Hampea nutricia* de 20 a 65% (Figura 5). Tomando el coeficiente de variación del promedio de días requeridos para germinar como un índice de sincronía en la germinación, se encontró que para *Erythrina folkersii* la sincronía se reduce a medida que aumenta el tiempo de almacenamiento, para *Heliocarpus appendiculatus* se mantiene y para *Hampea nutricia* aumenta a través del tiempo (Figura 6). Al inicio del experimento, pocos días después de la colecta de las semillas, *Erythrina folkersii* y *Hampea nutricia* tuvieron un nivel similar de sincronía en la germinación, siendo *Heliocarpus appendiculatus* la especie que tuvo la menor sincronía. Este comportamiento se modificó a lo largo del tiempo, de modo que 12 meses después de permanecer almacenadas, las semillas de *Erythrina folkersii* fueron cuatro veces menos sincrónicas que las semillas de *Hampea nutricia*, las cuales mostraron la mayor sincronía en la germinación si se considera el período anual (Figura 6).

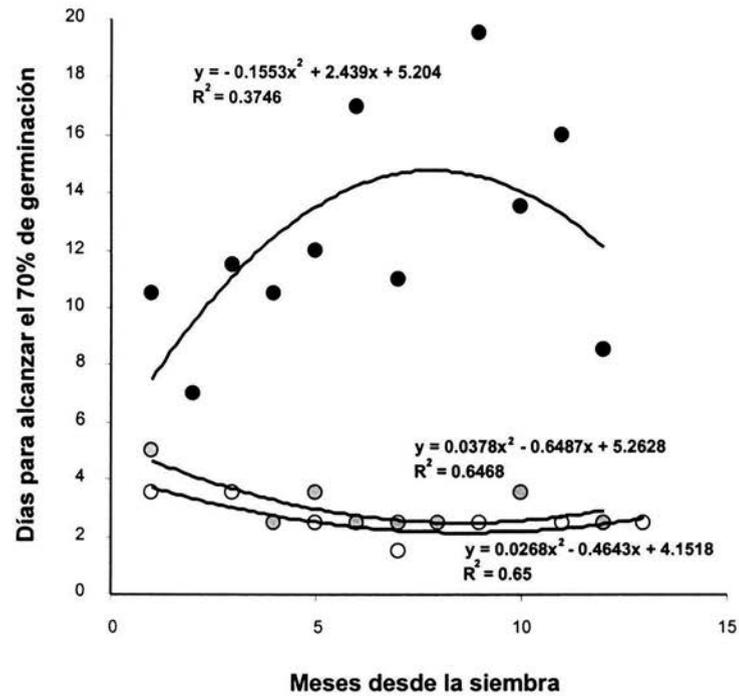
## VI.2. CRECIMIENTO DE PLÁNTULAS EN CONDICIONES DE VIVERO

### VI.2.1. Crecimiento absoluto en altura y diámetro

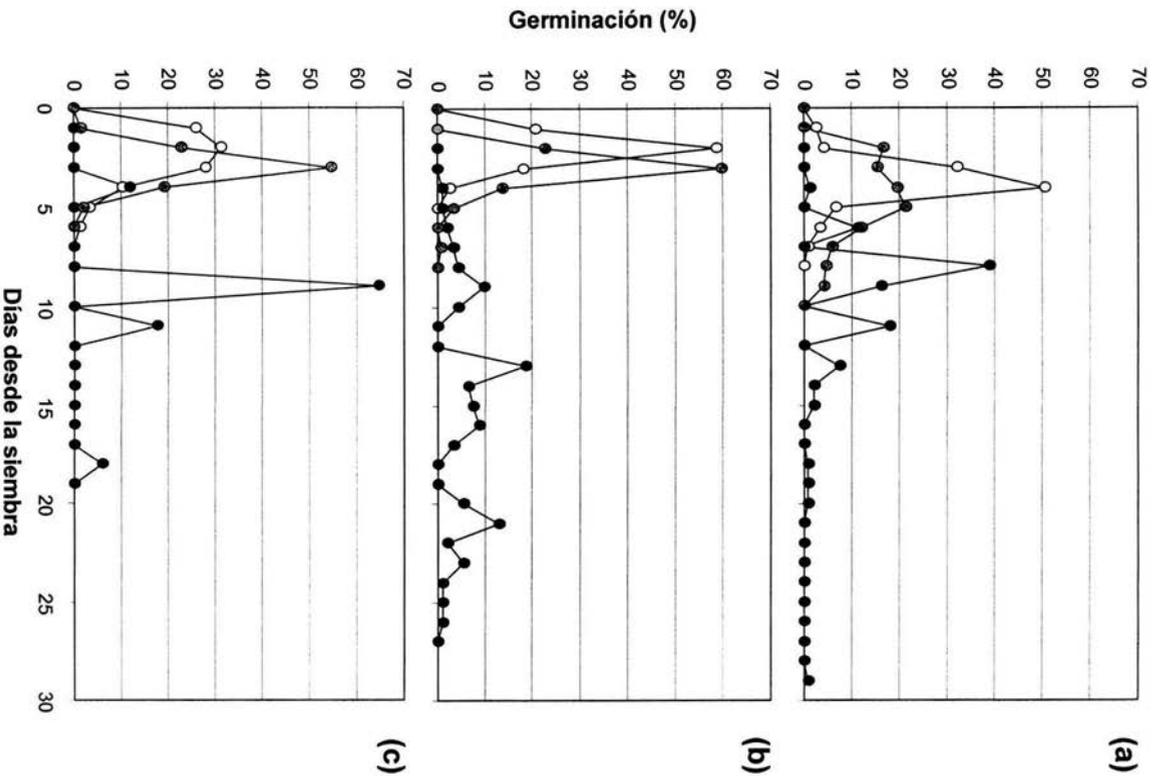
*Cecropia obtusifolia* permaneció varios meses con un tamaño reducido (< 10 cm de altura), por esa razón las plántulas fueron marcadas y medidas hasta el mes de julio (la siembra ocurrió en marzo), es decir, con cuatro meses de edad ( $\pm 1$  error estándar) (13.5 cm,  $\pm 0.55$ ). A partir de ese momento, el incremento en altura y diámetro en la base del tallo fue mayor. De julio a septiembre, la altura de las plántulas aumentó 2.7 veces (Figura 7) y el diámetro en la base del tallo aumentó 1.7 veces (Figura 7b). Por el contrario, *Erythrina folkersii* se desarrolló a una tasa mayor, pues a los dos meses de edad la altura promedio de los individuos fue de 8.64 cm ( $\pm 0.2$ ) y el del diámetro a la base del tallo de 6.1 mm ( $\pm 0.08$ ) y dos meses después la altura se cuadruplicó y el diámetro a la base del tallo se duplicó. De las especies estudiadas, *Erythrina folkersii* fue la que generó plántulas más robustas y con un follaje más denso casi desde el principio de su desarrollo. Sin embargo, como ya se mencionó más arriba, fue la especie que estuvo más sujeta al ataque de herbívoros, desde insectos hasta pequeños mamíferos.



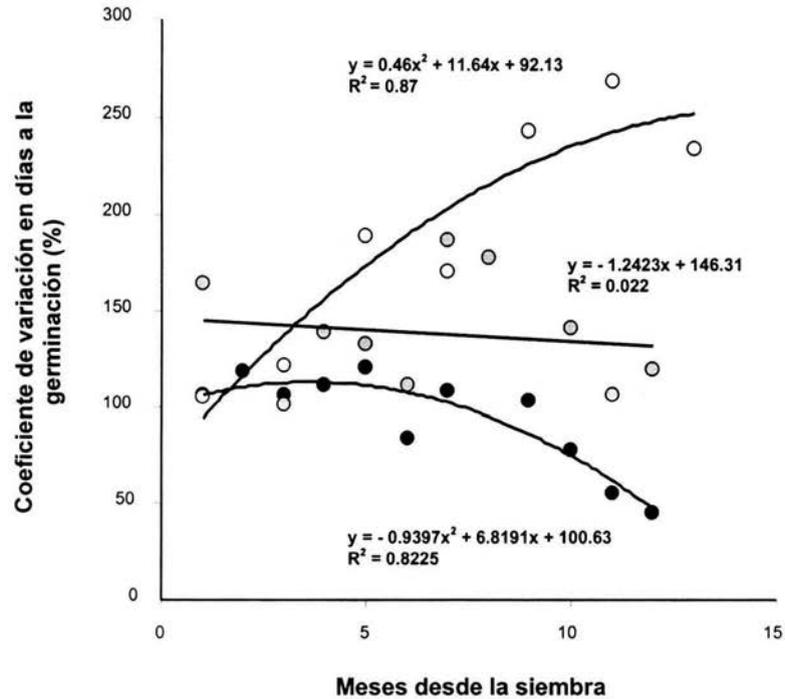
**Figura 3.** Ejemplos contrastantes del porcentaje de semillas germinadas: (a) *Erythrina folkersii* (tiempo menor) en el mes 7 del experimento, (b) *Hampea nutricia* (tiempo mayor) en el mes 1 del experimento.



**Figura 4.** Días para alcanzar el 70% de germinación en cada mes del experimento a lo largo de un año. *Erythrina folkersii* (○), *Hampea nutricia* (●) y *Helicarpus appendiculatus* (◊).



**Figura 5.** Porcentaje de semillas germinadas por día durante el periodo total de germinación de tres especies de los Tuxtlas, Ver.: (a) al inicio del año, (b) a mitad del año, (c) al final del año. *Erythrina folkersii* (○), *Hampea nutricia* (●) y *Helicocarpus appendiculatus* (○).



**Figura 6.** Coeficiente de variación en días a la germinación, expresado como porcentaje para cada mes del experimento a lo largo de un año. *Erythrina folkersii* (○), *Hampea nutricia* (●) y *Heliocarpus appendiculatus* (○).

*Hampea nutricia* fue sembrada un mes después que las dos especies anteriores. El primer registro de su crecimiento se llevó a cabo en junio (a los dos meses de edad) la altura promedio de los individuos fue de 12.44 cm ( $\pm 0.14$ ) y 2.75 mm (0.03) en el diámetro a la base del tallo. Después de tres meses, las plántulas casi triplicaron su altura y ganaron un diámetro 2.5 veces mayor al inicial (Figuras 7 y 7b). Esta especie mostró la presencia de agallas en el follaje, pero aparentemente el daño no fue importante, pues no se registraron eventos de mortalidad debido a esto.

Los registros de crecimiento para *Heliocarpus appendiculatus* se llevaron a cabo sólo en dos ocasiones, la primera fue en julio (a los tres meses de edad) ( $\pm 1$  error estándar), y en ese momento la altura promedio de las plántulas fue de 13.14 cm ( $\pm 0.38$ ) y en el mes de septiembre (a los cinco meses de edad) la altura llegó a 63.01 cm ( $\pm 1.43$ ). El incremento en el diámetro en la base del tallo fue de 2.07 mm ( $\pm 0.07$ ) y de 6.59 mm ( $\pm 0.16$ ), en el segundo registro. Durante el último censo, esta especie demostró haber alcanzado la mayor altura de las cuatro especies estudiadas (Figuras 7 y 7b).

En un trabajo realizado con especies pioneras de selvas húmedas en condiciones de campo, Davidson *et al.* (1988) encontraron que la altura de las plántulas tuvo un incremento de 40 a 70 cm en el lapso de un año, mientras que el diámetro del tallo aumentó de 5 a 20 mm en el mismo periodo. En ese mismo trabajo, *Erythrina poeppigiana* y *Heliocarpus americanus* presentaron buenas tasas de crecimiento, un bajo coeficiente de variación y una alta sobrevivencia. Pakkard *et al.* (2003) encontraron que las plántulas de las especies que ellos manejaron registraron un crecimiento de 40-60 cm de altura en un período de seis meses. Los resultados de ambos trabajos son similares a los obtenidos en este estudio, sin embargo, es necesario verificar las tasas de crecimiento de las especies aquí estudiadas una vez que sean introducidas al campo a fin de establecer comparaciones válidas.

### **VI.2.2. Tasa relativa de crecimiento**

Considerando la TRC en altura del tallo, *Heliocarpus appendiculatus* fue la especie con un crecimiento promedio ( $\pm 1$  error estándar) mayor ( $0.772 \pm 0.013$  cm/cm/mes), le siguió *Erythrina folkersii* ( $0.713 \pm 0.011$ ), después *Cecropia obtusifolia* ( $0.519 \pm 0.019$ ), y

finalmente, *Hampea nutricia* con el crecimiento promedio menor en altura del tallo ( $0.315 \pm 0.006$ ) (Figura 8). La variación relativa de la TRC (indicada por el coeficiente de variación) entre individuos fue máxima en *Cecropia obtusifolia* y mínima en *Erythrina folkersii* (Figura 8).

En relación a la TRC en el diámetro del tallo, la especie con mayor crecimiento fue *Heliocarpus appendiculatus* ( $0.577 \pm 0.011$ ) mientras que *Cecropia obtusifolia* y *Hampea nutricia* fueron las especie de menor crecimiento ( $0.263 \pm 0.01$  y  $0.229 \pm 0.005$ , respectivamente) (Figura 8). Como se mencionó anteriormente, *Cecropia obtusifolia* tuvo un tiempo de retardo de tres a cuatro meses antes de iniciar un crecimiento importante del tallo. En promedio, durante este lapso no rebasó los 10 cm de altura pero, posteriormente, alcanzó un tamaño grande en poco tiempo y la generación de nuevas hojas se aceleró.

En general, la TRC de las plántulas no se relaciona con el tamaño de las especies una vez que alcanzan tallas adultas. Por ejemplo, *Heliocarpus appendiculatus*, que alcanza el dosel superior de la selva (aprox. 35 m de altura) exhibió una TRC semejante a la de *Erythrina folkersii*, la cual no rebasa usualmente los 15 m de altura. Sin embargo, *Hampea nutricia*, la especie con menor TRC en altura y diámetro del tallo de las cuatro especies estudiadas, es la de menor altura al alcanzar la etapa madura de su desarrollo (< 15 m).

### VI.2.3. Relaciones alométricas

En el análisis alométrico se puede apreciar que *Cecropia obtusifolia* tiene a los cuatro meses de vida un aumento relativamente mayor en altura que en la base del tallo ( $\text{Altura} = 3.9\text{Diámetro}^{1.014}$ ,  $R^2 = 0.55$ ,  $P < 0.001$ ). Dos meses después, al alcanzar seis meses de edad, esta relación se invierte ( $\text{Altura} = 11.50\text{Diámetro}^{0.65}$ ,  $R^2 = 0.31$ ,  $P < 0.001$ , Figura 9). En el caso de *Erythrina folkersii* se observó un aumento relativo notablemente mayor en altura que en el diámetro en la base del tallo a los dos meses de edad ( $\text{Altura} = 0.77\text{Diámetro}^{1.33}$ ,  $R^2 = 0.61$ ,  $P < 0.001$ ), y esta tendencia se repite a los cuatro meses de

edad ( $\text{Altura} = 2.63\text{Diámetro}^{1.05}$ ,  $R^2 = 0.49$ ,  $P < 0.001$ ), aunque este comportamiento es acompasado (Figura 10).

De forma contraria al caso anterior, *Hampea nutricia* mostró claramente un cambio alométrico importante. A los dos meses la altura tiene un aumento relativamente menor que la del tallo ( $\text{Altura} = 5.45\text{Diámetro}^{0.81}$ ,  $R^2 = 0.51$ ,  $P < 0.001$ ) y esta tendencia se invierte tres meses después (mes de septiembre) ( $\text{Altura} = 4.92\text{Diámetro}^{1.09}$ ,  $R^2 = 0.82$ ,  $P < 0.001$ , Figura 11). Este comportamiento también se observó en *Heliocarpus appendiculatus*, pasando de tener a los 3 meses de edad un aumento relativamente mayor en el diámetro del tallo con relación a la altura ( $\text{Altura} = 6.77\text{Diámetro}^{0.90}$ ,  $R^2 = 0.75$ ,  $P < 0.001$ ) a un comportamiento contrario dos meses después ( $\text{Altura} = 8.84\text{Diámetro}^{1.03}$ ,  $R^2 = 0.82$ ,  $P < 0.001$ , Figura 12).

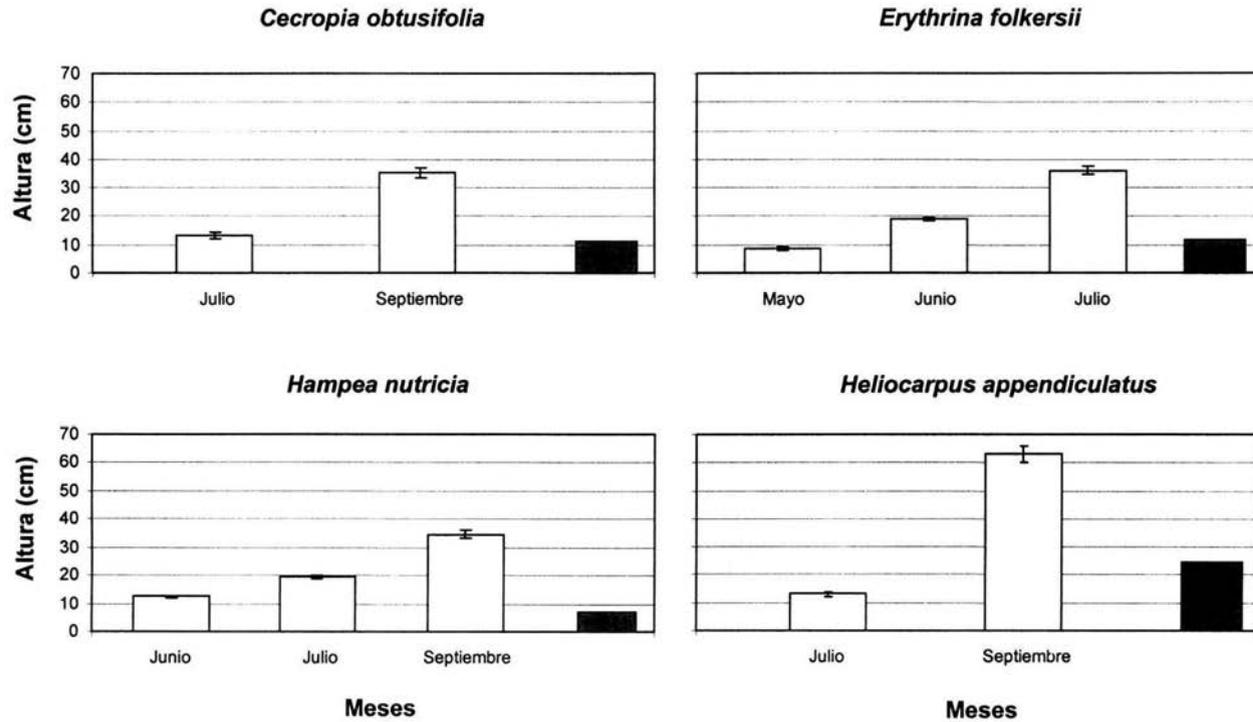
La Figura 13 muestra las relaciones alométricas ajustadas a un modelo log-log, al inicio y final de las mediciones de altura y diámetro para cada una de las especies de estudio. De esta figura se pueden destacar los siguientes aspectos. Primero, tanto al inicio como al final del periodo de crecimiento en el vivero, las plántulas de *Heliocarpus appendiculatus* tuvieron la mayor altura tomando como base de comparación un mismo diámetro. Segundo, *Erythrina folkersii* fue la especie con plántulas más pequeñas en cualquier momento del periodo de crecimiento observado. Tercero, en la etapa inicial de crecimiento, *Hampea nutricia* tiene una relación alométrica diferente al resto de las especies, aumentando relativamente más en diámetro que en altura (ilustrado por la menor pendiente de la relación alométrica de esta especie). Cuarto, esta tendencia se presenta al final del periodo de crecimiento pero ahora para el caso de *Cecropia obtusifolia*. Quinto, *Hampea nutricia* y *Cecropia obtusifolia* cambiaron sus relaciones alométricas a lo largo del desarrollo de las plántulas, aunque estos cambios fueron en sentidos contrarios, mientras que *Erythrina folkersii* y *Heliocarpus appendiculatus* mantuvieron sus relaciones alométricas durante su desarrollo en el vivero (Figura 13).

Niklas (1994) discute que las plantas no leñosas tienen un coeficiente alométrico (el exponente de la relación potencial entre altura y diámetro,  $b = 1.29$ ) mayor que 1.0 mientras que el de los árboles es notablemente menor que 1 ( $b = 0.54$ ). En este esquema general, las plántulas de *Erythrina folkersii* y *Cecropia obtusifolia* inician su

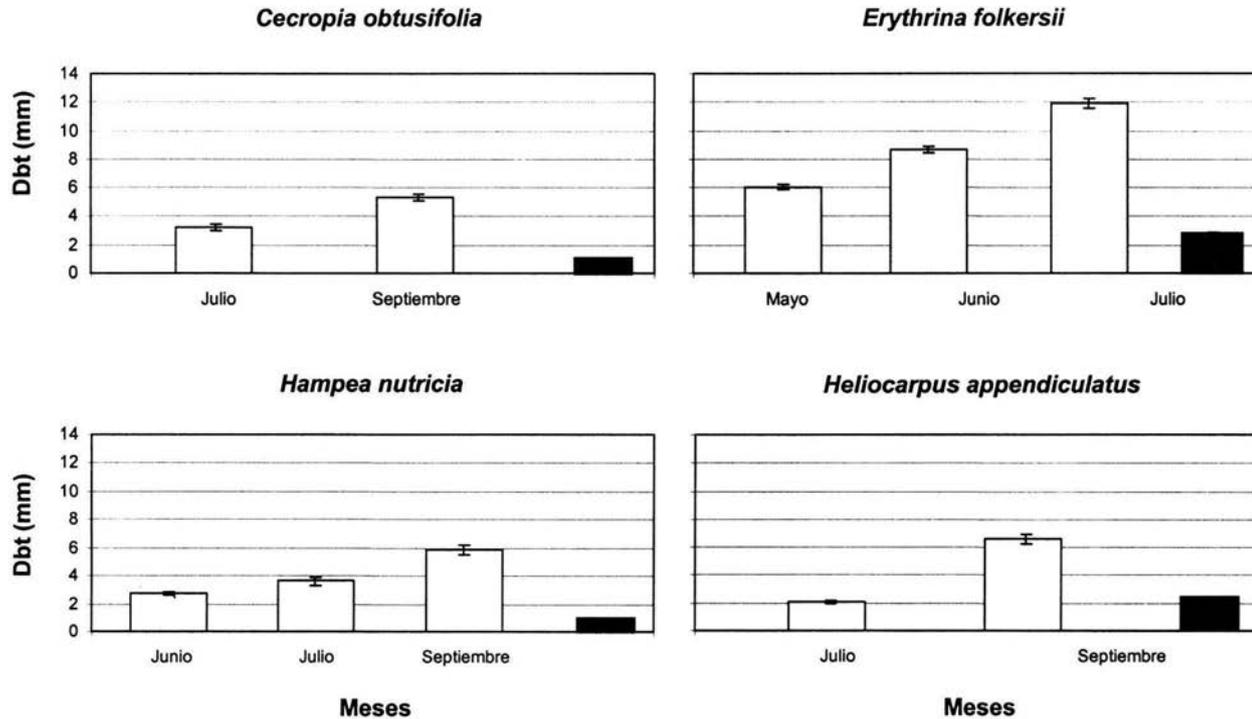
crecimiento con comportamiento alométrico parecido al de las plantas no leñosas. Como podría esperarse, sin embargo, a medida que se desarrollan estas plántulas cambian su comportamiento alométrico hacia uno parecido al de las plantas leñosas. Para *Cecropia obtusifolia* el engrosamiento del tallo permite la colonización por parte de sus hormigas mutualistas del genero *Azteca* (Frías-López 1996) y esto puede influir en el cambio alométrico.

*Erythrina folkersii* posee hojas trifoliadas con folíolos de gran tamaño, por lo que es importante el desarrollo de un tallo robusto para soportar al área foliar y ramas que conforman la copa. Curiosamente, en *Heliocarpus appendiculatus* y *Hampea nutricia* se observó la tendencia contraria, es decir, el comportamiento alométrico de las plántulas de mayor edad se parece más al de las plantas no leñosa que al de las leñosas. Se requeriría de estudios sobre los atributos de mecánica y arquitectura de estas plantas para explicar este comportamiento interesante. Por ejemplo, los límites de crecimiento en altura que están determinados por la resistencia física del tallo pueden relajarse si las partes aéreas de estas plantas tienen baja densidad de madera (alto contenido de agua) y hojas de bajo peso específico. Esta estrategia, favorecería el crecimiento rápido en altura en poco tiempo, atributo fundamental en la biología de árboles heliófilos como estos (Tinoco-Ojanguren y Pearcy 1995).

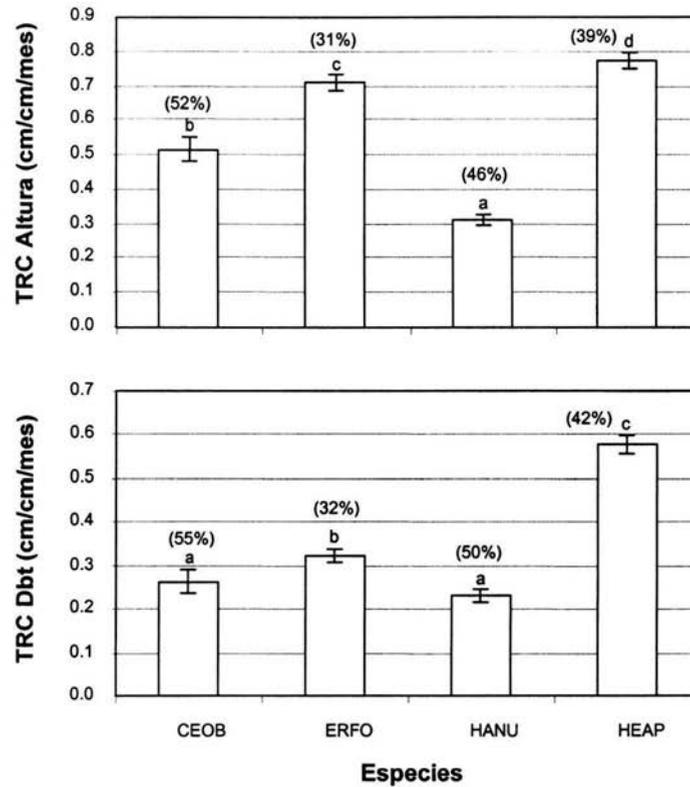
En general, las especies con menor altura y diámetros comparativamente mayores cuando alcanzan la edad adulta son *Erythrina folkersii* y *Hampea nutricia*, mientras que *Cecropia obtusifolia* y *Heliocarpus appendiculatus* alcanzan tallas importantes con troncos comparativamente delgados (Ibarra-Manríquez 1985, Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992, Tinoco-Ojanguren y Pearcy 1995, Pennington y Sarukhán 1998).



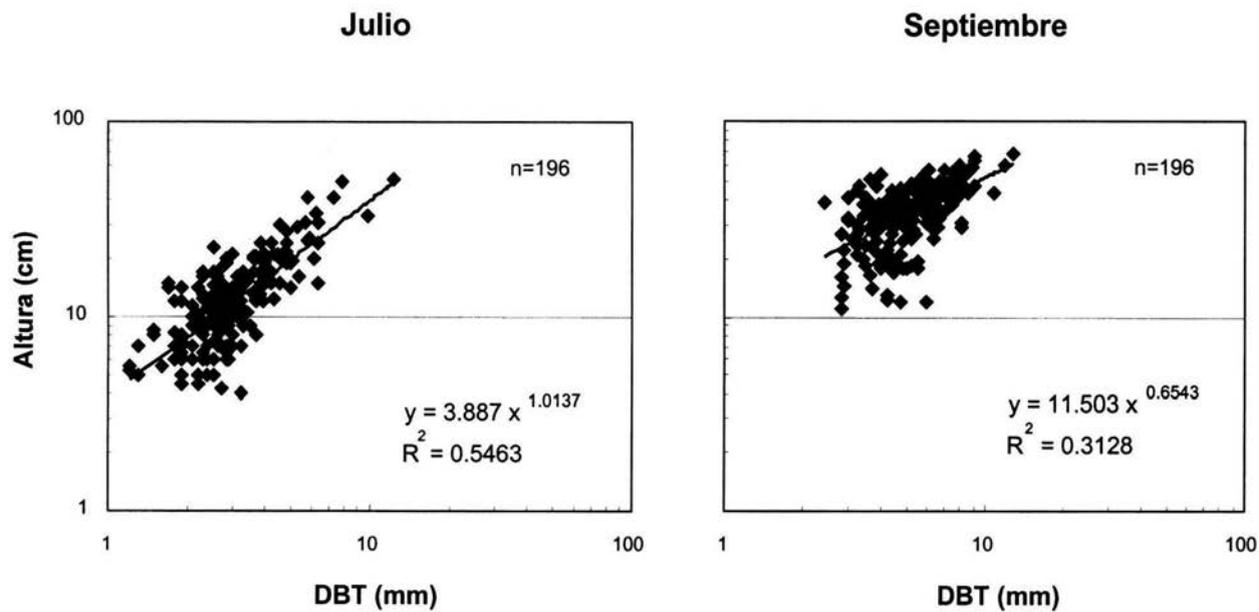
**Figura 7.** Crecimiento de la altura del tallo en cada mes de registro de las cuatro especies cultivadas en vivero. Las barras muestran el error estándar. Las columnas en gris muestran el crecimiento absoluto durante el período de desarrollo.



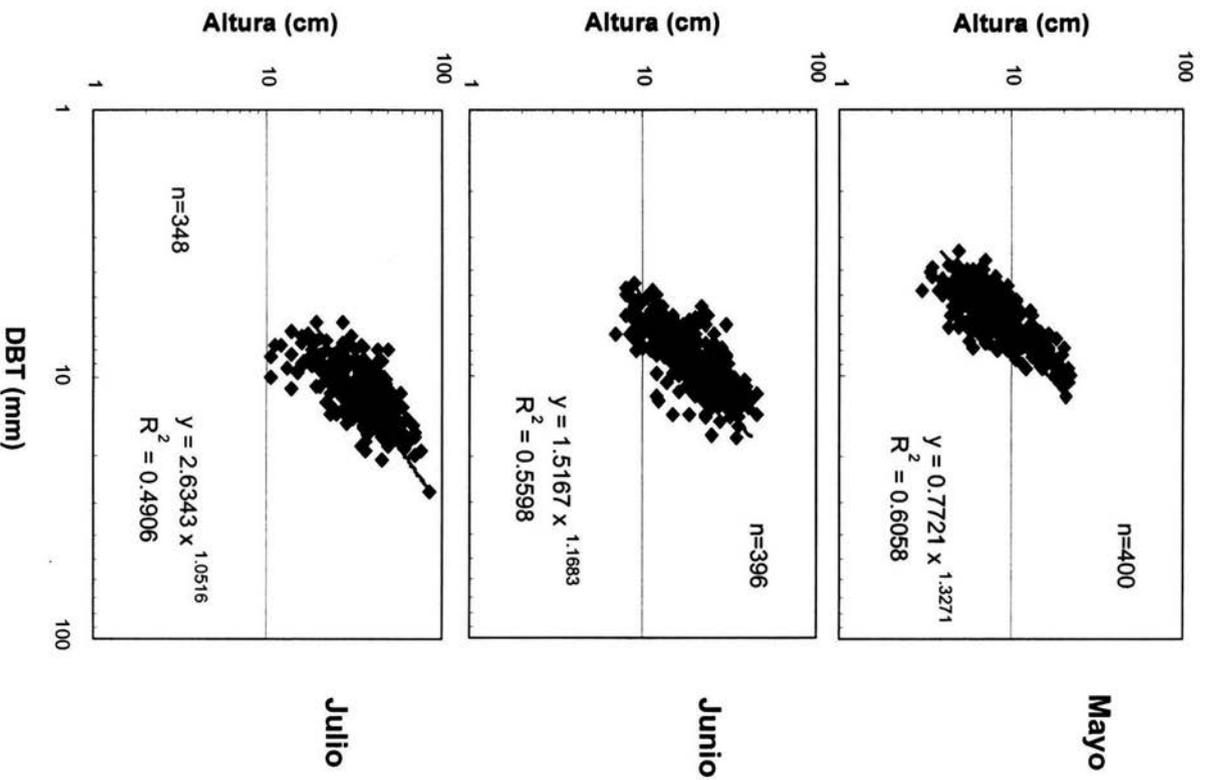
**Figura 7b.** Crecimiento del diámetro en la base del tallo de las cuatro especies cultivadas en vivero. Las barras muestran el error estándar. Las columnas en gris muestran el crecimiento absoluto durante el período de desarrollo.



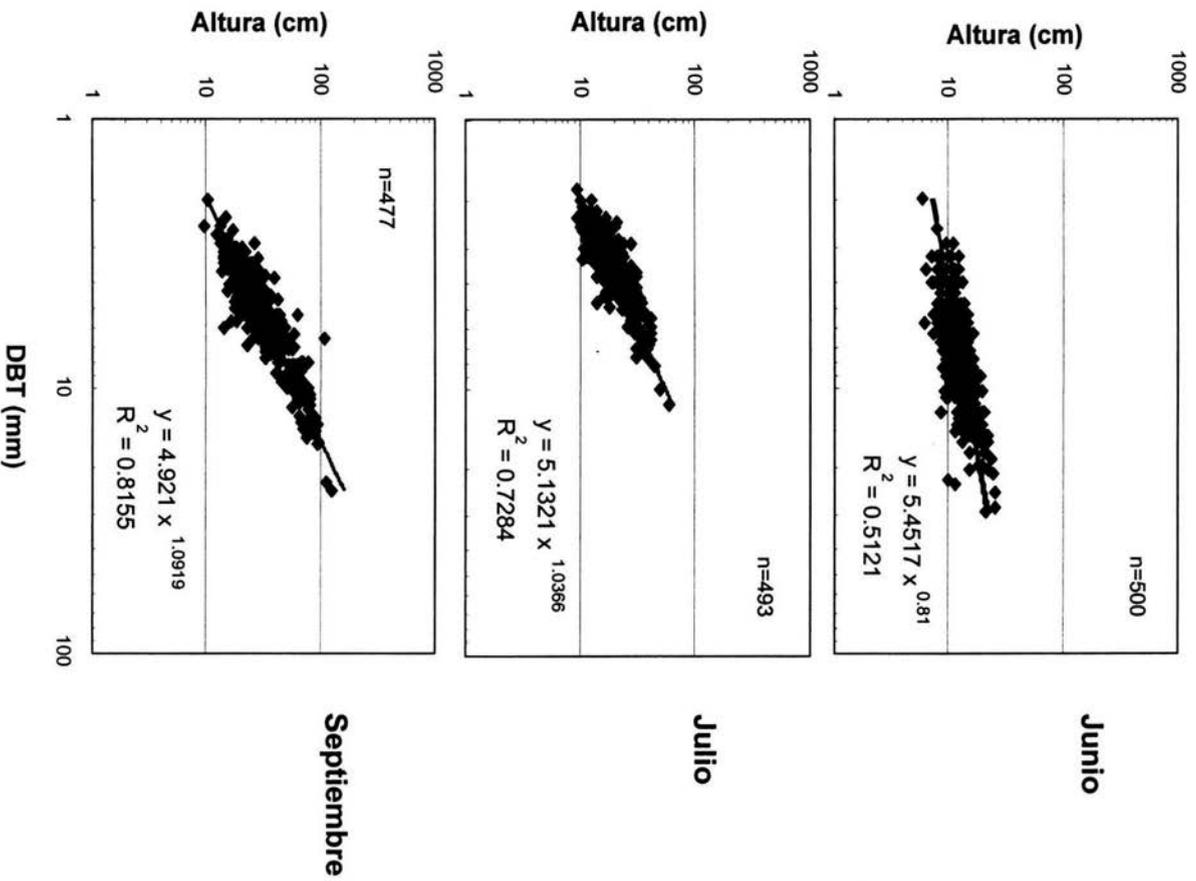
**Figura 8.** Tasa relativa de crecimiento (TRC) para las cuatro especies cultivadas en vivero. CEOB: *Cecropia obtusifolia*, ERFO: *Erythrina folkersii*, HANU: *Hampea nutricia*, HEAP: *Heliocarpus appendiculatus*. Las barras muestran el error estándar y las letras las diferencias estadísticas entre especies, los números entre paréntesis muestran el coeficiente de variación.



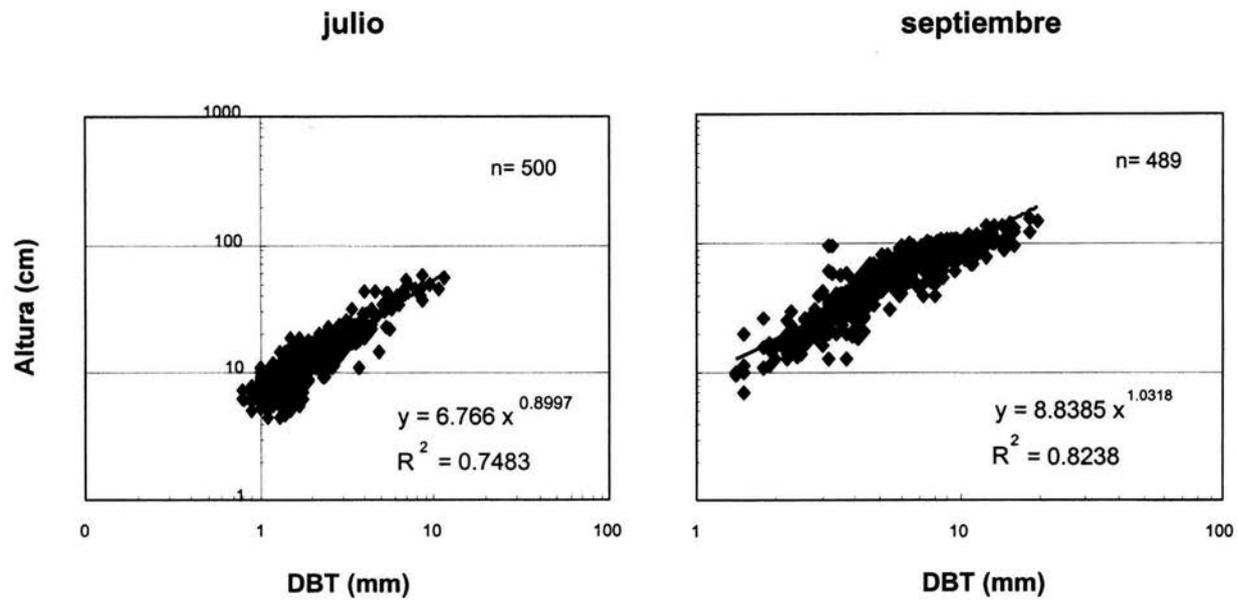
**Figura 9.** Crecimiento alométrico entre la altura del tallo y el diámetro en la base del tallo para *Cecropia obtusifolia* en los meses de julio (cuatro meses de edad) y en septiembre (seis meses de edad).



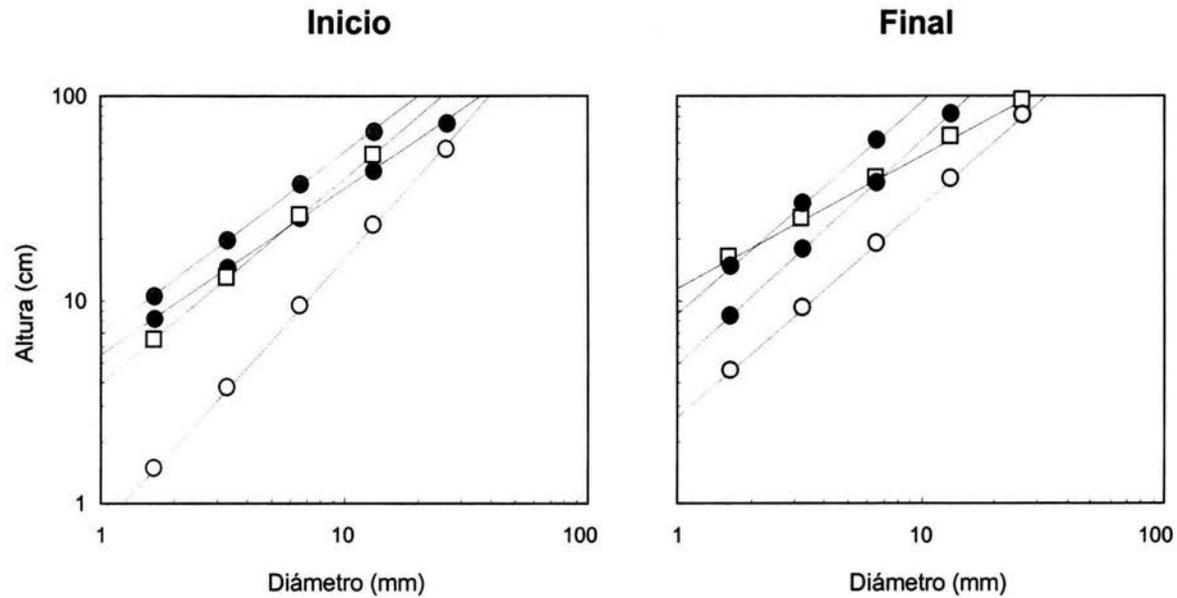
**Figura 10.** Crecimiento alométrico entre la altura y el diámetro en la base del tallo para *Erythrina folkersii* en los meses de mayo (dos meses de edad), junio (3 meses de edad) y en julio (cuatro meses de edad).



**Figura 11.** Relación alométrica entre la altura del tallo y el diámetro en la base del tallo (DBT) para *Hamepea nutricia*, en junio (dos meses de edad), julio (tres meses de edad) y septiembre (5 meses de edad).



**Figura 12.** Crecimiento alométrico entre la altura y el diámetro en la base del tallo para *Heliocarpus appendiculatus* en los meses de julio (tres meses de edad) y en septiembre (cinco meses de edad).



**Figura 13.** Relación entre el crecimiento en la altura y el diámetro en la base del tallo para las cuatro especies cultivadas en vivero. *Cecropia obtusifolia* —□—, *Erythrina folkersii* —○—, *Hampea nutricia* —●— y *Heliocarpus appendiculatus* —●—.

### VI.3. Supervivencia y manejo en el vivero

Un aspecto de gran importancia que se debe considerar al producir plántulas en vivero es la sincronía en la germinación de las especies de interés, pues esto permite optimizar el tiempo y los recursos en la producción de un volumen importante de plántulas (Rawat y Singh 2000, Blakesley *et al.* 2002, Humara *et al.* 2002, Pakkad *et al.* 2003). Blakesley *et al.* (2002) sugieren que la germinación puede considerarse sincrónica si las plántulas emergen dentro de un lapso menor a los 21 días, mientras que se considera asincrónica si las plántulas tardan más de 84 días en emerger. En el presente estudio, las cuatro especies germinaron en un lapso no mayor a 30 días, por lo que podemos considerarlas como plántulas con germinación sincrónica.

Además de la sincronía, el porcentaje de supervivencia de las plántulas en vivero es otro indicador de la calidad de las especies para ser utilizadas. Varios trabajos reportan que porcentajes por arriba del 60 ó 70% de supervivencia se consideran buenos (Blakesley *et al.* 2002), en el presente trabajo no seguimos la supervivencia desde el momento de la siembra de las semillas, pero una vez que las plántulas fueron trasplantadas y etiquetadas, este atributo también se consideró. *Cecropia obtusifolia* mostró gran resistencia al manejo en vivero, pues una vez que se trasplantó y se marcó (lapso de dos meses), la supervivencia fue del 100% (n= 196), y consideramos que conforme fuera aumentando la edad de las plántulas su probabilidad de sobrevivir también iría en aumento. La menor tasa de supervivencia la mostró *Erythrina folkersii*, con un 68% (n=400), debido al ataque de una gran variedad de herbívoros, desde insectos hasta mamíferos.

A pesar de que *Hampea nutricia* aparentemente tuvo un crecimiento menor en el vivero y su viabilidad se redujo en un 90% en condiciones de almacenamiento en el lapso de un año, demostró ser bastante tolerante al manejo en vivero, con una supervivencia del 96% (n=500). Otro elemento importante es que a diferencia de *Heliocarpus appendiculatus* y *Erythrina folkersii*, toleró mucho mejor la falta de agua, pues no mostraba signos de marchitamiento tan rápido a diferencia de las otras dos especies mencionadas. El desarrollo inicial de *Heliocarpus appendiculatus* fue lento y durante varias semanas permaneció como una plántula muy débil y delicada, sin embargo, su

sobrevivencia también fue muy alta (98%, n=500) y no sufrió ataques por herbívoros y/o patógenos, a pesar de que Núñez-Farfán y Dirzo (1988) reportan daños por herbivoría de hasta un 80% en juveniles y del 30% en adultos de esta especie en el campo (Núñez-Farfán 1985).

La altura de las plántulas suele ser el atributo que determina en qué momento los arbolitos están listos para ser trasplantados al campo, con la particularidad de que las características del sitio de introducción deben ser ampliamente consideradas, pues en el caso de que el sitio cuente ya con algunos elementos arbóreos o arbustivos será mejor esperar a que el tallo tenga un mayor tamaño a fin de que los individuos sean capaces de competir por luz y no se vean inhibidos por sus vecinos (Cervantes *et al.* 1998). d'Oliveira (2000) reporta que la altura de las plántulas en su estudio tenían una altura promedio de más de 30 cm de altura en el momento de ser trasplantadas y Mexal *et al.* (2002) encontraron que las plántulas de mayor tamaño en comparación con sus coespecíficos menos desarrollados tuvieron mayores probabilidades de sobrevivir una vez que fueron trasplantadas. Sin embargo, Rawat y Singh (2000) no encontraron correlación entre el crecimiento en altura y la permanencia de las plántulas en el campo, y lo que aparentemente sí tuvo correlación positiva fue la biomasa de las plántulas. En el presente trabajo, consideramos que *Cecropia obtusifolia* y *Hampea nutricia* pueden ser introducidas al campo cuando tienen entre cinco y seis meses de edad, es decir, cuando han alcanzado una altura de entre 30 y 40 cm, mientras que *Erythrina folkersii* y *Heliocarpus appendiculatus* pueden ser introducidas al campo más jóvenes, es decir cuando tienen entre cuatro y cinco meses, que es cuando han alcanzado la misma talla que las especies anteriores, y de esta manera, corren menos riesgos de sufrir daños en el sistema radical y de desarrollar tallos alargados y endebles.

Sin embargo, es necesario llevar a cabo pruebas de introducción en el campo que no permitan generar recomendaciones basadas en resultados experimentales (Cervantes *et al.* 1998). Otro aspecto de gran importancia es la rotación de las plántulas para evitar que se hagan sombra unas a otras, pues una vez que algunas de ellas se ven favorecidas por luz, el tallo se alarga rápidamente y esto puede inhibir a los coespecíficos que crezcan cerca de ella (Mexal *et al.* 2002). En este sentido, es necesario evaluar los costos que implican el hacer el trasplante y rotar las plántulas, pues en el caso de una

producción elevada de plántulas, estos dos factores pueden incrementar notablemente los costos de operación del vivero.

## VII CONCLUSIONES

- Con respecto a las pruebas de germinación en condiciones controladas, *Erythrina folkersii* y *Heliocarpus appendiculatus* demostraron poseer semillas ortodoxas, que toleran bien las condiciones rústicas bajo las que se encontraron almacenadas,
- Las semillas de *Hampea nutricia* pueden permanecer viables durante varios meses, pero en el lapso de un año su viabilidad se ve reducida a casi el 10%,
- Las semillas de *Heliocarpus appendiculatus* son termoblásticas, dado que requieren el estímulo de altas temperaturas para germinar,
- El crecimiento alométrico de las plántulas en el vivero mostró dos tendencias marcadas: *Cecropia obtusifolia* y *Erythrina folkersii* manifestaron un crecimiento mayor en altura con relación al diámetro en la base del tallo en los primeros meses de su desarrollo, mientras que *Hampea nutricia* y *Heliocarpus appendiculatus* mostraron un desarrollo mayor en el diámetro del tallo,
- Las cuatro especies mostraron altas tasas de germinación, sobrevivencia y crecimiento en la fase de vivero,
- Es necesario proteger a las plántulas de *Erythrina folkersii* contra el ataque de herbívoros, con exclusiones y/o algún tipo de plaguicida,
- *Cecropia obtusifolia*, *Erythrina folkersii*, *Hampea nutricia* y *Heliocarpus appendiculatus* se perfilan como una buena opción para ser cultivadas en vivero y usadas en programas de recuperación de áreas degradadas en bosques tropicales lluviosos.

## REFERENCIAS

- Adjers, G., S. Hadengganan, J. Kuusipalo, A. Otsamo & L. Vesa. 1998. Production of planting stock from wildings of four *Shorea* species. *New Forest*, 16: 185–197.
- Aide, T.M., J.K. Zimmerman, L. Herrera, M. Rosario & M. Serrano. 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*, 77: 77–86.
- Álvarez-Buylla, E. 1997. Historia natural de especies. In: E. González-Soriano, R. Dirzo y R.C. Vogt (eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. U.N.A.M. México. pág. 109–114.
- Álvarez-Buylla E.R. & M. Martínez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia*, 84: 314–154.
- Álvarez-Buylla E.R. & M. Martínez-Ramos. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia* a neotropical pioneer tree: an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical forest. *Journal of Ecology*, 84: 314–154.
- Ashton, P.M.S., S.J. Samarasinghe, I.A.U.N. Gunatilleke & C.V.S. Gunatilleke. 1997. Role of legumes in release of successional arrested grasslands in the Central Hills of Sri Lanka. *Restoration Ecology*, 5(1): 36–43.
- Aweto, A.O. 1981. Secondary succession and soil fertility restoration in south-western Nigeria. *Journal of Ecology*, 69: 601–607.
- Bakker, J.P. & F. Berendse. 1999. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 14(2): 63–68.
- Barnes, R.D. & A.J. Simons. 1994. Selection and breeding to conserve and utilise tropical tree germplasm. In: R.R.B. Leakey & A.C. Newton (eds.). *Tropical trees: the potential for domestication and the rebuilding of forest resources*. IUFRO, Edinburgh Centre for Tropical Forests, Institute of Terrestrial Ecology. London. pág. 84–90.
- Baskin, C.C. & J.M. Baskin. 1998. *Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press. U.S.A. pág. 5 – 26.
- Baskin, C.C., J.M. Baskin & E.W. Chester. 1999. Seed dormancy in the wetland winter annual *Ptilimnium nuttallii* (Apiaceae). *Wetlands*, 19(2): 359–364.

- Baskin, J.M., X. Nan & C.C. Baskin, 1998. A comparative study of seed dormancy and germination in an annual and a perennial species of *Senna* (Fabaceae). *Seed Science Research*, 8: 501–512.
- Baskin, J.M., X. Nan & C.C. Baskin, 1999. A comparative study of the seedling-juvenile and flowering stages of the life cycle in an annual and a perennial species of *Senna* (Leguminosae; Caesalpinioideae). *American Midland Naturalist*, 141: 381–390.
- Bazzaz, F.A. 1998. Tropical Forests in a Future Climate: Changes in Biological Diversity and Impact on the Global Carbon Cycle. *Climatic Change*, 39 (2-3): 317–336.
- Bazzaz, F.A. & S.T.A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11: 287–310.
- Beer, J. 1986. Establecimiento de parcelas permanentes y cuantificación del componente arbóreo en asociaciones agroforestales. In: Organización para Estudios Tropicales y Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (comp.). *Sistemas agroforestales. Principios y aplicaciones en los trópicos*. Costa Rica. pág. 645–649.
- Berendse, F. 1999. Implications of increased litter production for plant biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 14(1): 4–5.
- Bertness, M.D. & R. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9(5): 191–193.
- Binkley, D. & C. Giardina. 1998. Why do tree species affect soils? The warp and woof of tree-soil interactions. *Biogeochemistry*, 42: 89–106.
- Blakesley, D., S. Elliott, C. Kuarak, P. Navakitbumrung, S. Zangcum & V. Anusarnsunthorn. 2002. Propagating framework tree species to restore seasonally dry tropical forest: implications of seasonal seed dispersal and dormancy. *Forest Ecology and Management*, 164: 31–38.
- Bongers, F., J. Popma, J. Meave & J. Carabias. 1988. Structure and composition of the lowland rainforest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio*, 74: 55–78.
- Bouma, J., P.A. Finke, M.R. Hoosbeek & A. Breeuwsma. 1998. Soil and water quality at different scales: concepts, challenges, conclusions and recommendations. *Nutrient Cycling and Agroecosystems*, 50: 5–11.
- Bradshaw, A.D. 1987. Restoration: an acid test for ecology. In: W.R. Jordan III, M.E. Gilpin & J.D. Aber (eds.). *Restoration Ecology. A synthetic approach to ecological research*. Cambridge University Press. Great Britain. pag. 24–29.

- Bradshaw, A.D. 1995. Alternative endpoints for reclamation. In: J. Cairns Jr. (ed.). *Rehabilitating damaged ecosystems*. Lewis Publishers, CRC Press. U.S.A. pág. 165–185.
- Bradshaw, A.D. & M.J. Chadwick. 1980. *The restoration of land. The ecology and reclamation of derelict and degraded land*. Blackwell Scientific Publications. Great Britain. pág. 10–45.
- Brown, J.H. & E.J. Heske. 1990. Control of a desert-grassland transition by a keystone rodent guild. *Science*, 250: 1705–1707.
- Brown, S. & A.E. Lugo. 1994. Rehabilitation of tropical lands: a key to sustaining development. *Restoration Ecology*, 2(2): 97–111.
- Bruijnzeel, L.A. 1991. Nutrient input-output budgets of tropical forest ecosystems: a review. *Journal of Tropical Ecology*, 7: 1–24.
- Bruns, D. & S. Gilcher. 1995. Restoration and management of ecosystems for nature conservation in Germany. In: J. Cairns Jr. (ed.). *Rehabilitating damaged ecosystems*. Lewis Publishers, CRC Press. U.S.A. 425 pp.
- Bumatay, E.C., E.E. Nasayao & D.E. Cabantug. 1993. Survival and growth of *Erythrina orientalis* and five other introduced trees in Central Philippines. In: S.D. Westley & M.H. Powell (eds.). *Erythrina in the new and old worlds*. Nitrogen Fixing Tree Association. U.S.A. pág. 274–282.
- Cairns, J. Jr. 1990. Some factors affecting management strategies for restoring the earth. In: J.J. Berger (ed.). *Environmental Restoration*. Island Press. Washington, D.C. pág. 347–351.
- Cairns, J. Jr. 1995. Restoration Ecology: protecting our national and global life support systems. In: J. Cairns Jr. (ed.). *Rehabilitating damaged ecosystems*. Lewis Publishers. U.S.A. pag. 1–11.
- Campo, J., M. Maass, V.J. Jaramillo, A. Martínez-Yrizar & J. Sarukhán. 2001. Phosphorus cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry*, 53: 161–179.
- Caravaca, F., M.M. Alguacil, D. Figueroa, J.M. Barea & A. Roldán. 2003. Re-establishment of *Retama sphaerocarpa* as a target species for reclamation of soil physical and biological properties in a semi-arid Mediterranean area. *Forest Ecology and Management*, 182: 49–58.
- Carnevale, N.J. & F. Montagnini. 2002. Facilitating regeneration of secondary forests with the use of mixed and pure plantations of indigenous tree species. *Forest Ecology and Management*, 163: 217–227.
- Ceccon, E. & O. Miramontes. 1999. Mecanismos y actores sociales en la deforestación de la amazonía brasileña. *Interciencia*, 24(2): 112–119.

- Cervantes-Gutiérrez, V., M. López-González, N. Salas-Nava & G. Hernández-Cárdenas. 2001. *Técnicas para propagar especies nativas de selva baja caducifolia y criterios para establecer áreas de reforestación*. UNAM. México. 174 pp.
- Cervantes, V., V. Arriaga, J. Meave & J. Carabias. 1998. Growth analysis of nine multipurpose woody legumes native from southern Mexico. *Forest Ecology and Management*, 110: 329–341.
- Chambers, J.Q., N. Higuchi & J.P. Schimel. 1998. Ancient trees in Amazonia. *Nature*, 391(6663): 135–136.
- Chapin, F.S. III, & K. Van Cleve. 1989. Approaches to studying nutrient uptake, use and loss in plants. In: R.W. Pearcy, J.R. Ehleringer, H.A. Mooney and P.W. Rundel (eds.). *Plant Physiological Ecology*. Chapman and Hall. Great Britain. pág. 185–207.
- Chapin, F.S. III, E.S. Zavaleta, V.T. Eviner, R.L. Naylor, P.M. Vitousek, H.L. Reynolds, D.U. Hopper, S. Lavorel, O.E. Sala, S.E. Hobbie, M.C. Mack & S. Díaz. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405(6783): 234–242.
- Clark, D.B., M.W. Palmer & D.A. Clark. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distribution of tropical rain forest trees. *Ecology*, 80(8): 2662–2675.
- Coates, K.D. & P.J. Burton. 1997. A gap-based approach for development of silvicultural systems to ardes ecosystem management objectives. *Forest Ecology and Management*, 99: 337–354.
- Comerford, N.B. 1999. Mecanismos de captación de nutrimentos en ecosistemas forestales: de cómo interpretar la fertilidad en el contexto de la conservación de recursos genéticos. In: R. Orellana, J.A. Escamilla y A. Larqué-Saavedra (eds.). *Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos*. CICY, México. pág: 127–136.
- Condit, R. 1995. Research in large, long-term tropical forest plots. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(1): 18–22.
- Connell, J.H. & R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, 111: 1119–1144.
- Crawley, M.J. 1993. *Methods in ecology. GLIM for ecologists*. Blackwell Scientific Publications. Great Britain. 379 pp.
- Daily, G.C. 1995. Restoring value to the world's degraded lands. *Science*, 269: 350–354.
- Danso, S.K.A., G.D. Bowen & N. Sanginga. 1992. Biological nitrogen fixation in trees in agroecosystems. *Plant and Soil*, 141: 177–96.

Davidson, R., D. Gagnon, Y. Mauffette & 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.

DeWalt, S.J., S.K. Maliakal & J.S. Denslow. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management*, 182: 139–151.

Dirzo, R. & M.C. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in Southeast Mexico. *Conservation Biology*, 6(1): 84–90.

Dirzo, R., E. González-Soriano & R.C. Vogt. 1997. Introducción general. In: E. González-Soriano, R. Dirzo y R.C. Vogt (eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. U.N.A.M. México. pág. 3–6.

Dirzo, R., R.I. Martínez & S. Sinaca Colín. 1997. Plantas. In: E. González-Soriano, R. Dirzo y R.C. Vogt (eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. UNAM. México. 87–88.

Dirzo, R. & A. Miranda. 1990. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity—A sequel to John Terborgh. *Conservation Biology*, 4(4): 444–447.

d'Oliveira, M.V.N. 2000. Artificial regeneration in gaps and skidding trails after mechanised forest exploitation in Acre, Brazil. *Forest Ecology and Management*, 127: 67–76.

Estrada, A., R. Coates-Estrada & C. Vázquez-Yanes. 1984. Observations on fruiting and dispersers of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, México. *Biotropica*, 16: 315–318.

Etchevers, J.D. 1999. Indicadores de la calidad del suelo. In: C. Siebe, H.C. Rodarte, G. Toledo, J.D. Etchevers, K. Oleschko (eds.). *Conservación y restauración de suelos*. Programa Universitario del Medio Ambiente, UNAM. México. pág. 239–261.

Ewel, J.J. 1987. Restoration is the ultimate test of ecological theory. In: Jordan III, W.R., M.E. Gilpin & J.D. Aber (eds.). *Restoration Ecology. A synthetic approach to ecological research*. Cambridge University Press. Great Britain. pág. 31–33.

Farnsworth, E. 2000. The ecology and physiology of viviparous and recalcitrant seeds. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 31: 107–138.

Field, C.B. & C. Vázquez-Yanes. 1993. Species of the Genus *Piper* provide a model to study how plants can grow in different kinds of rainforest habitats. *Interciencia*, 18(5): 230–236.

- Frías-López, R.A. 1996. *Ecología del mutualismo defensivo de Cecropia obtusifolia Bertol. (Moraceae) por hormigas del género Azteca en la selva de Los Tuxtlas*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. U.N.A.M. México. 118 pp.
- Friday, J.B. 2000. Seed technology for forestry in Hawaii. *Resource Management*, Jan: 1-15.
- Gómez-Pompa, A. & C. Vázquez-Yanes. 1976. Estudios sobre sucesión secundaria en los trópicos cálido-húmedos: el ciclo de vida de las especies secundarias. In: A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. del Amo R. y A. Butanda C. (comp.). *Regeneración de Selvas*. Compañía Editorial Continental. México. pág. 579–593.
- Gómez-Marin, F., J. J. Veá, E. Rodríguez-Luna, F. García-Orduña, D. Canales-Espinosa, M. Escobar & N. Asensio. 2001. Food resources and the survival of a group of howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in disturbed and restricted habitat at Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Neotropical Primates*, 9(2): 60–67.
- González-Gutiérrez, M.A. 2000. *Patrones de distribución y abundancia de especies arbóreas en Chajul, Chiapas: su relación con la geomorfología*. Tesis de Licenciatura. ENEP-Iztacala, UNAM. México. 56 pp.
- Gonzalez-Soriano, E., R. Dirzo & R.C. Vogt. 1977. *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM, CONACYT. México. 647 pp.
- Grace, J., J. Lloid, J. McIntyre, A.C. Miranda, P. Meir, H.S. Miranda, C. Nobre, J. Moncrit, J. Massheder, Y. Malhi & J. Gash. 1995. Carbon dioxide uptake by an undisturbed tropical rain forest in southwest Amazonia, 1992 to 1993. *Science*, 270: 778–780.
- Green, P.T. 1999. Seed germination in *Chrysophyllum* sp. nov., a large-seeded rainforest species in north Queensland: effects of seed size, litter depth and seed position. *Australian Journal of Ecology*, 24: 608–613.
- Guariguata, M.R. & 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, & F. Montagnini. 1995. Early woody invasion under tree plantations in Costa Rica: implications for forest restoration. *Restoration Ecology*, 3(4): 252–260.
- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola & J. Laborde. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science*, 3: 655–664.
- Gunderson, L.H. 2000. Ecological resilience—in theory and application. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 31: 425–439.

- Gunn, B. 2001. *Operations Manual*. Australian Tree Seed Centre. CSIRO Forestry and Forest Products. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation. Kingston, Australia. 158 pp.
- Hamilton, L.S. 1990. Restoration of degraded tropical forest. In: J.J. Berger (ed.). *Environmental restoration*. Island Press. Washington, D.C. pág. 113–122.
- Harper, J.L. 1987. The heuristic value of ecological restoration. In: Jordan III, W.R.; M.E. Gilpin & J.D. Aber (eds.). *Restoration ecology. A synthetic approach to ecological research*. Cambridge University Press. Great Britain. pág. 35–45.
- Hector, A. 1998. The effect of diversity on productivity: detecting the role of species complementarity. *Oikos*, 82(3): 597–599.
- Hidayati, S.N, J.M. Baskin & C.C. Baskin. 2001. Dormancy-breaking and germination requirements for seeds of *Symphoricarpos orbiculatus* (Caprifoliaceae). *American Journal of Botany*, 88(8): 1444–1451.
- Hobbie, S.E. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution*, 7(10): 336–339.
- Hobbs, R.J. & J.A. Harris. 2001. Restoration ecology: repairing the earth's ecosystems in the new millenium. *Restoration Ecology*, 9(2): 239–246.
- Hobbs, R.J. & D.A. Norton. 1996. Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration Ecology*, 4(2): 93–110.
- Holl, K.D. 2002. Effect of shrubs on tree seedlings establishment in an abandoned tropical pasture. *Journal of Ecology*, 90: 179–187.
- Holl, K.D. & M. Kappelle. 1999. Tropical forest recovery and restoration. *Trends in Ecology and Evolution*, 14(10): 378–379.
- Holl, K.D., M.E. Loik, E.H.V. Lin & I.A. Samuels. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology*, 8(4): 339–349.
- Holmes, P.M. & D.M. Richardson. 1999. Protocols for restoration based on recruitment dynamics, community structure, and ecosystem function: perspectives from South African Fynbos. *Restoration Ecology*, 7(3): 215–230.
- Hooper, D.U. & P.M. Vitousek. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277: 1302–1305.

- Horowitz, H. 1990. Restoration reforestation. In: J.J. Berger (ed.). *Environmental restoration*. Island Press. Washington, D.C. pág. 84–93.
- Howlett, B.E. & D.W. Davidson. 2003. Effects of seed availability, site conditions, and herbivory on pioneer recruitment after logging in Sabah, Malaysia. *Forest Ecology and Management*, 184: 369–383.
- Humara, J.M., A. Casares & J. Majada. 2002. Effect of seed size and growing media water availability on early seedling growth in *Eucalyptus globulus*. *Forest Ecology and Management*, 167: 1–11.
- Hunt, R. 1978. Plant growth analysis. Arnold. London.
- Ibarra-Manríquez, G. 1985. *Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas Veracruz, Méx.* Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 264 pp.
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos, R. Dirzo & J. Núñez-Farfán. 1997. La vegetación. In: E. González-Soriano, R. Dirzo y R.C. Vogt (eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. UNAM. México. 61–85.
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos, & K. Oyama. 2001. Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. *American Journal of Botany*, 88(10): 1801–1812.
- Ibarra-Manríquez, G., & S. Sinaca C. 1995. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical*, 43(1-3): 75–115.
- Ibarra-Manríquez, G., & S. Sinaca C. 1996. Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México: Lista florística comentada (Mimosaceae a Verbenaceae), *Revista de Biología Tropical*, 44(1): 41–60.
- Ibarra-Manríquez, G., & S. Sinaca C. 1997. Fanerógamas. In: E. González-Soriano, R. Dirzo y R.C. Vogt (eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. U.N.A.M. México. 162–174.
- Johnson, K.H., K.A. Vogt, H.J. Clark, O.J. Schmitz & D.J. Vogt. 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 11(9): 372–377.
- Jordan, C., W. Caskey, G. Escalante, R. Herrera, F. Montagnini, R. Todd & C. Uhl. 1983. Nitrogen dynamics during conversion of primary Amazonian rain forest to slash and burn agriculture. *Oikos*, 40: 131–139.

Jordan III, W.R. 1995. Restoration Ecology. A synthetic approach to ecological research. In: J Cairns Jr. (ed.). *Rehabilitating damaged ecosystems*. Lewis Publishers, CRC Press. U.S.A. pág. 373–384.

Jordan III, W.R., M.E. Gilpin & J.D. Aber. 1987. Restoration ecology: ecological restoration as a technique for basic research. In: W.R. Jordan III, M.E. Gilpin & J.D. Aber (eds.). *Restoration Ecology. A synthetic approach to ecological research*. Cambridge University Press. Great Britain. pag 3–21.

Karin, G. 1993. Tree seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forest in Costa Rica. *Journal Vegetation Science*, 4: 95–102.

Kass, D.L. 1998. Erythrina species-Pantropical multipurpose tree legumes. In: R.C. Gutteridge & H.M. Shelton. *Forege tree legumes in tropical agriculture*. CSIRO. Australia.

Killingbeck, K.T. 1996. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 77(6): 1716–1727.

Kozłowski, T.T., P.J. Kramer & S.G. Pallardy. 1991. *The physiological ecology of woody plants*. Academic Press. U.S.A. pág. 74, 280.

Khurana E. & J.S. Singh. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation*, 28(1): 39–52.

Lamb, D. 1998. Large-scale ecological restoration of degraded tropical forest lands: the potential role of timber plantations. *Restoration Ecology*, 6(3): 271–279.

Leakey, R.R.B. & A.C. Newton. 1994. Domestication of “Cinderella” species as the start of a woody-plant revolution. In: R.R.B. Leakey & A.C. Newton (eds.). *Tropical trees: the potential for domestication and the rebuilding of forest resources*. IUFRO, Edinburgh Centre for Tropical Forests, Institute of Terrestrial Ecology. London. pág. 3–6.

Lemckert, J.D. 1986. Instalación y manejo de viveros forestales. In: Organización para Estudios Tropicales y Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (comp.). *Sistemas agroforestales. Principios y aplicaciones en los trópicos*. Costa Rica. pág. 622–644.

Li, X., J.M. Baskin & C.C. Baskin. 1999. Anatomy of two mechanisms of breaking physical dormancy by experimental treatments in seeds of two North American *Rhus* species (Anacardiaceae). *American Journal of Botany*, 86(11): 1505–1511.

Loik, M.E. & K.D. Holl. 1999. Photosynthetic responses to light for rainforest seedlings planted in abandoned pasture, Costa Rica. *Restoration Ecology*, 7(4): 382–391.

# ESTA TESIS NO SALE DE LA BIBLIOTECA

Loreau, M. 1998. Ecosystem development explained by competition within and between material cycles. *Proceedings of Royal Society of London*, 265: 33–38.

Ludlow-Wiechers, B. & C. Vázquez-Yanes. 1976. Germinación de semillas de *Piper hispidum* Sw. bajo diferentes condiciones de iluminación. In: A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. del Amo R. y A. Butanda C. (comp.). *Regeneración de Selvas*. Compañía Editorial Continental. México. pág. 263–277.

Maguire, L.A. 1995. Decision analysis: an integrated approach to ecosystem exploitation and rehabilitation decisions. In: J. Cairns Jr. (ed.). *Rehabilitating damaged ecosystems*. Lewis Publishers, CRC Press. U.S.A. pág. 13–34.

Martin-Del Pozzo, A.L. 1997. Geología. In: E. González-Soriano, R. Dirzo y R.C. Vogt (eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. U.N.A.M. México. pág. 25–31.

Martínez-Garza, C. & R. González-Montagut. 1999. Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico. *Plant Ecology*, 145: 255–265.

Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. In: A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Editorial Alhambra Mexicana. México. pág. 191–239.

Maynard-Smith, J.F.R.S. 1989. The causes of extinction. *Phil. Trans. R. Soc. London*, 325: 241–252.

Meave, J. & G. Ibarra-Manríquez. 1997. Plantas. In: González-Soriano, E., R. Dirzo y R.C. Vogt (eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. UNAM. México. 122–124.

Mexal, J.G., R.A. Cuevas-Rangel, P. Negreros-Castillo & C. Paraguirre-Lezama. 2002. Nursery production practices affect survival and growth of tropical hardwoods in Quintana Roo, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 168: 125–133.

Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28: 29–178.

Montagnini, F., K. Ramstad & F. Sancho. 1993. Litterfall, litter decomposition and the use of mulch of four indigenous tree species in the Atlantic lowlands of Costa Rica. *Agroforestry Systems*, 23: 39–61.

Montagnini, F. y F. Sancho. 1990. Ensayos forestales con especies nativas: impacto sobre la fertilidad del suelo en la llanura del Atlántico de Costa Rica. *Biocenosis*, 7(1): 11–16.

- Montagnini, F. & F. Sancho. 1994. Nutrient budgets of young plantations with native trees: strategies for sustained management. In: W. Bentley & M. Gowen (eds.). *Forest resources and wood-based biomass energy as rural development assets*. Winrock International and Oxford & IBH Publishing Co. New Delhi. pág. 213–233.
- Montagnini, F., A. Fanzeres & S. G. da Vinha. 1995. The potentials of 20 indigenous tree species for soil rehabilitation in the Atlantic forest region of Bahia, Brazil. *Journal of Applied Ecology*, 32: 841–856.
- Moreno Casasola, P. 1976. Viabilidad de semillas de árboles tropicales y templados: una revisión bibliográfica. In: A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. del Amo R. y A. Butanda C. (comp.). *Regeneración de Selvas*. Compañía Editorial Continental. México. pag. 471–526.
- Nair, P.K.R. 1984. The role of trees in soil productivity and conservation. In: P.K.R. Nair (ed.). *Soil Productivity aspects of agroforestry*. Int. Council for Research in Agroforestry. Nairobi, Kenya. pág. 29–35.
- Nason, J.D., E.A. Herre & J.L. Hamrick. 1998. The breeding structure of a tropical keystone plant resource. *Nature*, 391(6668): 685–687.
- Niklas, K.J. 1994. *Plant allometry*. The University of Chicago Press. U.S.A. pág. 123–188.
- Núñez-Farfán, J.S. 1985. *Aspectos ecológicos de especies pioneras en una selva húmeda de México*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM. México. 235 pp.
- Núñez-Farfán, J.S. & R. Dirzo. 1988. Within-gap spatial heterogeneity and seedling performance in a Mexican tropical forest. *Oikos*, 54: 274–284.
- Núñez-Farfán, J.S. & R. Dirzo. 1997. Plantas. In: E. González-Soriano, R. Dirzo y R.C. Vogt (eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. UNAM. México. 119–122.
- Oksanen, L. 1991. A century of community ecology: How much progress? *Trends in Ecology and Evolution*, 6(9): 294–296.
- Olf, H. & M.E. Ritchie. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 13(7): 262–265.
- Orozco-Segovia, A., M.E. Sánchez-Coronado & C. Vázquez-Yanes. 1993. Effect of maternal light environment on seed germination in *Piper auritum*. *Functional Ecology*, 7: 395–402.
- Orozco-Segovia, A. & C. Vázquez-Yanes. 1990. Effect of moisture on longevity in seeds of some rain forest species. *Biotropica*, 22(2): 215–216.

- Orozco-Segovia, A. & C. Vázquez-Yanes. 1992. Los sentidos de las plantas. *Ciencia*, 43: 399–411.
- Pakkad, G., F. Torre, S. Elliott & D. Blakesley. 2003. Selecting seed trees for a forest restoration program: a case study using *Spondias axillaris* Roxb. (Anacardiaceae). *Forest Ecology and Management*, 182: 363–370.
- Palm, C.A. & P.A. Sanchez. 1990. Decomposition and nutrient release patterns of the leaves of three tropical legumes. *Biotropica*, 22(4): 33–338.
- Paliwal, K. & D. Kannan. 1999. Growth and nutritional characteristics of four woody species under nursery conditions and growth after transplantation in semi-arid field conditions at Madurai, India. *Journal of Arid Environments*, 43: 133–141.
- 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: 627–636.
- Parrotta, J.A. & O.H. Knowles. 1999. Restoration of tropical moist forests on bauxite-mined lands in the Brazilian Amazon. *Restoration Ecology*, 7(2): 103–116.
- Parrotta, J. A., O. H. Knowles, y J. M. Wunderle. 1997a. Development of floristic diversity in 10-year-old restoration forests on a bauxite mined site in Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 99: 21–42.
- Parrotta, J. A., J. W. Turnbull & N. Jones. 1997b. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management*, 99: 1–7.
- Pearson, T.R.H., D.F.R.P. Burslem, C.E. Mullins & J.W. Dalling. 2003. Functional significance of photoblastic germination in neotropical pioneer trees: a seed's eye view. *Functional Ecology*, 17: 394–402.
- Perry, D.A. & M.P. Amaranthus. 1990. The plant-soil bootstrap: microorganisms and reclamation of degraded ecosystems. In: J.J. Berger (ed.). *Environmental restoration*. 398 pp. Island Press. Washington, D.C. pág. 94–102.
- Pennington, T.D. & J. Sarukhán. 1998. *Árboles tropicales de México*. UNAM y FCE. México. pág. 156- 157, 252 – 253, 350 – 351, 364 – 365.
- Pfadenhauer, J. 2001. Some remarks on the socio-cultural background of restoration ecology. *Restoration Ecology*, 9(2): 220–229.

Piñero, D., J. Sarukhán & E. González. 1977. Estudios demográficos en plantas. *Astrocarium mexicanum* Liebm. I. Estructura de las poblaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 37: 69–118.

Pomerantz, M.J. 1981. Do "higher order interactions" in competition systems really exist? *American Naturalist*, 117: 583–591.

Prance, G.T. 1994. The resource of useful tree species: identification of priorities for domestication. Amazonian tree diversity and the potential for supply of non-timber forest products. In: R.R.B. Leakey & A.C. Newton (eds.). *Tropical trees: the potential for domestication and the rebuilding of forest resources*. IUFRO, Edinburgh Centre for Tropical Forests, Institute of Terrestrial Ecology. London. pág. 7–15.

Quintana-Ascencio, P.F., M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial, G. Domínguez-Vázquez & M. Martínez-Icó. 1996. Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from fields at the Selva Lacandona, Chiapas, México. *Biotropica*, 28(2): 192–209.

Radomiljac, A.M. 1998. The influence of pot host species, seedling age and supplementary nursery nutrition on *Santalum album* Linn. (Indian sandalwood) plantation establishment within the Ord River irrigation area, Western Australia. *Forest Ecology and Management*, 102: 193–201.

Ragusa-Netto, J. 2002. Exploitation of *Erythrina dominguezii* Hassl. (Fabaceae) nectar by perching birds in a dry forest in western Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 62(4B): 877–883.

Rawat, J.S. & T.P. Singh. 2000. Seedling indices of four tree species in nursery and their correlations with field growth in Tamil Nadu, India. *Agroforestry Systems*, 49: 289–300.

Reining, C. & R. Heinzman. 1992. Nontimber forest products in the Petén, Guatemala: Why extractive reserves are critical for both conservation and development. In: M. Plotkin & L. Famolari (eds.). *Sustainable harvest and marketing of rain forest products*. Island Press. Washington, D.C. pág. 110–117.

Rincón, E., M. Álvarez, G. González, P. Huante & A. Hernández. 1999. Restauración de selvas bajas caducifolias. *Gaceta Ecológica*. INE-Semarnat. 53: 63–71.

Rodríguez, M.C., A. Orozco-Segovia, M.E. Sánchez-Coronado & C. Vázquez-Yanes. 2000. Seed germination of six mature neotropical rain forest species in response to dehydration. *Tree Physiology*, 20: 693–699.

Rowland, J. & M.A. Maun. 2001. Restoration ecology of an endangered plant species: Establishment of new populations of *Cirsium pitcheri*. *Restoration Ecology*, 9(1): 60–70.

- Sánchez, J.F., R.A. Moreno & F. Muñoz. 1993. *Erythrina fusca*: un árbol leguminosa de la costa norte de Colombia con potencial agroforestal. In: S.B. Westley & M.H. Powell (eds.). *Erythrina in the new and old worlds*. Nitrogen Fixing Tree Association. U.S.A. pág. 55–61.
- Sarukhán, J., D. Piñero & M. Martínez-Ramos. 1985. Plant Demography: A community-level interpretation. In: J. White (ed.). *Studies on plant demography*. Academic Press. U.S.A. pág. 17–31.
- Scholes, R. 1993. Using growth analysis to estimate plant nutrient uptake. In: J.M. Anderson & J.S.I. Ingram (eds.). *Tropical soil biology and fertility. A handbook of Methods*. 2nd ed. CAB International. UBS, ISSS, UNESCO-MAB. United Kingdom. pág. 196–198.
- Society for Ecological Restoration International. April 2002. The SER Primer on Ecological Restoration. A Publication of the Science & Policy Working Group. Disponible: ([http://www.ser.org/content/ecological\\_restoration\\_primer.asp](http://www.ser.org/content/ecological_restoration_primer.asp)). 17 de septiembre de 2004.
- Silver, W.L. 1994. Is nutrient availability related to plant nutrient use in humid tropical forests? *Oecologia*, 98: 336–343.
- Smale, M.C., P.T. Whaley & P.N. Smale. 2001. Ecological restoration of native forest at Aratiatia, North Island, New Zealand. *Restoration Ecology*, 9(1): 28–37.
- Soehartono, T. & A.C. Newton. 2001. Reproductive ecology of *Aquilaria* spp. In Indonesia. *Forest Ecology and Management*, 152: 59–71.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1995. *Biometry*. 3ª ed. W.H. Freeman and Company. U.S.A. 887 pp.
- Sommer-Cervantes, I., L. Flores-Delgadillo & M. Gutiérrez-Ruiz. 2003. Caracterización de los suelos de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. In: J. Álvarez-Sánchez y E. Naranjo-García (eds.). *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*. UNAM, México. Pág. 17–67.
- Soto, M. & L. Gama. 1997. Climas. In: E. González-Soriano, R. Dirzo y R.C. Vogt (eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. U.N.A.M. México. pág. 7–23.
- Soto-Pinto, L., L.T Szott & D.C.L. Kass. 1993. Dynamics of efficiency of nutrient use in crops amended with *Erythrina*. In: S.D. Westley & M.H. Powell (eds.). *Erythrina in the new and old worlds*. Nitrogen Fixing Tree Association. U.S.A. pág. 138–148.
- Sprent, J.I. & R. Parsons. 2000. Nitrogen fixation in legume and non-legume trees. *Field Crops Research*, 65: 183–196.

- St. John, T.V. 1990. Mycorrhizal inoculation of container stock for restoration of self-sufficient vegetation. In: J.J. Berger (ed.). *Environmental restoration*. Island Press. Washington, D.C. pág. 103–112.
- Strauss, S.Y. 1991. Indirect effects in community ecology: Their definition, study and importance. *Trends in Ecology and Evolution*, 6(7): 206–210.
- Tinoco-Ojanguren, C. & R.W. Pearcy. 1995. A comparison of light quality and quantity effects on the growth and steady-state and dynamic photosynthetic characteristics of three tropical tree species. *Functional Ecology*, 9: 222–230.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75(1): 2–16.
- Toh, I., M. Gillespie & D. Lamb. 1999. The role of isolated trees en facilitating tree seedling recruitment at a degraded sub-tropical rainforest site. *Restoration Ecology*, 7(3): 288–297.
- Turner, F. 1987. The self-effacing art: restoration as imitation of nature. In: J W.R. Jordan III, M.E. Gilpin & J.D. Aber (eds.). *Restoration Ecology. A synthetic approach to ecological research*. Cambridge University Press. Great Britain. pag 47–52.
- Valdés, M. 1989. Aspectos ecofisiológicos de las micorrizas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 49: 19–30.
- van Diggelen, R., A.P. Grootjans & J.A. Harris. 2001. Ecological Restoration: State of the art or state of the Science. *Restoration Ecology*, 9(2): 115–118.
- Vázquez-Yanes, C. 1980. Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. *Tropical Ecology*, 21(1): 103–112.
- Vázquez-Yanes, C. 1998. *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae): A promising neotropical tree for site amelioration of deforested land. *Agroforestry Systems*, 40: 97–104.
- Vázquez-Yanes, C. 1999. Ecología fisiológica de las semillas y su relación con la conservación. In: R. Orellana, J.A. Escamilla y A. Larqué-Saavedra (eds.). *Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos*. CICY. México, pág. 51–57.
- Vázquez-Yanes, C. & A.I. Batis. 1996. Adopción de árboles nativos valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 58: 75–84.
- Vázquez-Yanes, C. & A. Orozco-Segovia. 1982. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (*Heliocarpus donnell-smithii*) in response to diurnal fluctuation of temperature. *Physil. Plant.*, 56: 295–298.

Vázquez-Yanes, C. & A. Orozco-Segovia. 1987. Fisiología ecológica de semillas en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical*, 35(Supl. 1): 85–96.

Vázquez-Yanes, C. & A. Orozco-Segovia. 1992. Effects of litter from a tropical rainforest on tree seed germination and establishment under controlled conditions. *Tree Physiology*, 11: 391–400.

Vázquez-Yanes, C. & A. Orozco-Segovia. 1992b. The rain forest in Tropical America: forest dynamics, reforestation, seed handling, and problems of management. *Tree Plant's Notes*, 43(4): 114–118.

Vázquez-Yanes, C. & A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 24: 69–87.

Vázquez-Yanes, C. & A. Orozco-Segovia. 1996. Comparative longevity of seeds of five tropical rain forest woody species stored under different moisture conditions. *Canadian Journal of Botany*, 74: 1635–1639.

Vázquez-Yanes, C., A. Orozco, M. Rojas, M.E. Sánchez y V. Cervantes. 1997. *La reproducción de las plantas: semillas y meristemas*. Fondo de Cultura Económica. México. 167 pp.

Vázquez-Yanes, C. & M. del C. Rodríguez-Hernández. 1995. Bancos de semillas: relación entre hábitat de origen y longevidad potencial en almacenamiento. In: E. Linares, P. Dávila, F. Chiang, R. Bye y T. Elias (eds.). *Conservación de plantas en peligro de extinción: diferentes enfoques*. México. UNAM. pág. 117–121.

Vázquez-Yanes, C. & M. Rojas-Aréchiga. 1996. *Ex situ* conservation of tropical rain forest seed: problems and perspectives. *Interciencia*, 21(5): 293–298.

Vázquez-Yanes, C., M. Rojas-Aréchiga, M.E. Sánchez-Coronado & A. Orozco-Segovia. 1996. Comparison of light-regulated seed germination in *Ficus* spp. and *Cecropia obtusifolia*: ecological implications. *Tree Physiology*, 16: 871–875.

Vázquez-Yanes, C. & H. Smith. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. *New Phytologist*, 92: 447–485.

Vázquez-Yanes, C. & J.R. Toledo. 1989. El almacenamiento de semillas en la conservación de especies vegetales. Problemas y aplicaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 49: 61–69.

Vinton, M.A. & I.C. Burke. 1997. Contingent effects of plant species on soils along a regional moisture gradient in the Great Plains. *Oecologia*, 110: 393–402.

Vitousek, P.M. 1998. Foliar and litter nutrients, nutrient resorption, and decomposition in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*. *Ecosystems*, 1: 401–407.

Willis, K.J., L. Gillson & T.M. Brncic. 2004. How "virgin" is virgin rainforest? *Science*, 304: 402–403.

Xuluc-Tolosa, F.J., H.F.M. Vester, N. Ramírez-Marcial, J. Castellanos-Albores & D. Lawrence. 2003. Leaf litter decomposition of tree species in three successional phases of tropical dry secondary forest in Campeche, México. *Forest Ecology and Management*, 174: 401–412.

Young, T.P. 2000. Restoration ecology and conservation biology. *Biological Conservation*, 92: 73–83.

Zanne, A.E. & C.A. Chapman. 2001. Expediting reforestation in tropical grasslands: distance and isolation from seed sources in plantations. *Ecological Applications*, 11(6): 1610–1621.

Zar, J.H. 1996. *Biostatistical analysis*. 3ª ed. Prentice Hall. U.S.A. 662 pp.

Zepeda-Cisneros, C.S, A. González-Rodríguez, A.K. Oyama, N.M. Bárcenas-Ortega & T.A. Kato-Yamakake. 1999. Caracterización isoenzimática de colonias de laboratorio de *Catolaccus grandis* y *Catolaccus hunteri* (hymenoptera: pteromalidae). *Vedalia*, 6: 43–51.

***Soy hombre: duro poco  
y es enorme la noche.  
Pero miro hacia arriba:  
las estrellas escriben.  
Sin entender comprendo:  
también soy escritura  
y en este mismo instante  
alguien me deletrea.***

Hermandad  
Octavio Paz