



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS

BIOLÓGICAS

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN
ECOSISTEMAS

**EFFECTO DE LA REMOCIÓN DE PASTOS EN LA
REGENERACIÓN DE PASTOS DE LA VEGETACIÓN
DE SELVA EN PRADERAS GANADERAS
ABANDONADAS.**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

BEATRIZ FUENTEALBA DURAND

DIRECTOR DE TESIS: DR. MIGUEL MARTÍNEZ
RAMOS

MORELIA, MICHOACÁN

JUNIO, 2009



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.




Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 20 de abril de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del (la) alumno (a) **FUENTEALBA DURAND BEATRIZ** con número de cuenta **507452405** con la tesis titulada **"EFECTO DE LA REMOCIÓN DE PASTOS EN LA REGENERACIÓN NATURAL DE LA VEGETACIÓN DE SELVA EN PRADERAS GANADERAS TROPICALES ABANDONADAS"**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. MIGUEL MARTINEZ RAMOS**:

Presidente: DR. ROBERTO ANTONIO LINDIG CISNEROS
Vocal: DRA. MA. DEL CONSUELO BONFIL SANDERS
Secretario: DR. MIGUEL MARTINEZ RAMOS
Suplente: DR. ALFONSO VALIENTE BANUET
Suplente: DRA. ALMA DELFINA LUCIA OROZCO SEGOVIA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 8 de junio de 2009.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por la oportunidad de ser parte de esta institución, por la formación académica y por el apoyo institucional otorgado a lo largo de mi estancia en la Maestría.

Al Dr. Miguel Martínez Ramos por aceptarme como su estudiante, haber confiado en mi capacidad y por apoyarme durante todo el proceso.

A los integrantes de mi Comité Tutorial, el Dr. Horacio Paz y la Dra. Alma Orozco por el seguimiento continuo del trabajo, las palabras de apoyo en los momentos difíciles y las correcciones, siempre oportunas e interesantes. Creo que enriquecieron mucho mi proceso de aprendizaje.

A los miembros de mi jurado de tesis Dr. Roberto Lindig, Dra. Consuelo Bonfil y Dr. Alfonso Valiente por su tiempo, y por sus valiosos aportes y comentarios al trabajo.

A la Fundación Packard por la beca que permitió mi mantenimiento estos años de trabajo, y el financiamiento complementario para viajes y visitas de trabajo.

Al Centro de Investigaciones en Ecosistemas y al Instituto de Ecología por convertirse en algo más que un lugar de trabajo.

AGRADECIMIENTO PERSONALES

A la maestría en Restauración Ecológica, especialmente a Luz María Aranda y Georgina García Méndez, que gracias a su eficiencia en el trabajo pude llegar aquí, sin su buen ánimo y permanente apoyo, terminar esta etapa habría sido una tarea mucho más difícil.

A Miguel Martínez Ramos, por recibirme en el laboratorio, por la guía a lo largo del complicado y singular proceso de realización de esta tesis, por los comentarios siempre acertados sobre el trabajo, pero sobre todo por el cariño brindado y por todos esos conocimientos que compartió conmigo.

A mi Comité Tutorial (Horacio y Alma) por estar siempre de “mi lado”, haciendo muchas sugerencias de cómo mejorar el trabajo, en especial debo agradecer el voto de confianza y todo el apoyo brindado cuando llegó el difícil momento de cambiar de tesis.

A Ana Mendoza y Rocío Estéban, del Instituto de Ecología, quienes me dieron un espacio de trabajo, un lugar al que llegue como una “asilada” de Morelia, pero que terminé sintiendo mío y siendo una hija adoptada. Ese fue un excelente inicio en el proceso de adaptación a un país y una ciudad nueva.

Un agradecimiento especial a Jorge Rodríguez, encargado de almacenar, ordenar y mantener las bases de datos utilizada para este trabajo, sin su ayuda y excelente disposición a responder todas mis preguntas, no habría sido posible realizar esta tesis. También agradezco todos los comentarios y sugerencias hechas a lo largo del trabajo.

A los compañeros del Instituto de Ecología, en especial a Nadya y Luz del Carmen por las largas horas escuchando las todas las dificultades que se me presentaron hasta encontrar esta tesis, por todo el tiempo dedicado a traer y llevar papeles para mi, y por la compañía en el trabajo cotidiano en el laboratorio, y a Paulina por compartir tantas divertidas aventuras conmigo, que siempre me alegraron el día. Gracias por su amistad.

A los compañeros de la aventura, que inicialmente fue “Las Margaritas - Puebla” (el primer intento de tesis), especialmente a Guillermo Ibarra, sin su sentido de humor y su música, el trabajo no hubiera sido igual, a Braulio Gómez, que sin su conocimiento, buen humor y ganas de ayudar, aquella tesis no hubiera existido ni en el papel, y a Toño y Jocelyn, amigos en medio del exceso de trabajo y problemas surgidos. Incluyo a los trabajadores de la Estación Experimental de Las Margaritas - INIFAP, en especial al Ing. René Calderón, quienes me ayudaron, en lo posible, a evitar lo inevitable.

Al huracán Dean, si no hubiera pasado por Las Margaritas, esta tesis probablemente conservaría su título original.

A los amigos del Df, gracias por la compañía, las bromas, las chelas, la música, el fútbol, en especial a Diego, Sonia, Wolke, Yani, Mary, Caro, Leti, Ernesto, Julio y El Chino sin ustedes, esos días de lluvia, de estrés, tristeza y añoranzas no hubieran sido tan divertidos.

A mis compañeros del laboratorio por hacer entretenidos y ligeros casi todos los días de trabajo, a Ximena (la doctora), Susana y Juan Carlos por toda la ayuda y consejos en mi proceso de adaptación al estilo de trabajo del laboratorio, y de Miguel; y a los futuros “vertebradólogos” tropicales Omar (“unidos en el dolor” que significo el proceso de titulación), Jocelyn y Carlos.

A Fabi, compatriota, amiga y apoyo incondicional desde mi primera visita a Morelia, su casa fue mi casa más de una vez, y esto de compartir raíces es algo que no se puede explicar.

A toda mi familia, porque sin su apoyo virtual y sus sabios consejos, yo no sería quien soy. A mi madre adorada, la aventurera en tierras mexicanas. A mi hermano querido, siempre protector, siempre atento, siempre dispuesto a ayudar o al menos a escuchar. A mi padre y mi hermana, a pesar de las distancia se que están aquí. A Socorro por no abandonar esta alocada familia y a DaniR por decidir ser parte de ella. A mis hermanas de vida, de toda la vida, las pollas, las mejores amigas que alguien pudiera desear.

Y como los últimos serán los primeros, a Roberto, mi “gordo”, por ser parte de mi vida, mi principal apoyo, por la paciencia al oír mis eternas historias, mis quejas, y mis tonterías, tolerar mis épocas de estrés e incluso en esos momentos hacerme reír. Gracias por compartir tu familia conmigo, una hermosa familia, llena de cariño y de atenciones, que me hacen sentir como un miembro más.

Cuicuiquicuiquicuiquicuiquicuiquicui

INDICE

RESUMEN	2
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN.....	4
OBJETIVOS GENERALES	10
HIPÓTESIS	12
MATERIALES Y MÉTODOS.....	13
Área de estudio.....	13
Sitios de estudio	14
Diseño experimental.....	16
Análisis de datos.....	17
Tendencias sucesionales.....	19
Pruebas de hipótesis	20
RESULTADOS.....	22
Tendencias sucesionales.....	22
Efecto de la eliminación de pastos sobre las tasa de regeneración	25
Efecto de la eliminación de pastos y de la distancia a los remanentes de selva.....	29
DISCUSION.....	31
Tendencias sucesionales.....	31
Efecto de la eliminación de pastos sobre la tasa de regeneración	33
Efecto de la eliminación de pastos en función de la distancia a remanentes de selva	35
Implicaciones para la restauración	37
CONCLUSIONES	41
BIBLIOGRAFÍA	42
ANEXO I.....	46
ANEXO II	49

RESUMEN

El presente estudio busca evaluar el efecto de la eliminación de pastos, y el efecto asociado de la eliminación de pastos y la distancia a la selva remanente más cercana, en las tasas de regeneración de las especies leñosas de cuatro praderas ganaderas abandonadas; y revisar las tendencias sucesionales en estas praderas hasta ocho años después de su abandono. Estos análisis se realizaron agrupando las especies de acuerdo a su forma de crecimiento (árboles y arbustos), su gremio ecológico (pioneras, no pioneras y ruderales) y su modo de dispersión (anemocoria y zoocoria).

El área de estudio se encuentra en la región de Marqués de Comillas (Chiapas, México), y cada pradera se ubicó a diferentes distancias la selva madura más cercana en el momento de su abandono (Diciembre 1999). En cada una se establecieron 6 parcelas de 20x100m, en tres parcelas se eliminó la cobertura aérea de pastos al inicio de la regeneración, y en las otras tres se mantuvo la vegetación, como control. A los 2, 3, 4, 6 y 8 años de abandono, se realizaron censos de todas las plantas leñosas, mayores a 1m de altura.

Los resultados muestran que la eliminación inicial de pastos no tiene el mismo efecto en toda la comunidad leñosa; aumenta la tasa de ganancia del área basal de las especies pioneras en los sitios cercanos a la fuente de propágulos, mientras limita el desarrollo de los árboles en los sitios alejados.

La distancia a los remanentes de selva fue determinante para la regeneración, debido, principalmente, a la fuerte limitación que ejerce en la abundancia y biomasa de las especies pioneras de selva que se establecen. La distancia también limita la presencia de las especies ruderales zoócoras, lo que se asocia con el comportamiento de los animales frugívoros que habitan los bordes de la selva. La densidad de plantas de selva zoócoras no se relaciona con la distancia a la fuente de propágulos, pero parece aumentar con la densidad de árboles aislados.

En base a estos resultados se sugieren algunas medidas de restauración para recuperar la vegetación de selva en estas praderas ganaderas tropicales abandonadas, en función de tres factores: la distancia a la selva, la presencia de pastos, y de árboles aislados.

ABSTRACT

This study evaluates the effect to remove grasses and the effect associated of remove grasses and its distance to nearest mature forest, in relation to the recovery rates of woody plants in four pasture lands abandoned. We also evaluated the successional tendencies of woody species in these pastures up to eight years after their abandonment. Analyses were made to different groups of the woody species according to different attributes such as life-form (trees or shrubs), ecological group (pioneer, non-pioneer or non-native forest species) and type of dispersal (animal- and wind-dispersal).

The study area were located in the region on Marques de Comillas (Chiapas, Mexico). Each pasture was located at different distance from the nearest mature forest at the moment of its abandonment (December 1999). In each one 6 plots of 20x100 m were established, in three plots, the grass coverage was eliminated with machete, whereas in the remaining plots of each pasture, the vegetation was left intact and used as control. At 2, 3, 4, 6 and 8 years after the abandonment, we made censuses of all woody plant taller than 1 m.

Our results show that removal of grasses doesn't have the same effect in the woody community. That is, the recovery rate of the basal area of pioneer forest species increases in the places located close to the seed source (mature forest), whereas it limits the development of trees in more distantly located places.

The distance to the nearest mature forest is an important barrier for the natural recovery due, mainly, to the strong limitation applied to the abundance and biomass of the established pioneer forest species. Furthermore, distance limits the abundance and biomass of the non-native zoochorous species, associated to the behavior of some frugivorous animals that inhabit the forest borders. The density of forest animal-dispersed species wasn't related to the distance to the mature forest, but apparently increased with the highest density of isolated trees.

Taken together, these results allow us to suggest restoration measures for recovery forest vegetation in pasture lands abandoned, as a function of three factors: the distance to nearest forest, the presence of isolated trees, and pasture grasses.

INTRODUCCIÓN

Las elevadas tasas de deforestación que han sufrido los bosques tropicales a lo largo de las últimas décadas, debido, principalmente, al cambio de uso de suelo para expandir las áreas de producción agrícola y ganadera, han generado paisajes fuertemente fragmentados, una mezcla de remanentes de bosque maduro, amplias áreas de uso agropecuario, y bosques secundarios en regeneración (De Jong *et al.* 2000, Vandermeer y Perfecto 2007). Estos bosques en regeneración, frecuentemente, corresponden a antiguos campos agropecuarios que se abandonaron debido al empobrecimiento del suelo, a los cambios en las políticas de gobierno y/o a diversos procesos socioeconómicos (Uhl *et al.* 1988, Aide *et al.* 1995, Camargo *et al.* 2002). La velocidad de regeneración de la vegetación en estos campos abandonados dependerá de la historia previa de uso agropecuario, de acuerdo con el grado de intensidad, extensión y duración del uso antrópico (Uhl *et al.* 1988, Fernández y Sanford 1995, Pascarella *et al.* 2000, Mesquita *et al.* 2001, Chazdon *et al.* 2007).

En los últimos años, en las regiones tropicales, ha aumentado el interés por entender los factores y procesos que afectan la capacidad de regeneración de las áreas perturbadas por actividades humanas, buscando desarrollar herramientas de restauración que faciliten el proceso de regeneración y sucesión ecológica en campos degradados (Nepstad *et al.* 1996, Hardwick *et al.* 1997, Holl 1999, Holl *et al.* 2000, Zimmerman *et al.* 2000). Específicamente, se ha propuesto un modelo conceptual que establece que la velocidad de regeneración en los campos abandonados dependerá de la interacción entre dos grandes factores: i) la disponibilidad y diversidad de propágulos (presentes en el banco y lluvia de semillas y la regeneración de avanzada – plántulas y rebrotes); y ii) la calidad de sitio, que incluye los factores físicos, químicos y bióticos que son importantes para la supervivencia, crecimiento y reproducción de la comunidad vegetal regenerativa (Martínez-Ramos y García-Orth 2007).

De acuerdo con el modelo, la velocidad de regeneración disminuye al reducirse la calidad de sitio, i. e. debido a la disminución de los nutrientes del suelo (Asner *et al.* 2004), o a la ausencia de árboles aislados (Guevara y Laborde 1993); y al disminuir la disponibilidad de propágulos, por ejemplo, debido al uso de quemas sucesivas en el campo (Uhl 1987) hasta un punto en el que la regeneración natural ya no es posible, y es necesaria la intervención de la restauración. La velocidad de regeneración se puede evaluar a través de la tasa de cambio de algunos atributos estructurales de la comunidad vegetal como abundancia, cobertura, biomasa, diversidad de especies (Chazdon *et al.* 2007), porque se reconoce que predecir la trayectoria sucesional en términos de la composición vegetal, es extremadamente difícil, ya que numerosos factores de diversa naturaleza y escala de acción interactúan para determinar qué especies participarán en el proceso sucesional (Guariguata y Ostertag 2001).

Si bien los diferentes usos agropecuarios del suelo inciden de forma diferente en los factores del modelo propuesto, se reconoce que el establecimiento de praderas ganaderas es uno de los sistemas que más puede afectar la capacidad de regeneración (entendida como la acumulación de biomasa y de especies) del bosque original, especialmente si se utilizan especies de pastos exóticos de crecimiento agresivo y/o se hace uso de maquinaria pesada y/o de quemas repetidas (Uhl *et al.* 1988, Nepstad *et al.* 1996). Por ejemplo, un estudio en Marqués de Comillas, Chiapas, se encontró que en praderas ganaderas abandonadas la abundancia y el área basal de árboles y arbustos fueron 6 veces menores que en milpas abandonadas ubicadas en el mismo tipo de textura de suelo y edad de abandono (Martínez-Ramos y García-Orth 2007).

Diversas investigaciones han demostrado que el establecimiento de praderas ganaderas aumenta notablemente la presencia de pastos y hierbas en el banco de semillas, especialmente cuando hay un intenso y prolongado uso del suelo, a la vez que disminuye la abundancia de

las semillas de especies leñosas, particularmente especies pioneras latentes, que son las que dominan naturalmente el banco de semillas (Uhl y Clark 1983, Quintana-Ascencio *et al.* 1996, Nepstad *et al.* 1996); y ya que las semillas de las especies presentes al momento del abandono son las que determinarán la composición y dominancia de la vegetación inicial en la regeneración, se dice que en las praderas ganaderas hay una mayor pérdida de especies de selva que en terrenos sujetos a otros usos agrícolas (Fujisaka *et al.* 1998, Pascarella *et al.* 2000, Guariguata y Ostertag 2001). En estas condiciones, con un banco de semillas pobre en especies de selva, la regeneración natural dependerá mayoritariamente de la dispersión de semillas que arriban desde la matriz de vegetación que los rodea (Uhl 1987, Holl 1999).

Aún así, las semillas que se encuentran o que llegan a las praderas abandonadas deben enfrentar, en muchos casos, mayores niveles de depredación que en los claros naturales del bosque maduro, debido a las diferencias en la composición de la fauna presente (Uhl 1987, Nepstad *et al.* 1996, Holl 1999, Peña-Claros y De Boo 2002, García-Orth y Martínez-Ramos, 2007); además, las plántulas que logran emerger, tienen que enfrentar condiciones lumínicas-ambientales diferentes, y probablemente deban soportar mayores tasa de herbivoría que en los claros (Nepstad *et al.* 1996, Benítez-Malvido *et al.* 2005). Asimismo, un manejo inapropiado de las praderas ganaderas (por ejemplo, el uso repetido del fuego, una carga de ganado mayor, o una frecuencia de pastoreo más alta que la capacidad de la pradera) alterar rápidamente las características del suelo al reducir el contenido de nutrientes/materia orgánica, aumentar la compactación superficial del suelo y disminuir la velocidad de infiltración del agua (Reiners *et al.* 1994, Nepstad *et al.* 1996, Holl 1999, Guariguata y Ostertag 2001, Benítez-Malvido *et al.* 2005). Estos cambios disminuyen la calidad de sitio, y afectan el desempeño y cantidad de especies capaces de colonizar el campo abandonado (Finegan 1996).

La cobertura vegetal característica de las praderas ganaderas abandonadas, dominada

por pastos y otras hierbas, puede afectar el desarrollo de las plantas leñosas en regeneración. Los pastos modifican las condiciones microambientales extremas que prevalecen en el terreno desnudo sin vegetación, aumentando la humedad y disminuyendo la temperatura e intensidad lumínica de la superficie del suelo. Estos cambios pueden reducir condiciones extremas para las semillas, favoreciendo la germinación y el establecimiento de plántulas de algunas especies arbóreas del bosque (Holl 1999, Aide y Cavelier 1994, González-Montagut 1996, Chapman *et al.* 2002).

En contraste, las especies de pastos exóticos y/o de crecimiento agresivo pueden ser un factor limitante para la sobrevivencia, germinación y crecimiento de las plántulas, debido a la competencia que se genera por recursos subterráneos (espacio para el desarrollo radicular y absorción de nutrientes) y aéreos (luz), (Aide *et al.* 1995, Nepstad *et al.* 1996, Holl 1998, Holl 1999, Holl 2002, Camargo *et al.* 2002, Hooper *et al.* 2002, Benítez-Malvido *et al.* 2005, Rodríguez-Velázquez 2005). Por ello, se ha sugerido que la eliminación de la cobertura y las raíces de los pastos puede facilitar la regeneración natural de la vegetación y el establecimiento de plántulas transplantadas. Así, la eliminación de pastos se ha propuesto como una acción de restauración útil en los programas de reforestación de praderas ganaderas abandonadas (Hardwick *et al.* 1997, Martínez-Garza y González-Montagut 1999, García-Orth y Martínez-Ramos 2007).

Sin embargo, los pastos no tienen un efecto homogéneo sobre todas las especies que conforman la vegetación regenerativa. En suelos muy erosionados, los pastos pueden mejorar las condiciones ambientales y favorecer la germinación y establecimiento de las especies pioneras, sin afectar a las especies tardías (González-Montagut 1996, Camargo *et al.* 2002, Carpenter *et al.* 2004). Sin embargo, en otras condiciones se ha encontrado que la germinación, crecimiento y supervivencia de plántulas de especies pioneras se ven limitadas

por los pastos, mientras que las especies no pioneras que tienen semillas grandes, mejoran su desempeño en presencia de ellos (Hardwick *et al.* 1997, Zimmerman *et al.* 2000, Rodríguez-Velásquez 2005). Hooper *et al.* (2002) encontraron que en sitios con pasto *Saccharum spontaneum*, la germinación y supervivencia de plántulas estaba correlacionada con el tamaño de la semilla y el índice de tolerancia a la sombra. Las especies pioneras, que generalmente tienen semillas pequeñas de rápido crecimiento, se desarrollan en ambientes ricos en recursos, como en los claros del bosque (Martínez-Ramos 1985), mientras las especies no pioneras, que tienen semillas grandes, pueden desarrollar individuos más grandes y vigorosos que compiten mejor en ambientes limitados en recursos, como el sotobosque del bosque maduro (Leishman y Westoby 1994, Paz y Martínez-Ramos 2003).

Por otro lado, la lluvia de semillas que llega a las praderas ganaderas es limitada en abundancia y diversidad de especies en comparación con la que llega al bosque maduro. Por ejemplo, Holl (1999) encontró, en Costa Rica, que la abundancia de semillas que llegan a las praderas ganaderas abandonadas (190 semillas m⁻² al año en promedio) es mucho menor que las que se dispersan al interior del bosque (1670), y con una presencia muy baja de las especies de dispersión animal; mientras que Martínez-Garza y González-Montagut (1999) muestran que la composición de la lluvia de semillas en los Tuxtlas, México, es similar dentro del bosque y en el pastizal abierto, pero que la abundancia de semillas es mucho menor en el pastizal.

Numerosas investigaciones han encontrado que el principal factor asociado a la limitación encontrada en la lluvia de semillas de praderas ganaderas abandonadas, es la distancia al bosque maduro (Zimmerman *et al.* 2000, Mesquita *et al.* 2001, Hooper *et al.* 2005). En varios casos dicha limitación es crítica, encontrándose escasas semillas de especies dispersadas por animales a distancias muy cortas (entre 5 y 10 m) del bosque maduro (Aide y

Cavelier 1994, Holl 1999, Cubiña y Aide 2001), lo que parece relacionarse con la distribución y el estado de conservación de la matriz de vegetación que rodea el sitio evaluado (Martínez-Ramos y García-Orth 2007). Sin embargo, la abundancia de arbustos y árboles aislados presentes en el campo en el momento de su abandono pueden alterar estos patrones, al funcionar como atractores de los animales dispersores (Guevara y Laborde 1993, Slocum 2001, Hooper *et al.* 2005).

Entonces, puede decirse que la distancia al bosque maduro influye en la composición de las especies de semillas que llegarán al sitio en regeneración, y que el efecto de la presencia del pasto será diferente de acuerdo con los atributos de historia de vida de las especies que se encuentran en las praderas ganaderas abandonadas. En base a esto, el presente trabajo trata de responder a las siguientes preguntas: i) ¿la eliminación de pastos facilita el proceso de regeneración natural, aumentando la velocidad de recuperación de la abundancia, biomasa y/o diversidad de las especies de la comunidad vegetal leñosa sucesional?, ii) ¿La eliminación de pastos favorece el desarrollo de especies con ciertos atributos sobre otros, favorece más a especies de estrategia pionera o no pionera, especies arbóreas o arbustivas?, iii) ¿El efecto de la eliminación de pastos cambia con la distancia al bosque maduro en que se encuentra el área abandonada a la sucesión? y iv) ¿bajo qué circunstancias la eliminación de pastos sería una herramienta adecuada para la restauración?

OBJETIVOS GENERALES

Para abordar estas preguntas, se trabajó con una base de datos generada a partir de un experimento natural establecido en praderas ganaderas abandonadas en diciembre de 1999, en una región de la selva alta perennifolia de Chiapas. En este experimento se monitoreó la regeneración natural de la vegetación leñosa durante ocho años continuos. El trabajo tuvo dos objetivos generales. Primero, describir de manera cuantitativa las trayectorias de sucesión secundaria de la vegetación, enfatizando el aporte de plantas con diferentes atributos ecológicos. El segundo objetivo fue la evaluación de hipótesis acerca del papel que juegan la eliminación de pastos y la distancia a los remanentes de selva como factores determinantes de la tasa de regeneración de la vegetación en campos agropecuarios abandonados. Estos dos objetivos se dirigen a definir acciones de restauración ecológica que pueden aplicarse en las praderas ganaderas tropicales abandonadas.

OBJETIVOS PARTICULARES:

- Documentar las trayectorias sucesionales de la vegetación leñosa en praderas ganaderas abandonadas, considerando los atributos estructurales de densidad, área basal y cobertura (como estimadores de biomasa) y riqueza de especies.
- Evaluar el efecto de la eliminación aérea de pastos, en el momento del abandono, sobre la tasa de regeneración natural de los atributos estructurales de la vegetación leñosa durante 8 años, en praderas ganaderas abandonadas.
- Evaluar el efecto de la eliminación aérea de pastos en el momento del abandono, sobre la tasa de regeneración de los atributos estructurales, en función de la distancia a los remanentes de bosque maduro, 3 años después del abandono.
- Evaluar los efectos anteriores a nivel de la comunidad leñosa y considerando grupos de plantas con diferentes formas de crecimiento (árboles y arbustos),

gremios ecológicos (especies de selva pioneras, de selva no pioneras y ruderales) y modos de dispersión (anemocoria y zoocoria).

HIPÓTESIS

- Si el pasto es una barrera física para la regeneración natural que limita la disponibilidad de luz para las plántulas, se espera que su eliminación aumente la tasa de acumulación de individuos y biomasa de la comunidad vegetal sucesional.
- Se espera que la eliminación de pastos favorezca diferencialmente la tasa de establecimiento de las plántulas de especies que dependen de la luz para desarrollarse (heliófilas), aumentando la abundancia y biomasa de las especies pioneras.
- Se espera que la distancia a los remanentes de selva limite la dispersión de semillas, generando que las tasas de acumulación de individuos y biomasa en los sitios más alejados sean menores que en los sitios cercanos.
- Se espera que en los sitios cercanos al bosque remanente, la eliminación de pastos reduzca el efecto de competencia y aumente la tasa de acumulación de individuos y biomasa en mayor medida que en los sitios alejados. En los sitios lejanos, se espera una menor cobertura de dosel, por lo que la eliminación de pastos podría exponer a las plantas a condiciones ambientales extremas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la región de Marqués de Comillas (16°05'–16°10'N y 91°00'–90°50'W), en el sureste del Estado de Chiapas, en particular en los ejidos de Loma Bonita, Chajul y Playón de la Gloria. Esta región abarca 204400 ha y se encuentra delimitada por la frontera internacional de México con Guatemala y por los ríos Lacantún y Salinas (De Jong *et al.* 2000).

El clima es cálido húmedo con una precipitación promedio anual de 3000 mm y una temperatura media mensual de 24.8 °C (máxima de 28° y mínima de 21 °C). Durante los meses de febrero a abril se presenta una estación seca corta con una precipitación promedio mensual menor a 100 mm (Siebe *et al.* 1995). La vegetación natural predominante es el bosque tropical perennifolio (según la clasificación de Rzedowski 1971) el cual varía en estructura y composición con la topografía y el tipo de suelo (Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos 2002).

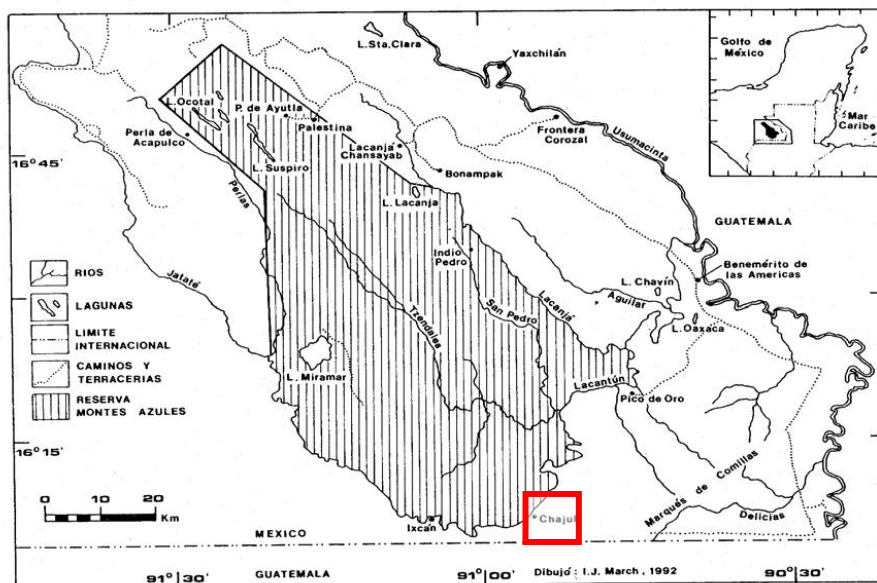


Figura 1 – Área de estudio en la Región de Marqués de Comillas, Chiapas. El recuadro en la parte inferior central indica la localización del área específica de estudio.

Los sitios de estudio (ver más adelante) se ubicaron en los lomeríos bajos. Esta unidad de paisaje se caracteriza por ser topográficamente irregular (lomeríos de 30-80 m de altura), con suelos limosos o arcillosos, de pH bajo (menor a 5.5). Esta unidad de paisaje es la menos fértil de la región, debido a las bajas concentraciones de nutrientes y de materia orgánica (Siebe *et al.* 1995) y en ella se desarrolla un bosque con una altura promedio de 35 m, con 344 a 524 árboles ha⁻¹ (con un diámetro a la altura del pecho de 10 cm o más) y hasta 80 especies arbóreas en media hectárea muestreada (Ibarra-Martínez y Martínez-Ramos 2002). Este bosque se encuentra dominado por leguminosas (*Dialium guinanense*) y moraceas (*Brosimum costarricanum*), principalmente (Siebe *et al.* 1995).

En los últimos 35 años, la región de Marqués de Comillas ha sufrido elevadas tasas de deforestación y grandes cambios en el uso de suelo. Se calcula que entre 1976 y 1996 la cobertura de bosque maduro se redujo del 95 al 56%, y la cobertura de pastizales aumentó de 1401 ha (0.7%) a 30693 ha (15% de la superficie total de la región) (De Jong *et al.* 2000). Un estudio reciente documentó que en 2007 en los ejidos de Loma Bonita, Chajul y Playón de la Gloria las praderas ganaderas ocuparon un 80% de la superficie dedicada a actividades agropecuarias y un 50% del área total de estos ejidos (Zermeño 2008). En la mayoría de estas praderas se utilizan pastos exóticos como el “brisanta” o “insurgente” (*Brachiaria brizantha*), “chontalpa” (*Brachiaria decumbens*) y “tanzania” (*Panicum maximum* var. Tanzania), y en menor proporción pastos nativos (*Axonopus* sp.), (Zermeño com. pers.).

Sitios de estudio

En diciembre de 1999 se seleccionaron cuatro praderas ganaderas abandonadas ubicadas en la zona de lomeríos bajos en los ejidos arriba mencionados, en las que dominan las especies de pastos exóticos. Estas praderas se encontraban a diferentes distancias de los remanentes de selva primaria. En el Cuadro 1 se resume la información sobre la localización,

extensión, historia de uso de suelo y distancia al fragmento de selva primaria más cercana de las praderas ganaderas estudiadas, además de la densidad y la cobertura de árboles remanentes (árboles presentes en el momento del abandono).

Cuadro 1. Información sobre localización, extensión, historia de uso de suelo, distancia a fragmentos de selva primaria y densidad y cobertura de árboles remanentes de las praderas ganaderas de estudio en la región de Marqués de Comillas, Chiapas

SITIO	EJIDO	Año desmonte	Uso ganadero	Nº quemas	Fecha del Abandono	Último censo	Distancia ¹	Extensión inicial	Árboles remanentes ²
S1	Chajul	1981	14 años	2	Dic-99	Nov-07	80 m	20 ha	117 (1110)
S2	Loma Bonita	1983	11 años	1	Dic-99	Nov-07	600 m	10 ha	167 (2390)
S3	Playón de la Gloria	1981	12 años	5	Dic-99	Feb-03	1000 m	10 ha	67 (600)
S4	Chajul	1980	14 años	2	Dic-99	Feb-03	2000 m	40 ha	0 (0)

⁽¹⁾ Distancia promedio al bosque maduro más cercano. ⁽²⁾ Densidad de árboles remanentes en individuos ha⁻¹, entre () su cobertura en m² ha⁻¹

Diseño experimental

En cada pradera de estudio se establecieron, en un área de dos hectáreas, seis parcelas permanentes de 2000 m² (20 x 100 m), con un distanciamiento paralelo mínimo de 20 m entre ellas (Figura 2). Estas parcelas se delimitaron con cuatro hileras de alambre de púas para excluir al ganado y simular el abandono de la pradera. En tres parcelas elegidas al azar se eliminó completamente la parte aérea de la vegetación herbácea de la pradera, con el uso de un machete; en las otras tres parcelas se mantuvo la cobertura vegetal inicial. A su vez, en cada una de las seis parcelas se establecieron aleatoriamente cinco cuadros fijos de 20 m² (2 x 10 m) en los cuales se llevaron a cabo los registros de la vegetación leñosa (Figura 2).

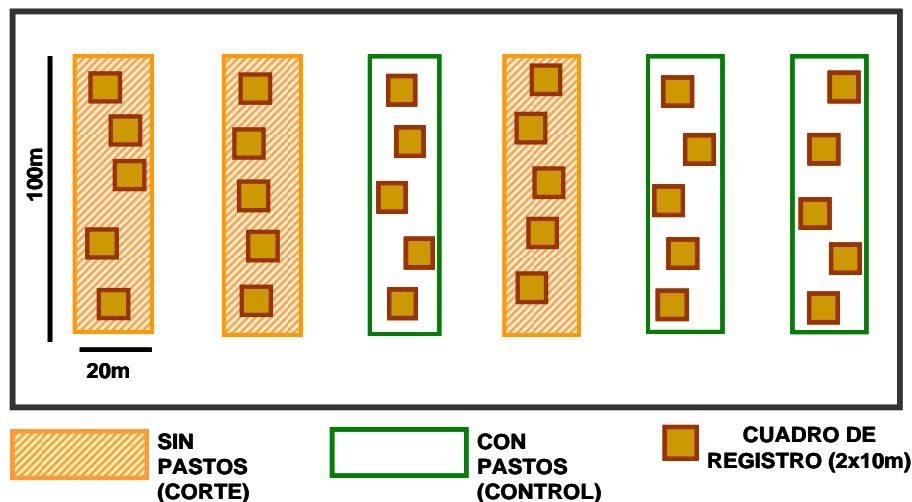


Figura 2. Ejemplo del diseño experimental en una pradera ganadera abandonada.

En noviembre del 2001, dos años después del cercado de las parcelas, en cada cuadro de 2 x 10 m se llevó a cabo el censo y etiquetado de todos los árboles y arbustos con altura igual o mayor a un metro, que surgieron de forma natural. Para cada planta se registró: altura (desde el suelo hasta la parte más alta de la copa), cobertura (diámetro menor y mayor de la copa), DAP de todos los tallos y/o ramas (con altura igual o mayor a 1.3m) y la identidad taxonómica a nivel de especie. Posteriormente, se llevaron a cabo otros censos en las siguientes fechas: febrero del 2003, marzo del 2004, junio del 2005 y noviembre del 2007. En cada censo se volvieron a medir las plantas supervivientes, y se registraron los valores de las

plantas nuevas que alcanzaron la talla mínima de registro (1 m de altura). Dos de las praderas (S3 y S4) sólo fueron seguidas hasta febrero del 2003 debido a que fueron accidentalmente quemadas por los ejidatarios de la zona. En base a estos censos se generó la base de datos utilizada para realizar este estudio.

Análisis de datos

Para cada parcela de estudio y cada fecha de censo, se calcularon las siguientes variables estructurales de la comunidad regenerativa:

- Densidad de individuos (número de individuos 100 m^{-2}). Se sumó la cantidad de individuos, iguales o mayores a 1 m de altura, presentes en los cinco cuadros (de $2 \times 10 \text{ m}$) de cada parcela, lo que corresponde a una superficie total de 100 m^2 .
- Área basal total ($\text{cm}^2 100 \text{ m}^{-2}$). Se calculó el área basal (AB_i), en cm^2 , de cada tallo o rama como: $AB_i = \pi (DAP_i / 2)^2$, donde DAP_i es el diámetro a la altura de pecho (1.30 m) del tallo o rama i . El área basal total se obtuvo sumando las áreas basales de todas las ramas y/o tallos registrados en 100 cm^2 (una parcela).
- Cobertura total ($\text{m}^2 100 \text{ m}^{-2}$). La cobertura (C_i) de cada individuo se calculó, en m^2 , como: $C_i = \pi (d_{\max}/2) (d_{\min}/2)$, donde d_{\max} es el diámetro de copa máximo y d_{\min} el diámetro de copa mínimo. La cobertura total se obtuvo sumando las coberturas de todas las plantas registradas en 100 cm^2 (una parcela).

Asimismo, se cuantificaron diferentes parámetros de la diversidad de especies, empleando el programa Ecosim 7.58 (Gotelli y Entsminger 1997). En estos casos, dependiendo del objetivo de análisis, se utilizaron los datos de todas las parcelas de cada pradera de estudio (para evaluar las tendencias sucesionales) o bien los datos de las tres

parcelas por tratamiento de cada pradera (para probar el efecto de la eliminación inicial de pastos).

- Densidad de especies (número de especies 600 m²). Se sumaron todas las especies presentes en las seis parcelas, que corresponde a una superficie total de 600 m².
- Riqueza de especies (número de especies en un número fijo de individuos). La riqueza de especies se estimó, por rarefacción, para un número fijo de plantas (se explica más adelante).
- Índice de Diversidad de Shannon-Weaver (H'). Este índice de diversidad, sensible al aporte de las especies raras, se calculó como $H' = -\sum p_i \ln(p_i)$, donde p_i es la proporción de individuos de la especie i en toda la comunidad y \ln es el logaritmo natural; y se estimó, por rarefacción, para un número fijo de plantas (se explica más adelante).
- Índice de Diversidad de Simpson (D). Este índice de diversidad, indicador del nivel de dominancia de las especies más abundantes, se calculó como $D = 1/\sum p_i^2$, donde p_i es la proporción de tallos de la especie i en toda la comunidad; y se estimó, por rarefacción, para un número fijo de plantas (se explica más adelante).

Se ha demostrado que la mayoría de las medidas de diversidad son dependientes del número de individuos muestreados. Por ello, antes de comparar los valores de una variable, como el índice de Shannon o la riqueza de especies, es necesario fijar un número común de individuos para los sitios a ser comparados. A partir del valor real calculado para cada sitio, se estiman los respectivos valores para el número de individuos común que se haya fijado, a este método de estimación se le conoce como rarefacción (Magurran 2004). En nuestro caso la rarefacción fue utilizada para probar el efecto de la interacción entre la distancia al bosque maduro y la eliminación inicial de pastos; en todos los casos se emplearon 1000 iteraciones aleatorias para estimar el valor correspondiente, y el número común se fijó en base al menor

número de plantas registrado por tratamiento entre todas las parcelas. La comparación en el tiempo no fue posible, debido a que el número fijo correspondiente fue demasiado pequeño para cumplir con los requerimientos de este método.

Los cálculos de las variables mencionadas se realizaron para la comunidad leñosa, y para las agrupaciones de especies según: 1) forma de crecimiento: árboles (definidos como especies leñosas con un tallo o eje central único) y arbustos (definidos como especies leñosas con varios tallos ramificados desde la base); 2) gremio ecológico: ruderales (definidas como especies que son favorecidas por la perturbación y que no forman parte de la selva conservada), de selva pioneras (definidas como especies integrantes de la selva conservada, que dependen de manera estricta de sitios abiertos para su establecimiento, según Martínez Ramos 1985) y de selva no pioneras (definidas como especies integrantes de selva que pueden establecerse bajo la sombra, según Martínez Ramos 1985); 3) modo de dispersión: anemócoras (definidas como especies con semillas o frutos dispersados por el viento) y zoócoras (definidas como especies con semillas o frutos dispersadas por animales). Esta categorización se realizó a partir de información bibliográfica, bases de datos y la opinión de expertos (Ibarra-Manríquez *com. pers.*, Rodríguez-Velázquez *com. pers.*, Guzmán *com. pers.* y Paz *com. pers.*).

Tendencias sucesionales

Para observar las tendencias de las variables estructurales evaluadas (densidad de individuos, área basal, cobertura y densidad de especies) en el tiempo, se graficaron los resultados para la comunidad leñosa y para las especies de crecimiento arbóreo. Los valores calculados se extrapolaron de 100 m² a una hectárea para facilitar su comparación con los resultados publicados en otros estudios, excepto la densidad de especies en que se presentan los valores para el área muestreada (600 m²). Se graficaron los resultados del primer censo

(noviembre 2001), el último censo de los sitios S3 y S4 (febrero 2003) y el último censo de los sitios S1 y S2 (noviembre 2007).

Asimismo, para observar los cambios relativos en la composición durante la sucesión, y detectar posibles reemplazos entre grupos de especies, se calculó el porcentaje aportado por cada categoría (de acuerdo a su gremio ecológico, forma de crecimiento y modo de dispersión) al valor total del grupo de leñosas en cada sitio, para los censos y variables estructurales arriba mencionadas. En todos los casos se muestran y discuten las tendencias de cambio, no las diferencias estadísticas, que se discutirán en los siguientes apartados.

Por último se calculó un Índice de Valor de Importancia (IVI) con base en el promedio entre el aporte de la densidad y del área basal de cada especie al total, para determinar las especies estructuralmente dominantes en cada sitio.

Pruebas de hipótesis

Efecto de la eliminación de pastos sobre la tasa de regeneración.- La hipótesis que propone que la eliminación de pastos aumenta la tasa de regeneración se evaluó empleando sólo los datos de las dos praderas que se monitorearon durante ocho años. Se aplicó un análisis de varianza de medidas repetidas considerando los valores estructurales (densidad, área basal, cobertura, densidad de especies) obtenidos a 2, 3, 4, 6 y 8 años después del abandono de las praderas, el factor de sitio (S1 y S2) y el factor de tratamiento (dos niveles: eliminación de pastos y control) anidado en el factor sitio. Se probó el efecto del tiempo, de la interacción tiempo x sitio, y (para probar la hipótesis) el efecto de la interacción tiempo x tratamiento anidado en sitio, en la tasa de regeneración. Cuando los efectos e interacciones fueron significativos, se calculó la tasa de regeneración con una regresión lineal simple como la pendiente de la relación entre la variable estructural x y el tiempo. Estos análisis se aplicaron considerando a toda la comunidad de plantas y para cada categoría de forma de

crecimiento, gremio ecológico y modo de dispersión por separado.

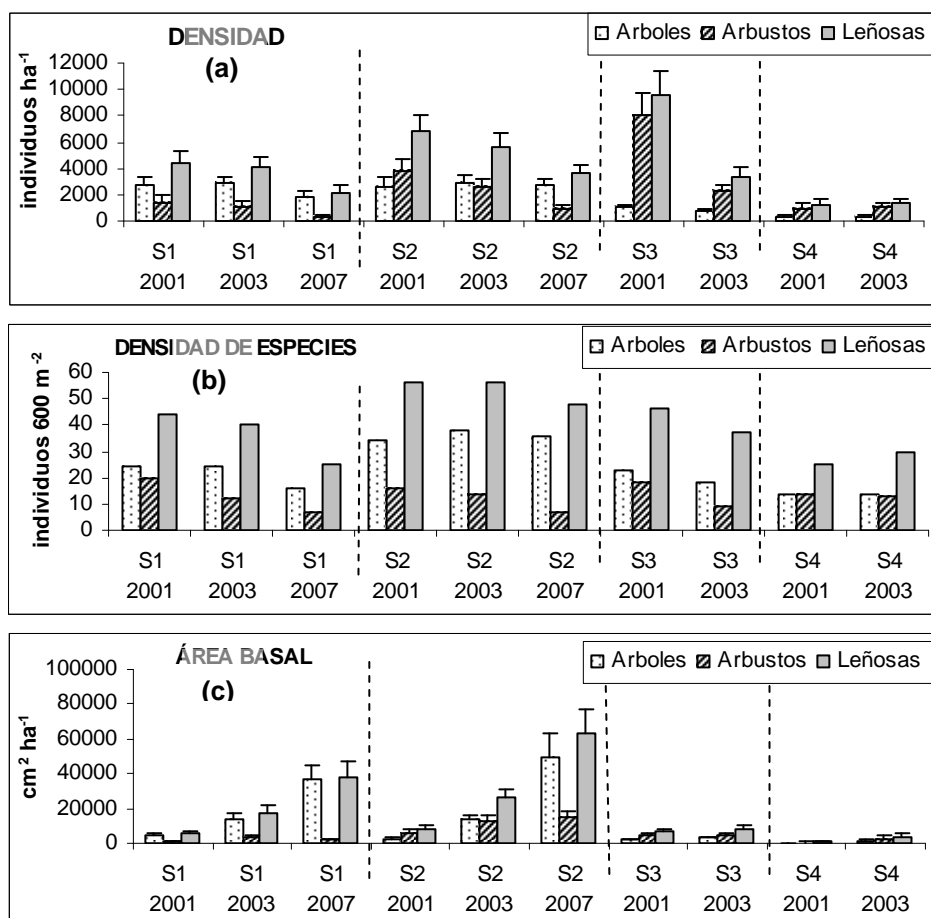
Para cada caso las hipótesis nulas serían que i) el tiempo no tiene efecto en la variación encontrada, es decir que la variable se mantiene constante en el tiempo; ii) el sitio no tiene un efecto en la tasa de cambio de las variables, es decir que las pendientes de ganancia o pérdida de la variable no son diferentes entre sitios; y iii) no hay un efecto de tratamiento, es decir que eliminar o mantener el pasto no genera un cambio significativo en la tasa de ganancia o pérdida de la variable evaluada.

Efecto de la eliminación de pastos y de la distancia a los remanentes de selva.- Se empleó un análisis de covarianza (ANCOVA) para evaluar las hipótesis que proponen que la tasa de regeneración disminuye con el incremento de la distancia a los remanentes de selva y que la eliminación de pastos tiene un efecto mayor cerca que lejos de tales remanentes. En estos análisis se empleó el tratamiento de eliminación de pastos como un factor con dos niveles (eliminación y control), y a la distancia promedio a los remanentes de selva más cercanos como la variable independiente de regresión (covariable). Las variables de respuesta (densidad, área basal, cobertura) fueron transformadas a logaritmo para homogeneizar las varianzas y/o normalizar las variables y cubrir los requerimientos de ANCOVA. Los efectos se evaluaron a los tres años (febrero de 2003) de abandono de las praderas, última fecha para la que se tienen datos de las cuatro praderas. Se aplicaron ANCOVAs para la comunidad leñosa y para cada categoría de forma de crecimiento, gremio ecológico y modo de dispersión por separado. En todos estos análisis se empleó el programa Data Desk 6.1.

RESULTADOS

Tendencias sucesionales.

La densidad de plantas leñosas tiende a disminuir con el tiempo, en tres de los cuatro sitios, esta tendencia es reflejo de la reducción en la abundancia de los arbustos, ya que la densidad de árboles se mantuvo constante en casi todos los sitios (Fig. 3a). Una tendencia similar, aunque no tan clara, se puede observar para la densidad de especies (número de especies presentes en un área determinada), (Fig. 3b). El área basal y la cobertura (indicadores de la biomasa aérea de la comunidad) de las plantas leñosas aumentó notablemente con el tiempo en los sitios S1 y S2, a diferencia de sitios S3 y, sobre todo, S4 donde este aumento no fue tan claro (Fig. 3c y 3d). El aumento en área basal y cobertura se concentra en el grupo de los árboles, los arbustos parecen mantener su biomasa, con el tiempo.



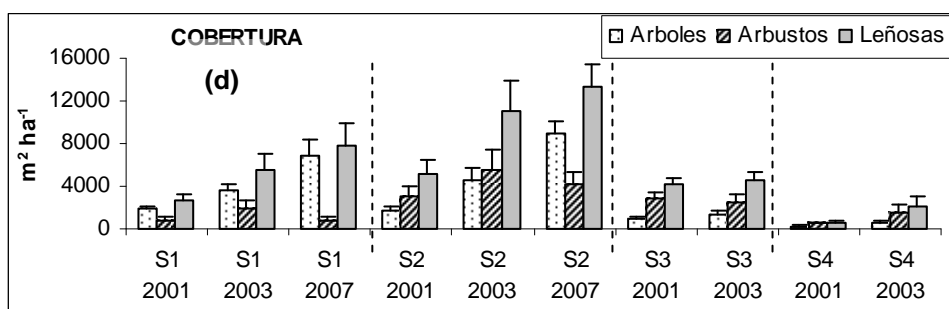


Fig. 3. Cambio de las variables estructurales (\pm error estándar) de árboles, arbustos y plantas leñosas, con el tiempo (año 2001, 2003 y 2007), en las praderas ganaderas abandonadas S1, S2, S3 y S4, en la región de Marqués de Comillas, Chiapas. a) Cambio en la densidad promedio de individuos, b) cambio en la densidad de especies, c) cambio en el área basal promedio, d) cambio en la cobertura promedio.

Se encontró que las tendencias de cambio para el aporte relativo de las diferentes categorías (de forma de vida y gremio ecológico) fueron similares en cada sitio, sin importar la variable estructural utilizada. En la Figura 4 se muestran únicamente los resultados para la densidad de individuos.

En la mayoría de sitios (S2, S3 y S4), el aporte relativo de las especies de selva pioneras a la densidad tiende a aumentar con el tiempo, mientras que el de las ruderales disminuye (Fig. 4a). En el sitio S1, el aporte de las especies de selva pioneras disminuye su aporte del 64% al 54%, aumentando ligeramente el de los otros dos grupos. El aporte relativo de las especies de selva no pioneras fue minoritario en todos los sitios (Fig. 4a), y su representación relativa sólo aumentó claramente en el sitio S2 (se duplica, del 7% al 15%).

El aporte relativo de las plantas arbóreas a la densidad aumentó con el tiempo en la mayoría de sitios (S1, S2 y S3), a medida que disminuyó el aporte de las formas arbustivas. En el sitio S4 la tendencia fue inversa, aumentando (en términos relativos) los arbustos y disminuyendo los árboles. En los sitios S1 y S2 las especies arbóreas fueron el componente dominante, mientras que en los sitios S3 y S4 fueron los arbustos (Fig. 4b).

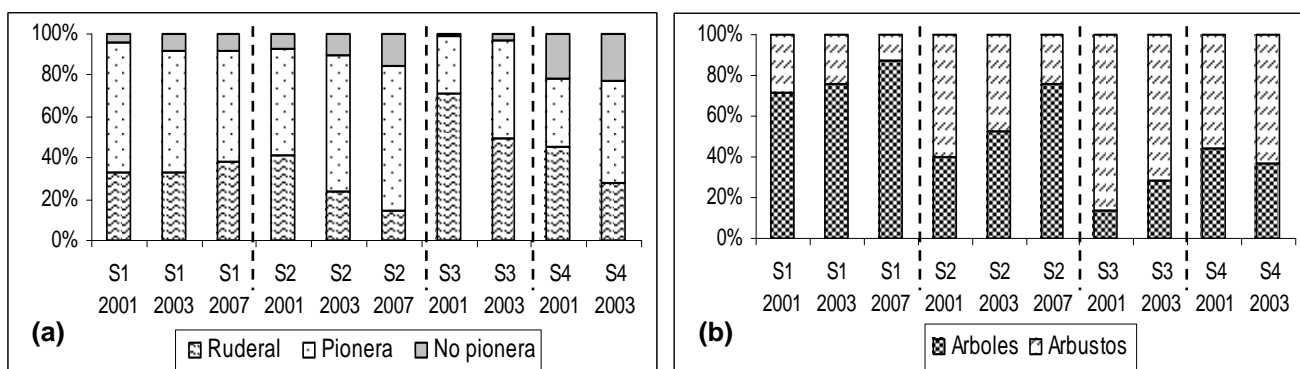
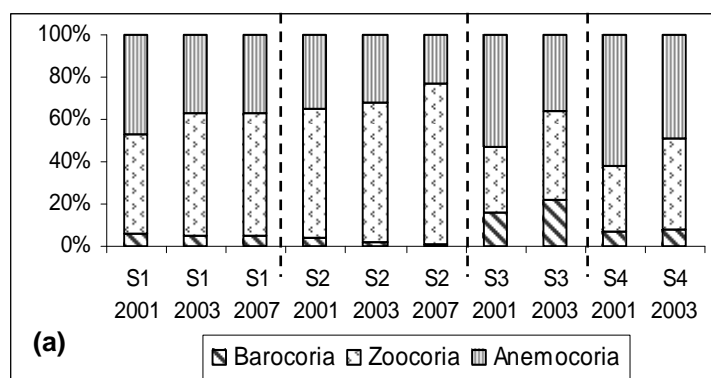


Fig. 4. Cambio en el aporte proporcional a la densidad de individuos, con el tiempo (año 2001, 2003 y 2007), en las praderas ganaderas abandonadas S1, S2, S3 y S4 en la región de Marqués de Comillas, Chiapas. a) Según la proporción de plantas de diferente gremio ecológico, b) Según la proporción de plantas con diferente forma de crecimiento.

En todos los sitios disminuyó el aporte relativo de las plantas leñosas dispersadas por viento (anemocoria) y aumentó el de las dispersadas por animales (zoocoria) con el tiempo (Fig. 5a). Esta tendencia se repite cuando observamos por separado a las especies ruderales (Fig. 5c), pero no es tan clara en las especies de selva (que agrupa a las especies pionera y no pionera) (Fig. 5b). A pesar de la baja representación general de las plantas con dispersión barócora, los sitios S3 y S4 muestran un importante aumento en la densidad relativa de las plantas ruderales con este tipo de dispersión (Fig. 5c).

La dispersión por viento fue la dominante entre las plantas de selva, en la mayoría de sitios, excepto el S2 (Fig. 5b); mientras que entre las plantas ruderales, tendió a dominar la dispersión por animales, en especial en los sitios S1 y S2 (Fig. 5c).



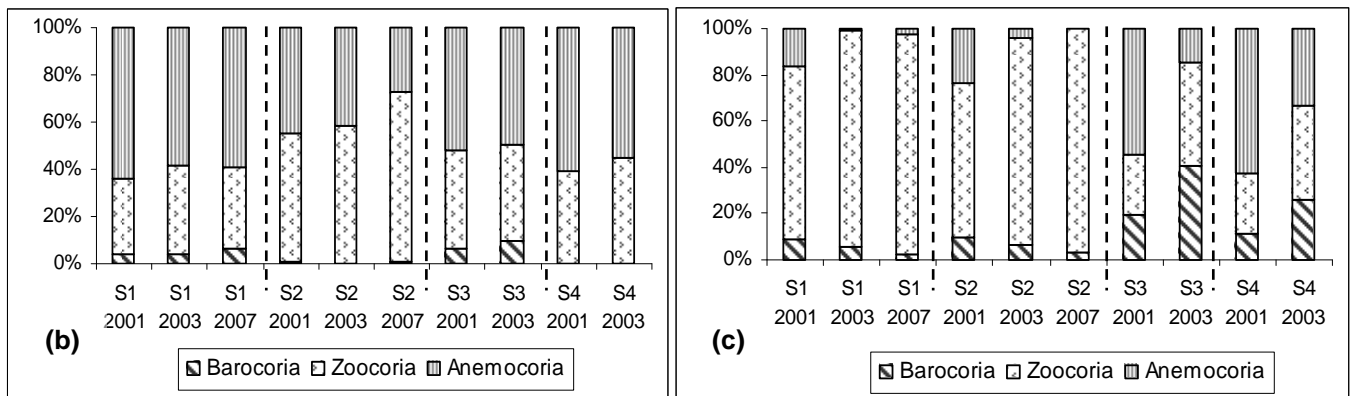


Fig. 5. Cambio en el aporte proporcional a la densidad de individuos, con el tiempo (año 2001, 2003 y 2007), en praderas ganaderas abandonadas S1, S2, S3 y S4, en la región de Marqués de Comillas, Chiapas. a) Según el modo de dispersión de la comunidad de leñosas, b) Según el modo de dispersión de las plantas de la selva (pioneras y no pioneras), c) Según modo de dispersión de las plantas ruderales.

En cuanto a la composición general de nuestros sitios, entre los dos y tres años de abandono, se encontró que *Vernonia patens*, un arbusto pionero de dispersión anemócora, es la única especie con un alto valor de importancia en las cuatro praderas evaluadas. Además de esta especie, en los sitios S1 y S2 una especie ruderal de dispersión zoócora (*Byrsonima crassifolia* en S1 y *Conostegia xalapensis* en S2) y una pionera de dispersión anemócora (*Luehea speciosa* en S1 y *Cordia alliodora* en S2) fueron de mayor importancia estructural; mientras que en los sitios S3 y S4 la mayor dominancia la presentó *V. patens* y un arbusto ruderal de dispersión anemócora (*Eupatorium pazcuarensense* en S3 y *Neurolaena macrocephala* en S4). Otras especies con alto valor de importancia estructural fueron, en S3, *Psidium guajava* (árbol ruderal de dispersión zoócora), y, en S4, *Cupania dentata*, la única especie no pionera presente en esta lista, y es de dispersión zoócora.

Efecto de la eliminación de pastos sobre las tasa de regeneración

El tiempo tuvo un efecto significativo y consistente en la tasa de regeneración a nivel de la comunidad leñosa y de las diversas categorías por grupo, explicando gran parte de la

varianza encontrada en la mayoría de las variables (más del 50% para la mayoría de casos). Sólo la densidad de árboles y la densidad de plantas de selva con dispersión zoócora no mostraron diferencias significativas a través del tiempo (Cuadro 2).

La interacción tiempo x sitio tuvo un efecto significativo en algunas de las agrupaciones de las especies, explicando entre el 15 y 30% de la varianza (Cuadro 2). Las tasas de cambio en las plantas ruderales variaron significativamente entre sitios: en el sitio S1 hubo una menor tasa de pérdida de plantas ruderales y una mayor tasa de ganancia de área basal en comparación con el sitio S2. La densidad de plantas ruderales de dispersión zoócora tuvo un comportamiento similar, con una menor tasa de pérdida en el sitio S1 que en el S2. El área basal de las plantas de crecimiento arbustivo se mantuvo constante en el tiempo en el sitio S1, y mostró un aumento significativo en el sitio S2 (Cuadro 3).

Por otro lado, se encuentra un efecto significativo del factor de interacción tiempo x tratamiento anidado en sitio que explica entre el 9 y 30% de la varianza. Este efecto fue significativo en la tasa de ganancia del área basal de la comunidad de leñosas (Cuadro 2). Tal efecto se debió básicamente a las diferencias encontradas en la tasa de ganancia de biomasa aérea (área basal y/o cobertura) de las plantas de selva pioneras y no pioneras, que fue notablemente mayor bajo el tratamiento de eliminación de pastos que en el control (Cuadro 2 y 3, Fig. 6). El tratamiento de eliminación de pastos, también afectó la tasa de cambio de la densidad de plantas ruderales con modo de dispersión anemócora, la reducción de individuos fue tres veces más rápida en el tratamiento que en el control (Cuadro3).

Ninguno de los factores evaluados tuvo efecto significativo en la densidad de especies, que se mantiene relativamente constante con el tiempo en los sitios evaluados, por ello no se incluyeron los resultados del Cuadro 2.

Cuadro2 – Resultados del análisis de varianza de medidas repetidas aplicado para evaluar los efectos de la eliminación de pasto, del sitio y del tiempo (en años) sobre en la regeneración de la vegetación en praderas ganaderas abandonadas en Marqués de Comillas, Chiapas. Se muestran los valores de F significativos para $P < 0.05$, y entre paréntesis el porcentaje de la varianza que explicado por la interacción sitio x tiempo y por la interacción de tiempo x tratamiento anidado en sitio, respectivamente.

Criterio	Grupo	Variable	Tiempo (años)	Tiempo* sitio	Tiempo* sitio/tratamiento
Todas	Leñosa	Log Dens indiv	22.38	-	-
		Área basal	38.18	-	4.05 (8.8)
		Cobertura	17.63	-	-
Estrategia y hábitat	Ruderal	Log Dens indiv	20.60	7.09 (23.8)	-
		Área basal	20.34	3.98 (15.5)	-
		Cobertura	4.67	-	-
	Pionera	Log Dens indiv	9.82	-	-
		Área basal	27.48	7.54 (18.5)	4.76 (11.7)
		Cobertura	19.90	7.30 (23.5)	2.90 (9.3)
	No Pionera	Log Dens indiv	3.01	-	-
		Área basal	5.61	-	3.38 (31.6)
		Cobertura	4.06	-	-
Forma de vida	Árboles	Log Dens indiv	-	-	-
		Área basal	27.90	-	-
		Cobertura	33.91	-	-
	Arbustos	Log Dens indiv	21.83	-	-
		Área basal	6.62	3.21 (25.8)	-
		Cobertura	3.16	-	-
Síndrome dispersión (Log Densidad individuos)	Anemócora	Total	13.22	-	-
		Ruderal	15.75	3.65 (15.3)	3.43 (14.3)
		Selva*	9.94	-	-
	Zoócora	Total	6.64	-	-
		Ruderal	21.13	9.74 (29.3)	-
		Selva*	-	-	-

Dens indiv= Densidad de individuos, (*) Se refiere a la suma de valores de los individuos de estrategia pionera y los de estrategia no pionera.

Un análisis más detallado muestra que los efectos del tratamiento de eliminación se presentaron asociados con el efecto de sitio. Por ejemplo, en el sitio S2 la eliminación de pastos incrementó cuatro veces la velocidad de ganancia en área basal de la comunidad de leñosas, mientras en el sitio S1 el aumento no fue significativo (Fig. 6). Este efecto de sitio se repitió en la tasa de ganancia de biomasa aérea (área basal y cobertura) de las plantas de selva pioneras.

Cuadro3. Valores de la pendiente (o tasa de regeneración) obtenidos para la relación lineal entre una variable estructural x y el tiempo (años), para los sitios S1 y S2; y bajo condiciones de presencia y eliminación de pastos en praderas ganaderas de Marqués de Comillas, Chiapas. Sólo se muestran las pendientes de regresión en los casos que, según análisis de varianza de medidas repetidas, la interacción fue significativa.

		SITIO		TRATAMIENTO	
		S1	S2	Con Pasto	Sin Pasto
Densidad (Log ind /100m²/año)					
Gremio ecológico	Ruderal	-0.040	-0.106	---	---
Ruderal	Anemocoria	-0.027	-0.087	-0.028	-0.086
	Zoocoria	-0.027	-0.088	---	---
Área basal (cm²/100m²/año)					
Todas	Leñosa	---	---	44.96	88.66
Gremio ecológico	Pionera	21.26	70.40	26.91	64.76
	No pionera	---	---	0.12	9.10
	Ruderal	23.46	8.78	---	---
Forma de crecimiento	Arbusto	-0.01	10.25	---	---
Cobertura (m²/100m²/año)					
Gremio ecológico	Pionera	1.74	9.08	4.03	6.78

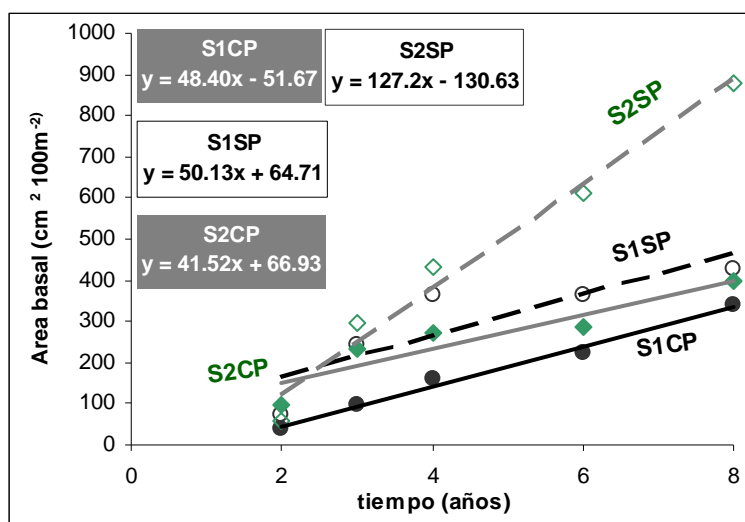


Figura 6. Trayectoria de cambio anual en el área basal de comunidades de leñosas bajo tratamientos de presencia y de eliminación de pastos en dos praderas ganaderas abandonadas en Marqués de Comillas, Chiapas. S1CP: sitio S1 con pasto; S1SP: sitio S1 sin pasto; S2CP: sitio S2 con pasto; S2SP: sitio S2 sin pasto.

Efecto de la eliminación de pastos y de la distancia a los remanentes de selva

A nivel de toda la comunidad, la densidad de plantas y el área basal disminuyeron con la distancia, sin interactuar con el tratamiento de eliminación de pastos (Cuadro 4). De acuerdo al gremio ecológico, este efecto se concentró particularmente en las plantas de selva pioneras, y en las ruderales. Los valores de densidad y biomasa de las plantas no pioneras no variaron significativamente con la distancia.

Los árboles disminuyeron, en densidad y cobertura, con la distancia, y es el único grupo en que se encontró un efecto significativo de la interacción entre la distancia y el tratamiento de eliminación, sobre el área basal. En el control, la reducción del área basal de los árboles con la distancia fue más lenta que con el tratamiento de eliminación de pastos (Cuadro 4, Fig. 7). Los arbustos no mostraron ninguna relación significativa con la distancia.

Considerando los diferentes grupos ecológicos y modos de dispersión, tres años después del abandono, la densidad de plantas leñosas anemócoras disminuyó significativamente con la distancia, este efecto se concentró en el grupo de las especies de selva (pioneras y no pionera), mientras el efecto de la distancia en la densidad de plantas leñosas de dispersión zoócora, se concentró en el grupo de especies ruderales (Cuadro 4).

El mismo análisis de covarianza se utilizó para evaluar el efecto de la eliminación de pastos y la distancia a los remanentes de selva sobre la riqueza y densidad de especies, y sobre el índice de Shannon y el de Simpson, considerando a toda la comunidad leñosa, al grupo de especies arbóreas y a las especies de selva (uniendo las de estrategia pionera y no pionera), pero tres años después del abandono, ninguna de las relaciones probadas resultó significativa. Si revisamos los datos sin rarefacción (ver anexo II), la mayor riqueza y diversidad se presentó en el sitio S2, especialmente en las parcelas sin pasto, sin existir grandes diferencias entre los demás sitios, por lo que no se encuentra un patrón claro en nuestros análisis

Cuadro 4. Resultados de análisis de covarianza que evalúa el efecto de la eliminación de pastos y de la distancia a remanentes de selva, sobre la tasa de regeneración en la densidad de plantas, área basal y cobertura considerando la comunidad de leñosas y grupos según gremio ecológico, forma de crecimiento y modo de dispersión, en praderas ganaderas tres años después del abandono, de Marqués de Comillas, Chiapas. Se indican sólo los valores de la pendiente de las regresiones lineales significativas ($P < 0.05$), entre paréntesis el error estándar.

	Log Variable	Pendiente	
Leñosas	Densidad	-0.292 (0.073)	
	Área basal	-0.482 (0.166)	
	Cobertura	---	
GREMIO ECOLÓGICO			
Ruderal	Densidad	-0.251 (0.088)	
	Área basal	-0.685 (0.111)	
	Cobertura	-0.364 (0.133)	
Pionera	Densidad	-0.325 (0.098)	
	Área basal	-0.591 (0.166)	
	Cobertura	-0.422 (0.147)	
No pioneras	Todas	---	
FORMA DE CRECIMIENTO			
Árbol	Densidad	-0.463 (0.092)	
	Área basal	CP	-0.350 (0.131)
		SP	-1.109 (0.131)
	Cobertura	-0.521 (0.14)	
Arbustos	Todas	---	
MODO DISPERSIÓN			
Anemocoria	Leñosa	-0.232 (0.065)	
	Ruderal	---	
	Selva*	-0.290 (0.068)	
Zoocoria	Leñosa	-0.315 (0.089)	
	Ruderal	-0.305 (0.083)	
	Selva*	---	

CP= Control, con pasto; SP= Tratamiento con eliminación de pastos. (*) Se refiere a la suma de valores de los individuos de estrategia pionera y no pionera. Todas: incluye los resultados de densidad, área basal y cobertura.

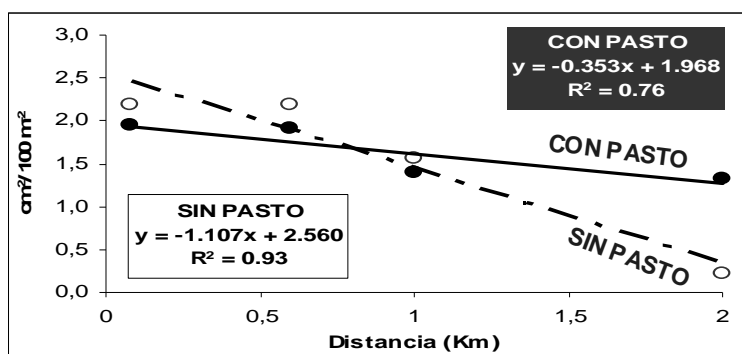


Figura 7. Efecto de la interacción entre la distancia a remanentes de selva y la eliminación de pastos sobre el área basal de árboles en praderas ganaderas tres años después del abandono, en Marqués de Comillas, Chiapas. Los puntos negros y línea de regresión continua corresponden al control; los puntos claros y línea discontinua corresponden al tratamiento de eliminación de pastos. En cada caso se indican las ecuaciones lineales ajustadas y la proporción de la varianza explicada (R^2).

DISCUSION

Tendencias sucesionales

En base al estudio de cronosecuencias se ha reportado que el área basal, y otros indicadores de biomasa aérea, tienden a aumentar linealmente con el tiempo (Chazdon *et al.* 2007). Esto lo encuentran Uhl *et al.* (1988) en praderas ganaderas abandonadas de Brasil, con intensidad de uso ligero y moderado, durante los primeros 40 años de la regeneración y Chazdon *et al.* (2007) en praderas ganaderas en Costa Rica, durante los primeros 25 años después del abandono; aunque Steininger (2000) reporta que esta tendencia es cierta sólo para las especies de árboles tardías en campos agrícolas abandonados de Brasil y Bolivia. Estos resultados concuerdan con el comportamiento de los sitios S1 y S2 de nuestro estudio, donde el área basal y la cobertura de leñosas, y de los árboles, se incrementó linealmente con el tiempo (Cuadro 2), pero esta tendencia no es tan evidente en los sitios S3 y S4, los sitios más alejados al bosque maduro, ni en las plantas arbustivas (grupo que no se incluyó en los estudios citados).

Por otro lado, los estudios de cronosecuencias muestran que la densidad de individuos no parece seguir un patrón predecible durante la regeneración, debido a los diferentes procesos de denso-dependencia (asociados a la historia de vida de cada especie) y a las perturbaciones que se pueden presentar. Por ejemplo, Chazdon *et al.* (2007), en Costa Rica, muestra que la densidad de árboles tiene un comportamiento no lineal, mientras Aide *et al.* (1995), en Puerto Rico, encuentran que la densidad de árboles aumentó linealmente, ambos patrones descritos para los primeros 25 años de regeneración y en praderas ganaderas abandonadas. En nuestro estudio la densidad de árboles se mantuvo constante con el tiempo, pero a diferencia de los estudios citados, aquí se incluyeron plantas menores a 2.5 cm de DAP, por lo que los datos no se pueden comparar directamente.

La densidad de especies, en nuestros sitios, tiende a disminuir con el tiempo. Esto se debe a la fuerte dependencia que tiene este atributo de la densidad de plantas (Chazdon *et al.* 2007). Al disminuir el número de individuos, se perderían algunas especies que tienen baja abundancia, lo que reduce el número total de especies.

Estos cambios estructurales, observados a lo largo del tiempo, sugieren que en la comunidad leñosas existió un proceso de aclareo, es decir que, a medida que aumenta la biomasa de los individuos leñosas más grandes (generalmente arbóreos) y se va cerrando el dosel, se da una alta mortalidad centrada en los individuos de menor talla, lo que conlleva a una reducción en la tasa de reclutamiento de nuevos individuos (van Breugel *et al.* 2007).

Este mismo proceso nos puede explicar porqué las especies arbustivas tienden a ser reemplazadas por las arbóreas con el tiempo. Muchas especies arbustivas, , son de talla pequeña y heliófilas, de modo que su supervivencia y reclutamiento se ven fuertemente limitados a medida que el crecimiento de la cobertura y altura de los árboles van cerrando el dosel (van Breugel *et al.* 2007). En los sitios S3 y S4, los arbustos fueron dominantes (a pesar de su disminución relativa), lo que puede asociarse a que las condiciones lumínicas aún no son limitantes.

La densidad relativa de las plantas de selva pioneras, como *Bellucia glossularioides* y *Tabernaemontana alba*, aumentó con el tiempo, en tres de los sitios evaluados lo que sugiere un proceso de reemplazamiento de las plantas ruderales como *Eupatorium pazcuarensis* y especies del género *Salvia*. Pascarella *et al.* (2000) reporta una tendencia similar, encontrando en Costa Rica que las especies exóticas eran abundantes y diversas en los primeros años de abandono de praderas ganaderas, pero que fueron decreciendo en importancia, y 25 años después habían sido totalmente reemplazadas por árboles pioneros.

En nuestros sitios, el aporte estructural relativo de las especies de selva no pioneras es

muy bajo y se mantiene constante en el tiempo (excepto para el sitio S2), lo que concuerda con los resultados de Uhl (1987), en Brasil, donde praderas ganaderas con cinco años de abandono presentaban densidades muy bajas de este grupo de especies. Esto sugiere que las especies no pioneras, que son las principales constituyentes de la estructura de la selva madura conservada, tienen fuertes limitantes para dispersarse, establecerse y/o desarrollarse en estas condiciones.

La reducción relativa, a lo largo del tiempo, de las plantas con dispersión anemócora se explica parcialmente porque muchas de las especies de arbustos y ruderales, colonizadoras tempranas, demandantes de luz, tienen este modo de dispersión (por ejemplo, *Vernonia patens*, *Baccharis trinervis*, *Eupatorium pazcuarense*, ver anexo I), a la vez que muchas de las especies arbóreas, con mayor capacidad de persistencia en la comunidad vegetal y con pocas limitaciones relacionadas con la disponibilidad de luz, son dispersadas por animales (como *Byrsonima crassifolia* y *Vismia camparaguey*).

A diferencia de los patrones encontrados para la comunidad de leñosas y las especies ruderales, las plantas de selva dispersadas por viento fueron dominantes en casi todas las praderas estudiadas, representadas por especies como *Vernonia patens* y *Luehea speciosa*; sólo en el sitio S2, especies de selva como *Cecropia peltata* e *Inga punctata*, dispersadas por animales fueron dominantes. Esto nos sugiere la existencia de una barrera para la dispersión y/o establecimiento de este grupo de especies en la mayoría de sitios, y al menos una condición favorable en el sitio S2, como se discutirá más adelante.

Efecto de la eliminación de pastos sobre la tasa de regeneración

Se encontraron evidencias de que el efecto del tratamiento de eliminación de pastos sobre las tasas de ganancia de biomasa de las plantas leñosas (en especial plantas de selva pioneras y no pioneras) puede ser positivo e importante cuando las condiciones del sitio son

favorables. Las parcelas sin pasto del sitio S2 tuvieron tasas de ganancia de biomasa superiores a todas las demás, lo que creemos que se relaciona con la presencia de una mayor densidad y cobertura de árboles remanentes (Cuadro 1).

Como hemos visto, el sitio S2 fue el único en que la abundancia de especies de selva zoócora (alrededor del 60%) fue mayor a las de dispersión anemócoras, y también fue el sitio con mayor densidad y cobertura de árboles remanentes (Cuadro 1). Esto se explicaría porque la presencia de árboles aislados en las praderas ganaderas incrementa la cantidad de semillas dispersadas por animales bajo su copa en comparación con las zonas de pastizal abierto, sin afectar a las semillas dispersadas por el viento (Guevara y Laborde 1993, Holl 2002), lo que puede aumentar, de manera importante, las tasas de regeneración en una comunidad en sucesión (Chazdon *et al.* 2007). Esto nos diría que en las parcelas evaluadas existe una fuerte limitación en la dispersión de semillas de selva zoócoras, que puede ser incrementada con la presencia de árboles remanentes.

La sombra de los árboles remanentes, a su vez, mejora las condiciones microclimáticas, al nivel del suelo, en un pastizal abierto (Loik y Holl 1999), y pueden reducir el efecto de competencia de los pastos, por ejemplo, Hooper *et al.* (2002) reportaron que el pasto afectó negativamente el crecimiento de las plántulas de especies de selva, pero que su efecto fue menor cuando el pasto estaba bajo sombra. En otro estudio, Garcia-Orth y Martínez-Ramos (2007) mostraron que las plántulas del árbol pionero *Trema micrantha* tuvieron un crecimiento más rápido bajo la cobertura de los árboles aislados que en la pradera abierta. Esto nos indicaría que en el sitio S2, la presencia de árboles remanentes no sólo aumentó el número de semillas de especies de selva zoócoras dispersadas; sino que al eliminar el pasto de las praderas, la sombra de los árboles evitó que condiciones de temperatura y radiación extremas afectaran a las plántulas, facilitando su establecimiento.

Efecto de la eliminación de pastos en función de la distancia a remanentes de selva

Se ha reportado que la cercanía al bosque maduro es un factor crucial para la regeneración (Guariguata y Ostertag 2001, Zimmerman *et al.* 2000, Holl 1999), y nuestros resultados concuerdan con ello. El sitio S4, el sitio más alejado del bosque maduro, mostró los valores más bajos de regeneración, mientras que los sitios más cercanos, S1 y S2, mostraron una abundante regeneración, probablemente porque la distancia es el principal factor limitante en la dispersión de semillas, como se discutirá más adelante; estos resultados además se pueden asociar con que el sitio S4 es el de mayor extensión y el único sin árboles remanentes en el área muestreada (Cuadro 1).

La abundancia y biomasa aérea de las plantas pioneras mostraron una fuerte relación negativa con la distancia, tres años después del abandono, lo que sugiere que los fragmentos de selva son la principal fuente de propágulos de estas especies. Por lo tanto, como se ha visto, la distancia a la que se encuentre la pradera ganadera abandonada se convierte en una barrera importante para la llegada de semillas de este grupo de especies, y para la regeneración natural. Esto nos dice que sólo algunas especies pioneras llegarán a los sitios más alejados del bosque, como *Vernonia patens* en nuestro estudio, mientras que la mayoría de ellas (*Luehea speciosa*, *Trichospermum mexicanum*, *Cecropia peltata*, etc) llegarán a distancias relativamente cortas (ver anexo II).

Algunos investigadores han encontrado que la distancia limita fuertemente la dispersión de semillas de especies de selva zoócoras, lo que se asocia con la disminución o falta de actividad de los animales que actúan como vectores de dispersión en zonas abiertas y extensas como las praderas ganaderas (Aide y Cavelier, 1994; Holl, 1999). Esta limitación a la dispersión de semillas podría explicar el hecho que en nuestro estudio no se encontró ninguna relación entre la distancia y las plantas no pioneras, ni entre la distancia y la densidad

de semillas de plantas de selva dispersadas por animales; ya que cerca del 90% de las plantas de selva no pioneras registradas tuvieron un modo de dispersión zoócora. Por otro lado, la pradera de estudio más cercana al bosque maduro en nuestro estudio se ubicó a 80 m, esta es una distancia mucho mayor a los 10 m, que usualmente se reporta como distancia crítica para la dispersión de semillas de especies de selva zoócoras (Aide y Cavelier, 1994; Holl, 1999; Zimmerman *et al.*, 2000; Cubiña y Aide, 2001), lo que nos diría que en todos nuestros sitios de estudio la dispersión de las especies de selva zoócoras, y en particular las de las especies no pioneras, fue fuertemente limitada, incluso a distancia menores a las que se evaluaron.

No existen estudios que relacionen la forma en que cambian los atributos de la comunidad de especies ruderales con la distancia a los remanentes de selva. Dado que la selva no es la fuente de propágulos de estas plantas, la relación negativa entre la densidad y biomasa de especies ruderales y la distancia nos sugiere que los remanentes de selva, o al menos las zonas de borde, podrían funcionar como hábitat de los animales que dispersan las semillas de estas plantas. Esta idea es apoyada por la relación negativa que se encontró entre la distancia y la densidad de ruderales dispersadas por animales. Especies ruderales como *Byrsonima crassifolia*, *Psidium guajava*, *Conostegia xalapensis* tienen frutos carnosos que muy probablemente atraen a animales frugívoros que pueden habitar en la selva. Esto significaría que los animales que funcionan como vectores de dispersión de semillas en las praderas ganaderas estarían favoreciendo la llegada de plantas ruderales en lugar de especies de selva, alterando la composición inicial de estos bosques secundarios. Es necesario, entonces, realizar estudios que permitan entender cuál es la relación entre la distancia y las especies ruderales, y sus probables efectos en la regeneración de la vegetación nativa.

Se encontró un efecto interactivo de la distancia con el tratamiento de eliminación de pastos en el grupo de árboles, pero sólo sobre su área basal. Las diferencias en la pendiente de

regresión (Cuadro 3, Fig. 7) indican que en el sitio más lejano al fragmento de selva (S4), las parcelas con eliminación de pastos mostraron menor área basal de árboles que aquellas con pastos. Esto nos indicaría que en el sitio S4, con baja densidad de leñosas y poca cobertura vegetal (Fig. 1), los pastos podrían haber facilitado el desarrollo, pero no el establecimiento, de algunas especies arbóreas, al protegerlas de las condiciones microclimáticas extremas.

Los arbustos no mostraron ninguna relación con la distancia, pero el sitio tuvo un efecto significativo en la tasa de ganancia de área basal, lo que significaría que para su desarrollo dependieron más de las características del sitio que de la distancia a los remanentes de selva.

Implicaciones para la restauración

La restauración ecológica se refiere al proceso de asistir la recuperación de un ecosistema que ha sido degradado, dañado o destruido (Clewell *et al.* 2005), y por definición busca regresar este ecosistema a su estado original o a un estado anterior a la perturbación (Brown y Lugo 1994). Sin embargo, una visión más amplia, planteada por la SER (Sociedad de Restauración Ecológica Internacional) nos indica que un proyecto de restauración debe iniciar o acelerar la recuperación de un ecosistema, en términos de su salud (recuperación de atributos funcionales), integridad (recuperación de la composición de especies y la estructura de la comunidad), y sustentabilidad (recuperación de capacidad de resistencia a la perturbación y resiliencia) (Clewell *et al.* 2005).

Este estudio exploró la forma en que se recuperan los atributos estructurales y funcionales (integridad y salud de acuerdo a la SER) de un ecosistema de selva en praderas ganaderas abandonadas, al favorecer la regeneración natural de la vegetación nativa eliminando la barrera representada por las especies herbáceas de las praderas. Se partió de un esquema conceptual que propone que la velocidad de regeneración natural de la vegetación,

depende fundamentalmente de dos ejes: la disponibilidad de propágulos y la calidad del sitio (Martínez-Ramos y García-Orth 2007). Se exploró el efecto de dos factores en estos ejes y la velocidad de regeneración: la eliminación de pastos (que presumiblemente mejora la calidad de sitio) y la distancia al borde de remanentes de selva (que afecta la disponibilidad de propágulos), para plantear estrategias de restauración adecuadas.

Los resultados del presente trabajo indican que los pastos son una barrera física para la regeneración, pero su eliminación al momento del abandono de la pradera, por sí sola, no es una acción de restauración que pueda tener un efecto favorable generalizado. La eliminación inicial de pastos puede mejorar la tasa de acumulación de biomasa de las especies de selva en praderas ganaderas, pero para lograr este efecto es necesario tomar en cuenta la distancia a la que se ubica del bosque maduro y de las características del sitio, aquí asociadas con la presencia de árboles remanentes.

En las praderas ubicadas lejos de los remanentes de selva (1000 m o más en nuestro estudio), el arribo de semillas es muy reducido. Bajo estas circunstancias sería necesario, primero, introducir propágulos por transplante (semillas, plántulas, brinzales y/o estacas) como parte de un programa de restauración (Holl *et al.* 2000, Camargo *et al.* 2002, Martínez-Ramos y García Orth 2008), de acuerdo a nuestros resultados, estos propágulos se podrían ser introducidos en áreas en que se elimine el pasto, pero que se ubiquen bajo la sombra de los árboles remanentes. Además se propone incluir especies arbóreas nativas de selva que compitan exitosamente con los pastos, por ejemplo, *Cedrela odorata* (Rodríguez-Velázquez 2005), y/o especies tolerantes a la sombra de semillas grandes, como sugieren Hooper *et al.* (2000) y Camargo *et al.* (2002).

En las praderas cercanas a la fuente de propágulos (600 m o menos en nuestro estudio) el establecimiento y desarrollo de las especies pioneras no parece ser un problema, en

particular si son plantas dispersadas por el viento. En estos casos, la eliminación de los pastos tuvo un efecto positivo en la tasa de crecimiento (aumento en biomasa) de las especies de selva. Sin embargo este efecto fue mucho más importante en el sitio con mayor densidad y cobertura de árboles remanentes, lo que sugiere que la presencia de árboles aislados favoreció la regeneración de la vegetación en las parcelas en que se eliminó el pasto. En ausencia de vegetación remanente, una acción de restauración más adecuada será transplantar árboles juveniles de crecimiento rápido, como *Trema micrantha* o *Cecropia peltata* (Dañobeytia *et al.* 2007, García-Orth y Martínez-Ramos 2008), seleccionando sobre todo aquellos de especies que producen frutos carnosos que son consumidos por animales frugívoros (Martínez-Garza y González-Montagut 2002).

Sin importar la distancia a la fuente de propágulos, se encontró una fuerte limitación para la dispersión de semillas de especies arbóreas no pioneras. Por ello, si se quiere recuperar la estructura de un bosque maduro, no bastará la capacidad de recuperación del sitio, sino que se requieren medidas complementarias enfocadas en recuperar este grupo de especies en las praderas ganaderas abandonadas. Para ello se han propuesto diversas herramientas como la siembra directa de semillas (Camargo *et al.* 2002, Hooper *et al.* 2002), el trasplante de plántulas (Martínez-Garza y Howe 2003, Benitez-Malvido *et al.* 2005) y el desarrollo de plantaciones forestales mixtas (Parrota y Knowles 1999, Leopold *et al.* 2001).

Es importante resaltar dentro de las estrategias planteadas no se incluyen los problemas que pueden generar suelos muy degradados y/o alterados, ni los efectos específicos que puedan causar las diferentes identidades de los pastos presentes. En nuestras praderas dominaron mezclas, en proporciones variables, de pastos exóticos introducidos, y no se pudieron obtener datos de las condiciones edáficas dominantes.

Por último, cabe señalar que aunque se encontró un efecto del sitio y de la distancia

sobre la densidad y crecimiento de las plantas ruderales, nuestros resultados no muestran que la eliminación de pastos influya en el establecimiento y/o desarrollo de estas especies. Sin embargo, un análisis más detallado (ver Anexo II) muestra diferencias en la composición de las parcelas control y en las que se eliminó el pasto, para los sitios más cercanos a la selva. En el sitio S1, encontramos que dos especies ruderales de crecimiento arbóreo (*Byrsonima crassifolia* y *Vismia camparaguey*) dominaron las parcelas control, mientras que en las parcelas sin pasto, dominó una especie arbórea nativa (*Luehea speciosa*). La misma tendencia se repite en el sitio S2, *Conostegia xalapensis*, un arbusto ruderal, dominó en las parcelas control, mientras *Cecropia peltata* y *Trichospermum mexicanum*, dos árboles típicamente pioneros, aumentaron su importancia estructural a lo largo del tiempo en las parcelas sin pastos. Esto nos demuestra lo importante que es considerar también los efectos que la eliminación del pasto puede tener en la composición de la comunidad leñosa sucesional.

CONCLUSIONES

- La eliminación de pastos no tuvo el mismo efecto en toda la comunidad leñosa, aumentó la tasa de regeneración, en términos de ganancia de biomasa, de las plantas de selva pioneras y no pioneras en los sitios cercanos a la fuente de propágulos; pero en los sitios más alejados, la eliminación de pastos redujo el crecimiento de los árboles.
- La dispersión de semillas de las especies pioneras estuvo limitada por la distancia al fragmento de selva más cercano. Por ello, la regeneración y sucesión secundaria tienen una magnitud mayor en los sitios cercanos que lejanos a los remanentes de selva.
- Las plantas no pioneras fueron un componente minoritario en todos los sitios, incluso ocho años después del abandono, y su presencia no se relacionó con la distancia a la selva, lo que puede deberse a las cortas distancias de dispersión de dichas especies.
- La distancia promedio al bosque fue determinante en la abundancia y biomasa de las plantas ruderales con dispersión zoócora, lo que podría relacionarse con el comportamiento de algunos animales frugívoros que habitan en los bordes del bosque que funcionarían como dispersores de estas especies.
- La distancia a la fuente de propágulos fue el principal factor limitante para la densidad de plantas de selva anemócoras establecidas. La abundancia y cobertura de árboles remanentes parecen ser el principal factor asociado a la densidad de plantas de selva zoócoras.

BIBLIOGRAFÍA

- Aide T.M. y Cavelier J. 1994 Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* 2: 219-229
- Aide, TM; Zimmerman, JK; Herrera, L; Rosario, M; Serrano, M. 1995 Forest recovery in abandoned tropical pasture in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 77: 77-86
- Asner, GP; Townsend, AR; Bustamante, MCM; Nardoto, GB; Olander, LP 2004 Pasture degradation in the central Amazon: linking changes in carbon and nutrient cycling with remote sensing. *Global Change Biology* 10: 844-862.
- Benítez-Malvido, J; Martínez-Ramos, M; Camargo, JLC y Ferraz, IDK. 2005 Responses of seedling transplants to environmental variations in contrasting habitats of Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 21: 397-406.
- Brown, S y Lugo, AE. 1994 Rehabilitation of tropical lands: a key to sustaining development. *Restoration Ecology* 2 (2): 97-111
- Camargo, JL; Kossman, ID; Imakawa, AM. 2002 Rehabilitation of degraded areas of Central Amazonia using direct sowing of forest tree seeds. *Restoration Ecology* 10 (4): 636 – 644.
- Carpenter, FL; Nichols, JD; Sandi, E. 2004 Early growth of native and exotic trees planted on degraded tropical pasture. *Forest Ecology and Management* 196: 367-378
- Chapman CA; Chapman LJ; Zanne, A y Burgess, MA. 2002 Does weeding promote regeneration of an indigenous tree community in felled pine plantations in Uganda? *Restoration Ecology* 10: 408-415.
- Chazdon, RL; Letcher, SG; van Breugel, M; Martinez-Ramos, M; Bongers, F y Finegan, B. 2007 Rates of changes in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances *Phil. Trans. R. Soc. B.* 362: 273-289
- Clewell, A ; Reiger, J ; Munro, J 2005. Guidelines for developing and managing ecological restoration projects (2nd Edition) Society for Ecological Restoration International. Tucson - USA
- Cubiña, A y Aide, TM. 2001 The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a Tropical Pasture *Biotropica* 33 (2): 260-267
- Dañobeytia, FR; Levy, S; Perales, H; Ramírez, N; Douterlungne, D; López, S 2007 Establecimiento de seis especies arbóreas nativas en un pastizal degradado en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Ecología Aplicada* 6 (1-2): 1-8
- De Jong, BHJ; Ochoa-Gaona, S; Castillo-Santiago, MA; Ramírez-Marcial, N y Cairns, MA. 2000 Carbon flux and patterns of land-use/ land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico *Ambio* 29 (8): 504 - 511
- Fernandes, DN & Sanford, RL (1995) Effects of recent land-use practices on soil nutrients and succession under tropical wet forest in Costa Rica. *Conservation Biology* (9): 915 – 922
- Finegan, B. 1996 Pattern and process in neotropical secondary rain forest the first 100 years of succession (Review) *Tree* 11(3): 119- 124
- Fujisaka, S; Escobar, G; Veneklaas, E. 1998 Plant community diversity relative to human

- Garcia-Orth, X y Martínez-Ramos, M. 2007 The effect of site, isolated trees, and grass competition on performance of *Trema micrantha* (Ulmaceae) sapling in tropical pastures.
- Garcia-Orth, X y Martínez-Ramos, M. 2008 Seed dynamics of early and late successional tree species in tropical abandoned pastures: seed burial as a way of evading predation. *Restoration Ecology* 16 (3):435-443
- González-Montagut, R 1996 Establishment of three rain forest species along the riparian corridor-pasture gradient in Los Tuxtlas, Mexico. Ph.D Dissertation. Harvart University, Cambridge.
- Gotelli, NJ y Entsminger, GL. 2007. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>.
- Guariguata, MR y Ostertag, R. 2001 Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics *Forest Ecology and Management* 148: 185-206
- Guevara, S y Laborde, J 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* 107/108: 319-338.
- Hardwick, K; Healey, J; Elliott, S; Garwood, N; Anusarnsunthorn, V. 1997 Understanding and assisting natural regeneration processes in degraded seasonal evergreen forests in northern Thailand. *Forestry Ecology and Management* 99: 203-214
- Holl, KD. 1998 Effects of above- and below-ground competition of shrubs and grass on *Calophyllum brasiliense* (Camb.) seedling growth in abandoned tropical pasture *Forest Ecology and Management* 109: 187-195
- Holl, K. 1999 Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31 (2): 229 – 242
- Holl KD; Loik, ME; Lin, EHV; Samuels, IA. 2000 Tropical montane forest restoration in Costa Rica: Overcoming barriers to dispersal and establishment *Restoration Ecology* 8 (4): 339-349
- Holl, KD. 2002 Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *Journal of Ecology* 90: 179 – 187
- Hooper, E; Condit, R; Legendre, P. 2002 Responses of 20 native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in Panama. *Ecological Applications* 12 (6): 1626 – 1641
- Hooper, E; Legendre, P y Condit, R. 2005 Barriers to forest regeneration of deforested and abandoned land in Panama *Journal of Applied Ecology* 42: 1165-1174
- Ibarra-Martínez, G y Martínez-Ramos, M. 2002 Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest *Plant ecology* 160: 91-112
- Leishman, M.R. y Westoby, M. 1994 The role of large seed size on shaded conditions: experimental evidence. *Functional Ecology* 8 (2): 205 – 214
- Leopold, AC; Andrés, R; Finkeldey, A; Knowles, D (2001) Attempting restoration of wet tropical forests in Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 142: 243-249

- Loik, ME y Holl, KD. 1999 Photosynthetic responses to light for rainforest seedlings planted in abandoned pasture. Costa Rica. *Restoration Ecology* 7 (4): 382-391
- Magurran, A 2004 Measuring biological diversity Ed. Blackwell – Massachusetts
- Martínez-Garza, C y González-Montagut, R. 1999 Seed rain forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico *Plant Ecology* 145: 255-265
- Martínez-Garza, C y Howe, H. 2003 Restoring tropical diversity: Beating the time tax on species loss. *The Journal of Applied Ecology* 40 (3): 423 – 429
- Martínez-Ramos, M. 1985 Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: *Investigaciones sobre la Regeneración de las Selvas Altas en Veracruz, México* (A. Gómez-Pompa y S. del Amo, eds.) pp: 191 – 239. Editorial Alambra Mexicana, S. A., México.
- Martínez-Ramos, M y García-Orth, X. 2007 Sucesión ecológica y restauración: el caso de selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80: 69-84 *Suplemento Restauración Ecológica en México*
- Mesquita, RCG; Ickes, K; Ganade, G y Williamson, GB 2001 Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology* 89: 528-537
- Nepstad, D; Pereira, CA y Cardoso da Silva, JM. 1996 A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia *Oikos* 76:25-39.
- Parrota, JA y Knowles, OH 1999 Restoration of tropical moist forest on bauxite-mined lands in the Brazilian Amazon *Restoration Ecology* 7 (2): 103-116.
- Pascarella, JB; Aide, TA; Serrano, MI; Zimmerman, JK. 2000 Land-use history and forest regeneration in the Cayey Mountains, Puerto Rico *Ecosystems* 3: 217-228
- Paz, H; Mazer, S; Martínez-Ramos, M. 1999 Seed mass, seedling emergence, and environmental factors in seven rainforest Psychotria (Rubiaceae). *Ecology* 80 (5): 1594 – 1606.
- Paz, H. y Martínez-Ramos, M. 2003 Seed size and seedling performance within species of Psychotria (Rubiaceae). *Ecology* 84: 439-450
- Peña-Claros, M y De Boo, H. 2002 The effect of forest successional stage on seed removal of tropical rain forest tree species *Journal of Tropical Ecology* 18: 261-274
- Quintana-Ascencio, PF; Gonzalez-Espinosa, M; Ramirez-Marcial, N; Dominguez-Vazquez, G; Martínez-Ico, M. 1996 Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica* 28 (2): 192 – 209
- Reiners, WA; Bouwman, AF; Parsons, WFJ; Keller, M. 1994 Tropical rain forest conversion to pasture: changes in vegetation and soil properties. *Ecological Applications* 4 (2): 363-377
- Rodríguez-Velásquez, JE. 2005 Desempeño de plántulas transplantadas a praderas ganaderas abandonadas en la Región de Marqués de Comillas, Chiapas. Tesis para obtener el grado académico de Maestro en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) – UNAM

- Siebe, CM; Martínez-Ramos, M; Segura Warnholtz, G; Rodríguez-Velásquez, J y Sánchez-Beltrán, S. 1995 Soils and vegetation patterns in the tropical rain forest at Chajul, Southeast Mexico. En: Benítez-Malvido, J; Simorangkir, D. (Eds) Proceedings of the International Congress on soils of tropical forest ecosystems, 3rd Conference on Forest Soils pp. 40-58 Mulwarman University – Indonesia
- Slocum, MG. 2001 How tree species differ as recruitment foci in a tropical pasture. *Ecology* 82 (9): 2547-2559
- Steininger MK. 2000 Secondary forest structure and biomass following short and extended land-use in Central and Southern Amazonia *Journal of Tropical Ecology* 16 (5): 689-708
- Uhl, C y Clark, K. 1983 Seed ecology of selected amazon basin successional species. *Botanical Gazette* 144 (3): 419-425
- Uhl, C. 1987 Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* 75: 377-407
- Uhl, C; Buschbacher, R; Serrao EAS. 1988 Abandoned pastures in Eastern Amazonia. I. Patterns of plan succession. *Journal of Ecology* 76: 663 – 681
- Van Breugel, M; Bongers, F y Martínez-Ramos, M. 2007 Species dynamics during early secondary forest succession: recruitment, mortality and species turnover *Biotropica* 35 (5): 610-619
- Vandermeer, J & Perfecto, I 2007 The agricultural matrix and a future paradigm for conservation *Conservation Biology* 21 (1): 274-277.
- Zermeño, IE 2008 Evaluación del disturbio ecológico provocado por diferentes tipos de uso agrícola del suelo en una región tropical húmeda. Tesis para obtener el grado académico de Maestro en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental)
- Zimmerman, JK; Pascarella, JB; Aide, TM. 2000 Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico *Restoration Ecology* 8 (4): 350-360

ANEXO I

Listado de especies encontradas en parcelas abandonadas de Marqués de Comillas, Chiapas. De cada especie se indica la familia, forma de crecimiento (FC), modo de dispersión (MD) y estrategia sucesional (Estr), si es de selva. Arb=árbol, Bus=arbusto, Li=liana. Anem=anemócora, Zoo=zoócora, Bar=barócora. Pion=pionera, No pion=no pionera.

	NOMBRE DE ESPECIE	FAMILIA	F.C	MdD	Estr
	ESPECIES DE SELVA				
1	<i>Tabebuia guayacan</i>	BIGNONIACEAE	Arb	Anem	Pion
2	<i>Cordia alliodora</i>	BORAGINACEAE	Arb	Anem	Pion
3	<i>Senna cobanensis</i>	CAESALPINIACEAE	Arb	Anem	Pion
4	<i>Rondeletia sp</i>	RUBIACEAE	Arb	Anem	Pion
5	<i>Luehea speciosa</i>	TILIACEAE	Arb	anem	Pion
6	<i>Trichospermum mexicanum</i>	TILIACEAE	Arb	anem	Pion
7	<i>Senna papillosa</i>	CAESALPINIACEAE	Arb	bar	Pion
8	<i>Clethra macrophylla</i>	CLETHRACEAE	Arb	bar	Pion
9	<i>Croton schiedeanus</i>	EUPHORBIACEAE	Arb	bar	Pion
10	<i>Xylopia frutescens</i>	ANNONACEAE	Arb	zoo	Pion
11	<i>Tabernaemontana alba</i>	APOCYNACEAE	Arb	zoo	Pion
12	<i>Cecropia peltata</i>	CECROPIACEAE	Arb	zoo	Pion
13	<i>Casearia sylvestris</i>	FLACOURTIACEAE	Arb	zoo	Pion
14	<i>Casearia tremula</i>	FLACOURTIACEAE	Arb	zoo	Pion
15	<i>Zuelania guidonia</i>	FLACOURTIACEAE	Arb	zoo	Pion
16	<i>Bellucia grossularioides</i>	MELASTOMATAACEAE	Arb	zoo	Pion
17	<i>Miconia argentea</i>	MELASTOMATAACEAE	Arb	zoo	Pion
18	<i>Miconia glaberrima</i>	MELASTOMATAACEAE	Arb	zoo	Pion
19	<i>Eugenia capuli</i>	MYRTACEAE	Arb	zoo	Pion
20	<i>Alibertia edulis</i>	RUBIACEAE	Arb	zoo	Pion
21	<i>Guettarda tikalana</i>	RUBIACEAE	Arb	zoo	Pion
22	<i>Zanthoxylum kellermanii</i>	RUTACEAE	Arb	zoo	Pion
23	<i>Guazuma ulmifolia</i>	STERCULIACEAE	Arb	zoo	Pion
24	<i>Trema micrantha</i>	ULMACEAE	Arb	zoo	Pion
25	<i>Aegiphila monstrosa</i>	VERBENACEAE	Arb	zoo	Pion
26	<i>Neurolaena lobata</i>	ASTERACEAE	Bus	anem	Pion
27	<i>Vernonia patens</i>	ASTERACEAE	Bus	anem	Pion
28	<i>Acalypha diversifolia</i>	EUPHORBIACEAE	Bus	bar	Pion
29	<i>Zapoteca tetragona</i>	MIMOSACEAE	Bus	bar	Pion
30	<i>Thevetia ahouai</i>	APOCYNACEAE	Bus	zoo	Pion
31	<i>Clidemia octona</i>	MELASTOMATAACEAE	Bus	zoo	Pion
32	<i>Clidemia petiolaris</i>	MELASTOMATAACEAE	Bus	zoo	Pion
33	<i>Conostegia icosandra</i>	MELASTOMATAACEAE	Bus	zoo	Pion
34	<i>Piper aduncum</i>	PIPERACEAE	Bus	zoo	Pion
35	<i>Piper aequale</i>	PIPERACEAE	Bus	zoo	Pion
36	<i>Piper hispidum</i>	PIPERACEAE	Bus	zoo	Pion
37	<i>Solanum diphyllum</i>	SOLANACEAE	Bus	zoo	Pion
38	<i>Solanum schlechtendalianum</i>	SOLANACEAE	Bus	zoo	Pion
39	<i>Terminalia amazonia</i>	COMBRETACEAE	Arb	anem	No pion
40	<i>Lonchocarpus rugosus</i>	FABACEAE	Arb	anem	No pion
41	<i>Vatairea lundellii</i>	FABACEAE	Arb	anem	No pion

42	<i>Vochysia guatemalensis</i>	VOCHYSIACEAE	Arb	anem	No pion
43	<i>Dendropanax arboreus</i>	ARALIACEAE	Arb	zoo	No pion
44	<i>Cordia stellifera</i>	BORAGINACEAE	Arb	zoo	No pion
45	<i>Bursera simaruba</i>	BURSERACEAE	Arb	zoo	No pion
46	<i>Hirtella americana</i>	CHRYSOBALANACEAE	Arb	zoo	No pion
47	<i>Alchornea latifolia</i>	EUPHORBIACEAE	Arb	zoo	No pion
48	<i>Mouriri myrtilloides</i>	MELASTOMATACEAE	Arb	zoo	No pion
49	<i>Guarea glabra</i>	MELIACEAE	Arb	zoo	No pion
50	<i>Trichilia</i> sp.	MELIACEAE	Arb	zoo	No pion
51	<i>Inga acrocephala</i>	MIMOSACEAE	Arb	zoo	No pion
52	<i>Inga punctata</i>	MIMOSACEAE	Arb	zoo	No pion
53	<i>Parathesis lenticellata</i>	MYRSINACEAE	Arb	zoo	No pion
54	<i>Calypttranthes chytraculia</i>	MYRTACEAE	Arb	zoo	No pion
55	<i>Eugenia acapulcensis</i>	MYRTACEAE	Arb	zoo	No pion
56	<i>Neea</i> sp.	NYCTAGINACEAE	Arb	zoo	No pion
57	<i>Blepharidium</i> sp.	RUBIACEAE	Arb	zoo	No pion
58	<i>Psychotria</i> sp.	RUBIACEAE	Arb	zoo	No pion
59	<i>Cupania dentata</i>	SAPINDACEAE	Arb	zoo	No pion
60	<i>Sideroxylon</i> sp.	SAPOTACEAE	Arb	zoo	No pion
61	<i>Roupala montana</i>	PROTEACEAE	Bus	anem	No pion
62	<i>Clidemia setosa</i>	MELASTOMATACEAE	Bus	zoo	No pion
63	Rubiaceae 1	RUBIACEAE	Arb	-	
64	<i>Miconia</i> sp.	MELASTOMATACEAE	Arb	zoo	
65	nn1	-	Bus	-	
66	Ericaceae 1	ERICACEAE	Bus	-	
67	Liana 3	ASTERACEAE	Li	-	
68	Connaraceae 1	CONNARACEAE	Li	-	
69	Liana 2	FABACEAE	Li	-	
70	<i>Arrabidaea florida</i>	BIGNONIACEAE	Li	anem	
71	Liana 1	BIGNONIACEAE	Li	anem	
72	<i>Tynanthus guatemalensis</i>	BIGNONIACEAE	Li	anem	
73	<i>Dalbergia glabra</i>	FABACEAE	Li	anem	
74	<i>Machaerium</i> sp.	FABACEAE	Li	anem	
75	<i>Gouania lupuloides</i>	RHAMNACEAE	Li	anem	
76	<i>Entada</i> sp.	MIMOSACEAE	Li	bar	
77	<i>Doliocarpus dentatus</i>	DILLENACEAE	Li	zoo	
78	<i>Tetracera</i> sp.	DILLENACEAE	Li	zoo	
ESPECIES RUDERALES					
79	<i>Gliricidia sepium</i>	FABACEAE	Arb	bar	
80	<i>Vismia camparaguey</i>	CLUSIACEAE	Arb	zoo	
81	<i>Curatella americana</i>	DILLENACEAE	Arb	zoo	
82	<i>Byrsonima crassifolia</i>	MALPIGHIACEAE	Arb	zoo	
83	<i>Acacia</i> sp.	MIMOSACEAE	Arb	zoo	
84	<i>Psidium guajava</i>	MYRTACEAE	Arb	zoo	
85	<i>Solanum umbellatum</i>	SOLANACEAE	Arb	zoo	
86	<i>Ageratum</i> sp.	ASTERACEAE	Bus	anem	
87	Asteraceae 1	ASTERACEAE	Bus	anem	
88	<i>Baccharis trinervis</i>	ASTERACEAE	Bus	anem	
89	<i>Eupatorium pazcuarensis</i>	ASTERACEAE	Bus	anem	
90	<i>Neurolaena macrocephala</i>	ASTERACEAE	Bus	anem	
91	<i>Lyonia ferruginea</i>	ERICACEAE	Bus	anem	
92	<i>Salvia</i> sp. 1	LAMIACEAE	Bus	bar	

93	<i>Salvia</i> sp. 2	LAMIACEAE	Bus	bar	
94	<i>Salvia spectabilis</i>	LAMIACEAE	Bus	bar	
95	<i>Calliandra centralis</i>	MIMOSACEAE	Bus	bar	
96	<i>Cordia spinescens</i>	BORAGINACEAE	Bus	zoo	
97	<i>Abutilon</i> sp.	MALVACEAE	Bus	zoo	
98	<i>Conostegia xalapensis</i>	MELASTOMATACEAE	Bus	zoo	
99	<i>Solanum nudum</i>	SOLANACEAE	Bus	zoo	
100	<i>Solanum rostratum</i>	SOLANACEAE	Bus	zoo	
101	<i>Solanum rudepannum</i>	SOLANACEAE	Bus	zoo	
102	<i>Solanum</i> sp.	SOLANACEAE	Bus	zoo	
103	<i>Triumfetta semitriloba</i>	TILIACEAE	Bus	zoo	
104	<i>Lantana camara</i>	VERBENACEAE	Bus	zoo	
105	<i>Heteropterys brachiata</i>	MALPIGHIACEAE	Li	anem	
106	<i>Tetrapteryx</i> sp.	MALPIGHIACEAE	Li	anem	

(Fuentes: Rodríguez-Velazquez, Ibarra-Manríquez, Guzmán y Paz, *com. pers.*).

ANEXO II

Listado de las especies dominantes por sitio, tratamiento y edad de abandono, y el valor del Índice de Valor de Importancia (en %) correspondiente, en parcelas ganaderas de Marqués de Comillas, Chiapas. Se consideran dominantes a las especies con un IVI mayor a 5% y el IVI se calculó con base en el promedio entre el aporte de la densidad y el área basal de cada especie al total.

SITIO S1						
2 AÑOS			3 AÑOS		8 AÑOS	
CP	ESPECIE	IVI	ESPECIE	IVI	ESPECIE	IVI
1	<i>Luehea speciosa</i>	21.8	<i>Byrsonima crassifolia</i>	21.6	<i>Byrsonima crassifolia</i>	21.8
2	<i>Vismia camparaguey</i>	17.5	<i>Vismia camparaguey</i>	17.7	<i>Vismia camparaguey</i>	19.8
3	<i>Byrsonima crassifolia</i>	14.7	<i>Luehea speciosa</i>	13.8	<i>Luehea speciosa</i>	12.8
4	<i>Miconia glaberiana</i>	10.1	<i>Conostegia xalapensis</i>	5.5	<i>Clethra macrophyla</i>	7.0
5	<i>Vernonia patens</i>	6.2	<i>Clethra macrophyla</i>	5.2	<i>Miconia glaberiana</i>	6.2
DE		25		24		19
H'		2.57		2.63		2.45
D		0.288		0.259		0.297
SP	ESPECIE	IVI	ESPECIE	IVI	ESPECIE	IVI
1	<i>Luehea speciosa</i>	37.0	<i>Luehea speciosa</i>	32.3	<i>Luehea speciosa</i>	38.7
2	<i>Vernonia patens</i>	10.8	<i>Byrsonima crassifolia</i>	14.7	<i>Byrsonima crassifolia</i>	21.8
3	<i>Byrsonima crassifolia</i>	9.3	<i>Vernonia patens</i>	6.1	<i>Bellucia glossularioides</i>	6.3
4	<i>Senna cobanensis</i>	5.8	<i>Conostegia icosandra</i>	5.4	<i>Vochysia guatemalensis</i>	5.1
5	<i>Conostegia icosandra</i>	5.3				
DE		33		30		17
H'		2.70		2.59		2.06
D		0.342		0.388		0.472

SITIO S2						
2 AÑOS			3 AÑOS		8 AÑOS	
CP	ESPECIE	IVI	ESPECIE	IVI	ESPECIE	IVI
1	<i>Conostegia xalapensis</i>	22.0	<i>Conostegia xalapensis</i>	20.8	<i>Conostegia xalapensis</i>	18.3
2	<i>Clidemia petiolaris</i>	21.5	<i>Clidemia petiolaris</i>	17.1	<i>Eugenia capuli</i>	9.9
3	<i>Cordia alliodora</i>	8.4	<i>Cordia alliodora</i>	9.6	<i>Alibertia edulis</i>	8.3
4	<i>Vernonia patens</i>	5.9	<i>Inga punctata</i>	6.5	<i>Bellucia glossularioides</i>	8.0
5	<i>Inga punctata</i>	5.5	<i>Vernonia patens</i>	5.2	<i>Casearia tremula</i>	7.7
DE		34		31		29
H'		2.94		2.84		2.98
D		0.150		0.171		0.134
SP	ESPECIE	IVI	ESPECIE	IVI	ESPECIE	IVI
1	<i>Vernonia patens</i>	18.6	<i>Vernonia patens</i>	19.5	<i>Trichospermum mexicanum</i>	21.3
2	<i>Solanum umbellatum</i>	7.1	<i>Trichospermum mexicanum</i>	16.0	<i>Cecropia peltata</i>	9.0
3	<i>Cecropia peltata</i>	6.4	<i>Tabernaemontana alba</i>	7.4	<i>Tabernaemontana alba</i>	8.7
4	<i>Trichospermum mexicanum</i>	6.0	<i>Cecropia peltata</i>	7.3	<i>Bellucia glossularioides</i>	8.1
5	<i>Tabernaemontana alba</i>	6.0			<i>Vernonia patens</i>	7.5
DE		41		44		40
H'		3.13		3.20		3.31
D		0.152		0.191		0.125

SITIO S3					
		2 AÑOS		3 AÑOS	
CP	ESPECIE	IVI	ESPECIE	IVI	
1	<i>Eupatorium pazcuarense</i>	26.2	<i>Vernonia patens</i>	22.1	
2	<i>Vernonia patens</i>	19.7	<i>Psidium guajava</i>	14.1	
3	<i>Cordia spinescens</i>	10.0	<i>Cordia spinescens</i>	9.6	
4	<i>Psidium guajava</i>	8.2	<i>Calliandra centralis</i>	8.9	
5	<i>Calliandra centralis</i>	5.3	<i>Thevetia ahouai</i>	5.7	
DE		37		28	
H'		2.47		2.90	
D		0.387		0.126	
SP	ESPECIE	IVI	ESPECIE	IVI	
1	<i>Vernonia patens</i>	31.2	<i>Vernonia patens</i>	25.4	
2	<i>Eupatorium pazcuarense</i>	11.7	<i>Thevetia ahouai</i>	13.1	
3	<i>Salvia spl</i>	7.6	<i>Casearia sylvestris</i>	10.6	
4	<i>Lantana camara</i>	5.8	<i>Machaerium sp.</i>	7.0	
5	<i>Conostegia icosandra</i>	5.7	<i>Salvia spl</i>	5.5	
DE		28		23	
H'		2.55		2.68	
D		0.208		0.186	

SITIO S4					
		2 AÑOS		3 AÑOS	
CP	ESPECIE	IVI	ESPECIE	IVI	
1	<i>Cupania dentata</i>	22.6	<i>Vernonia patens</i>	33.9	
2	<i>Calliandra centralis</i>	15.8	<i>Cupania dentata</i>	12.4	
3	<i>Vernonia patens</i>	12.6	<i>Calliandra centralis</i>	9.7	
4	<i>Neurolaena macrocephala</i>	10.0	<i>Cordia stellifera</i>	6.2	
5	<i>Ageratum sp.</i>	8.6	<i>Conostegia icosandra</i>	5.8	
DE		16		20	
H'		2.56		2.69	
D		0.171		0.182	
SP	ESPECIE	IVI	ESPECIE	IVI	
1	<i>Vernonia patens</i>	39.4	<i>Vernonia patens</i>	52.9	
2	<i>Neurolaena macrocephala</i>	27.8	<i>Neurolaena lobata</i>	10.2	
3	<i>Eupatorium pazcuarense</i>	5.2			
DE		14		18	
H'		2.31		2.47	
D		0.268		0.300	

CP = Parcelas control, SP = Parcelas en las que se eliminó el pasto. DE = Densidad de Especies, H' = Índice de diversidad de Shannon-Weaver, D = Índice de Diversidad de Simpson.