



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

Evaluación del desempeño de plántulas y estacas de
dos especies de *Bursera* en la restauración de sitios
perturbados del Noroeste de Morelos.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

RUTH MARINA DÍAZ MARTÍN.

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: **DRA. MARÍA DEL CONSUELO BONFIL SANDERS.**

COMITÉ TUTORIAL: **DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO**
DR. HORACIO PAZ HERNÁNDEZ

MÉXICO, D.F.

JUNIO, 2010



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

Evaluación del desempeño de plántulas y estacas de
dos especies de *Bursera* en la restauración de sitios
perturbados del Noroeste de Morelos.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

RUTH MARINA DÍAZ MARTÍN.

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: **DRA. MARÍA DEL CONSUELO BONFIL SANDERS.**

COMITÉ TUTORIAL: **DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO**
DR. HORACIO PAZ HERNÁNDEZ

MÉXICO, D.F.

JUNIO, 2010

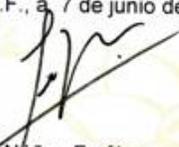
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de octubre de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **DÍAZ MARTIN RUTH MARINA** con número de cuenta **508451212** con la tesis titulada **"EVALUACIÓN DEL DESEMPEÑO DE PLÁNTULAS Y ESTACAS DE DOS ESPECIES DE Bursera EN LA RESTAURACIÓN DE SITIOS PERTURBADOS DEL NOROESTE DE MORELOS"**, realizada bajo la dirección de la **DRA. MA. DEL CONSUELO BONFIL SANDERS**:

Presidente: DR. MARIO GONZÁLEZ ESPINOSA
Vocal: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO
Secretario: DRA. MA. DEL CONSUELO BONFIL SANDERS
Suplente: DR. ROBERTO ANTONIO LINDIG CISNEROS
Suplente: DR. HORACIO PAZ HERNÁNDEZ

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 7 de junio de 2010.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

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

Agradecimientos

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por la maravillosa oportunidad que me brindaron de hacer parte de esta maestría y de esta *alma mater*, y porque gracias a la puerta que me abrieron para entrar a México encontré por fin lo que quiero hacer con mi vida, mi lugar en el mundo.

A las instituciones que brindaron los recursos materiales que hicieron posible la realización de este proyecto: la Fundación Packard, la UNAM a través del proyecto “Manejo de Ecosistemas y Desarrollo Humano: las cuencas de Apatlaco y Tembembe, en el norponiente de Morelos” UNAM SDEI-TTID-02. Igualmente, a todas las personas del Jardín Etnobotánico del INAH, Cuernavaca, por permitirnos usar el invernadero y por todo el apoyo recibido durante el trabajo en el mismo, y a las personas que trabajan en la zona arqueológica de Xochicalco, por el apoyo logístico.

A los miembros de mi Comité Tutoral por sus consejos, por sus sugerencias, pero sobre todo por su apoyo

A la doctora Consuelo Bonfil Sanders, gracias por ese apoyo que ha ido mucho más allá de los límites que dibuja lo académico, gracias por aquel abrazo con el que mis lágrimas alguna vez se calmaron, por la ayuda en campo, por la ayuda en la elaboración de este manuscrito, por la paciencia, a pesar de que nuestras personalidades chocaran tanto al principio. Gracias por acompañarme y apoyarme y enseñarme en este que no sólo ha sido un camino de crecimiento profesional y académico, sino –y por sobre todas las cosas- una de las experiencias de crecimiento personal más impresionantes de mi vida. Me siento mucho mejor con el mundo, con la vida y conmigo misma ahora que cuando llegué aquí, hace casi tres años. Muchas gracias por creer en mí aún en mis momentos más difíciles.

Al doctor Jorge Arturo Meave del Castillo, por los valiosísimos aportes a este trabajo y a mi desarrollo personal y académico, por recordarme que el lenguaje está

vivo y vale la pena disfrutarlo al máximo jugando con él según sus propias reglas para entonces ser capaz de improvisar tonadas realmente maravillosas. Gracias, especialmente, por el par de charlas que hemos tenido y en las que me enseñó que por sobre todas las cosas hay que valorar lo que uno es y lo que uno hace. Gracias por hacerme sonreír. Gracias por mostrarme tantas cosas valiosas que hay en mí.

Al doctor Horacio Paz Hernández, por sus invaluable sugerencias, por su mirada siempre atenta sobre mis avances y este documento final y por ampliar mi horizonte y mi fondo, y, de esta manera, permitirme descubrir que había mucho más por dónde mirar en mis resultados, por darme las pistas que me están permitiendo ver que este documento encierra un mundo maravilloso que todavía tiene tanto por decir.

A los miembros del jurado por leer este manuscrito y enriquecerlo con sus comentarios y sugerencias, por su mirada fresca sobre este trabajo, por las palabras de felicitación que llegaron en momentos en que hacían tanta falta.

Al doctor Roberto Lindig Cisneros, por sus prontas respuestas, por su calidez, por su actitud bonita siempre dispuesta a ayudarme en todo a pesar de mis propias torpezas. También quiero aprovechar este espacio para darle las gracias por sus clases, porque en ellas encontré la punta del ovillo que me llevaría a encontrar eso que está haciendo que me enamoré cada día más de mi vida, eso que une las cosas que más me apasionan: la naturaleza, la ciencia, el arte, la humanidad.

Al doctor Mario González Espinosa, por su lectura atenta y meticulosa de este manuscrito, por llamarme la atención respecto a tantos detalles importantes, por sus sugerencias, por las lecturas que me recomendó, por su paciencia al explicarme cosas que acaso deberían ser tan sabidas.

Agradecimientos a título personal

Contengo multitudes

Walt Whitman

Hay tanta vida, tanta gente, tantas circunstancias, tantos abrazos, tanto amor, tantos momentos intensos... tanta VIDA entre las líneas de esta tesis, que temo que estas hojas no aguanten la tremenda intensidad de los sentimientos que se presentan ahora entretejidos en sus fibras. Si hoy estoy aquí presentando este documento es gracias a que siempre que lo necesité alguien estuvo ahí para celebrar conmigo, para llorar conmigo, para rabiar conmigo, para cansarse conmigo, para bailar y gritar de alegría conmigo, para reflexionar conmigo, para crecer conmigo. Estos casi tres años de mi vida en México han sido la experiencia más fructífera y más bella de mi vida. Es por eso que puedo decir que acaso en los párrafos que siguen está escondido el corazón que late en el resto de las páginas de esta tesis.

Quiero agradecer, en primer lugar, a México lindo y querido, este país maravilloso lleno de colores, de sueños, de solidaridad, de lucha, de música, de baile, de amabilidad, de gente siempre dispuesta a brindar una sonrisa, de gente siempre dispuesta a hacer sentir en casa a todos los que llegan.

Gracias a Geo y a LuzMa, nuestros ángeles guardianes en la maestría, su continuo apoyo y esa alegría y amabilidad con la que siempre nos recibían es un tesoro que tengo guardado en el alma. Gracias porque siempre fueron más allá de cualquier expectativa para apoyarme en este proceso, son ustedes de las personas maravillosas que hacen llevadera cualquier circunstancia penosa. En especial, gracias a Geo por las veces en que me escuchó y alentó con sus palabras un coraje que decaía.

Muchísimas gracias a las personas del Laboratorio Especializado de Ecología de la Facultad de Ciencias: a Pedro, Mariana, Bruno, Jazmín, Caro, Rodrigo, Félix, Claudia, Juanita, Jimena, Wolke, a Tere, Irene y Jaime, por su apoyo logístico y personal, tanto en el

campo como en el laboratorio, por sus palabras de apoyo, por acogerme con cariño, por escucharme, por tantísimas cosas que me enseñaron. Por creer en mí.

A Salvador Sánchez Colón y Ángel Durán por su invaluable asesoría y ayuda con los análisis estadísticos.

A mi familia, el tesoro más grande del universo, por esa fe maravillosa que tienen en mí, por hacerme sentir todo el tiempo su inmenso cariño a pesar de los kilómetros que nos separan, por apoyarme en este sueño a pesar de la separación que significaba, por hacerme sentir que pase lo que pase, esté donde esté, tenga éxito o fracase, acierte o me equivoque, ellos están y estarán conmigo, sosteniéndome cuando es necesario, celebrando conmigo todas las ocasiones que lo ameritan, oyéndome todo lo que yo necesite decir, dando lo mejor de sí para que yo esté bien, enseñándome así a dar lo mejor de mí no sólo a ellos sino al universo entero. Si puedo decir algo acerca del amor es por lo maravillosos que son ustedes.

A los ángeles clandestinos que encontré en México, los amigos que nunca podría haber imaginado encontrar y que llenan de magia a mi vida en este país, en especial

A Jessica, mi gran amiga, por todo. Jessi no tengo palabras para decir todo lo que quisiera decir, no sólo te convertiste en mi amiga, eres mi hermana del alma, quizás yo no habría podido superar muchos momentos si no hubieras estado a mi lado con tu calidez humana, con tu forma amorosa y dulce de ser. Gracias por protegerme incluso de mí misma, por brindarme tu casa cuando tuve el corazón roto, por creer tanto en mí, por todas las charlas, por todos los silencios. Espero que la vida nos vuelva a poner pronto en el mismo país, para seguir reflexionando juntas acerca de la vida, para hablar de sueños, de amores, de desamores, de nuevas ilusiones, para reír y ver lo linda que es la vida sin que esto constituya un tremendo esfuerzo. Tú me enseñaste a vivir mejor y a ser mejor persona. Gracias, mi queridísima amiga.

A Mayte, Dianita, Anita, Dalila y Angelita, mi “combo” colombiano. A Mayte por ser mágica y permitirme a mí contemplar la magia del mundo, por compartir conmigo sueños, reflexiones, charlas, angustias y tranquilidades, cuestionamientos al mundo y ganas de hacerlo un lugar mejor. Por enseñarme la belleza que hay en una taza de té. A Dianita porque a pesar de que compartimos tan poquito tiempo, supo convertirse en mi parcerita; fueron pocos meses pero, china, seguro toca reencontrarnos porque aún hay mucha vida por compartir. Sumercé es una bacana. A Anita por escuchar, por abrazar, por hacerme ver que “hay vida más allá de la maestría” y que el mundo es más rico y diverso de lo que yo imaginaba. A Dalila por todas las charlas, por todo el compartir, por “la inconclusa” de Schubert, por esa tremenda calidez humana con la que inunda todas las estancias. A Angelita por su alegría, por su cariño, por su apoyo, por estar siempre ahí, por darme la mano para ayudarme a levantarme o para enviarme al centro de la pista a disfrutar de la vida.

A Cristina que comparte conmigo tantos espacios, que es un testigo fiel de mi vida en México a través de mis relatos, por todos los cafés, por hacer de guía colombiana a la colombiana recién llegada a México, por esa tremenda generosidad que ha tenido para conmigo, por mantener firme mi fe en la humanidad siendo quien es.

A Yesid, mi sensei en México, gracias por sus consejos y por su compañía durante mis primeros días en México, por ser mi familia en aquel entonces, y por permitirme entrar a la familia del Kihon dojo y seguir ahí aún cuando las condiciones materiales parecían no permitirlo.

A mis amigos de la maestría “y afines” Mayrén, Víctor, Hugo, Mary, Lili, Rosa, Caro, Félix, Liliana, gracias a ustedes nunca fue más cierto aquello de “se sufre pero se goza”. En especial, gracias a Mayrén, Lili y Mary por sostenerme aquellos días que fueron tan tristes, y por apoyarme con entusiasmo cuando llegó el momento de darle a mi vida el rumbo que le es propio.

A Karla, a Cynthia, a Armando, a Iván, los compas del aikido ¡gracias por el amor y la energía! Aikido es lo más.

A Carlitos, mi hermanito en México y a Claudia, que viene siendo mi cuñada, sin su apoyo muchas cosas no se habrían hecho.

A mis amigos de Colombia, Carito, Angélica, Alejito, Sandra, Patricia, por seguir conmigo, por su amor, por su confianza, por no dejarme desfallecer, por ayudarme a levantar cuando me ven caer. Los amo.

A Erik, que ahora está tan lejos, por transformarme con su mirada. Vos empezaste a despertar la magia. No te podía perder sin haberte encontrado...

A Caro y a Javier, mis roomies gracias por ese año y medio que compartimos. Gracias por permitirme hacer parte de sus vidas entonces y ahora, por el cariño y el apoyo, por la confianza, por los desayunos, por la música, por las películas, por los abrazos, y sobre todo por las risas.

A Agustín, por todo.

A doña Maria Eugenia por recibirme en su casa.

A la mis queridos queridísimos y la gente bonita de twitter por estar en 140 caracteres pendientes de todo, por los abrazos virtuales que llegan a cualquier hora del día o de la noche, por escuchar los secretos de los momentos más oscuros y tristes y enviarme luces y flores a fin de conjurarlos. Por estar aquí presentes desde los cuatro puntos cardinales (y los intermedios también).

A Lola, Camila y Bingo, porque sus alegres y cariñosos saludos caninos al empezar el día y cuando llego a casa me sacan sonrisas y carcajadas puras de felicidad incluso en los días más oscuros.

Dedicatoria

*A lo más grande que tengo en la vida:
mi papá, mi mamá y mi hermanito.
gracias a su amor y a su inquebrantable fe
he sido capaz de soñar el universo entero*

(nunca antes estuvimos tan unidos)

INDICE

Lista de figuras.....	i
Lista de cuadros.....	ii
Resumen.....	iii
Abstract.....	iv
Introducción.....	1
Objetivos.....	12
Métodos.....	13
Área de estudio.....	13
Especies de estudio.....	14
Propagación: siembra y recolección de semillas.....	15
Propagación: recolección y tratamiento de estacas.....	16
Diseño experimental y registro de variables microambientales.....	17
Análisis estadísticos.....	19
Resultados.....	21
- Condiciones microambientales.....	21
- Temperatura del aire.....	21
- Humedad relativa del aire.....	23
- Temperatura del suelo.....	24
Biomasa inicial de estacas y plántulas.....	27
Supervivencia.....	29
- Eventos de rebrote.....	35
- Causas de muerte.....	36
Crecimiento.....	38
Discusión.....	43
Supervivencia.....	43
Crecimiento.....	48
Plántulas vs. estacas.....	50
Conclusiones.....	55
Literatura citada.....	56

LISTA DE FIGURAS

Número	Página
Figura 1. Detalle de la colocación de los registradores automáticos de variables ambientales en el bosque secundario.....	19
Figura 2. Temperatura del aire (promedio, máxima y mínima) en el bosque secundario y el pastizal entre octubre de 2008 y junio de 2009.....	21
Figura 3. Temperaturas promedio, máxima y mínima registradas en las parcelas de: a) pastizal, b) bosque secundario.....	23
Figura 4. Humedad relativa del aire (promedio, máxima y mínima) en el bosque y el pastizal entre octubre de 2008 y junio de 2009.....	24
Figura 5. Humedad relativa promedio, máxima y mínima registradas entre octubre de 2008 y junio de 2009.....	25
Figura 6. Temperatura del suelo (promedio, máxima y mínima) en el bosque y el pastizal entre octubre de 2008 y junio de 2009.....	26
Figura 7. Temperatura del suelo (promedio, máxima y mínima) en las parcelas del bosque entre octubre de 2008 y junio de 2009.....	26
Figura 8. Supervivencia de plantas de dos especies de <i>Bursera</i> en dos sitios entre agosto de 2008 y julio de 2009.....	34
Figura 9. Plántulas de <i>B. copallifera</i> que produjeron nuevos tallos a partir del sistema radical.	35
Figura 10. Causas de muerte (promedio \pm e. e.) de las plantas en el pastizal y en el bosque secundario	37
Figura 11. Herbivoría.....	38

LISTA DE CUADROS

Número	Página
Cuadro 1. Variables de crecimiento de estacas y plántulas (julio de 2008).....	28
Cuadro 2. Supervivencia porcentual de cada especie y supervivencia promedio en el pastizal y bosque secundario (promedio \pm d. e.) de plantas de <i>Bursera copallifera</i> y <i>B. glabrifolia</i> durante la primera temporada de crecimiento (julio a noviembre 2008).....	29
Cuadro 3. Supervivencia anual porcentual de cada especie (julio 2008 a julio 2009) y en cada localidad (pastizal y bosque secundario) (promedio \pm d. e.) de plantas de <i>Bursera copallifera</i> y <i>B. glabrifolia</i> . Entre paréntesis se indica el número inicial de plantas.....	30
Cuadro 4. Resultados del modelo lineal generalizado mixto para el análisis de supervivencia.....	31
Cuadro 5. Incremento en altura, área basal y cobertura (promedio \pm d. e.) de las estacas y plántulas de <i>Bursera copallifera</i> y <i>B. glabrifolia</i> en las dos localidades, al final de la primera temporada de crecimiento	40
Cuadro 7. Crecimiento en altura, área basal y cobertura (promedio \pm d. e.) de las estacas y plántulas de <i>Bursera copallifera</i> y <i>B. glabrifolia</i> en las dos localidades, un año después de la plantación (julio de 2009).	42

RESUMEN

Un aspecto importante en la restauración ecológica de los bosques es la reintroducción y el establecimiento de especies arbóreas características de estados avanzados de la sucesión. En las selvas bajas caducifolias de México, los árboles del género *Bursera* son elementos conspicuos y característicos de los bosques maduros. En esta investigación se comparó el desempeño (supervivencia y crecimiento) de plantas producidas a partir de semillas y de estacas de *Bursera copallifera* y *B. glabrifolia*, en dos localidades con distinto tipo de perturbación: un bosque secundario alterado y un pastizal inducido. El objetivo fue evaluar si el tipo de propagación (por semilla o estaca), la especie y la localidad tienen un efecto en la supervivencia y el crecimiento de las plantas. Se establecieron seis parcelas (tres en cada localidad), en las cuales se introdujeron 702 plantas (plántulas y estacas de cada especie) en julio de 2008, y se evaluó mensualmente la supervivencia y el crecimiento (altura, área basal y cobertura) a lo largo de un año. En el pastizal dos parcelas fueron afectadas por un incendio (mayo de 2009), por lo que sólo se obtuvieron datos anuales para una parcela.

Los resultados muestran que la supervivencia de las plantas depende principalmente de la especie y de la interacción especie \times tipo de planta. Las principales causas de muerte fueron el estrés hídrico (en plántulas y estacas) y la herbivoría, que se presentaron durante la temporada seca; la herbivoría afectó principalmente a las plántulas en el bosque secundario, más a las de *B. copallifera* que a las de *B. glabrifolia*. En ausencia de herbivoría, la supervivencia de las plántulas de *B. copallifera* fue casi cuatro veces superior a la registrada con presencia de herbívoros. Al cabo de un año, las estacas de *B. glabrifolia* y las plántulas de *B. copallifera* tuvieron la supervivencia más alta en ambas localidades. No se identificó un único tipo de propágulo que fuera exitoso en todos los casos; más bien el resultado fue específico para cada especie y localidad, lo que resalta la importancia que tienen los experimentos piloto en campo para la restauración ecológica.

ABSTRACT

During the ecological restoration of forests it is necessary to reintroduce late successional tree species. In the tropical deciduous forests of Mexico, trees of the genus *Bursera* are conspicuous and characteristic elements of mature forests. This research compared the performance (survival and growth) of plants produced from seeds and from branch cuttings of *Bursera copallifera* and *B. glabrifolia* in two sites differing in the disturbance they experienced: a secondary forest and an induced grassland. The study was aimed to evaluate if the kind of plant (propagated by seed or by cutting), the species and the site have an effect on plant survival and growth. Six plots were established (three per site) and 702 plants (seedlings and cuttings) were planted on July 2008, and survival and growth (height, basal area and crown area) were evaluated monthly during a year. Two plots in the grassland experienced a forest fire (May 2009) and therefore only data from one plot were gathered during the whole year.

Results show that plant survival was affected mainly by species and the species \times type of plant interaction. The main causes of plant death were water stress (for seedlings and cuttings) and herbivory during the dry season; herbivory affected mainly seedlings in the secondary forests and was more important for seedlings of *B. copallifera* than for those of *B. glabrifolia*. In the absence of herbivory, seedling survival of *B. copallifera* was four times higher than when present. After one year, cuttings of *B. glabrifolia* and seedlings of *B. copallifera* showed the highest survival rates. There was not one kind of propagule that was successful in both sites, as results were dependent on species and site. These results highlight the importance of small-scale trials for the ecological restoration of disturbed sites.

INTRODUCCIÓN

- La reintroducción de especies vegetales como herramienta en la restauración ecológica

La reintroducción de especies vegetales es una de las herramientas más importantes en la restauración ecológica, especialmente en el caso de sitios sometidos a fuertes procesos de alteración, que carecen de fuentes cercanas de semillas o estructuras de propagación vegetativa, o presentan condiciones microambientales particularmente severas para la regeneración natural (Aerts *et al.* 2007, Griscom *et al.* 2009). En las primeras etapas del proceso de restauración ecológica, usualmente enfocadas a la recuperación de algunos atributos estructurales y funcionales esenciales del ecosistema, las plantaciones permiten aminorar la severidad de las condiciones microambientales y más adelante incrementan la lluvia de semillas, al servir como perchas para aves o ser fuentes de semillas o rebrotes vegetativos (Holl *et al.* 2000, Aerts *et al.* 2007). A medida que la regeneración avanza, las plantaciones pueden enfocarse en la recuperación, en la medida de lo posible, de la composición y la diversidad del bosque maduro, y de los grupos funcionales que de otra forma estarían ausentes (Gerhardt 1993, Aide *et al.* 2000, Cabin *et al.* 2002b, Griscom *et al.* 2005, Powers *et al.* 2009).

Existen dos formas básicas de reintroducir plantas en sitios perturbados: la siembra directa de semillas o la introducción de plantas producidas en viveros, ya sea a partir de semillas o de estacas. Si bien la primera tiene la ventaja de reducir los costos y requiere de un menor esfuerzo en campo (Cabin *et al.* 2002a), las probabilidades de germinación, emergencia y supervivencia de las plántulas recién establecidas pueden ser muy bajas, en especial si se trata de zonas muy degradadas (Ray y Brown 1995, Holl *et al.* 2000, aunque ver Camacho-Cruz *et al.* 2000). La introducción de plantas producidas en vivero puede ser una estrategia más efectiva, que permita incrementar el éxito en el establecimiento (Ray y Brown 1995, Cabin *et al.* 2002b, Tobón 2005, Wallin *et al.* 2009); de hecho, sigue siendo la forma más utilizada para reintroducir especies vegetales en zonas degradadas (Florentine y Westbrooke 2004).

Las especies que se deben usar en la restauración ecológica de las selvas bajas de México usualmente no se producen en los viveros oficiales ni en los comerciales (Bonfil y Trejo, 2010). Por esta razón, muchas veces es necesario llevar a cabo una fase previa, en que se desarrollen técnicas apropiadas para propagar las especies de interés, generalmente árboles o arbustos nativos. Esto puede hacerse mediante la propagación por semillas o por estacas; esta última se utiliza particularmente en el caso de especies que presentan baja disponibilidad de semillas y (o) bajos porcentajes de germinación, así como la capacidad de desarrollar raíces (Zahawi 2005, Cardona 2007, Castellanos Castro 2009, Zahawi y Holl 2009). No obstante, es importante tener en cuenta que estas estrategias pueden ser complementarias, pues mientras que con la propagación vegetativa es posible obtener fácilmente y en poco tiempo un gran número de plantas con las características deseadas, la utilización de plantas propagadas a partir de semillas permite mantener la diversidad genética de las especies y desarrollar poblaciones genéticamente más diversas (Gray 2002, Zahawi y Holl 2009). Asimismo, es importante desarrollar estudios que evalúen el desempeño de las plantas introducidas en el campo, con el fin de determinar qué factores influyen en su establecimiento. En este sentido, es importante tener en cuenta que éstos pueden diferir según la especie introducida y las características microambientales del sitio a restaurar (Aerts *et al.* 2007).

- *El bosque tropical seco*

Diversos estudios señalan la importancia de la reintroducción de especies vegetales arbóreas nativas en la restauración ecológica del bosque tropical seco (BTS) (Cabin *et al.* 2002b, Aerts *et al.* 2007, Powers *et al.* 2009), el cual ha sido considerado el ecosistema tropical más amenazado a causa de las altas tasas de deforestación y transformación que sufre en todo el mundo (Janzen 1988, Mooney *et al.* 1995, Murphy y Lugo 1995, Trejo y Dirzo 2000, Cabin *et al.* 2002a, Aerts *et al.* 2007, Griscom *et al.* 2009, Mehta *et al.* 2008a, Scariot *et al.* 2008, Wassie *et al.* 2009b). Este ecosistema, que originalmente representaba 42% del total de la vegetación tropical en el mundo, destaca por su alto recambio de especies (diversidad beta) y su riqueza de endemismos (Murphy y Lugo 1986, Gentry 1995); además, en la actualidad se considera como una de las prioridades en los esfuerzos de

investigación, conservación y restauración a nivel global (Cabin *et al.* 2002b, Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005, Miles *et al.* 2006, Aerts *et al.* 2007, Mehta *et al.* 2008b, Powers *et al.* 2009, Wassie *et al.* 2009b).

El BTS que se conserva hoy en día está representado por fragmentos de extensión variable. Las áreas de bosque remanente pueden encontrarse como bloques de hábitat relativamente conservados o como fragmentos de extensión variable, fuertemente fragmentados, inmersos en paisajes dominados principalmente por potreros y campos agrícolas (Murphy y Lugo 1986, Khurana y Singh 2001). Hay razones para pensar que el grado de protección de los bosques remanentes ha mejorado a nivel global, dado que hacia 2006 se reportó que el 28.5% del BTS que quedaba en el mundo (equivalente a 300,000 km²) formaba parte de un área protegida; a nivel regional el porcentaje de BTS protegido oscila entre 5.7% (en Norte y Centroamérica) y 37.8% (en Sudamérica) (Miles *et al.* 2006). Por otro lado, a pesar del reconocimiento creciente de la necesidad de conservar el BTS, en la mayor parte del mundo los fragmentos remanentes continúan sufriendo disturbios antrópicos de diferente intensidad, que suelen presentarse simultáneamente. Estos incluyen la extracción selectiva y no sustentable de productos maderables y no maderables (Challenger 1998, Hernández-Apolinar *et al.* 2006, Shahabuddin y Kumar 2006), el pastoreo libre de cabras y vacas (Murphy y Lugo 1995, Challenger 1998, Jara *et al.* 2009), el incremento en la frecuencia de incendios inducidos (Miller y Kauffman 1998, Otterstrom *et al.* 2006), y la expansión de la frontera agrícola (Maass 1995). De acuerdo con el análisis de Miles *et al.* (2006), aproximadamente 97% del bosque seco remanente se encuentra amenazado por alguno de estos disturbios.

América Latina es la región del mundo en donde este tipo de bosque presenta las tasas más altas de transformación a campos agrícolas y potreros (Miles *et al.* 2006). La historia de uso del BTS se remonta a tiempos precolombinos, ya que desde entonces hubo asentamientos humanos en las zonas secas, cuyo clima es más benigno para la salud humana que el de las zonas tropicales lluviosas (Murphy y Lugo 1986, Challenger 1998, Janzen 1998). Posteriormente, la mayor concentración de la población en estas zonas llevó a que se incrementara la presión de uso sobre los bosques, que se vieron sometidos a un uso cada

vez más intensivo y extensivo, que derivó en la transformación de grandes áreas en zonas agrícolas y ganaderas (Gerhardt 1993, Maass 1995, Murphy y Lugo 1995, Challenger 1998). Tan prolongada es la historia de la intensa transformación de estos bosques, que se considera que algunas de las sabanas y matorrales tropicales existentes hoy en día derivaron de bosques secos tropicales, razón por la cual no es posible saber con precisión cuál era la extensión original de este ecosistema (Murphy y Lugo 1986).

México es uno de los países de América Latina donde aún se encuentran algunas grandes extensiones de este tipo de vegetación. El bosque tropical caducifolio, conocido también como selva baja caducifolia (Miranda y Hernández-X 1963), es la vegetación tropical más importante en el país por su extensión (Trejo y Dirzo 2000), y se caracteriza por su alta diversidad (particularmente en cuanto al recambio de especies o diversidad β) y su gran concentración de endemismos, ya que 60% de las especies vegetales que alberga son exclusivas del país (Trejo y Dirzo 2000, Trejo 2005).

Su distribución comprende una franja casi continua a lo largo de la costa del Pacífico y en la cuenca del Balsas, así como algunas áreas discontinuas en la vertiente del Golfo de México (Trejo y Dirzo 2000). A pesar de esto, presenta una de las tasas de transformación a uso agropecuario más altas en México (Challenger 1998). De acuerdo con Rzedowski (1990), la selva baja caducifolia ocuparía potencialmente 14% del área total del país; pero dados los procesos de transformación que ha sufrido, Trejo y Dirzo (2000) estimaron que a finales de la década de 1990 los fragmentos conservados representaban tan sólo 3.7% del territorio nacional. Los mismos autores reportan que los fragmentos remanentes de bosque en buen estado de conservación representaban apenas 27% de su distribución original, mientras que 73% restante estaba sometido a diferentes grados de alteración y transformación: 27% corresponde por bosques altamente fragmentados, 23% por bosques degradados y el 23% restante había sido transformado en tierras agrícolas y potreros.

- *La restauración ecológica del bosque tropical seco*

Como es evidente, la situación actual de este ecosistema hace urgente la necesidad de incrementar el conocimiento ecológico sobre sus mecanismos de regeneración, particularmente en paisajes alterados. En la literatura especializada se encuentran más investigaciones sobre la dinámica del bosque tropical lluvioso, en el orden de cuatro o cinco veces más que en el BTS; hasta 2003 se reportaba que sólo 3% de la literatura de restauración comprendía investigaciones realizadas en bosques tropicales secos (Meli 2003, Vieira y Scariot 2006). Esta situación ha cambiado en los últimos años, dado el creciente interés a nivel mundial por la conservación y restauración de este ecosistema, y se han incrementado las investigaciones sobre la regeneración natural y la sucesión secundaria en el BTS, tanto en fragmentos de bosque como en áreas sometidas a uso agropecuario (Otterstrom *et al.* 2006, Vieira *et al.* 2006a, b, Sampaio *et al.* 2007, Esquivel *et al.* 2008, Galicia *et al.* 2008, Lebrija-Trejos *et al.* 2008, Mehta *et al.* 2008a, Powers *et al.* 2009, Griscom *et al.* 2009, Wassie *et al.* 2009a,b). Los resultados obtenidos servirán como base para el diseño de estrategias de restauración adecuadas, en la medida en que permitan identificar los factores limitantes para el establecimiento de las especies vegetales en las zonas perturbadas.

- *Factores que afectan la regeneración del bosque tropical seco*

Los estudios encaminados a identificar los factores que afectan la regeneración del BTS pueden dividirse en aquéllos realizados en fragmentos de bosque y los llevados a cabo en zonas agropecuarias, principalmente las que fueron abandonadas y se encuentran en proceso de regeneración, aunque también se han realizado algunos estudios en zonas con uso ganadero (Esquivel *et al.* 2008). En términos generales, la regeneración y los procesos ecológicos en este ecosistema están regidos por su fuerte estacionalidad climática, por lo que la disponibilidad del agua en el suelo es un factor determinante en la supervivencia de las plantas durante sus primeras etapas de vida (Vargas-Rodríguez *et al.* 2005, Aerts *et al.* 2007). La severidad de la época seca y el consiguiente estrés hídrico sufrido por las plantas, junto con la capacidad de éstas para hacer frente a las duras condiciones

ambientales imperantes, han sido identificados tradicionalmente como los principales factores que regulan la composición y la estructura de los bosques tropicales secos, y resultan determinantes de la vegetación característica de las distintas etapas de regeneración del bosque en los campos agrícolas y potreros (Murphy y Lugo 1986, Holbrook *et al.* 1995, Gerhardt 1996, Vargas-Rodríguez *et al.* 2005, Ceccon *et al.* 2006).

A pesar de lo anterior, en estudios como el realizado por Lebrija-Trejos *et al.* (2010), se encontraron indicios de que los cambios en la temperatura, particularmente durante la temporada de lluvias, también pueden ser determinantes de la composición de la vegetación a lo largo del gradiente sucesional, por sus efectos sobre la acumulación de carbono vía fotosíntesis, de forma que los rasgos foliares asociados a la regulación de la temperatura de la hoja serían una adaptación importante en las plantas de este ecosistema.

La estacionalidad en la disponibilidad de agua interactúa con la disponibilidad de otros dos recursos importantes para la supervivencia y el crecimiento de las plantas: la luz y los nutrientes. Quizás la interacción entre los efectos de la disponibilidad de agua y de luz sea más compleja, a causa de la disyuntiva que se genera, ya que una mayor radiación favorece el crecimiento de las plantas durante la época de lluvias, pero puede afectar negativamente su supervivencia durante la época seca (Lieberman y Li 1992, Ray y Brown 1995, Gerhardt 1996, Teketay 1997, McLaren y McDonald 2003a, Vieira y Scariot 2006, Vieira *et al.* 2006a, Wassie *et al.* 2009b). Sin embargo, también se ha reportado que un mayor crecimiento durante la época de lluvias puede favorecer una mayor supervivencia durante la época seca, incluso en los lugares con mayores niveles de radiación (Gerhardt 1996, Marod *et al.* 2004). Este hecho puede tener una gran relevancia para la reintroducción de especies durante la restauración, pues señala la conveniencia de utilizar plantas que hayan tenido un periodo de crecimiento y endurecimiento de tejidos en el invernadero, en contraposición a las plántulas o incluso a la siembra directa de semillas en campo.

El efecto de la sombra sobre el reclutamiento y la regeneración en fragmentos de bosque y zonas agropecuarias abandonadas se encuentra asociado con la interacción entre la disponibilidad de agua y de luz. A este respecto, Ray y Brown (1995) sostienen que la

respuesta de una especie a la sombra es una característica que integra su tolerancia a la sequía con sus requerimientos de luz. Si bien el efecto de la sombra puede variar de acuerdo con las especies involucradas, ciertas características del sitio también pueden influir en su respuesta. Así, en algunos estudios se ha reportado que la sombra puede afectar negativamente la supervivencia de las plántulas, al incrementar la probabilidad de muerte por infecciones por patógenos (Marod *et al.* 2002).

En un estudio realizado en potreros en Panamá, Griscom *et al.* (2005) encontraron un efecto positivo de la eliminación de la cobertura de pastos sobre la supervivencia y el crecimiento de las plantas introducidas, a causa del incremento en los niveles de luz, en contraposición a los hallazgos de Gerhardt (1993), quien mostró que la remoción de la vegetación dominante trajo un aumento de la temperatura y la radiación solar, así como una disminución en la disponibilidad de agua en el suelo, lo que provocó una mayor mortalidad de las plántulas. El primer estudio se realizó en un lugar con mayor precipitación, y por ende con una mejor disponibilidad de agua, factor que puede dar cuenta de las diferencias encontradas. Por otro lado, debe considerarse que al eliminar la vegetación circundante no sólo se incrementan los niveles de radiación y por ende la temperatura del aire y del suelo, sino que disminuye también la competencia, y resulta difícil establecer la importancia relativa de ambos factores en los resultados observados. A la vez, las diferentes especies pueden variar en su susceptibilidad tanto a la radiación como a la competencia. No obstante, y aunque no es posible generalizar, es probable que cuando la humedad no es limitante, la disponibilidad de luz y nutrientes y las temperaturas del aire y del suelo se conviertan en los factores más relevantes (Griscom *et al.* 2009, Wassie *et al.* 2009b).

Las contradicciones aparentes observadas en los resultados de investigaciones sobre la regeneración de bosques secos suelen reflejar diferencias en las condiciones ambientales y climáticas, particularmente en la precipitación anual y su relación con la temperatura. En este sentido, es importante tener en cuenta que estos bosques se presentan en un amplio abanico de condiciones tanto climáticas (precipitación anual entre 250 y 2000 mm) como edáficas (Murphy y Lugo 1986, Trejo 1998, Scariot *et al.* 2008, Powers *et al.* 2009), razón por la cual en muchos casos los resultados encontrados en las investigaciones son

específicos del sitio y, en ocasiones, de la especie (McLaren y McDonald 2003a, Marod *et al.* 2004, Griscom *et al.* 2005, Vieira *et al.* 2006a, Zahawi y Holl 2009, Griscom *et al.* 2009, Wassie *et al.* 2009b). Esto enfatiza la necesidad de incrementar el conocimiento sobre las características autoecológicas de las especies, así como de evaluar los mecanismos de regeneración natural en zonas con diferentes condiciones ambientales, incluyendo la historia de uso, ya que es fundamental para la planeación de protocolos de restauración ecológica adecuados, específicamente en cuanto a la selección de especies.

-La capacidad de rebrote de las plantas del bosque tropical seco como mecanismo de regeneración.

Un aspecto importante en la regeneración del BTS es la presencia de especies con capacidad para rebrotar (Durán *et al.* 2002, Vieira y Scariot 2006). La importancia de este proceso en la recuperación del bosque luego de un disturbio (natural o antrópico) es tal, que algunos estudios señalan al rebrote como el principal mecanismo de regeneración, particularmente en especies cuya reproducción a partir de semillas enfrenta dificultades, entre las que se incluyen una producción baja de semillas, dispersión pobre, porcentajes de germinación bajos y alta depredación y mortalidad de plántulas durante la época seca (Sampaio 1995, McLaren y McDonald 2003b, Vieira y Scariot 2006, Mostacedo *et al.* 2009, Griscom *et al.* 2009). Debe destacarse además que muchas especies mantienen la capacidad de rebrotar incluso después de experimentar disturbios recurrentes, como sucede con los árboles remanentes que se encuentran en las zonas dedicadas a la agricultura o la ganadería (Vieira *et al.* 2006b).

De acuerdo con algunos autores, la mayor incidencia de especies con capacidad de rebrotar en los bosques secos con respecto a los húmedos se debe a que dicho mecanismo es una adaptación de las plantas a la sequía (Bond y Midgley 2001). La marcada estacionalidad de estos bosques, no sólo en relación con la disponibilidad de agua sino también de otros recursos (luz, nutrientes), probablemente ha favorecido el desarrollo del rebrote como un mecanismo de persistencia, el cual permite a las plantas superar el estrés hídrico y disturbios como vientos fuertes o la herbivoría, que se han reportado en algunos estudios

como causas importante de muerte de las plántulas durante la época seca (Mostacedo *et al.* 2009).

La capacidad de rebrotar está asociada con un desarrollo profundo del sistema radical que permite a las plantas explorar horizontes profundos del suelo en busca de agua; en las raíces se acumulan carbohidratos que se movilizan para la producción de nuevos tallos y hojas después de los disturbios (Murphy y Lugo 1986, Lieberman y Li 1992, Gerhardt 1993, 1996 Holbrook *et al.* 1995, Miller y Kauffman 1998, Durán *et al.* 2002, Kennard *et al.* 2002, Marod *et al.* 2004, Sampaio *et al.* 2007).

La importancia del rebrote como mecanismo de regeneración favorece la propagación de varias especies a partir de estacas (Itoh *et al.* 2002), y es evidente que explorar esta técnica de propagación es un aspecto clave en la restauración del BTS. La capacidad de una especie para rebrotar luego de un disturbio (incluso desde el estado de plántula), es un rasgo que favorece su persistencia en zonas degradadas con condiciones microambientales adversas o en las que los disturbios naturales y (o) antrópicos son frecuentes (Vieira *et al.* 2006b, Sampaio *et al.* 2007, Esquivel *et al.* 2008).

Entre los rasgos del ciclo biológico que deben ser tenidos en cuenta al momento de seleccionar las especies para restaurar un ecosistema se encuentran: (1) la capacidad de tolerar y modificar a mediano plazo las condiciones del ambiente; (2) su capacidad de persistencia frente a los disturbios a través de bancos de semillas, plántulas o retoños vegetativos; y (3) las funciones que desempeña en la comunidad, que incluyen el mejoramiento de las condiciones microclimáticas y de suelo, o sus efectos sobre otras especies (p. ej., alimento y refugio para la fauna; Holl *et al.* 2000, Pywell *et al.* 2003, Rosenthal 2003, Florentine, y Westbrooke. 2004). Por otro lado, las especies seleccionadas no deben incluir únicamente especies pioneras, ya que es necesario incluir también las que son importantes en otros estados sucesionales, incluyendo los más avanzados, pues en la restauración se busca recuperar tanto la composición como la estructura y el funcionamiento del ecosistema (Rosenthal 2003, Cardona 2007) y la reintroducción de especies típicas de etapas tardías permite acelerar la sucesión (Luken 1990).

-La plantas del género Bursera y la restauración ecológica del bosque tropical seco

Teniendo en cuenta lo anterior, las especies del género *Bursera* tienen gran relevancia para la restauración del BTS en México, debido a que son elementos importantes y frecuentemente dominantes en ellos (Trejo 1998, Rzedowski *et al.* 2004). Además, son una fuente importante de alimento para las aves (Scott y Martin 1984, Hammond 1995) y se ha demostrado que algunas de ellas tienen la capacidad de rebrotar y pueden propagarse vegetativamente (Messenger *et al.* 1997, Miller y Kauffman 1998, Zahawi 2005, Bonfil *et al.* 2007, Castellanos Castro 2009). Finalmente, los estudios sobre sus características ecológicas y manejo resultan fundamentales debido a que muchas especies del género son importantes tanto ecológica como culturalmente en diversas comunidades rurales del país (Hersch-Martínez *et al.* 2004, Hernández-Apolinar *et al.* 2006).

En cuanto a su propagación, se ha reportado que varias especies de *Bursera* frecuentemente presentan porcentajes de germinación menores a 50% (Andrés-Hernández y Espinosa-Organista 2002, Montes 2006, Bonfil *et al.* 2008, pero ver Hernández-Apolinar 2007) lo cual dificulta su propagación masiva a partir de semillas. Por otro lado, varios estudios reportan buenos resultados en la propagación de algunas especies a partir de estacas (Messenger *et al.* 1997, Bonfil *et al.* 2007, Castellanos Castro 2009). Es posible, por tanto, utilizar las dos técnicas de propagación en la reintroducción de estas especies en sitios perturbados sujetos a restauración, y evaluar las ventajas y desventajas relativas de cada una.

Algunos estudios han reportado variaciones en el desempeño de plantas derivadas de semillas o estacas bajo diferentes condiciones ambientales (Ray y Brown 1995), por lo que evaluar los resultados de estas dos técnicas de propagación en la restauración ecológica permitiría aprovechar las ventajas de cada una en diferentes ambientes. En México hay algunas experiencias previas de reintroducción de plantas de *Bursera* en estudios de restauración del BTS, tanto a partir de semillas (Barrales 2009, R. Félix y C. Bonfil, resultados no publicados), como propagadas vegetativamente utilizando estacas (Castellanos Castro 2009, Luna-Nieves, 2008).

Barrales (2009) encontró una alta mortalidad de plántulas durante la época seca, tanto en pastizales como bajo el dosel del BTS, de forma que la supervivencia promedio fue de tan sólo 2-6% (ligeramente mayor bajo sombra). La alta vulnerabilidad de las plántulas muy pequeñas ha llevado a recomendar utilizar plantas de mayor tamaño y vigor, lo que podría aumentar sus probabilidades de supervivencia. De hecho, en otro estudio se encontró que plantas de *Bursera* que habían crecido en el invernadero durante seis meses, presentaron una supervivencia de aproximadamente 50% un año después del trasplante en un pastizal degradado (R. Félix y C. Bonfil, resultados no publicados). La observación de eventos de rebrote en algunas plántulas luego de un año en campo (B. Barrales, comunicación personal), hace promisorio el uso de *Bursera* en la restauración, por su capacidad de resistir condiciones adversas.

Castellanos Castro (2009) utilizó estacas de tres especies de *Bursera* en la restauración de sitios perturbados, y encontró que la supervivencia de las plantas producidas a través de estacas dependió más de las condiciones del sitio que de la especie, ya que en los sitios caracterizados por suelos inundables la supervivencia fue baja en general. Aunque la mayor mortalidad de plantas ocurrió en la temporada seca (al igual que en otros estudios realizados en BTS), encontró que los problemas de drenaje de los suelos generaron condiciones desfavorables para las plantas durante la época de lluvias, lo cual resultó en una mayor mortalidad de las plantas durante la siguiente temporada seca. Gerhardt (1993) también encontró una alta mortalidad de plántulas en los sitios donde el suelo se inundó durante las lluvias. En estas condiciones es importante realizar una cuidadosa selección del micrositio en donde se reintroduzcan las plantas de forma que sean lugares en donde no se favorezca la anegación.

En este estudio se evaluó el establecimiento, en términos de supervivencia y crecimiento, de plantas producidas a partir de semillas y de estacas de dos especies del género *Bursera* que son importantes en los BTS ubicados en el noroeste de Morelos, México: *Bursera copallifera* (Sessé y Moc. ex DC.) Bullock y *B. glabrifolia* (Kunth) Engl. El objetivo de la investigación fue comparar el desempeño de ambos tipos de plantas de estas especies en dos localidades con diferente cobertura vegetal: un bosque secundario perturbado en los

alrededores de la zona arqueológica de Xochicalco y un pastizal degradado, ubicado en la Estación de Restauración Ecológica Barranca del río Tembembe, aproximadamente 10 km al norte de Xochicalco. Se espera que los resultados de la presente investigación aporten conocimientos que permitan desarrollar programas exitosos de reintroducción de estas especies, con el fin de acelerar la recuperación de la vegetación característica de selva baja caducifolia en pastizales y bosques perturbados.

OBJETIVOS

Objetivo general

Comparar el efecto del origen de las plantas (a partir de semillas y estacas) en el establecimiento inicial de dos especies del género *Bursera* (*B. copallifera* y *B. glabrifolia*) en dos sitios perturbados: pastizal y bosque secundario perturbado.

Objetivos particulares

1. Comparar la supervivencia inicial de plantas provenientes de estacas o de semillas.
2. Determinar si el éxito en el establecimiento de los distintos tipos de plantas (i.e., de estaca o de semilla) depende de la especie y el sitio de plantación.
3. Comparar el crecimiento de las plantas, según su origen (semillas y estacas), especie y sitio de plantación (bosque y pastizal), tanto al final de la primera temporada de crecimiento como después de un año de plantación.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en dos localidades ubicadas en el noroeste del estado de Morelos: la Estación de Restauración Ecológica Barranca del Río Tembembe (ERBRT), en el municipio de Temixco (18° 53' Lat. N., 99° 20' Long. O), y en la zona arqueológica de Xochicalco (18° 48' Lat. N., 99° 17' Long. O) en el municipio de Miacatlán.

La ERBRT se localiza en la porción alta-media de la cuenca del río Tembembe, al norte del poblado de Cuentepec, y abarca 97 ha de pastizales inducidos, entre los que hay fragmentos remanentes de selva baja caducifolia, ubicados a ambos lados de la barranca del río Tembembe, y que han sido utilizados durante más de 60 años para el pastoreo de ganado bovino. La estación comprende un gradiente altitudinal que va de 1555 a 1745 m, con pendientes entre 5 y 50% (Bonfil *et al.* 2004b, García Flores 2008). Al norte de la estación (en el poblado de Ahuatenco) se presenta un clima semicálido subhúmedo, con una temperatura media anual de 17.5 °C y una precipitación anual de 1166, mientras que al sur, en el poblado de Cuentepec, la temperatura media anual es de 21.6°C y la precipitación anual de 961 mm; la precipitación presenta una estacionalidad marcada, con una estación seca entre noviembre y mayo (Camacho 2004).

En general, los suelos en el pastizal son poco profundos y ácidos (pH 4.3 - 5), pero su profundidad varía de acuerdo con la ubicación de los mismos; en zonas ubicadas en la cima, hombro y dorso de ladera es en promedio de 30 cm, y en las partes bajas, al pie de ladera es de alrededor de 80 cm (Ulloa 2006, Ayala 2008, García 2008). En cuanto a la textura, son franco-arenosos y franco-arcillosos en los hombros y dorsos de ladera, y en las partes más bajas o pies de ladera, el contenido de arcilla es mayor. Esta presencia de partículas finas impide la filtración de agua durante la época de lluvia, provocando el anegamiento, situación que ha afectado plantaciones realizadas en estudios anteriores (Galindo 2006, Ulloa 2006, Ayala 2008).

La zona arqueológica de Xochicalco se localiza en el municipio de Miacatlán. Presenta un clima cálido subhúmedo con una temperatura media anual de 22.9°C y una precipitación anual de 1055 mm; la estación seca de noviembre a mayo y la lluviosa entre junio y octubre (Piña 2005). Se encuentra a una altitud de 1300-1350 m. La vegetación de sus alrededores es selva baja caducifolia con diferentes grados de deterioro, debido a una historia de incendios y uso que incluso hoy en día incluye el pastoreo de ganado vacuno y caprino, y la extracción de leña y otros recursos no maderables por la población local, a pesar de que no son usos permitidos en la zona arqueológica (Piña 2005, observaciones personales). Los suelos se derivan de rocas calizas y se caracterizan por presentar una alta pedregosidad (Piña 2005).

Especies de estudio

***Bursera copallifera* (Sessé y Moc. ex DC.) Bullock**

Generalmente son árboles que alcanzan hasta 7 m de altura y 28 cm de diámetro; se caracterizan por ser muy ramificados y caducifolios. Los árboles adultos presentan una corteza externa lisa a escamosa, de color café rojizo a grisácea, con un exudado resinoso aromático. Las hojas se presentan dispuestas en espiral; son imparipinnadas, compuestas por 17 a 29 folíolos elípticos, los cuales presentan el margen crenado y el ápice agudo; son de color verde oscuro en el haz, y su superficie es ampulosa, en el envés tienen un color amarillento; su raquis es alado y densamente pubescente. Los frutos son trivalvos, oblongos, de color café-rojizo, y agrupados en racimos de 3 cm de largo (Guizar-Nolazco y Sánchez-Vélez 1991).

Presenta una amplia distribución en México y en el estado de Morelos se encuentra en altitudes que van entre 974 y 1900 m, en zonas cálidas y templadas y con temperaturas medias anuales entre 17.7 y 23.6°C, con una precipitación anual de entre 745 y 1368 mm (Hernández 2008).

Bursera glabrifolia (Kunth) Engl.

Es una especie endémica de México, relativamente abundante en el bosque tropical caducifolio y en áreas transicionales con el encinar (Rzedowski *et al.* 2004). Árbol o arbusto dioico que alcanza alturas hasta de 12 m y 35 cm de diámetro, resinoso y aromático, caducifolio. Su corteza es gris y por lo general lisa, no exfoliante. Las hojas se presentan agrupadas en fascículos sobre ápices de ramillas cortas, y a veces alternas sobre ramillas de nuevo crecimiento. Las hojas son imparipinnadas, en general oblongas, y sus folíolos son coriáceos y glabrescentes en la madurez, sobre todo en el haz, a menudo brillantes en el haz, el envés más claro; el raquis por lo común está angostamente alado. Las inflorescencias son racimosas o paniculadas; por lo general las masculinas se ramifican mientras que las femeninas no. Las flores son tetrámeras y con pétalos blanquecinos a amarillentos. Los frutos son drupas bivalvas, glabras y rojizas en la madurez, solitarias. Generalmente contienen una sola semilla, aunque a veces puede presentar dos (Hernández-Apolinar 2007), con la mitad o las 2/3 partes inferiores cubiertas por un pseudoarilo amarillo o rojo-anaranjado, la porción expuesta negra (Rzedowski *et al.* 2004).

Esta especie presenta una distribución amplia en México y en el estado de Morelos, en altitudes que van entre 900 y 2500 m, en zonas cálidas y templadas, con temperatura media anual de entre 17.2 y 23.7°C, y precipitaciones anuales entre 747 y 1474 mm (Hernández 2008).

Propagación: recolección y siembra de semillas

La recolección de semillas se realizó en fragmentos de selva baja caducifolia ubicados en los alrededores de la zona arqueológica de Xochicalco entre octubre y diciembre de 2007. Se recolectaron semillas provenientes de 13 individuos de *B. glabrifolia* y 11 de *B. copallifera*, los cuales se seleccionaron teniendo en cuenta su buen estado fitosanitario. Se buscaron preferiblemente frutos abiertos con las semillas expuestas y el pseudoarilo coloreado para asegurar la madurez de las semillas (Andrés-Hernández y Espinosa-Organista 2002). Los frutos se llevaron al invernadero de la Facultad de Ciencias en la

ciudad de México (campus Ciudad Universitaria de la Universidad Nacional Autónoma de México).

Cada lote de semillas se separó mediante el método de flotación, el cual permite discriminar las semillas bien desarrolladas, que se van al fondo, de las vanas o parasitadas, que flotan (Bonfil *et al.* 2008, Healy 2008). A partir de esta prueba, sólo se utilizaron las semillas llenas de *B. copallifera*; en el caso de *B. glabrifolia* también se sembraron las semillas que flotaron. Las semillas se remojaron durante 12 h para retirar el pseudoarilo que las cubre; posteriormente se secaron y almacenaron en bolsas de papel a temperatura ambiente.

El 18 de febrero de 2008 se sembraron 3290 semillas de *B. glabrifolia* y 3540 semillas de *B. copallifera* en el invernadero de la Facultad de Ciencias. Se usaron cajas de plástico transparentes (PET) de 12 x 12 x 7 cm de profundidad, en las que se colocó papel filtro humedecido como sustrato; en cada caja se colocaron 20 semillas en promedio, y en algunos casos se puso un número mayor o menor, para conservar la separación por individuos madre. Se hizo un seguimiento de la germinación hasta el 15 de mayo de 2008 (87 días). Las plántulas obtenidas se trasladaron a charolas de plástico con un sustrato compuesto por tierra negra tamizada y agrolita (2:1 volumen); el trasplante se hizo cuando las plantas alcanzaron una altura aproximada de 5 cm. En el momento en que las plántulas desarrollaron hojas verdaderas y presentaron un tallo relativamente grueso (~ 4 mm), se trasladaron al invernadero del Jardín Etnobotánico del INAH en Cuernavaca, Morelos, donde cada plántula se trasplantó a una bolsa de plástico negro, con un sustrato de tierra y agrolita en la proporción antes señalada. Cada plántula se etiquetó, conservando la información correspondiente al individuo del cual provino.

Propagación: recolección y tratamiento de estacas

Las estacas se recolectaron el 11 de abril de 2008, de individuos jóvenes en estado latente, presentes en los fragmentos de selva baja caducifolia en los alrededores de la zona de Xochicalco. Se recolectaron 379 estacas de *B. glabrifolia* provenientes de 28 individuos y

378 estacas de *B. copallifera*, provenientes de 27 individuos; las estacas fueron trasladadas inmediatamente al invernadero del Jardín Etnobotánico en Cuernavaca, en donde se cortaron de manera tal que tuvieran 20-25 cm de largo. Posteriormente se hicieron dos cortes longitudinales en la base de cada estaca, para después aplicarles ácido indolbutírico (AIB) en solución, a una concentración de 4000 ppm durante 60 segundos (se eligió la concentración que arrojó mejor resultado en el trabajo de Castellanos Castro, 2009).

Inmediatamente después, cada estaca fue sembrada en una bolsa de plástico negro llena con una mezcla de tierra y agrolita (2:1 vol.) y etiquetada conservando la información del individuo del que provino. Todas las plantas propagadas permanecieron en el invernadero hasta el momento de la plantación, realizada en julio de 2008. Dos semanas antes del trasplante, las plantas se sacaron al aire libre para su endurecimiento.

Diseño experimental y registro de variables microambientales

En cada localidad (bosque secundario y pastizal) se establecieron tres parcelas con pendientes y exposición similares (exposición oeste). Las parcelas tienen aproximadamente 450 m² (15 × 30 m) y en cada una se trasplantaron las plantas provenientes de semillas y estacas de cada especie en las siguientes cantidades aproximadas: 35 plantas de estacas y 35 de semilla de *B. copallifera* y 35 plantas de estacas y 12 de semilla de *B. glabrifolia*. La diferencia en el número de plantas provenientes de semillas se debió al bajo porcentaje de germinación obtenido en esta última especie (105 estacas por especie y localidad; 105 plántulas de *B. copallifera* y 36 de *B. glabrifolia* por localidad).

La plantación se realizó a mediados de julio de 2008, durante la época de lluvias, cuando las plantas tenían entre 3 y 5 meses de edad, y las estacas enraizadas por 3 meses. En la medida de lo posible, se trató de que las plántulas y las estacas de la misma especie se encontraran bajo condiciones similares. En las parcelas ubicadas en el pastizal, se tuvo cuidado de evitar las zonas que se inundan fácilmente, teniendo en cuenta la recomendación de Castellanos Castro (2009), quien encontró una alta mortalidad debida a la anegación.

Inicialmente se había planteado hacer censos mensuales durante un año (es decir, hasta julio de 2009); sin embargo, un incendio ocurrido en el pastizal en mayo de 2009 provocó la pérdida de dos de las tres parcelas de esta localidad, razón por la cual el registro completo de datos en el pastizal (tanto de las plantas como de las variables microambientales) sólo se obtuvo para una parcela. En los censos se registró la supervivencia de las plantas, anotando la causa de muerte cuando fue posible determinarla. Durante la temporada de crecimiento se registraron además las siguientes variables:

- a) altura (y en su caso, longitud) del tallo hasta el meristemo apical,
- b) diámetro en la base del tallo (a partir del cual se calculó el área basal),
- c) cobertura (calculada a partir del diámetro mayor de la copa y el perpendicular a éste).

De forma adicional se registraron algunas características microambientales, como la presencia de rocas y el tipo de cobertura vegetal (hierbas anuales, arbustos, árboles) cercanos a las plantas. Con el fin de establecer las diferencias en las condiciones iniciales de las plantas, en términos de tamaño y asignación de biomasa a los distintos órganos, se hizo una cosecha destructiva en julio de 2008, antes de la plantación, eligiendo al azar cinco plantas provenientes de estacas de *B. glabrifolia* y cinco de *B. copallifera*, así como cinco plántulas de esta última especie, del grupo de plantas que se iban a trasplantar al campo. No fue posible cosechar plántulas de *B. glabrifolia* debido al bajo número inicial. Se registró la altura y el diámetro del tallo, el número de hojas, la longitud de la hoja más larga y el área foliar, el número de raíces, la longitud y el diámetro de la raíz principal (en el caso de las plántulas) o la más larga (en el caso de las estacas), y la biomasa de tallo, raíz y hojas.

Las plantas cosechadas fueron separadas en hojas, raíz y tallo y se registró el peso fresco de cada órgano. De cada hoja se obtuvo una imagen digital, la cual se procesó con el programa SigmaScan Pro versión 5 para determinar su área foliar. Posteriormente las muestras se dejaron durante 48 h en el horno a una temperatura de 70°C y luego se registró el peso seco de cada planta.

En cada parcela se instalaron registradores automáticos de variables ambientales (Hobbo) que registraron periódicamente la temperatura y humedad relativa del aire y la temperatura del suelo. Los destinados a evaluar la temperatura y humedad relativa del aire se instalaron a 10 cm del suelo, uno por parcela en el pastizal y en dos de las tres parcelas del bosque secundario (denominadas parcela 1 y 2); en la otra parcela (parcela 3), se instalaron dos dispositivos porque presenta una zona abierta dominada por hierbas anuales y pastos y una zona arbolada. Para registrar la temperatura del suelo se enterró un dispositivo en cada parcela a 5cm de profundidad (Figura 1); éstos permanecieron en el campo desde octubre de 2008 hasta junio de 2009, excepto en el caso de las parcelas del pastizal que se perdieron por el incendio, en las cuales se retiraron los dispositivos en mayo de 2009.



Figura 1. Detalle de la colocación de los registradores automáticos de variables ambientales en el bosque secundario.

Análisis estadísticos

Biomasa. Los datos de biomasa obtenidos en la primera cosecha, junto con variables de crecimiento que se registraron para el conjunto de plantas seleccionadas, fueron analizados comparando las plántulas y las estacas de *B. copallifera* entre sí, y a las estacas de las dos

especies entre sí mediante la prueba t de Student, previa transformación de los datos a su logaritmo natural para cumplir con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza. Cuando no fue posible cumplir con estos supuestos después de la transformación de los datos, se aplicó la prueba no paramétrica de U de Mann-Whitney; en las dos pruebas se utilizó como nivel de significancia $P < 0.05$. Este análisis se realizó con el programa STATISTICA 7.0.

Supervivencia. Para analizar los datos de supervivencia se ajustó un modelo lineal mixto generalizado de un diseño factorial completo, con las parcelas (repeticiones) anidadas en el sitio para evaluar el error por submuestreo. En dicho análisis se tomaron en cuenta como factores de efectos fijos la especie, el tipo de planta (plántula vs. estaca) y el sitio de plantación (bosque vs. pastizal), y como factor de efectos aleatorios la parcela, de modo que las plantas estuvieran anidadas dentro de las parcelas. Se supuso que la variable de respuesta (supervivencia) sigue una distribución binomial. En el modelo final, sólo se incluyó el efecto de los factores y de las interacciones dobles, pero no el de la interacción triple, ya que esta última resultó no significativa en el modelo que se evaluó inicialmente.

Crecimiento. Los datos de crecimiento se analizaron mediante un análisis de varianza (ANDeVA) factorial, en el cual se comparó el efecto de la especie y el sitio de plantación, tomando a las parcelas como factor anidado, en el crecimiento (diferencia entre la medida final y la inicial). Este análisis se realizó con los datos de crecimiento en altura, en área basal y cobertura de las plantas, registrados al final de la primera temporada de crecimiento y luego de un año, al final del estudio. Cuando fue necesario, los datos se normalizaron utilizando la transformación de Johnson (Chou *et al.* 1998), ya que no fue posible transformarlos mediante los métodos más convencionales. Los análisis fueron realizados con el programa MINITAB.

RESULTADOS

Condiciones microambientales

Temperatura del aire

Entre octubre de 2008 y julio de 2009, la temperatura promedio del aire fue ligeramente mayor en el bosque secundario que en el pastizal (23.3°C y 22.6°C, respectivamente), al igual que la temperatura mínima (15°C y 12°C, respectivamente). Sin embargo, los valores de las temperaturas máximas registrados en el pastizal fueron mucho más altos que en el bosque (44.7°C y 42.7°C en promedio, respectivamente), particularmente entre octubre y diciembre (42.8°C y 37.6°C en promedio, respectivamente). Las condiciones más extremas se registraron en el pastizal, en donde la diferencia entre la temperatura mínima y máxima fue mayor todos los meses (Figura 2). Los valores más altos de temperatura se registraron en la parte final de la época seca (abril) en las dos localidades, lo cual coincide con los reportes de las estaciones meteorológicas cercanas (Ahuatenco para el pastizal y El Rodeo para el bosque secundario; Camacho 2004, Piña 2005).

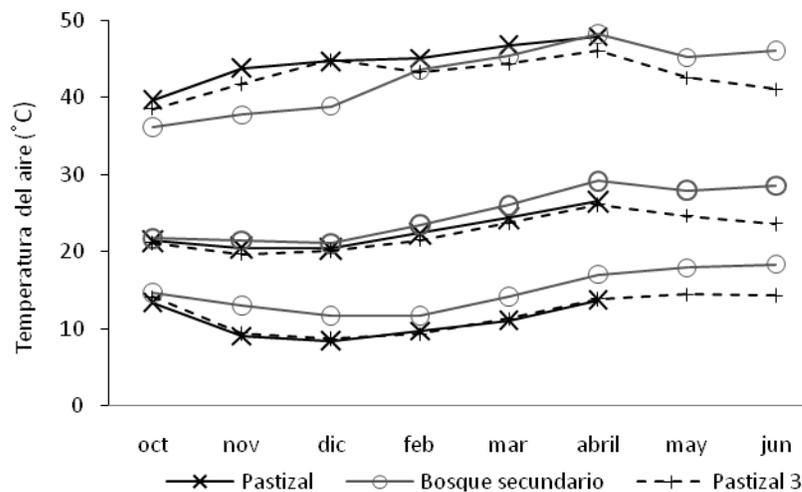


Figura 2. Temperatura del aire (promedio, máxima y mínima) en el bosque secundario y el pastizal entre octubre de 2008 y junio de 2009.

Si bien el pastizal fue la localidad con la mayor variación diaria de temperatura en todos los meses, al tener en cuenta el cambio de temperatura a lo largo del año, las variaciones más

grandes se presentaron en el bosque. En efecto, de acuerdo con los registros obtenidos durante la época seca, entre noviembre (i. e. comienzo de la época seca) y abril (mes en que se registraron los valores más altos) el cambio en las temperaturas promedio y máxima fue mayor en el bosque ($\sim 8^{\circ}\text{C}$ y $\sim 10^{\circ}\text{C}$ respectivamente) que en el pastizal ($\sim 6^{\circ}\text{C}$ y $\sim 4^{\circ}\text{C}$, respectivamente); la temperatura mínima, en cambio, presentó variaciones muy similares en las dos localidades ($\sim 4^{\circ}\text{C}$) (Figura 2).

En el pastizal sólo se dispone de los registros completos de la parcela tres, debido al incendio en las otras dos parcelas. Además, por daños en el dispositivo, sólo se obtuvieron los registros correspondientes a febrero, marzo y abril en la parcela 1; no obstante, presentaron valores muy similares a los encontrados en la parcela 3 (Figura 3a). En las tres parcelas las temperaturas promedio y mínima fueron similares; las diferencias se presentaron en las temperaturas máximas, que fueron más altas en la parcela 2, particularmente entre febrero y abril (promedio 51.3°C vs. 44°C).

Del mismo modo, las parcelas del bosque se diferenciaron por sus valores de temperatura máxima; los valores más altos durante el periodo se registraron en la zona abierta de la parcela 3 y en la parcela 1 (Figura 3b). En las parcelas 1, 2 y 3-bajo dosel, se presentaron los valores más altos de la temperatura promedio, máxima y mínima en abril; en la zona abierta de la parcela 3, en cambio, se registraron en junio (Figura 3b). Las condiciones de temperatura menos extremas, es decir, con menores diferencias entre las máximas y las mínimas, se encontraron en la parcela 2 y en la zona bajo dosel de la parcela 3.

Las diferencias en las temperaturas máximas entre la zona bajo dosel y la zona abierta de esta parcela llegaron a ser incluso mayores que con respecto a otras parcelas, y muestran el efecto del dosel al atenuar los cambios diarios de temperatura incluso a pocos metros de distancia. Al mismo tiempo, en la zona bajo dosel de la parcela 3 se encontraron los mayores cambios en la temperatura máxima a lo largo del año, particularmente entre octubre y febrero, los cuales ilustrarían las condiciones de los fragmentos de bosque caducifolio, en donde la pérdida del follaje provoca este tipo de cambios. Cabe destacar,

por contraste, que las temperaturas máximas en el pastizal fueron consistentemente más altas y más homogéneas que en las parcelas del bosque.

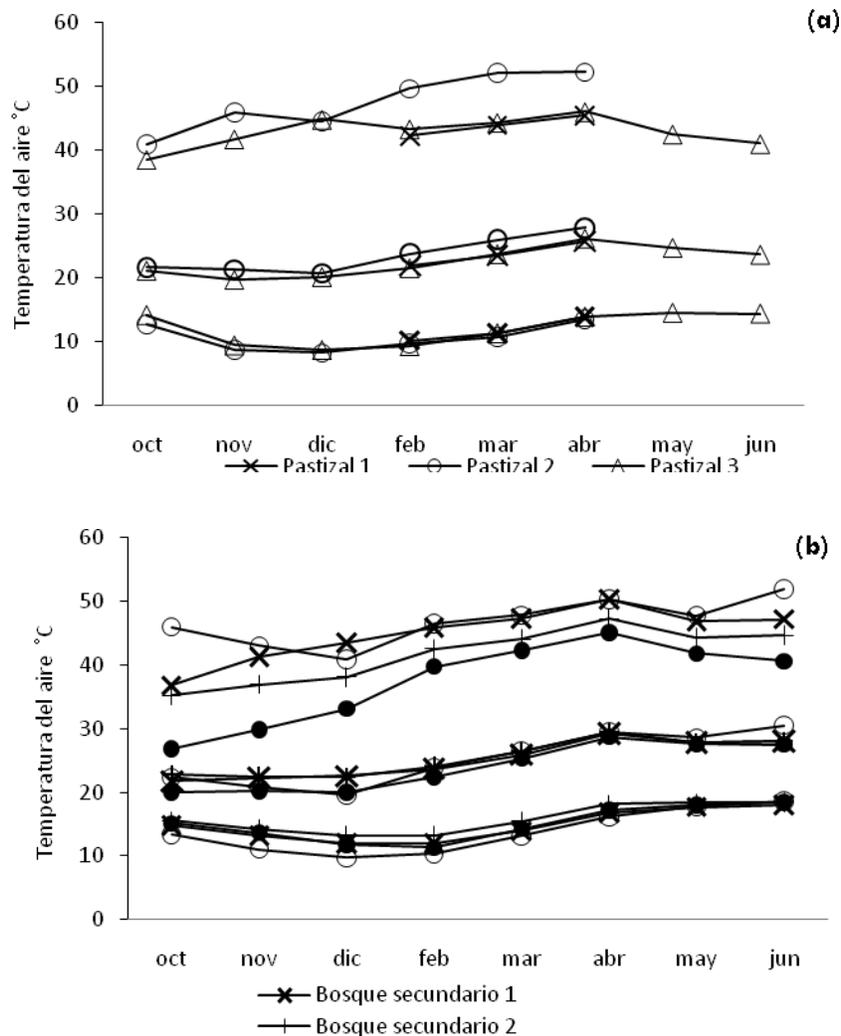


Figura 3. Temperaturas promedio, máxima y mínima registradas en las parcelas de: a) pastizal, b) bosque secundario.

Humedad relativa del aire

En general, la humedad relativa promedio, mínima y máxima del aire fue más alta en el pastizal durante todo el periodo, pero en las dos localidades se presentó un patrón similar de variación (Figura 4). Los valores más altos se registraron en octubre, particularmente en el pastizal. En noviembre, al inicio de la época seca, se registró una disminución de la humedad relativa en las dos localidades, la cual fue más marcada en el pastizal. A partir de

este mes y durante toda la época seca (hasta abril) la humedad relativa (promedio, mínima y máxima) se mantuvo baja, con valores mínimos de alrededor del 10% (Figura 4). Entre abril y mayo se registró un aumento considerable en la humedad relativa en las dos localidades.

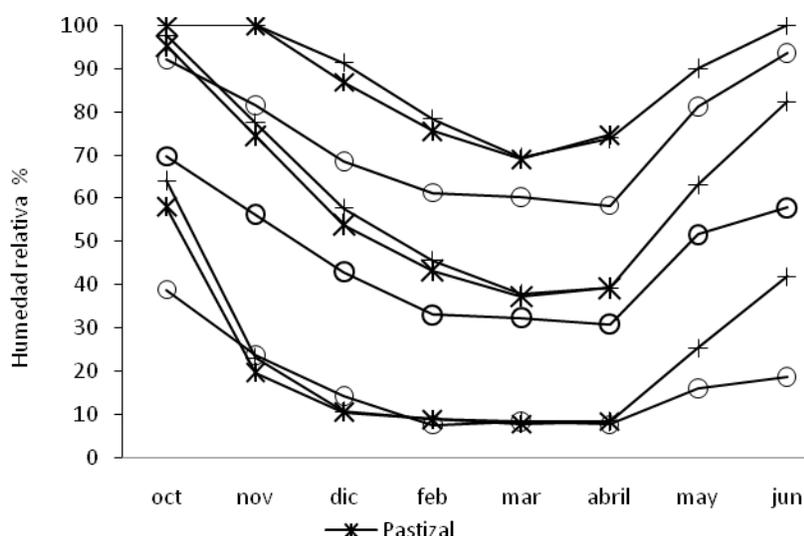


Figura 4. Humedad relativa del aire (promedio, máxima y mínima) en el bosque y el pastizal entre octubre de 2008 y junio de 2009.

Las diferencias entre parcelas fueron pequeñas en el pastizal (Figura 5a). En el bosque las diferencias fueron mínimas, excepto entre octubre y diciembre, cuando los valores mínimos más altos se registraron bajo el dosel de la parcela 3 (Figura 5b).

Temperatura del suelo

El registro de la temperatura del suelo en el pastizal corresponde principalmente a la parcela 2 por fallos en los dispositivos ubicados en las otras parcelas. La temperatura promedio del suelo entre octubre y junio fue mayor en el bosque que en el pastizal (27.1°C y 25.4°C respectivamente), con mínimas y máximas promedio de 20.6°C y 32.2°C en el pastizal y de 21.8°C y 35.8°C en el bosque. Las diferencias entre localidades se registraron principalmente en las temperaturas máximas entre marzo y junio –hacia el final de la temporada seca–, las cuales fueron entre 3 y 4 °C mayores en el bosque (Figura 6).

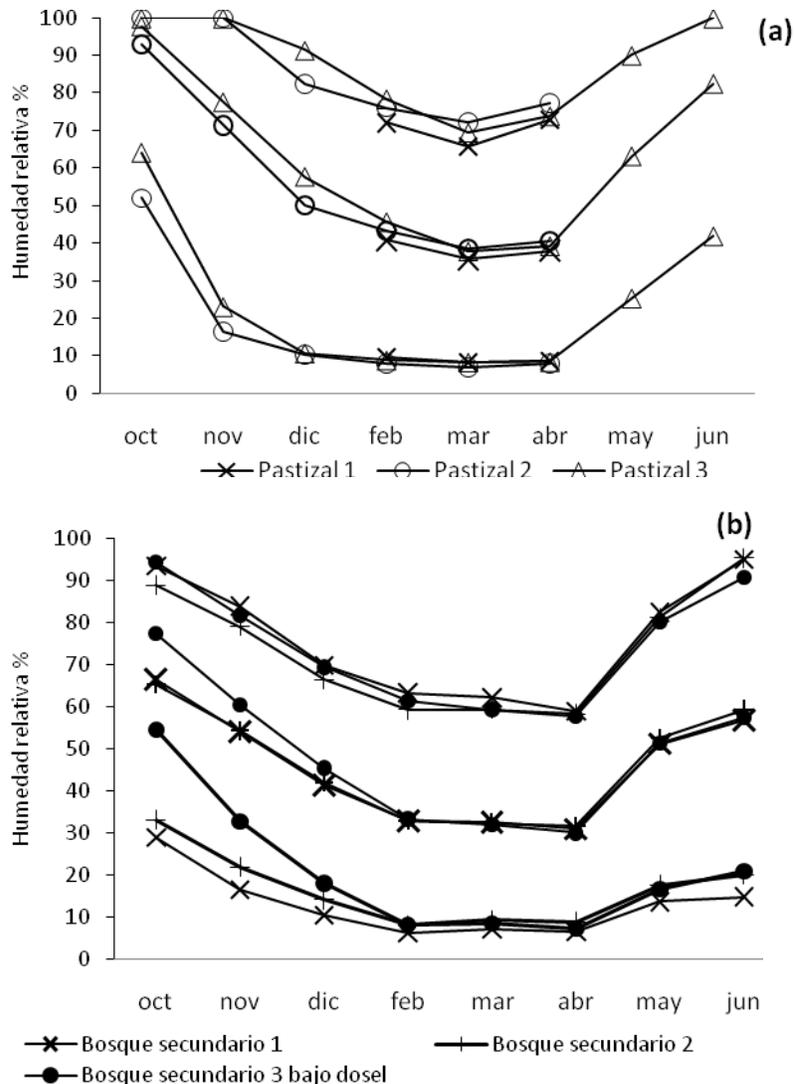


Figura 5. Humedad relativa promedio, máxima y mínima registradas entre octubre de 2008 y junio de 2009: a) en el pastizal, b) en el bosque secundario.

En el bosque, las diferencias más notables entre las parcelas se encontraron en las temperaturas máximas, las cuales se incrementaron durante la parte final de la época seca (febrero – junio). En la parcela 2 se registró poca variación a lo largo del periodo ya que se presentaron las menores variaciones en las temperaturas medias, máximas y mínimas, y en este sentido presentaría el ambiente edáfico más estable. En las otras parcelas se registraron incrementos entre 7 y 12°C en las temperaturas máximas de enero a febrero (Figura 7). Los valores más altos se registraron en la zona abierta de la parcela 3, y la diferencia entre las

máximas de ésta y de las parcelas 2 y 3 con dosel fue de 1 y 2°C hasta diciembre, y entre 6 y 14°C entre enero y junio.

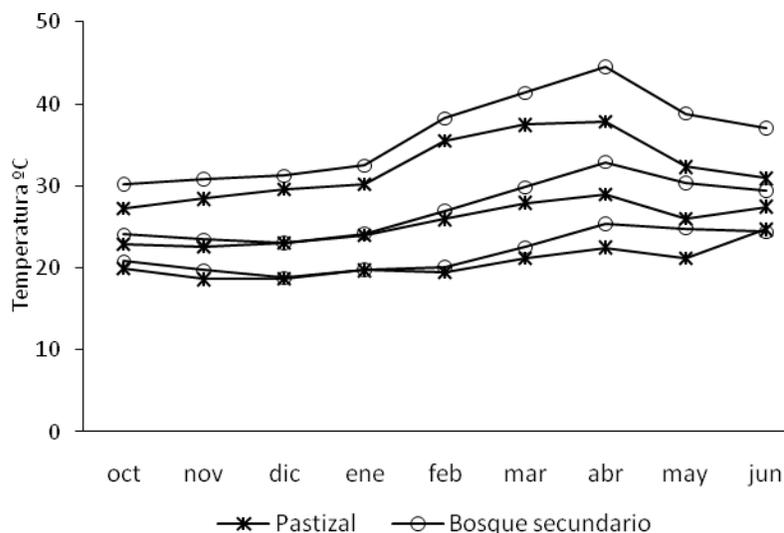


Figura 6. Temperatura del suelo (promedio, máxima y mínima) en el bosque y el pastizal entre octubre de 2008 y junio de 2009.

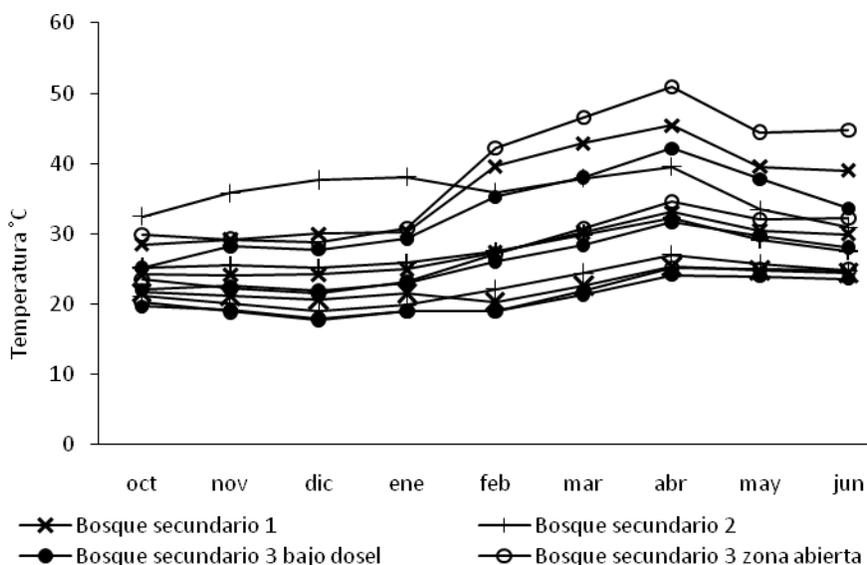


Figura 7. Temperatura del suelo (promedio, máxima y mínima) en las parcelas del bosque entre octubre de 2008 y junio de 2009.

Finalmente, si se comparan las temperaturas del suelo y del aire en las dos localidades, se observa que en ambas las temperaturas mínima y promedio del suelo fueron mayores a las del aire, mientras que en la temperatura máxima se observó el valor promedio más alto en

el aire que en el suelo. Esta última diferencia fue mayor en el pastizal que en el bosque (12.5°C y 6.9°C respectivamente); en el pastizal fue mayor a 12°C durante todo el periodo, mientras que en el bosque fue de ~5°C durante la época seca y de ~7°C durante las lluvias. Esto se debe a las variaciones en las parcelas 1 y 3 zona abierta, en las que la temperatura máxima del suelo durante la época seca se incrementó más que en las que tuvieron un dosel, incluso cuando ya se había perdido el follaje (Figuras 3 y 7).

Biomasa inicial de estacas y plántulas

La mayoría de las variables evaluadas antes del transplante presentaron valores más altos en las estacas que en las plántulas (Cuadro 1), resultado que se esperaba dado el mayor grado de lignificación y dimensiones de las primeras desde el momento de la colecta. Sin embargo, el diámetro, la longitud y el número de raíces no fue diferente ($P>0.05$), y los cocientes de biomasa raíz/vástago presentaron valores más altos en las plántulas que en las estacas ($P<0.05$). En las estacas la biomasa del vástago fue en promedio doce veces mayor que la biomasa de la raíz, mientras que en las plántulas fue apenas un poco más del doble (Cuadro 1). Esta comparación sólo se realizó con *Bursera copallifera* debido al número insuficiente de plántulas de *B. glabrifolia* que no permitió hacer una cosecha destructiva.

La comparación entre las estacas de ambas especies muestra que la asignación de biomasa a los diferentes órganos fue muy similar; sólo hubo diferencias en la biomasa foliar y en las variables relacionadas con las dimensiones de las hojas (área foliar y longitud de la hoja más larga), las cuales fueron más altas en *B. copallifera* (Cuadro 1). Esta especie presentó un valor mayor en biomasa del tallo (aunque con una alta variación) y una mayor biomasa total, así como un número menor de hojas, pero las diferencias no fueron significativas. La relación raíz/vástago fue similar en las estacas de las dos especies.

Cuadro 1. Variables de crecimiento de estacas y plántulas (julio de 2008).

Variable	Plántulas de	Estacas de	Estacas de
	<i>B. copallifera</i>	<i>B. copallifera</i>	<i>B. glabrifolia</i>
	$\bar{x} \pm \text{d.e.}$	$\bar{x} \pm \text{d.e.}$	$\bar{x} \pm \text{d.e.}$
Altura (cm)	5.3 ± 1.4 ¹	15.5 ± 5.2 ²	16.1 ± 3.7
Diámetro basal (mm)	5.3 ± 1.2 ¹	9.1 ± 2.4 ²	9.4 ± 2.2
Biomasa tallo (g)	0.3 ± 0.1 ¹	10.1 ± 6.2 ²	6.5 ± 3.5
Área foliar (cm ²)	7.6 ± 0.98 ¹	18.9 ± 12.7 ^{1 a}	7.0 ± 1.6 ^b
Número de hojas	7.0 ± 0.7	18.0 ± 11.4	26.0 ± 6.0
Longitud hoja más larga	8.4 ± 1.9 ¹	16.0 ± 3.2 ^{2 a}	9.1 ± 1.6 ^b
Biomasa foliar (g)	0.2 ± 0.1 ¹	1.9 ± 1.1 ^{2 a}	1.3 ± 0.6 ^b
Biomasa vástago (g)	0.5 ± 0.2 ¹	12.0 ± 7.1 ²	7.7 ± 3.9
Número de raíces	13.8 ± 6.7	22.0 ± 11	15.8 ± 4.2
Longitud raíz principal (cm)	17.6 ± 9.9	16.7 ± 1.9	25.1 ± 5.5
Diámetro raíz principal (mm)	2.9 ± 0.3	2.8 ± 1.1	3.2 ± 1.3
Biomasa raíz (g)	0.2 ± 0.1 ¹	1.0 ± 0.7 ²	0.9 ± 0.5
Biomasa total (g)	0.7 ± 0.3 ¹	13.0 ± 7.4 ²	8.7 ± 4.4
Cociente longitud raíz/vástago	4.0 ± 3.7 ¹	1.1 ± 0.6 ²	1.6 ± 0.3
Cociente biomasa raíz/vástago	0.29 ± 0.11 ¹	0.09 ± 0.05 ²	0.12 ± 0.04

Los números indican diferencias significativas ($P < 0.05$) en las comparaciones entre plántulas y estacas de *B. copallifera*; las letras indican diferencias significativas en las comparaciones realizadas entre las estacas de las dos especies.

Supervivencia

Al finalizar la primera temporada de crecimiento (noviembre de 2008), la supervivencia de las dos especies fue relativamente alta, con valores superiores a 80%. Los valores más altos correspondieron a las estacas, con una supervivencia de ~90% y diferencias ligeras entre especies y localidades (Cuadro 2).

Cuadro 2. Supervivencia porcentual de cada especie y supervivencia promedio en el pastizal y bosque secundario (promedio \pm d. e.) de plantas de *Bursera copallifera* y *B. glabrifolia* durante la primera temporada de crecimiento (julio a noviembre 2008).

Tipo de planta	Especie	Supervivencia (%)		
		Pastizal	Bosque secundario	Global
Estacas	<i>B. copallifera</i>	89 \pm 11.3 (112)	87.8 \pm 9.7 (106)	87.6 (218)
	<i>B. glabrifolia</i>	89.7 \pm 12.7 (96)	94.3 \pm 2.9 (105)	92.5 (201)
Plántulas	<i>B. copallifera</i>	80.7 \pm 18.1 (103)	91.3 \pm 5.9 (104)	86.5 (207)
	<i>B. glabrifolia</i>	71 \pm 18.1 (32)	91.7 \pm 8.3 (37)	82.6 (69)

En paréntesis se indica el número inicial de plantas.

La supervivencia de las plántulas de ambas especies fue más alta en el bosque secundario que en el pastizal, con una mayor diferencia entre sitios en *B. glabrifolia* que en *B. copallifera* (~20% vs ~10%, respectivamente).

Durante la temporada seca, entre diciembre de 2008 y junio de 2009, se presentó una alta mortalidad. En consecuencia, un año después de la plantación la supervivencia global fue baja: los valores más altos se encontraron entre 30 y 44% y los más bajos fueron cercanos a 10% (Cuadro 3). Debido al incendio ocurrido en mayo, los datos de la supervivencia anual

del pastizal corresponden sólo a la parcela 3. Esta disminución en el tamaño de la muestra no permitió explorar la heterogeneidad espacial, ni realizar generalizaciones con respecto al comportamiento de las plantas en esta localidad; no obstante, los datos sugieren algunas tendencias.

Cuadro 3. Supervivencia anual porcentual de cada especie (julio 2008 a julio 2009) y en cada localidad (pastizal y bosque secundario) (promedio \pm d. e.) de plantas de *Bursera copallifera* y *B. glabrifolia*. Entre paréntesis se indica el número inicial de plantas.

Tipo de planta	Especie	Supervivencia (%)		
		Pastizal*	Bosque secundario	Global
Estacas	<i>B. copallifera</i>	6.1 (33)	16.1 \pm 11.6 (106)	13.7 (139)
	<i>B. glabrifolia</i>	43.8 (32)	30.5 \pm 17.5 (105)	32.9 (137)
Plántulas	<i>B. copallifera</i>	31.4 (35)	18.2 \pm 19 (104)	21.6 (139)
	<i>B. glabrifolia</i>	18.2 (11)	8.1 \pm 8.3 (37)	10.4 (48)

* Los datos de supervivencia y número inicial de plantas en el pastizal corresponden sólo a la parcela 3 debido a la pérdida de las otras dos parcelas por el incendio ocurrido en mayo de 2009.

Entre las estacas las diferencias en la supervivencia luego de un año se relacionaron más con la especie que con el lugar de plantación. Se registró una mayor supervivencia de *B. glabrifolia* que de *B. copallifera* en las dos localidades, aunque esta diferencia fue mayor en el pastizal (~38%) que en el bosque (~14%). Por otro lado, no se observó un efecto consistente de la localidad en la supervivencia de las estacas, pues las de *B. copallifera* sobrevivieron más en el bosque, mientras que las de *B. glabrifolia* en el pastizal (Cuadro 3).

En las plántulas, en contraste, las diferencias en la supervivencia anual estuvieron relacionadas tanto con la localidad como con la especie. En cuanto a la primera, las dos especies registraron una mortalidad ligeramente más alta en el bosque que en el pastizal

(84.4% y 71.7%, respectivamente); en el bosque se observó una fuerte variación en la supervivencia (i. e. el valor de la desviación estándar es mayor a la media en las dos especies), debido principalmente al impacto diferencial de la herbivoría entre parcelas. En cuanto a la especie, en las dos localidades la supervivencia de plántulas de *B. copallifera* fue ligeramente superior a la de las plántulas de *B. glabrifolia* (diferencia de 13% en el pastizal y 10% en el bosque); desafortunadamente el número de plántulas de *B. glabrifolia* fue muy bajo como para permitir hacer generalizaciones.

En el cuadro 4 se presentan los resultados del modelo lineal generalizado mixto que se obtuvo para el análisis de la supervivencia al final del periodo de estudio; en dicho modelo se incluyeron los efectos de los tres factores principales (localidad, especie y tipo de planta), y las interacciones de éstos sobre la supervivencia anual de las plantas. Para tomar en cuenta el hecho de que las plantas (de diferente tipo y especie) estaban anidadas en las parcelas experimentales, el factor Parcela se incluyó en el modelo como un factor de efectos aleatorios (anidado en la localidad):

$$\text{Supervivencia} = f(\text{Localidad} + \text{Especie} + \text{Tipo} + \text{Localidad X Especie} + \text{Localidad X tipo} + \text{Especie X Tipo} + (1 | \text{Parcela}))$$

Donde: localidad = bosque o pastizal; especie = *B. copallifera* o *B. glabrifolia*; Tipo = plántula o estaca.

Cuadro 4. Resultados del modelo lineal generalizado mixto para el análisis de supervivencia.

	Estimador	Error estándar	valor Z	Pr(> z)
Intercepto	-1.4910	0.2825	-5.278	<0.001
Localidad	-0.7058	0.6438	-1.096	0.273
Especie	0.7513	0.3199	2.349	0.019*
Tipo	0.1454	0.3388	0.429	0.668
Localidad X Especie	1.1990	0.6454	1.858	0.063
Localidad X Tipo	1.2831	0.6506	1.972	0.049*
EspecieXTipo	-2.1187	0.6506	-3.256	0.001**

Número de parcelas 4, número total de observaciones 445. * $P < 0.05$; ** $P < 0.001$

Se encontró un efecto significativo de la especie ($P=0.02$), por la mayor supervivencia global de *B. glabrifolia* que de *B. copallifera*, lo cual probablemente estuvo determinado por los altos porcentajes de supervivencia de las estacas de la primera especie en ambos sitios (Cuadro 3); los efectos de la localidad y del tipo de planta (plántula, estaca) no fueron significativos. En cuanto a los efectos combinados de los factores, la interacción entre la especie y el tipo de planta fue significativa ($P=0.001$), debido a que la supervivencia de las estacas de *B. glabrifolia* fue mayor a la de las plántulas en las dos localidades, mientras que en *B. copallifera* las diferencias entre estacas y plántulas no fueron significativas. Así mismo, la interacción entre localidad y el tipo de planta tuvo un efecto significativo ($P=0.049$), debido a que en el bosque la supervivencia de las estacas fue mayor que la de las plántulas, pero en el pastizal esta diferencia no fue importante.

En la Figura 8 se muestran las curvas de supervivencia de las estacas (Figura 8a y 8b) y las plántulas (Figura 8c y 8d) de las dos especies en cada localidad, indicando además el error estándar en cada muestreo. Debido a que las curvas correspondientes a la supervivencia en el pastizal se interrumpen en la fecha del incendio, en las gráficas correspondientes (Figura 8a y 8c) se incluyen también los datos correspondientes a la supervivencia en junio y julio de las plantas de la parcela no quemada (parcela 3).

En términos generales, las estacas vivieron más tiempo que las plántulas, y en ambos casos la supervivencia disminuyó primero en el pastizal. Hasta febrero, las estacas de ambas especies tuvieron una supervivencia superior a 70% en las dos localidades, pero a partir de marzo se empezaron a observar diferencias importantes entre las mismas, a causa de la disminución de la supervivencia en el pastizal, particularmente de las estacas de *B. copallifera* (Figura 8a). Si bien en el bosque la supervivencia se mantuvo alta hasta marzo (>70%), en abril y mayo –i. e. a finales de la época seca–, disminuyó notablemente en ambas especies, más en el bosque que en el pastizal, y en los dos casos *B. copallifera* presentó una mayor mortalidad que *B. glabrifolia* (Figura 8b). Así, al cabo de un año, las diferencias entre especies fueron más importantes que las diferencias entre localidades, lo cual sugiere que en las estacas podría ser más importante el efecto de la especie que el de la localidad.

En cuanto a las plántulas, al final de la primera época de crecimiento (agosto-noviembre) se observó una mayor supervivencia en el bosque (>90% en ambas especies). Sin embargo, entre diciembre y febrero –i. e. en la primera parte de la época seca–, se presentó una fuerte disminución de la supervivencia, debida casi exclusivamente a la herbivoría, la cual afectó a dos de las tres parcelas del bosque (Figura 8d). En el pastizal la supervivencia disminuyó ligeramente y en menor proporción, y así a partir de febrero la tendencia encontrada durante los primeros meses se invirtió –(i. e. la supervivencia fue mayor en el pastizal). En abril y mayo, al final de la época seca, se registró una disminución importante de la supervivencia en las dos localidades, pero ésta continuó siendo mayor en el pastizal. Al final del periodo, la supervivencia más alta se registró en la parcela 3 del pastizal, si bien con valores bajos para las dos especies (<35%, figura 8c).

En la figura 8 también es posible apreciar que en las dos localidades se encontraron diferencias importantes entre las parcelas, evidentes por los altos valores del error estándar, con patrones de variación diferentes para estacas y plántulas. Así, en el caso de las estacas la variación en la supervivencia en ambas localidades fue relativamente similar para las dos especies hasta febrero, y a partir de marzo se observó un incremento fuerte de la variación en las estacas de *B. glabrifolia*.

En el caso de las plántulas, mientras que en el pastizal se observó una variación de la supervivencia relativamente constante en las dos especies durante todo el periodo, en el bosque se observaron diferencias considerables entre ellas. Así, la variación en la supervivencia de las plántulas de *B. glabrifolia* se mantuvo relativamente constante, mientras que en las de *B. copallifera* se incrementó considerablemente a partir de diciembre, debido al efecto diferencial de los herbívoros, cuyos ataques se concentraron en dos de las tres parcelas. En la parcela sin herbívoros la principal causa de muerte fue el estrés hídrico. De esta manera, en el bosque se encontró una acentuada heterogeneidad espacio-temporal en la supervivencia de las plantas.

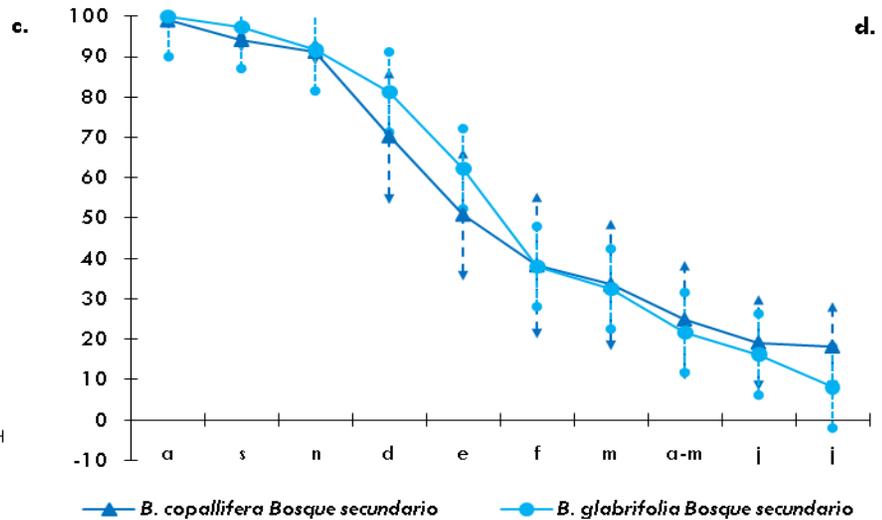
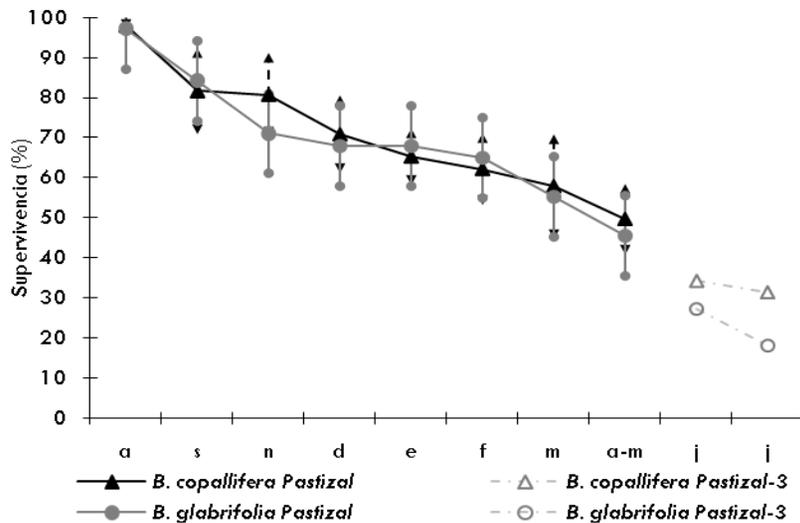
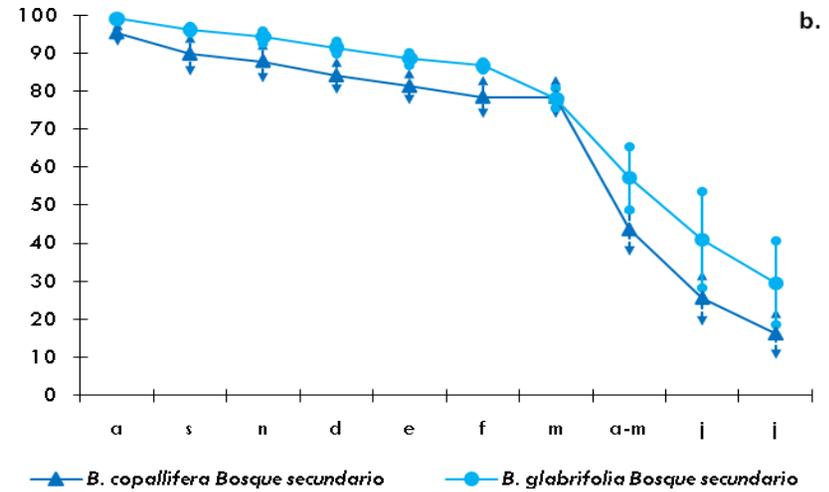
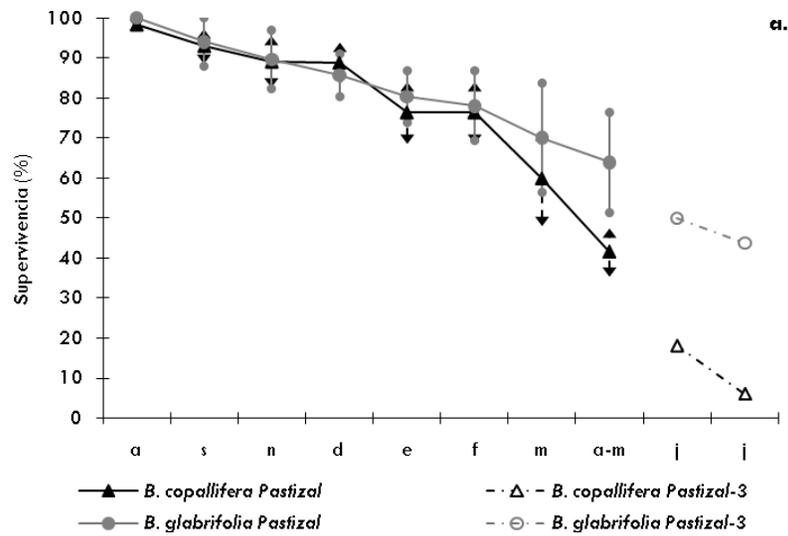


Figura 8. Supervivencia de plantas de dos especies de *Bursera* en dos sitios entre agosto de 2008 y julio de 2009: (a) y (b) estacas; (c) y (d) plántulas; en el pastizal y el bosque respectivamente.

Eventos de rebrote

Si bien a causa del incendio ocurrido en mayo de 2009 no se pudo evaluarla supervivencia en las parcelas 1 y 2 del pastizal, en junio se detectó que en la parcela 2 algunas plantas habían rebrotado, y durante el censo realizado en julio, dos meses después del incendio, se realizó el conteo de las mismas. Así, se encontró que 42.9% de las plántulas de *B. copallifera* y 3.4% de las estacas de *B. glabrifolia* rebrotaron. Entre las plántulas, la mayoría (89%) rebrotaron produciendo nuevos tallos desde la raíz, y éstos tenían hojas (Figura 9 a, b); el resto (11%) produjo nuevas ramas y hojas a partir del tallo principal. La única estaca de *B. glabrifolia* que rebrotó produjo nuevos tallos y hojas a partir del tallo.



Figura 9. Plántulas de *B. copallifera* que produjeron nuevos tallos a partir del sistema radical. a) y b): en el pastizal, después del incendio, en b) detalle de la base del tallo viejo y el nuevo; c) en el bosque, después de haber perdido el tallo por herbivoría; d) en el bosque, sin haber sufrido herbivoría.

En este mismo sentido vale la pena anotar que en el bosque algunas de las plántulas de *B. copallifera* que habían perdido el tallo principal por herbivoría produjeron nuevos tallos desde el sistema radical una vez que empezó la época de lluvias (Figura 9c); pero esta producción de nuevos tallos también se observó en algunas plántulas que registraron muerte del tallo sin evidencia de ataque por herbívoros (Figura 9d). No se observaron rebrotes en plántulas de *B. glabrifolia*.

Causas de muerte

En este apartado se presentan las causas de muerte registradas en el pastizal hasta abril, dado que las tendencias encontradas en la parcela 3 en junio y julio fueron muy similares a las encontradas para las tres parcelas hasta antes del incendio.

Las causas de muerte más importantes variaron según el tipo de planta y el sitio. En las estacas la principal causa de muerte fue el estrés hídrico, en las dos localidades y para las dos especies (Figura 10a-d). Alrededor de 70% de las muertes se debieron a esta razón; aparentemente, las estacas de *B. copallifera* fueron más sensibles al estrés hídrico en el pastizal que las de *B. glabrifolia*, dada la mayor proporción de las muertes por esta causa en dicha localidad. La segunda causa de muerte en el pastizal fue el desenterramiento (probablemente debido al flujo superficial de agua), no así en el bosque.

En las plántulas se observó una diferencia importante entre localidades. En el pastizal la principal causa de muerte de ambas especies fue el estrés hídrico durante la época seca, el cual afectó un poco más a *B. copallifera* (Figura 10b), y al igual que en las estacas, la segunda causa de muerte fue el desenterramiento. En el bosque la herbivoría y el estrés hídrico fueron las principales causas de muerte, pero su importancia relativa varió según la especie: en *B. copallifera* la herbivoría ocasionó mayor mortalidad (prácticamente el doble de la causada por el estrés hídrico, 49% y 23%, respectivamente); mientras que en *B. glabrifolia* el estrés hídrico fue más importante que la herbivoría (50% y 19%, respectivamente). Aunque la mayor abundancia de plántulas de *B. copallifera* pudo influir en su mayor susceptibilidad al ataque de herbívoros, destaca el hecho de que los únicos

eventos de herbivoría registrados en el pastizal ocurrieron en plántulas de esta especie. La herbivoría se debió principalmente a mamíferos pequeños (roedores), lo que se dedujo de las heces fecales encontradas junto a las plantas y a las marcas de dientes observadas en la corteza de algunas estacas (Figura 11). Se presentó sólo durante la época seca.

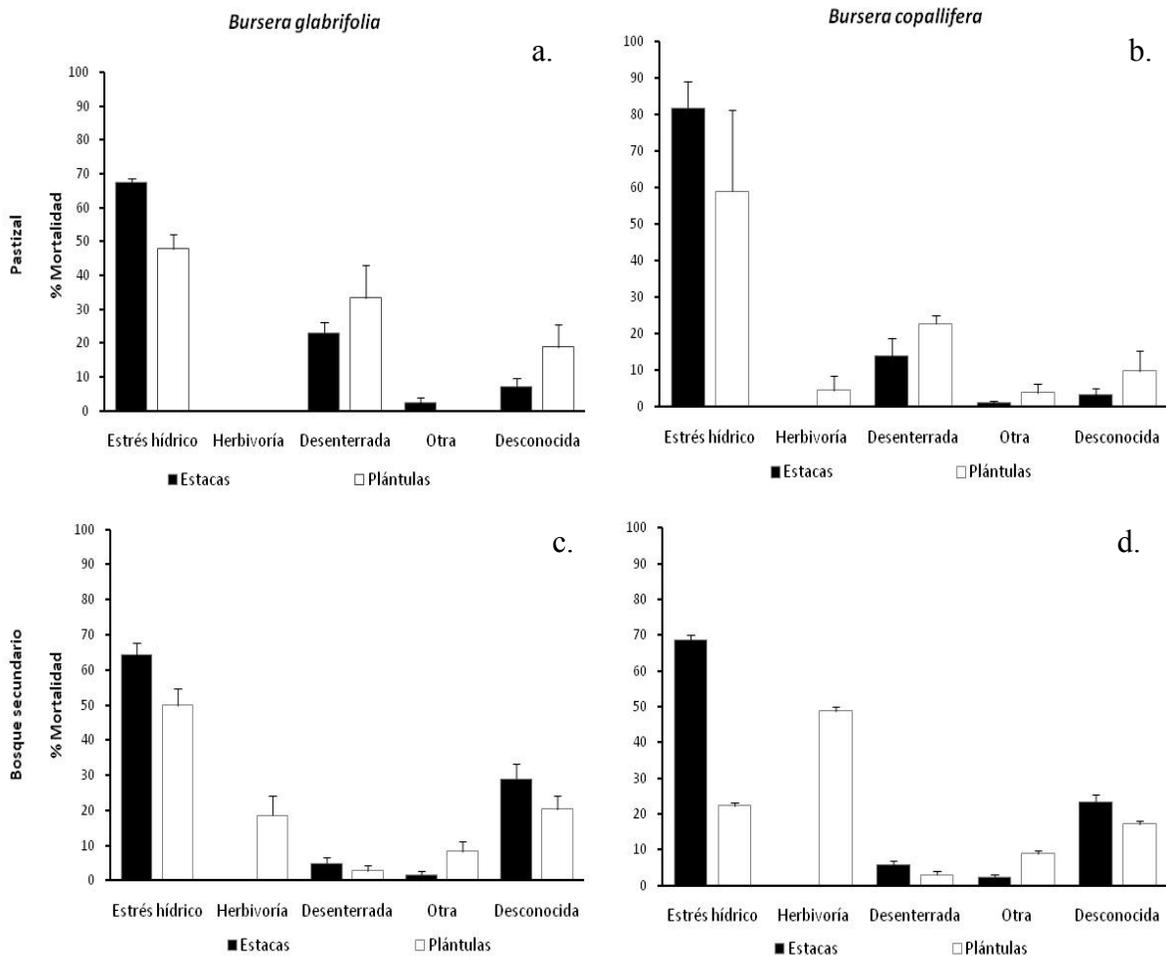


Figura 10. Causas de muerte (promedio \pm e. e.) de las plantas en el pastizal (a y b) y en el bosque secundario (c y d); porcentaje de mortalidad calculado con respecto al número total de plantas muertas.



Figura 11. Herbivoría. (a) Marcas en la corteza de una estaca en el bosque. (b) Heces encontradas al lado de una estaca. (c) Plántula casi completamente consumida (señalada dentro del círculo amarillo), con heces cercanas. (d) La mayoría de las plántulas fueron consumidas por completo, como se muestra en la foto.

Crecimiento

El crecimiento se analizó durante dos periodos: al final de la primera temporada de crecimiento (noviembre de 2008) y luego de un año de establecida la plantación, al iniciar la siguiente temporada de lluvias (julio de 2009). Debido a que algunas plantas (en especial las de estaca) perdieron el follaje prematuramente (a partir de octubre), la evaluación de la primera temporada de crecimiento sólo incluye los datos de altura y área basal para las estacas, mientras que en las plántulas fue posible analizar además la cobertura de la copa.

Se encontraron diferencias en el crecimiento de estacas y plántulas. En las primeras se registraron diferencias entre especies, mientras que las plántulas tuvieron un

comportamiento más homogéneo. En las estacas el incremento en altura al final de la primera temporada de crecimiento fue mayor en *B. copallifera* que en *B. glabrifolia* en las dos localidades ($F= 4.18$, $g.l.=1$, 366 , $P= 0.042$, Cuadro 5); no se encontró un efecto significativo de la localidad. Sin embargo, fue un crecimiento muy limitado, menor a 2 cm en ambos casos.

En el área basal no se encontraron efectos significativos de la especie ni de la localidad, aunque sí de la parcela ($F=13.8$, $g.l.= 2$, 324 , $P<0.001$), lo cual implica que las diferencias en el crecimiento entre parcelas, el factor anidado, fueron importantes, lo que subraya la heterogeneidad local al interior de las localidades. El incremento del área basal fue similar en las dos especies en el bosque y fue mayor en el pastizal en *B. glabrifolia*, pero en general hubo valores grandes de desviación estándar (iguales o superiores a la media), relacionados con el efecto de la parcela. Los valores de cobertura no pudieron analizarse estadísticamente; sin embargo, a consecuencia de la pérdida de follaje en las estacas de ambas especies se produjo un decremento en la cobertura promedio, de forma que el valor final representó un 80-85% del valor inicial; la menor pérdida de cobertura ocurrió en el bosque (Cuadro 5).

En el caso de las plántulas, las dos especies presentaron en el bosque los mayores incrementos en altura y área basal y la menor pérdida de cobertura (efecto de la localidad: altura $F=12.9$ $g.l.=1$, 225 $p=0$, área basal $F= 7.3$ $g.l.=1$, 225 $P=0.007$, cobertura $F= 11.4$ $g.l.=1$, 211 $p=0.001$, ver también Cuadro 5), lo cual señalaría que este sería una localidad más favorable para el desarrollo de las plántulas de ambas especies. Nuevamente el incremento fue muy pequeño, insignificante en algunos casos. No se encontraron diferencias significativas debido a la especie, pero sí un efecto de la parcela (altura: $F= 3.1$ $g.l.=2$, 225 $p=0.047$; área basal: $F=9.4$ $g.l.=2$, 225 $P=0$; cobertura $F= 3.4$ $g.l.=2$, 211 $P=0.03$), lo cual señala de nuevo que la heterogeneidad local (entre parcelas) afectó el desempeño de las plantas.

Cuadro 5. Incremento en altura, área basal y cobertura (promedio \pm d. e.) de las estacas y plántulas de *Bursera copallifera* y *B. glabrifolia* en las dos localidades, al final de la primera temporada de crecimiento (altura y área basal - noviembre de 2008; cobertura - octubre de 2008). Ni = número inicial; Nf = número final.

	Estacas				Plántulas			
	<i>Bursera copallifera</i>		<i>Bursera glabrifolia</i>		<i>Bursera copallifera</i>		<i>Bursera glabrifolia</i>	
	Pastizal	Bosque secundario						
Altura I (cm)	17.9 \pm 0.3	15.2 \pm 0.5	20.3 \pm 0.5	18.5 \pm 0.3	8.1 \pm 0.3	7.8 \pm 0.2	6.4 \pm 0.2	6.5 \pm 0.2
Altura F (cm)	19.3 \pm 0.5	16.8 \pm 0.5	21.0 \pm 0.5	19.1 \pm 0.3	8.3 \pm 0.2	8.5 \pm 0.3	7.4 \pm 0.5	7.6 \pm 0.2
Incremento promedio (cm)	1.5 \pm 0.3 a.	1.6 \pm 0.1 a.	0.7 \pm 0.3 b.	0.6 \pm 0.1 b.	0.1 \pm 0.1 a.	0.7 \pm 0.1 b.	0.4 \pm 0.4 a.	1.0 \pm 0.1 b.
Área Basal I (mm ²)	67.9 \pm 4.1	70.3 \pm 0.7	87.7 \pm 0.7	74.8 \pm 1.9	20.4 \pm 0.3	22.5 \pm 1.2	33.6 \pm 0.8	33.7 \pm 1.7
Área Basal F (mm ²)	71.2 \pm 4.9	74.2 \pm 0.9	94.6 \pm 5.1	78.6 \pm 1.7	24.6 \pm 0.6	26.0 \pm 0.6	36.4 \pm 2.1	41.8 \pm 2.0
Incremento promedio (mm ²)	1.1 \pm 2.3 a.	4.6 \pm 1.3 a.	6 \pm 5.7 a.	4.5 \pm 2.9 a.	2.3 \pm 0.6 a.	3.7 \pm 1.1 b.	0.3 \pm 1.5 a.	11.1 \pm 3.2 b.
Ni	101	104	94	105	95	103	31	37
Nf	98	93	87	99	84	95	23	34
Cobertura I (cm ²)	219 \pm 13.9	274.3 \pm 9.5	178.1 \pm 2.3	187.9 \pm 5.9	66.3 \pm 3.9	101.3 \pm 5.7	77.1 \pm 9.6	102.9 \pm 9.4
Cobertura F (cm ²)	146.2 \pm 21.5	259.6 \pm 17.1	132.8 \pm 12.2	176.9 \pm 9.6	33.3 \pm 6.0	90.8 \pm 5.6	47.4 \pm 5.5	83.9 \pm 8.3
Incremento promedio (cm ²)	-67.6 \pm 5.5	-12.4 \pm 9.9	-43.7 \pm 10.8	-15.5 \pm 4.9	-32.9 \pm 0.3 a.	-7.9 \pm 0.4 b.	-34.5 \pm 8.1 a.	-24.6 \pm 11.7 b.
Ni	100	100	90	103	90	100	30	37
Nf	79	90	85	96	77	96	26	33

Letras diferentes en la misma línea señalan diferencias significativas.

Después de un año de efectuada la plantación, los bajos porcentajes de supervivencia disminuyeron mucho el tamaño de muestra, particularmente en el pastizal (por la pérdida de dos parcelas por el incendio). Esta disminución fue particularmente marcada en el caso de las plántulas de *B. glabrifolia* en los dos sitios; por esta razón el análisis estadístico del crecimiento anual de las plántulas sólo se realizó con *B. copallifera*.

No hubo diferencias significativas entre localidades en ninguna de las tres variables de crecimiento evaluadas, ni en las estacas ni en las plántulas de *B. copallifera*. En todos los casos la desviación estándar fue similar o mayor que el promedio, lo cual da cuenta de la gran variación presente luego de un año (Cuadro 6). En las estacas, el incremento en altura de *B. glabrifolia* en el bosque fue mayor que el registrado en el pastizal y que en *B. copallifera* en las dos localidades. En el área basal, sólo se observó un incremento en *B. copallifera* en las dos localidades, mayor (pero muy variable) en el pastizal que en el bosque; en *B. glabrifolia* se registraron decrementos en las dos localidades. También se observó una mayor recuperación de la cobertura de ambas especies en el bosque.

Cuadro 7. Crecimiento en altura, área basal y cobertura (promedio \pm d. e.) de las estacas y plántulas de *Bursera copallifera* y *B. glabrifolia* en las dos localidades, un año después de la plantación (julio de 2009). Las N iniciales y finales son diferentes en la cobertura por las plantas que estaban vivas pero no tenían follaje. Ni = número inicial; Nf = número final.

	Estacas				Plántulas			
	<i>Bursera copallifera</i>		<i>Bursera glabrifolia</i>		<i>Bursera copallifera</i>		<i>Bursera glabrifolia</i>	
	Pastizal-3	Bosque secundario						
Altura I (cm)	17.4 \pm 1.8	15.2 \pm 0.5	19.1 \pm 1.4	18.5 \pm 0.2	8.4 \pm 0.9	7.8 \pm 0.2	6.9 \pm 4.4	6.5 \pm 0.6
Altura F (cm)	20.6 \pm 1.9	14.3 \pm 1.1	19.3 \pm 2.1	25.1 \pm 0.6	6.4 \pm 1.1	7.4 \pm 0.6	7.5 \pm 3.5	12.4 \pm 7.2
Incremento promedio (cm)	2.1 \pm 0.7	1.1 \pm 0.3	2.2 \pm 1.2	4.0 \pm 1.1	0.7 \pm 0.6	0.3 \pm 0.6	1.1 \pm 0.2	6.3 \pm 6.6
Área Basal I (mm ²)	54.0 \pm 6.3	70.3 \pm 0.7	89.4 \pm 14.1	74.8 \pm 1.9	21.5 \pm 4.9	22.5 \pm 1.2	33.8 \pm 32.3	33.7 \pm 5.2
Área Basal F (mm ²)	54.3 \pm 15.2	86.8 \pm 3.8	91.9 \pm 14.6	87.7 \pm 4.5	26.8 \pm 4.4	24.4 \pm 4.1	13.9 \pm 0.9	56.2 \pm 0.8
Incremento promedio (mm ²)	9.5 \pm 8.3	1.6 \pm 2.1	-13.0 \pm 8.3	-8.0 \pm 6.0	-2.8 \pm 3.9	-5.1 \pm 1.8	-4.1 \pm 2.8	6.1 \pm 0.2
Ni	33	106	32	105	35	104	11	37
Nf	2	17	14	31	11	19	2	3
Cobertura I (cm)	211.2 \pm 37.5	274.3 \pm 9.5	174.4 \pm 33.2	187.9 \pm 5.9	67.0 \pm 21.6	101.3 \pm 5.7	*yemas, sin hojas*	102.9 \pm 9.4
Cobertura F (cm)	226.2	370.6 \pm 42.6	130.0 \pm 28.2	278.7 \pm 21.3	33.6 \pm 6.6	82.1 \pm 12.4		190.8 \pm 48.5
Incremento promedio (cm)	*	55.7 \pm 29.1	-44.8 \pm 29.6	79.6 \pm 11.7	-47.8 \pm 11.4	-48.5 \pm 14.0		9.8 \pm 50.9
Ni	33	102	32	105	35	104	11	37
Nf	1	17	2	26	8	19	2	3

* No es posible calcular el promedio.

DISCUSIÓN

En este estudio se evaluó el desempeño inicial durante el primer año de estacas y plántulas de dos especies del género *Bursera* en dos localidades que ofrecían condiciones bióticas y abióticas contrastantes, dado que diferían en factores tales como altitud, clima (temperatura media y precipitación), suelo y cobertura vegetal. El análisis de la variación del desempeño de las especies en estas localidades nos permite evaluar, así sea de forma preliminar, su capacidad para sobrevivir y crecer bajo diferentes condiciones.

Supervivencia

Factores bióticos y abióticos.

Los principales limitantes al establecimiento de las plantas introducidas fueron el estrés hídrico y la herbivoría, los cuales provocaron la mayor parte de las muertes durante la temporada seca. En la literatura de los bosques tropicales secos se suele asociar la baja supervivencia de las plantas durante la temporada seca con la disminución en la disponibilidad de agua y el consecuente estrés hídrico (Lieberman y Li 1992, Gerhardt 1996, Marod *et al.* 2002, McLaren y McDonald 2003a); sin embargo, la estacionalidad de la precipitación también resulta en una baja disponibilidad de recursos para la fauna en la temporada seca, lo cual puede incrementar el riesgo de muerte por depredación de las plántulas, como lo muestran nuestros resultados y los de otras investigaciones realizadas en pastizales y bosques tropicales secos (Tobón 2005, Ulloa 2006, Mostacedo *et al.* 2009).

La importancia relativa de la sequía y la herbivoría en la supervivencia de las plantas varió en función de: 1) las características del ambiente en cada localidad, 2) el tiempo (inicio de la temporada seca), 3) la especie y 4) el tipo de propagación (plántula *vs.* estaca). Sin embargo, los resultados al cabo de un año sugieren que la especie y el tipo de planta fue el factor más relevante, pues al parecer las características intrínsecas de las especies evaluadas determinaron el comportamiento de los diferentes “tipos” de plantas en las localidades, dado el efecto significativo de la especie y de la interacción especie \times tipo de planta en la supervivencia.

En este sentido, a diferencia de lo encontrado por Ray y Brown (1995), en este estudio no se identificó un único tipo de propágulo que fuera exitoso en ambas especies; más bien encontramos que el resultado fue específico para la especie y la localidad, como han reportado otros autores que han evaluado el desempeño de plantas expuestas a diferentes condiciones microambientales (Hammond 1995, Griscom *et al.* 2005, Zahawi y Holl 2009). Esto muestra la importancia que tienen los experimentos piloto en campo para la restauración ecológica, ya que es difícil definir *a priori* el comportamiento de una especie o tipo de propágulo con base en resultados obtenidos en localidades similares a simple vista (por ejemplo un mismo tipo de pastizal en localidades diferentes).

En el pastizal la principal causa de muerte de plántulas y estacas de ambas especies durante la temporada seca fue el estrés hídrico. Es interesante notar que la temperatura máxima del aire en el pastizal fue superior a la del bosque entre octubre y diciembre (a pesar del clima semicálido del primero y cálido del segundo), y que en él se registraron las mayores diferencias entre temperatura máxima y mínima durante la temporada seca. Esto puede estar relacionado con el efecto que tiene sobre las condiciones microclimáticas la transformación de bosque a pastizal (Maas 1995, Holl 1999). En el pastizal la compactación del suelo provoca que durante la época de lluvias el escurrimiento superficial del agua aumente mucho, ocasionando arrastre de tierra y plantas, y anegamiento, por lo que el desenterramiento fue una causa de muerte importante tanto en éste como en otros estudios realizados en la misma localidad (Ayala 2008, Castellanos Castro 2009). De esta forma, en esta localidad las condiciones abióticas fueron las principales determinantes de la supervivencia de las plantas de ambos tipos. Castellanos-Castro (2009), quien plantó estacas de las mismas especies en la zona de estudio encontró resultados similares. A pesar de la mayor temperatura del aire, la humedad relativa del aire se mantuvo superior a la del bosque, probablemente por la mayor precipitación y altitud de la zona.

Desafortunadamente, debido al incendio que ocurrió durante el estudio, sólo fue posible evaluar la supervivencia luego de la época seca en una parcela. En ella la mayor supervivencia anual se presentó en las estacas de *B. glabrifolia* y las plántulas de *B.*

copallifera, y fue baja en las plántulas de *B. glabrifolia* y las estacas de *B. copallifera* (6.1%). Castellanos Castro (2009), en el mismo pastizal, también encontró una supervivencia muy baja de las estacas de dicha especie, lo que señala que no siempre las plantas obtenidas a través de estacas son más resistentes que las plántulas, suposición que privilegia el uso de las estacas como método de propagación, pues se supone que las plantas serían más resistentes a las duras condiciones microclimáticas que caracterizan a las zonas abiertas (Vieira y Scariot 2006). En este sentido, no se recomienda el uso de estacas de *B. copallifera* para la restauración del pastizal, pero sí las de *B. glabrifolia*, aunque sería conveniente realizar ensayos con estacas de mayor tamaño de ambas especies, lo que podría incrementar la supervivencia, como han reportado otros estudios (Zahawi 2005, Luna-Nieves 2008, Zahawi y Holl 2009).

Por otro lado, las plántulas de *B. copallifera* tuvieron un desempeño mucho mejor que el de las estacas de la misma especie (31 vs. 6%). En el mismo pastizal R. Félix (comunicación personal) encontró una supervivencia aproximada de 50% en plantas de vivero de seis meses de edad (con una edad y tamaño mayores que las usadas en este estudio, que tuvieron entre tres y cinco meses de edad), mientras que Barrales (2009) obtuvo una supervivencia de 2.5% en plántulas que tenían aproximadamente dos meses. Estas evidencias sugieren que al incrementar la edad y el tamaño de las plantas aumentan sus probabilidades de supervivencia, como se ha reportado en otros estudios (Swaine *et al.* 1990, Bonfil *et al.* 2000).

En el bosque secundario la mortalidad durante la temporada lluviosa, asociada principalmente al desenterramiento, fue menor que en el pastizal. Durante la época seca en cambio, se encontraron diferencias en las causas de muerte más importantes de acuerdo con el tipo de planta y la especie. En las estacas de las dos especies la más importante fue el estrés hídrico, mientras en las plántulas fueron la herbivoría por mamíferos pequeños y el estrés hídrico. La importancia relativa de estos factores varió con la especie, pues el estrés hídrico fue la primera causa de muerte en plántulas de *B. glabrifolia* y la herbivoría en las de *B. copallifera*. Si bien las estacas también sufrieron ataques de herbívoros —principalmente raspaduras en la corteza—, no ocasionaron su muerte.

La pérdida de plantas en proyectos de restauración a causa de la herbivoría por mamíferos pequeños se ha perfilado como una de las principales limitantes al establecimiento de las plantas introducidas en pastizales y bosques secundarios en diversas partes del mundo, pero también en la regeneración natural del bosque (Gill y Marks 1991, Holl y Quiros-Nietzen 1999, Allcock y Hik 2004, Baraza *et al.* 2006, Díaz-Espinosa *et al.* 2007, Díaz-Martín *et al.* 2007), incluyendo zonas de bosque tropical seco (Lieberman y Li 1992, Gerhardt 1993, Hammond 1995, Teketai 1997, Castro-Marín 2005, Griscom *et al.* 2005, Tobón 2005, Ulloa 2006, Mostacedo *et al.* 2009). La comunidad de herbívoros de un lugar puede ser uno de los factores más importantes en el curso de la sucesión, ya que constituye un filtro biótico que determina qué especies que pueden establecerse, y por lo tanto la comunidad de plantas que se desarrollará (Davidson 1993, Ostfeld *et al.* 1997, Howe y Lane 2004, Maron y Crone 2006, Quesada *et al.* 2009). En pastizales y bosques fragmentados, la perturbación conlleva cambios en la fauna que pueden resultar en un incremento en la presión de herbivoría con respecto a lo que sucede en un bosque no perturbado, ya sea porque las zonas abiertas favorecen a algunas poblaciones de mamíferos herbívoros, o por la disminución o desaparición de sus enemigos naturales (Holl y Quiros-Nietzen 1999, Manson *et al.* 2001, Allcock y Hik 2004, Vargas y Pedraza 2004, Díaz-Espinosa *et al.* 2007, Díaz-Martín *et al.* 2007, Lopez y Terborgh 2007).

Sin embargo, la variación espacial en la presión de herbívoros se manifiesta incluso a distancias pequeñas, pues en una de las tres parcelas del bosque no se registró herbivoría, lo cual nos permitió evaluar la supervivencia de las plántulas en ausencia de dicho factor. En la parcela tres del bosque la supervivencia anual de las plántulas de *B. copallifera* fue de 40%, mucho mayor que la encontrada en las otras parcelas del bosque e incluso superior a la encontrada en el pastizal. Además, dicho porcentaje fue mayor que el que se registró para las estacas. De esta manera, en un escenario de restauración sin herbívoros o en el que se proteja a las plántulas de la herbivoría, podrían encontrarse porcentajes relativamente altos de supervivencia de plántulas de *B. copallifera*, siendo así una opción mejor que las estacas. En este sentido, sería interesante realizar evaluaciones de la supervivencia de las plantas a través de ensayos con parcelas pareadas, en las que en un elemento de cada par se

proteja del ataque de mamíferos herbívoros con malla de alambre, con el fin de indagar más profundamente el efecto de la herbivoría en la restauración ecológica de estas comunidades. Por otro lado, este mayor éxito de las plántulas de *B. copallifera* en ausencia de herbívoros podría contribuir a explicar la mayor abundancia de esta especie en la zona arqueológica de Xochicalco, ya que aunque en ella se presentan entre cinco y seis especies del género, la más común es *B. copallifera* (Piña, 2005).

Por otro lado, debe considerarse que es frecuente que las poblaciones de pequeños mamíferos migren cuando los recursos se encuentran limitados, como sucede en la época seca (Manson *et al.* 2001, Tobón 2005, Mostacedo *et al.* 2009); en estudios realizados en Chamela se observó que durante la época seca, los roedores (que son frecuentes en las zonas perturbadas e incluso bajo uso agrícola) incrementaron su presencia en el bosque (Mendoza y Miranda 2002, Miranda 2002). Por otro lado, estas migraciones no son previsibles, o al menos no en el corto plazo, por lo que es común que en un sitio la herbivoría se presente sin regularidad aparente (Gerhardt 1993).

Si bien en este estudio la herbivoría en el pastizal fue mínima, en un estudio realizado con plántulas de *Conzattia multiflora* en los mismos sitios (pastizal y bosque secundario), Tobón (2005) encontró altos niveles de herbivoría en las dos localidades en la temporada seca, durante la cual se presentó una alta mortalidad por herbivoría, luego de lo cual la supervivencia fue muy baja (< 10%), aunque ligeramente mayor en el pastizal que en el bosque secundario, es decir, el mismo patrón observado aquí. En otro estudio realizado en el mismo pastizal, Ulloa (2006) encontró un efecto de la herbivoría que difirió con la especie y sólo se detectó durante la época seca; en otros estudios que han registrado un fuerte efecto de la herbivoría en la supervivencia, se ha encontrado también que el riesgo y la susceptibilidad de la planta varían entre las especies (Gerhardt 1993, Hammond 1995, Ulloa 2006). De acuerdo con los resultados del presente estudio y de los previamente citados, así como del realizado por Mostacedo *et al.* (2009), las plántulas introducidas, y probablemente muchas de las que se establecen naturalmente, se convierten en el principal recurso para la fauna durante la temporada seca.

Crecimiento

Al finalizar la primera temporada de crecimiento, las diferencias en el crecimiento de las estacas estuvieron determinadas por la especie, y sólo fueron significativas en el incremento en altura, mayor en *B. copallifera* en ambas localidades. Por el contrario, en las plántulas el factor más importante fue la localidad, y el bosque resultó más favorable para las dos especies, ya que en él se encontraron los mayores incrementos en altura y área basal y el menor decremento en cobertura. Sin embargo, en ambos casos el crecimiento, medido por los incrementos, fueron muy pobre, lo cual se debe, al menos en parte, a que las especies de *Bursera* son de lento crecimiento (Andrés-Hernández y Espinosa-Organista 2002, Montes 2006, Castellanos Castro 2009). Además, es de suponerse que el primer año las plantas invierten la mayor parte de su energía en establecerse y sobrevivir, más que a crecer, lo que representaría una estrategia “conservadora”. Esa misma respuesta se ha observado en otras especies introducidas en el pastizal. Se ha reportado que en los ambientes estacionales la asignación de biomasa hacia el tejido radical es mayor que hacia los tejidos aéreos, lo que confiere a la planta una mayor probabilidad de supervivencia durante la época seca (Chapin *et al.* 1990, Lieberman y Li 1992, Gerhardt 1996, Barchuk *et al.* 2006, Myers y Kitajima 2007). Éste es un rasgo asociado a la tolerancia al estrés en especies propias de ambientes extremos (Villar *et al.* 2004), pues les permite rebrotar en caso de que pierdan la parte aérea, superando así disturbios como el fuego y la herbivoría (Gerhardt 1993, Marod *et al.* 2002, Bonfil *et al.* 2004a, Vieira *et al.* 2008).

En el estudio de Castellanos Castro (2009), las estacas de *B. copallifera* introducidas en el pastizal no crecieron, mientras que las de *B. glabrifolia* registraron un incremento de la biomasa radical, junto con una disminución en la biomasa y área foliar. Es probable entonces que las estacas de *B. glabrifolia* hayan invertido más recursos en el crecimiento de las raíces, lo que les conferiría la mayor supervivencia y el menor crecimiento en altura encontrados (Cuadros 3 y 4). En ambos estudios las plantas perdieron las hojas, lo que pudo deberse al estrés del transplante o a las condiciones del sitio.

Si bien no se cuenta con datos previos sobre el crecimiento de plántulas de estas especies, Tobón (2005), trabajando en los mismos sitios (bosque y pastizal), encontró también un

mayor crecimiento inicial de las plántulas de *Conzattia multiflora* en el bosque secundario que en el pastizal. Se ha reportado que las plántulas de muchas especies del bosque seco necesitan de la sombra para establecerse, sobre todo durante los estadios iniciales (Ray y Brown 1995). La demanda de sombra depende de la edad de las plantas; Hernández-Apolinar (2007) encontró que en plántulas de *B. glabrifolia* de 1.5 meses de edad, la supervivencia decrece conforme aumenta el tamaño de los claros en el bosque, mientras que Montes (2006) encontró una mayor esperanza de vida en las plántulas que crecían en micrositios expuestos a mayores niveles de radiación, probablemente debido a que la evaluación se hizo cuando las plántulas más jóvenes ya habían muerto.

En condiciones controladas, las plántulas de algunas especies de árboles del bosque seco que crecen en condiciones de alta radiación lumínica invierten más recursos en la producción de biomasa radical (Rincón y Huante 1993, Tobón 2005), y esto les permite rebrotar cuando comienzan las lluvias (Chapin *et al.* 1990, Barchuk *et al.* 2006, Vieira *et al.* 2008). Éste podría ser el escenario del presente estudio, teniendo en cuenta la alta capacidad de rebrotar que mostraron las plántulas de *B. copallifera* en el pastizal luego del incendio (43%). Es de notarse que las plántulas de *B. glabrifolia* no rebrotaron en ninguno de las dos localidades, por lo que resultaría interesante analizar, en trabajos futuros, la variación en la capacidad de rebrotar de distintas especies de *Bursera* en respuesta a disturbios como el fuego, la herbivoría o el estrés hídrico.

Es probable que la cobertura de pastos no representara competencia por luz para las plántulas, pues cuando esto sucede, el crecimiento en longitud del tallo se incrementa, aunque su diámetro puede reducirse (Tobón 2005, Vieira *et al.* 2008). Las plántulas en el bosque presentaron incrementos en altura y diámetro mayores que en el pastizal. En los fragmentos de bosque perturbado el dosel no está totalmente desarrollado, y la intensidad lumínica en el sotobosque no es tan baja como en un bosque más desarrollado. Probablemente estas condiciones favorecen el crecimiento de las plántulas, pues son similares a las de los claros pequeños, en los que Hernández-Apolinar (2007) registró mayor supervivencia de las plántulas de *B. glabrifolia*.

Es posible entonces que las plántulas hayan invertido en el crecimiento radical en el pastizal, gracias a lo cual la supervivencia de las plántulas de *B. copallifera* después de la temporada seca fue mayor incluso que en la parcela de mejor supervivencia en el bosque. Evidentemente, es necesario realizar estudios a largo plazo y con un mayor número de plántulas con el fin de evaluar el crecimiento subterráneo durante las primeras temporadas de crecimiento, en distintas condiciones, y su relación con la supervivencia.

Plántulas vs. estacas

En este apartado analizaremos comparativamente el desempeño de plántulas y estacas, integrando los resultados de supervivencia y crecimiento de *B. copallifera*, ya que contamos con un número similar de plántulas y estacas de esta especie en las dos localidades, mientras que el bajo número de plántulas de *B. glabrifolia* podría haber influido en la baja supervivencia encontrada en las plántulas respecto a las estacas. Sin embargo, varios estudios han señalado que las plántulas de esta especie presentan una baja supervivencia (Montes 2006, Hernández-Apolinar 2007).

Como se mencionó, se considera que las dimensiones y la corteza leñosa hacen a las plantas originadas de estaca resistentes a las condiciones extremas del clima y al ataque de herbívoros, además de que permiten acortar el tiempo para alcanzar la etapa reproductiva, por lo que serían la mejor alternativa para reintroducir especies vegetales en ambientes que presentan condiciones extremas, como el pastizal (Cardona 2007, Zahawi y Holl 2009), premisa de la que partimos en este estudio. Sin embargo, encontramos que en *B. copallifera* las plántulas tuvieron una supervivencia más alta que las estacas en ambas localidades, y aunque la diferencia no fue significativa, vale la pena resaltar algunos aspectos relacionados con la variación de la supervivencia en cada localidad, pues son importantes para el desarrollo de estrategias de restauración. En el pastizal encontramos que en la parcela que no se quemó las plántulas tuvieron una supervivencia cinco veces mayor que las estacas, y siempre que se observó rebrote luego del incendio (al inicio de la temporada de lluvias), fueron plántulas eran de *B. copallifera*, la gran mayoría de las cuales produjeron nuevos tallos desde la raíz.

Por otro lado, al desglosar la supervivencia del bosque por parcela, encontramos que en la única que no registró herbivoría (parcela 3), las plántulas tuvieron una supervivencia mucho más alta que las estacas (40% vs. 6% respectivamente), lo que sugiere que en ausencia de herbívoros es posible obtener un mejor desempeño de las plántulas que de las estacas de esta especie. Al igual que en el pastizal, en el bosque se observó la capacidad de rebrote de las plántulas, pues 11% de las que habían perdido el tallo principal durante la época seca (por herbivoría o por estrés hídrico), produjeron nuevos tallos en la siguiente temporada de lluvias. Cabe destacar que en las parcelas en donde hubo herbivoría, todas las plantas que sobrevivieron a la época seca rebrotaron.

De esta manera, las plántulas de *B. copallifera* mostraron una gran capacidad de persistencia bajo las diferentes condiciones ambientales de este ensayo (pastizal, bosque), siendo capaces de superar la pérdida de biomasa aérea causada por el estrés hídrico o por disturbios fuertes como el fuego y la herbivoría. Esta notable capacidad de rebrotar, como ya se señaló, ha sido reportada en muchas especies del bosque tropical seco, tanto en individuos adultos como en plántulas..

En el contexto de la restauración del bosque tropical seco, sería interesante explorar aún más la persistencia de las plántulas de especies de *Bursera* a través del rebrote. Como sugieren los resultados obtenidos en este estudio y los de Gerhardt (1993), Marod *et al.* (2002), McLaren y McDonald (2003b), Barchuk *et al.* (2006) y Ulloa (2006), la capacidad de rebrote de las plántulas y juveniles de muchas especies leñosas les permitiría ser utilizadas más ampliamente para la recuperación de la vegetación en zonas degradadas, ya que incrementa sus posibilidades de superar las barreras a la regeneración. También sería interesante evaluar dicha capacidad en plántulas de diferentes edades de *B. copallifera*, dadas las tasas altas de mortalidad y aparente ausencia de rebrotes en el estudio de Barrales (2009) citado anteriormente; especialmente porque Marod *et al.* (2002) encontraron que plántulas de tres años tenían una capacidad de rebrote mayor que plántulas de dos años después de un incendio.

De acuerdo con Barchuk *et al.* (2006), la capacidad de rebrotar de las especies leñosas se asocia con la formación de un banco de plántulas como mecanismo de persistencia, y puede ser una adaptación importante en sistemas estacionales y zonas áridas, en donde la regeneración por semillas suele presentar fuertes limitaciones. Estos investigadores estudiaron la respuesta de plántulas de especies leñosas en un bosque xerófilo estacional en Argentina, y encontraron que el banco de plántulas se relaciona más con la persistencia a través del rebrote, que con el reclutamiento continuo de nuevos individuos. De esta forma, quizás la capacidad de las plántulas de *B. copallifera* de sobrevivir a la remoción total de la parte aérea se relacione con la formación de un banco de plántulas persistente en el bosque. Éste es un aspecto que vale la pena investigar más a fondo, pues las especies con alta capacidad de persistencia incrementan la resiliencia del ecosistema (Sampaio *et al.* 2007), una característica deseable en los ecosistemas restaurados (Clewell y Aronson 2007).

La capacidad de rebrote se asocia a la presencia de un sistema radical especializado y costoso (Chapin *et al.* 1990), el cual además de permitir una mayor captación de recursos como el agua, constituye el principal órgano de almacenamiento, siendo por tanto clave para la recuperación de la biomasa aérea (Chapin *et al.* 1990, Bond y Midgley 2001). Como consecuencia, las especies rebrotadoras suelen tener un cociente raíz/vástago alto, que en este caso fue mayor en plántulas que en estacas de *B. copallifera*, lo que contribuye a explicar su diferente capacidad de rebrotar. El rebrote en las especies leñosas del bosque tropical seco, ampliamente reconocido, se mantiene incluso luego de periodos largos de disturbio (Vieira *et al.* 2006b); aunque cuando su frecuencia es muy alta puede reducirse (Miller y Kauffman 1998).

En resumen, un resultado interesante encontrado es que en ausencia de herbivoría –o si se establecen estrategias para excluir a los herbívoros–, las plántulas de *B. copallifera* pueden ser incluso una mejor opción que las estacas; especialmente porque esta especie mostró mejores porcentajes de germinación que *B. glabrifolia* durante la propagación. Por lo tanto, en esta especie la propagación por semillas y la utilización de plántulas de al menos seis meses de edad (teniendo en cuenta los resultados de R. Félix, datos no publicados), puede ser una alternativa viable.

Al comparar la supervivencia de las estacas de ambas especies, encontramos que independientemente de la localidad, las estacas de *B. glabrifolia* mostraron una mejor supervivencia que las de *B. copallifera*. En el bosque la diferencia fue casi del doble (29.5% y 16.4% respectivamente); y en el pastizal (parcela 3) estas cifras fueron aún más claras (44% y 6% respectivamente). De esta manera, los resultados señalan que el desempeño de las estacas, si bien está determinado por la localidad, depende también de la especie; teniendo en cuenta que Castellanos Castro (2009) también encontró una mejor supervivencia de las estacas de *B. glabrifolia* que de *B. copallifera* en el pastizal, podemos suponer que los rasgos de la primera favorecen el desempeño de las plantas obtenidas por este método en condiciones ambientales como las evaluadas aquí.

El punto débil de las plantas propagadas por estacas pueden ser las raíces, dado que generalmente tienen un bajo valor del coeficiente raíz/vástago y que se trata de raíces finas con baja capacidad de almacenamiento; se puede suponer que su escaso desarrollo determina las diferencias en la supervivencia. En este caso no se encontraron diferencias significativas en el desarrollo de las raíces de las estacas entre las dos especies antes de la plantación, aunque la longitud de la raíz principal fue mayor en *B. glabrifolia*. En el estudio de Castellanos Castro (2009), las estacas de *B. copallifera* no presentaron incrementos significativos en la biomasa de la raíz ni del tallo en el pastizal, mientras que las de *B. glabrifolia* presentaron un mayor crecimiento del sistema radical y una disminución en la biomasa foliar. Estos cambios en la asignación de recursos, por los cuales se aumenta la biomasa radical y disminuye la foliar, están relacionados con la adaptación de las especies al estrés hídrico (Khurana y Singh 2004). La mayor plasticidad de *B. glabrifolia* puede contribuir a explicar su mayor supervivencia. Lebrija-Trejos *et al.* (2010) encontraron que los rasgos foliares, especialmente los relacionados con el control del calor y del contenido hídrico, son importantes en la capacidad de las especies para establecerse a lo largo de un gradiente sucesional de bosque tropical seco, en el cual la temperatura del aire es un filtro ambiental determinante del éxito de las plantas. Teniendo en cuenta que los porcentajes de germinación de *B. glabrifolia* son en general bajos (<12%) (Andrés-Hernández y Espinosa-

Organista 2002, Montes 2006, Bonfil *et al.* 2008), en esta especie las estacas pueden ser una mejor alternativa a utilizar incluso desde las etapas iniciales de la restauración.

CONCLUSIONES

- Los principales limitantes al establecimiento de las plantas se registraron durante la temporada seca y fueron el estrés hídrico y la herbivoría por mamíferos pequeños, y su efecto varió según la especie, el tipo de planta y la localidad.
- La principal causa de muerte de las plantas en el pastizal fue el estrés hídrico; mientras que en el bosque se presentaron diferencias debidas al tipo de planta y la especie; así, en las estacas la principal causa de muerte fue el estrés hídrico, mientras que en las plántulas fueron tanto éste como la herbivoría. El ataque de herbívoros fue mucho más frecuente en las plántulas de *B. copallifera* que en las de *B. glabrifolia*.
- El desempeño de las plantas provenientes de los dos métodos de propagación fue similar y el éxito en el establecimiento dependió principalmente de la especie. Para fines de restauración se recomienda el uso de las estacas de *B. glabrifolia* tanto en pastizales como en fragmentos de bosque secundario perturbado, mientras que en el caso de *B. copallifera* el uso de plántulas da mejores resultados que el de estacas, siempre y cuando no haya una presencia importante de herbívoros.
- Las estacas de *B. glabrifolia* presentaron una supervivencia mayor que las de *B. copallifera* en las dos localidades consideradas, lo que puede deberse a una mayor asignación de recursos hacia la raíz y a una mayor plasticidad.
- Las plántulas de *B. copallifera* presentaron un desempeño superior al de las estacas de la misma especie en las dos localidades estudiadas (bosque y pastizal) en parcelas libres de herbivoría y fuego..
- Las plántulas de *B. copallifera* mostraron capacidad de persistencia a través del rebrote luego de perder la biomasa aérea por el fuego, la herbivoría o el estrés hídrico, respuesta que no se observó en las plántulas de *B. glabrifolia*.

LITERATURA CITADA

- Aerts, R., A. Negussie, W. Maes, E. Novembre, M. Hermy y B. Muys. 2007. Restoration of dry Afromontane forest using pioneer shrubs as nurse-plants for *Olea europaea* ssp. *cuspidata*. *Restoration Ecology* 15: 129-138.
- Aide, T.M., y Cavelier, J. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* 2: 219-229.
- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, J. B. Pascarella, L. Rivera y H. Marcano-Vega. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: Implications for restoration ecology. *Restoration Ecology* 8: 328–338.
- Allock, K. G. y D. S. Hik. 2004. Survival, growth, and escape from herbivory are determined by habitat and herbivore species for three Australian woodland plants. *Oecologia* 138: 231-241.
- Andrés-Hernández, A. y D. Espinosa-Organista. 2002. Morfología de plántulas de *Bursera* Jacq. ex L. (Burseraceae) y sus implicaciones filogenéticas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 70: 5-12.
- Arriaga, V., V. Cervantes y A. Vargas-Mena. 1994. Manual de reforestación con especies nativas: colecta y preservación de semillas, propagación y manejo de plantas. Secretaría de Desarrollo Social. Instituto Nacional de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ayala, F. 2008. Desempeño de plantas de tres especies arbóreas en tres unidades de ladera de la estación de restauración “Barranca del río Tembembe”, Morelos, México. Tesis de Maestría (Ciencias Biológicas). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Baraza, E., R. Zamora y J. A. Hódar. 2006. Conditional outcomes in plant-herbivore interactions: neighbours matters. *Oikos* 113: 148-156.
- Barchuk, A. H., E. B. Campos, C. Oviedo & M. P. Díaz. 2006. Supervivencia y crecimiento de plántulas de especies leñosas del Chaco Árido sometidas a remoción de la biomasa aérea. *Ecología Austral* 16: 47-61.

- Barrales, B. 2009. Establecimiento inicial de *Bursera copallifera* en tres sitios con diferente grado de perturbación. Tesis de licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Bond, W. J. y J. J. Midgley. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 45-51.
- Bonfil, C., H. Rodríguez de la Vega y V. Peña. 2000. Evaluación del efecto de las plantas nodrizas en el establecimiento de una plantación de *Quercus* L. *Revista Ciencia Forestal en México*. 25: 59-73.
- Bonfil, C., I. Trejo y R. García-Barrios. 2004a. The experimental Station “Barrancas del Río Tembleme” for Ecological Restoration in NW Morelos, Mexico. *Memorias del Congreso de la Society for Ecological Restoration*. 24-26 August. British Columbia, Canadá.
- Bonfil C., P. Cortés, J. M. Espelta y J. Retana. 2004b. The role of disturbance in the coexistence of the evergreen *Quercus ilex* and the deciduous *Quercus cerrioides*. *Journal of Vegetation Science* 15: 423-430.
- Bonfil C., Mendoza-Hernández D. E. y J. A. Ulloa. 2007. Enraizamiento y producción de callos en estacas de siete especies del género *Bursera*. *Agrociencia* 4: 103-109
- Bonfil C, I. Cajero y R. Evans. 2008. Seed viability and germination of six *Bursera* species from central Mexico. *Agrociencia* 42: 827-834.
- Bonfil C. e I. Trejo. 2010. Plant propagation and the ecological restoration of Mexican tropical deciduous forests. *Ecological Restoration (en prensa)*.
- Cabin, R. J. S. G. Weller, D. H. Lorence, S. Cordell y L. J. Hadway. 2002a. Effects of microsite, water, weeding, and direct seeding on the regeneration of native and alien species within a Hawaiian dry forest preserve. *Biological Conservation* 104: 181-190.
- Cabin, R. J., S. G. Weller, D. H. Lorence, S. Cordell, L. J. Hadway, R. Montgomery, D. Goo y A. Urakami. 2002b. Effects of light, alien grass, and native species additions on Hawaiian dry forest restoration. *Ecological Applications* 12: 1595-1610.
- Camacho, F. 2004. Estructura y composición de la vegetación del fondo de la barranca del río Tembembe, Morelos, México. Tesis de licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.

- Camacho-Cruz, A., M. González-Espinosa, J. H. D. Wolf y B. H. J. De Jong. 2000. Germination and survival of tree species in disturbed forests of the highlands of Chiapas, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 78: 1309-1318
- Cardona, A. 2007. Propagación vegetativa de cinco especies potencialmente importantes para la restauración ecológica del bosque altoandino. pp. 497-516. En: Vargas, O. y Grupo de Restauración Ecológica (Eds.). *Restauración ecológica del bosque altoandino. Estudios diagnósticos y experimentales en los alrededores del Embalse de Chisacá (Localidad de Usme, Bogotá, D.C.).* Primera Edición. Universidad Nacional de Colombia, Convenio Interinstitucional Acueducto de Bogotá- Jardín Botánico- Secretaría Distrital de Ambiente. Bogotá, D. C.
- Castellanos Castro, C. 2009. Propagación vegetativa, establecimiento y crecimiento inicial de cuatro especies del género *Bursera*. Tesis de maestría (Ciencias Biológicas). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Castro-Marín, G. 2005. Stand dynamics and regeneration of tropical dry forest in Nicaragua. Tesis doctoral. Swedish University of Agricultural Sciences Umeå.
- Ceccon, E., P. Huante y E. Rincón. 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forest regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49: 305-312.
- Challenger, A. 1998. La zona ecológica tropical subhúmeda (selva subhúmeda). ASM, SC. pp. 375-433. En: *Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México: Presente y Futuro*, CONABIO, IBUNAM, , México, D. F.
- Chapin, F.S., E.D, Schulze y H. A. Mooney. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 423-447.
- Chou, Y. A.M. Polansky, y R.L. Mason 1998. Transforming Nonnormal Data to Normality in Statistical Process Control. *Journal of Quality Technology* 30: 133-141.
- Clewell, A. F. y J. Aronson 2007. *Ecological restoration. Principles, values and structure of an emerging profession.* Island Press. Washington D.C.
- Davidson, D. W. 1993. The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. *Oikos* 68: 23-35.
- Davy, A. J. 2002. Establishment and manipulation of plant populations and communities in terrestrial ecosystems. pp. 223-241. En: Perrow, M. R. y A. J. Davy (Eds.) *Handbook of Ecological Restoration.* Cambridge University Press, Cambridge UK.

- Díaz-Espinosa, A., O. León, O. Vargas. 2007. Sobrevivencia y crecimiento de plántulas debajo de *Lupinus bogotensis*. pp. 119-135. En: O. Vargas y Grupo de Restauración Ecológica (Eds.). Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino. El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca. COLCIENCIAS y Universidad Nacional de Colombia. 295 pp.
- Díaz-Martín, R., P. Velasco-Linares, O. Vargas. 2007. Los parches de especies pioneras colonizadoras de potreros y su papel en la reintroducción de plantas leñosas del bosque altoandino. pp. 146-160. En: O. Vargas y Grupo de Restauración Ecológica (Eds.). Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino. El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca. COLCIENCIAS y Universidad Nacional de Colombia. 295 pp.
- Durán, E., P. Balvanera, E. Lott, G. Segura, A. Pérez-Jiménez, A. Islas y M. Franco. 2002. Estructura, composición y dinámica de la vegetación. pp. 443-472. En: Noguera, F.A., J. H. Rivera, A. N. García Aldreta y M. Quesada Avendaño (eds.) Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Esquivel, M. J., C. A. Harvey, B. Finegan, F. Casanoves y C. Skarpe. 2008. Effects of pasture management on the natural regeneration of neotropical trees. *Journal of Applied Ecology* 45: 371-380.
- Fetene, M. y Y. Feleke. 2001. Growth and photosynthesis of seedlings of four tree species from a dry tropical Afromontane forest. *Journal of Tropical Ecology* 17: 269-283.
- Florentine, S. K. y M. E Westbrooke. 2004. Restoration on abandoned tropical pasturelands- do we know enough? *Journal of Nature Conservation* 12: 85-94.
- Galicia, L., A. E. Zarco-Arista, K. I. Mendoza-Robles, J. L. Palacio-Prieto y A. García-Romero. 2008. Land use/cover, landforms and fragmentation patterns in a tropical dry forest in southern Pacific región of Mexico. *Singapore Journal of Tropical Geography* 29: 137-154.
- Galindo, A. 2006. Problemática para el establecimiento de seis especies nativas de selva baja caducifolia en la recuperación de un sitio perturbado en las barrancas del Tembembe, Morelos. Tesis de maestría (Ciencias Biológicas). Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.

- García, J. 2008. Diagnóstico ambiental de las unidades naturales de la estación de restauración ecológica “Barrancas del río Tembembe” con fines de restauración. Tesis de Maestría (Ciencias Biológicas). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- García-Orth X. 2002. Efectos del ácido indolbutírico en la formación de callos y de raíces en estacas de *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth ex Walp. y *Omphalea oleifera* Hemsl., tres especies potencialmente útiles para restauración ecológica. Tesis para obtener el título de bióloga. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Gentry, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forest. pp. 1-8. En: S. H. Bullock, A.H. Mooney y E. Medina (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, U. K.
- Gerhardt, K. G. 1993. Tree seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forest in Costa Rica. *Journal of Vegetation Science* 4: 95-102.
- Gerhardt, K. 1996. Effects of root competition and canopy openness on survival and growth of tree seedlings in a tropical seasonal dry forest. *Forest Ecology and Management* 82: 33-48.
- Gill, D.S. y P. L. Marks. 1991. Tree and shrub seedling colonization of old fields in central New York. *Ecological Monographs* 61: 183-205.
- Gómez, L., T. S. 2006. Supervivencia y crecimiento de estacas de tres especies de árboles como herramienta de restauración en el noreste de la península de Yucatán. Tesis de maestría (Ciencias Biológicas). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- González-Zertuche, L. 2005. Tratamientos de endurecimiento en semillas de *Buddleia cordata* (Loganiaceae) y *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae), dos especies útiles para reforestar o restaurar áreas perturbadas. Tesis de Doctorado (Ciencias). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- González-Zertuche, L., A. Orozco-Segovia y C. Vázquez Yanes. 2000. El ambiente de la semilla en el suelo: su efecto en la germinación y en la sobrevivencia de la plántula. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 65: 73-81.
- Gray, A. J. 2002. The evolutionary context: a species perspective. pp. 66-80. En: Perrow, M. R. y A. J. Davy (Eds.). *Handbook of ecological restoration Vol. 1*. Cambridge University Press. Cambridge.

- Griscom, H. P., P. M. S. Ashton, G. P. Berlyn. 2005. Seedling survival and growth of native tree species in pastures: Implications for dry tropical forest rehabilitation in central Panama. *Forest Ecology and Management* 218: 306-318.
- Griscom, H. P., B. W. Griscom y M. Ashton. 2009. Forest regeneration from pasture in the dry tropics of Panama: effects of cattle, exotic grass and forested riparia. *Restoration Ecology* 17: 117-126.
- Guizar-Nolasco, E. y Sánchez Vélez, A. 1991. Guía para el reconocimiento de los principales árboles del alto Balsas. Universidad Autónoma Chapingo. México. 207 p.
- Hammond, D. S. 1995. Post-dispersal seed and seedling mortality of tropical dry forests trees after shifting agriculture, Chiapas, México. *Journal of Tropical Ecology* 11: 295-313.
- Healey, A. E. 2008. Germination and seed viability of the seasonally dry tropical forest tree *Bursera copallifera* (DC.) Bullock (Burseraceae) and other common *Bursera* of Morelos, Mexico. Tesis de Maestría en Ciencias (horticultura y agronomía). Universidad de California. USA
- Hernández-Apolinar, M., T. Valverde y S. Purata. 2006. Demography of *Bursera glabrifolia*, a tropical tree used for folk woodcrafting in Southern Mexico: An evaluation of its management plan. *Forest Ecology and Management* 223: 139-151.
- Hernández-Apolinar, M. 2007. Dinámica poblacional de *Bursera glabrifolia* bajo condiciones de extracción selectiva en Jayacatlán, Oaxaca. Tesis de Doctorado (Ciencias). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Hernández, E. 2008. Distribución del género *Bursera* en el estado de Morelos y su relación con el clima. Tesis de Maestría (Ciencias Biológicas). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Hersch-Martínez, P., R. Glass, A. Fierro y C. Guerrero. 2004. El linaloe, *Bursera aloexylon* (Schiede ex. Schltdl) Engl. Programa actores sociales de la flora medicinal de México. Serie Patrimonio Vivo No. 6. Instituto Nacional de Antropología e Historia. CONABIO, México D.F.
- Holl, K. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate and soil. *Biotropica* 31: 229-242.
- Holl, K. y E. Quiros-Nietzen. 1999. The effect of herbivory on reforestation of abandoned pasture in southern Costa Rica. *Biological Conservation* 87: 391-395.

- Holl, K. D., M. E. Loik, E. H. V. Lin, I. A. Samuels. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: Overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* 8: 339-349.
- Holbrook, N.M., J. L. Whitbeck & H. A. Mooney. 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. pp. 243-275. En: S. H. Bullock, A.H. Mooney y E. Medina (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Howe, H. F. y D. Lane. 2004. Vole-driven succession in experimental wet-prairie restorations. *Ecological Applications* 14: 1295-1305.
- Itoh, A., T. Yamakura, M. Kanzaki, T. Ohkubo, P. A. Palmiotto, J. V. Lafrankie,, J. J. Kendawang y H. S. Lee. 2002. Rooting ability of cuttings relates to phylogeny, habitat preference and growth characteristics of tropical rain forest trees. *Forest Ecology and Management* 168: 275-287.
- Janzen, D. 1988. Tropical Dry Forests. The most endangered major tropical ecosystem. pp. 130-137. En: Wilson, E. O. y F. M. Peter (Eds.). *Biodiversity*. National Academic Press. Washington D. C.
- Jara, P., E. Martínez y J. Campo. 2009. N and P dynamics in the litter and soil of Mexican semi-arid forests, state of Morelos. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 130: 164-170.
- Kennard, D.K., K. Gould, F.E. Putz, T.S. Fredericksen y F. Morales. 2002. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 162: 197-208
- Khurana, E. y J. S. Singh. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* 28: 39-52.
- Khurana, E. y J. S. Singh. 2004. Germination and seedling growth of five tree species from tropical dry forest in relation to water stress: impact of seed size. *Journal of Tropical Ecology* 20: 385-396.
- Lambers, H., F.S. Chapin III y T. L. Pons. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Lebrija-Trejos, E., F. Bongers, E. A. Pérez-García y J. A. Meave. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica* 40: 422-431.

- Lebrija-Trejos, E., E. A. Pérez-García, J. A. Meave, F. Bongers y L. Poorter. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91: 386-398
- Lieberman, D. y M. Li. 1992. Seedling recruitment patterns in a tropical dry forest in Ghana. *Journal of Vegetation Science* 3: 375-382.
- López, L. y J. Terborgh. 2007. Seed predation and seedling herbivory as factors in tree recruitment failure on predator-free forested islands. *Journal of Tropical Ecology* 23: 129-137.
- Luken, J. O. 1990. Directing ecological succession. Chapman and Hall. Nueva York, N.Y.
- Luna-Nieves, A. L. 2008. Establecimiento mediante estacas de cinco especies nativas de selva baja caducifolia en campos de cultivo abandonados en la región de Nizanda, Oaxaca. Tesis de licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Maass, J. M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. pp. 399-422. En: S. H. Bullock, A.H. Mooney y E. Medina (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Manson, R. H., R. S. Ostfeld, Ch. D. Canham. 2001. Long-term effects of rodent herbivores on tree invasion dynamics along forest-field edges. *Ecology* 82: 3320-3329.
- Marod, D., U. Kutintara, H. Tanaka y T. Nakashizuka. 2002. The effects of drought and fire on seed and seedling dynamics in a tropical seasonal forest in Thailand. *Plant Ecology* 161: 41-57.
- Marod, D., U. Kutintara, H. Tanaka y T. Nakashizuka. 2004. Effects of drought and fire on seedling survival and growth under contrasting light conditions in a seasonal tropical forest. *Journal of Vegetation Science* 15: 691-700.
- Maron, J. L. y E. Crone. 2006. Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the Royal Society B*. 273: 2575-2584.
- Martínez Rosales, M. B. 2009. Caracterización geomorfológica y su relación con la integridad de la vegetación en la cuenca media alta del río Tembembe, Morelos, Méx. para fines de restauración. Tesis de maestría (Ciencias Biológicas). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

- McLaren, K. P. y M. A. McDonald. 2003a. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management* 183: 61-75.
- McLaren, K. P. y M. A. McDonald. 2003b. Seedling dynamics after different intensities of human disturbance in a tropical dry limestone forest in Jamaica. *Journal of Tropical Ecology* 19: 567-578.
- Mehta, V. K., P. J. Sullivan, M. T. Walter, J. Krishnaswamy y S. D. DeGloria. 2008a. Ecosystem impacts of disturbance in a dry tropical forest in southern India. *Ecohydrology* 1: 149-160.
- Mehta, V. K., P. J. Sullivan, M. T. Walter, J. Krishnaswamy y S. D. DeGloria. 2008b. Impacts of disturbance on soil properties in a dry tropical forest in Southern India. *Ecohydrology* 1: 161-175.
- Meli, P. 2003. Restauración Ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia* 28:581-589.
- Meli, P. 2004. Recolonización de potreros abandonados. Un caso de estudio de restauración en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de maestría (Ciencias Biológicas). Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Mendoza, A. y A. Miranda. 2002. *Reithrodontomys fulvescens*. Howell 1914. pp. 429-430. En: Historia Natural de Chamela. Noguera, F.A., J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada Avendaño (Eds.). Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Messenger A. S., J. F. Di Stéfano y L. A. Fournier. 1997. Rooting and growth of cuttings of *Bursera simarouba*, *Gliricidia sepium* and *Spondias purpurea* in upland stony, upland non stony and lowland non-stony soils in Ciudad Colón, Costa Rica. *Journal of Sustainable Forestry* 5: 139-151.
- Miles, L., A. C. Newton, R. S. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos y J. E. Gordon. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491-505.
- Miller, P. M. y J. B. Kauffman. 1998. Seedling and sprout response to slash-and-burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 30: 538-546.
- Miranda, A. 2002. *Sigmodon mascotensis* (J.A. Allen 1897). pp. 437-438. En: Historia Natural de Chamela. Noguera, F.A., J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada

- Avendaño (Eds.). Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Montes C. 2006. Crecimiento y supervivencia de plántulas de *Bursera glabrifolia* en respuesta diferentes condiciones ambientales. Tesis de licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Mooney, H. A., S. H. Bullock y E. Medina. 1995. Introduction. pp. 1-8. En: Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina (Eds.) Seasonally Dry Tropical Forests. Cambridge University Press.
- Mostacedo, B., F. E. Putz, T. S. Fredericksen, A. Villca, T. Palacios. 2009. Contributions of root and stump sprouts to natural regeneration of a logged tropical dry forest in Bolivia. 2009. *Forest Ecology and Management* 258: 978-985.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Murphy, P. G. & A. E. Lugo. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. pp. 9-34. En: S. H. Bullock, A. H. Mooney y E. Medina (Eds.). Seasonally Dry Tropical Forests. Cambridge University Press, Cambridge.
- Myers, J. A. y K. Kitajima. 2007. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. *Journal of Ecology* 95: 383-395.
- Ostfeld, R. S., R. H. Manson, y C. D. Canham. 1997. Effects of rodents on survival of tree seeds and seedlings invading old fields. *Ecology* 78: 1531-1542.
- Otterstrom, S. M., M. W. Schwartz y I. Velázquez-Rocha. 2006. Responses to fire in selected tropical dry forest trees. *Biotropica* 38: 592-598.
- Piña, E. 2005. Análisis de la estructura y la composición de la Selva Baja Caducifolia con diferentes grados de conservación en la zona de Xochicalco, Morelos, México. Tesis de licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Pywell, R., J. Bullock, D. Roy, L. Warman, K. Walker, P. Rothery. 2003. Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology* 40: 65-77.
- Powers, J. S., J. M. Becknell, J. Irving, y D. Pérez-Aviles. 2009. Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: geographic patterns and environmental drivers. *Forest Ecology and Management* 258: 959-970

- Quesada, M., G. A. Sánchez-Azofeifa, M. Alvarez-Añorve, K. E. Storer, L. Avila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M. M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G. W. Fernandes, J. Gamon, M. Lopezaraiza-Mikel, D. Lawrence, L. P. Cerdeira morellato, J. S. Powers, F. de S. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago, G. Sanchez-Montoya. 2009. Succession and management of tropical dry forest in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258: 1014-1024.
- Ray, G. J. y B. J. Brown. 1995. Restoring Caribbean dry forests: Evaluation of tree propagation techniques. *Restoration Ecology* 3: 86-94.
- Rincón, E. y P. Huante. 1993. Growth responses of tropical deciduous trees seedlings to contrasting light conditions. *Trees* 7: 202-207.
- Rosenthal, G. 2003. Selecting target species to evaluate the success of wet grassland restoration. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 98: 227-246.
- Rzedowski, J. 1990. Vegetación potencial. Atlas Nacional de México, Sección Naturaleza. Instituto de Geografía, UNAM, México.
- Rzedowski, J., R. Medina y G. Calderón de Rzedowski. 2004. Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la cuenca superior del río Papaloapan (México). *Acta Botanica Mexicana* 66: 23-151.
- Sampaio, E. V. 1995. Overview of the Brazilian caatinga. pp. 35-63. En: H. Bullock, A.H. Mooney y E. Medina (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Sampaio, A. B., K. Holl y A. Scariot. 2007. Regeneration of seasonal deciduous forest tree species in long-used pastures in Central Brazil. *Biotropica* 39: 655-659.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., M. Quesada, J. P. Rodríguez, J. M. Nassar, K. E. Storer, A. Castillo, T. Garvin, E. L. Zent, J. C. Calvo-Alvarado, M. E. R. Kalacska, L. Fajardo, J. A. Gamon y P. Cuevas-Reyes. 2005. Research priorities for neotropical dry forests. *Biotropica* 37: 477-485.
- Scariot, A., D. L. M. Vieira, A. B. Sampaio, E. Guarino y A. Sevilha. 2008. Recruitment of dry forest tree species in Central Brazil pastures. pp. 231-244. En: R. W. Myster (Ed.). *Post-agricultural succession in the Neotropics. Part. II*. Springer. Nueva York, N.Y.
- Scott, P. E. y R. F. Martin. 1984. Avian consumers of *Bursera*, *Ficus* and *Ehretia* fruit in Yucatán. *Biotropica* 16: 319-323.

- Shahabuddin, G. y R. Kumar. 2006. Influence of anthropogenic disturbance on bird communities in a tropical dry forest: role of vegetation structure. *Animal Conservation* 9: 404-413.
- Swaine, M.D., D. Lieberman y J. B. Hall. 1990. Structure and dynamics of a tropical dry forest in Ghana. *Vegetatio* 88: 31-51.
- Teketay, D. 1997. Seedling populations and regeneration of woody species in dry Afromontane forests of Ethiopia. *Forest Ecology and Management* 98: 149-165.
- Tobón, W. 2005. Evaluación del crecimiento y establecimiento de plántulas de *Conzattia multiflora* para la restauración de las selvas bajas de Morelos. Tesis de licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Trejo, I. 2005. Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México. pp. 111-122. En: Halfpeter G., J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.). Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma. Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), CONABIO, Grupo Diversitas-México y CONACYT, Zaragoza, España.
- Trejo, I. 1998. Distribución y diversidad de las selvas bajas de México: relaciones con el clima y el suelo. Tesis Doctora en Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133-142
- Ulloa, J. 2006. Establecimiento y crecimiento inicial de cuatro especies arbóreas potencialmente útiles para la restauración de pastizales degradados de NO de Morelos. Tesis de licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Vargas, O. y P. Pedraza. 2004. Parque Nacional Natural Chinganza. Universidad Nacional de Colombia, Colciencias, Unidad de Parques Nacionales y Acueducto de Bogotá. Bogotá.
- Vargas-Rodríguez, Y. L., J. A. Vázquez-García, G. B. Williamson. 2005. Environmental correlates of tree and seedling-sapling distributions in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology* 180: 117-134.
- Vieira D. L. y A. Scariot. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forest for restoration. *Restoration Ecology* 14: 11-20
- Vieira, D. L., A. Scariot y K. Holl. 2006a. Effects of habitat, cattle grazing and selective logging on seedling survival and growth in dry forests of Central Brazil. *Biotropica* 39: 269-274.

- Vieira, D., A. Scariot, A. B. Sampaio y K. Holl. 2006b. Tropical dry-forest regeneration from root suckers in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 22: 353-357.
- Vieira, D., V. Vinivius de Lima, A. Cássio, A., Scariot. 2008. Consequences of dry-season seed dispersal on seedling establishment of dry forest trees: Should we store seeds until the rains? *Forest Ecology and Management*. 256: 471-481
- Villar, R., J. Ruíz-Robledo, J. L. Quero, H. Poorter, F. Valladares y T. Marañón. 2004. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. pp. 191-227. En: Valladares, F. (Ed.) *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.
- Wallin, L., B. M. Svensson y M. Lönn. 2009. Artificial dispersal as a restoration tool in meadows: sowing or planting? *Restoration Ecology* 17: 270-279.
- Wassie, A., F. J. Sterck, D. Teketay y F. Bongers. 2009a. Effects of livestock exclusion on tree regeneration in church forests of Ethiopia. *Forest Ecology and Management* 257: 765-772.
- Wassie, A., F. J. Sterck, D. Teketay y F. Bongers. 2009b. Tree regeneration in church forests of Ethiopia: effects of microsites and management. *Biotropica* 41: 110-119.
- Zahawi, R. A. 2005. Establishment and growth of living fence species: an overlooked tool for the restoration of degraded areas in the tropics. *Restoration Ecology* 13: 92-102.
- Zahawi, R. A. 2008. Instant trees: using giant vegetative stakes in tropical forest restoration. *Forest Ecology and Management* 255: 3013-3016.
- Zahawi, R. A. y K. D. Holl. 2009. Comparing the performance of tree stakes and seedlings to restore abandoned tropical pastures. *Restoration Ecology* 17: 854-864.