



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA

**SIEMBRA DIRECTA DE ESPECIES ARBÓREAS EN HÁBITATS CONTRASTANTES EN LA
SELVA ESTACIONAL DE LA MIXTECA BAJA POBLANA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ALONDRA JOSEFINA NICOLÁS MEDINA

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. CRISTINA MARTÍNEZ GARZA
CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

COTUTOR DE TESIS: DR. HOMERO JULIO EUDES CAMPO ALVES
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

COMITÉ TUTOR: DR. ROBERTO ANTONIO LINDIG CISNEROS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD

MÉXICO, D.F.

ENERO, 2016



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

INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA

**SIEMBRA DIRECTA DE ESPECIES ARBÓREAS EN HÁBITATS CONTRASTANTES EN LA
SELVA ESTACIONAL DE LA MIXTECA BAJA POBLANA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ALONDRA JOSEFINA NICOLÁS MEDINA

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. CRISTINA MARTÍNEZ GARZA
CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

COTUTOR DE TESIS: DR. HOMERO JULIO EUDES CAMPO ALVES
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

COMITÉ TUTOR: DR. ROBERTO ANTONIO LINDIG CISNEROS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD

MÉXICO, D.F.

ENERO, 2016

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

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina, en su sesión ordinaria del día 26 de octubre de 2015, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del Posgrado en Ciencias Biológicas, de la alumna **NICOLÁS MEDINA ALONDRA JOSEFINA** con número de cuenta **514012568** con la tesis titulada " **SIEMBRA DIRECTA DE ESPECIES ARBÓREAS EN HÁBITATS CONTRASTANTES EN LA SELVA ESTACIONAL DE LA MIXTECA BAJA POBLANA** ", bajo la dirección de la **DRA. CRISTINA MARTÍNEZ GARZA** y cotutoría del **DR. HOMERO JULIO CAMPO ALVES**:

Presidente:	M EN C. IRENE PISANTY BARUCH
Vocal:	DRA. GUADALUPE WILLIAMS LINERA
Secretario:	DR. ROBERTO ANTONIO LINDIG CISNEROS
Suplente:	DR. VÍCTOR LUIS BARRADAS MIRANDA
Suplente	DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 15 de enero de 2016.

M. del Coro Arizmendi
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



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

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por la oportunidad que me brindó para continuar con mis estudios.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca que me fue otorgada (Numero 294769).

A la Fundación Gonzálo Río Arronte I. A. P. y al Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación (CIByC) de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos (UAEM) por el financiamiento que otorgaron al proyecto “Manejo de cuencas y restauración ecológica en la Mixteca Baja Poblana”, a cargo del Dr. David Valenzuela Galván, y dentro del cual se realizó el presente trabajo.

A los miembros del comité tutor:

Dra. Cristina Martínez Garza

Dr. Julio Campo Alves

Dr. Roberto Lindig Cisneros

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A la Dra. Cristina Martínez Garza, gracias por sus enseñanzas, por sus comentarios a la tesis, por su enorme paciencia y por alentarnos a seguir mejorando.

Al Dr. Julio Campo por brindarme un espacio en su laboratorio para trabajar, por hacer siempre comentarios acertados para mejorar este trabajo y por la forma de decirlos.

Al Dr. Roberto Lindig por enriquecer con sus comentarios este trabajo, por la forma en la que comunica sus observaciones y por su disponibilidad para ayudarme aun estando lejos.

A los integrantes del jurado revisor Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa, Dra. Guadalupe Williams Linera, M. en C. Irene Pisanty Baruch y al Dr. Victor Barradas Miranda por sus valiosos comentarios y sugerencias que hicieron a este trabajo. Gracias a todos por su tiempo y disposición para ayudarme a mejorar.

Al M. en C. Enrique Solís Villalpando, del Laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima, Instituto de Ecología, UNAM, por su ayuda en los análisis de suelo. Gracias por tus enseñanzas y porque siempre fuiste paciente conmigo, a pesar de que estuve a punto de lograr lo contrario. Eres una gran persona.

Al Departamento de Ecología Evolutiva del Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación (CIByC) de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos, por el espacio y las facilidades que me brindaron para realizar este trabajo

A la M. en C. Luz María Ayestarán Hernández, técnico del departamento de Ecología Evolutiva del CIByC, UAEM, por su ayuda tanto en campo como en laboratorio.

A la Biól. Guadalupe Rangel Altamirano, técnico del departamento de Sistemática y Evolución del CIByC por su ayuda en el laboratorio.

A la Dra. Christina Siebe, del Instituto de Geología de la UNAM, por su gran disposición para ayudarme y por los comentarios a los resultados de la descripción del perfil de suelo.

Al M. en C. Gabriel Flores, del Herbario HUMO, de la UAEM, por su ayuda en la identificación de hierbas y árboles. A la M. en C. Berenice López y al M. en C. Jaime Hernández por su ayuda en la identificación de los pastos.

A mis maestros: Dra. Christina Siebe, Dr. Lorenzo Vázquez Selem y Dr. Guillermo Ibarra Manríquez por sus enseñanzas, su humildad y su habilidad para transmitir los conocimientos.

A la M. en C. Luz María Ayestarán Hernández, M. en C. Angélica Alemán Octaviano, Biól. Guadalupe Rangel Altamirano y a la M. en C. Valentina Carrasco Carballido un agradecimiento especial por el gran apoyo que me brindaron y que facilitó, en gran medida, mis constantes viajes entre Cuernavaca y el D.F.

A Alejandra Luévano, Anaitzi Rivero y Valentina Carrasco por su ayuda en la descripción e interpretación del perfil de suelo. Gracias por disposición y paciencia para ayudarme a resolver múltiples dudas. Gracias a Itzi, y a Gloria, porque incondicionalmente me dieron hospedaje en su casa cuando lo necesité.

Al Dr. David Valenzuela por la oportunidad que me dio de participar en el proyecto “Manejo de cuencas y restauración ecológica”, por todo el apoyo que se me otorgó para realizar este trabajo, sin el cual no hubiese sido posible realizarlo. En este proyecto tuve la oportunidad de aprender muchas cosas, no sólo acerca de la biología.

A los pobladores de la localidad de Teotlalco, Teo., Puebla, por darme la oportunidad de trabajar en sus terrenos comunales y por su hospitalidad.

Al Sr. Amador Morales, Sr. Martín Quiñones, Sr. Eladio Morales, Sr. Nicolás Tobón y al Sr. Felipe Morales, quienes fueron representantes de los Bienes Comunales de Teotlalco, Puebla, cuando este proyecto inició. Muchas gracias por todas las enseñanzas y facilidades para realizar el trabajo. También al Sr. Sebastián Martínez, actual comisariado de Bienes Comunales, por las facilidades otorgadas.

A Lourdes Trujillo, Marco Meneses, José Israel Valencia Esquivel, Juan Carlos Martínez, Daniel Aguilar, Gerardo y Karla, quienes colaboraron en distintos momentos y de distintas formas en el proyecto que se lleva a cabo en Teotlalco y El Salado, en Puebla.

A Leticia Tobón Aguilar por su gran ayuda en campo, por compartir su conocimiento conmigo y por su amistad. Este trabajo no hubiese sido posible sin tu ayuda.

A la Sra. Guillermina Aguilar y al Sr. Isabel Tobón. También agradezco a Lupita, Toño, Emir, Mariano, Domitila, Gisela, Misael, Rafa, Malvi, Juan, Julia y a todos los que participaron en las distintas actividades del proyecto que se realiza en Puebla. Al Sr. Felipe Morales por las veces que nos llevó a la parcela en su camioneta.

Un agradecimiento especial a Edith Rivas, Flavio Márquez, Carmen Agglael Vergara, Elizabeth Victoriano, Iván Rivas, Jaime Hernández, Jaime Orea, Leslie Alba, Luis Manuel Castro, Olivia Cortés, Sinead Gómez, Erandi Saucedo, Ale Luévano, Itzi, Marinés de la Peña. Al Dr. Alejandro Flores Palacios y al Dr. Nestor Mariano del CIByC, UAEM y al Dr. Daniel González Tokman del INECOL. Gracias a quienes me acompañaron al campo, hicieron comentarios y sugerencias para mejorar este trabajo y a quienes me ayudaron a resolver dudas sobre distintos

temas, como los análisis estadísticos o sobre cómo atender la parte social del proyecto, en fin, a superar mis “crisis metodológicas”.

A mis compañeros y amigos del laboratorio y del CIByC: Alejandra, Andrés, Ángeles, Aquilea, Berenice, Danelly, Daniel, Edis, Efraín, Erandi, Ferdinand, Flavio, Gerardo, Héctor, Ivan, Ivonne, Laura Patricia, Leslie, Luisaelena, Marcos, Miguel, Miriam, Nancy, Neptalí, Norma, Valentina, Marinés, René, Sara Gabriela, Selene. Gracias a todos por los momentos compartidos.

A Ángeles Urzúa, Nancy Viviana Esmeralda Saavedra y Leslie Alba por estar conmigo en los buenos y no tan buenos momentos. Las quiero y admiro.

A Erika Rodríguez, del Instituto de Ecología de la UNAM, por tus palabras... de no ser por ti, sinceramente, yo no estaría aquí. GRACIAS. Por cierto, también agradezco tu gran ayuda en la resolución de dudas y en toda la tramitología.

A mi familia:

A mis padres María Félix Medina Pérez y Juan Nicolás Martínez un agradecimiento especial por toda la ayuda que me brindaron desde el principio, desde la recolecta de semillas y durante el transcurso de la maestría. Gracias por el tiempo que destinaron a éste proyecto, por escucharme, por acompañarme a campo, porque amablemente me prestaron su camioneta para ir a la parcela, porque me apoyaron con los gastos y más cuando había que llevar la camioneta con don Panchito. Los quiero mucho. A mis hermanos Sinuhé, Yadira y Arlet. Muchas gracias Yadi por acompañarme al campo. A mis sobrinos Mayri, Uri, Karen, Yare y Monse.

A mis hermanitas Yeni Garduño y Araceli Garduño, a mis tíos Petra Medina, Vicente Garduño, Eloísa Medina y Martín Medina. Gracias a los que me acompañaron a campo, por mostrar un continuo interés en la supervivencia de las plantas y en el avance de mi trabajo. Gracias por todo.

A todas las personas con las que compartí experiencias en esta etapa de mi vida y que sin duda la enriquecieron.

ÍNDICE

RESUMEN	x
ABSTRACT	xii
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES.....	5
3. OBJETIVO.....	15
4. HIPÓTESIS.....	15
5. METODOLOGÍA.....	17
5.1 Sitio de estudio	17
5.2 Historia de uso en el sitio de estudio	20
5.3 Caracterización del sitio de estudio	21
5.4 Selección de especies y recolección de semillas	24
5.5 Siembra directa.....	27
5.6 Análisis de datos.....	29
6. RESULTADOS	31
6.1 Caracterización del sitio.....	31
6.2 Emergencia.....	38
6.3 Supervivencia de plántulas.....	44
6.4 Crecimiento.....	53
6.5 Variables abióticas.....	56
7. DISCUSIÓN.....	57
8. CONCLUSIONES	71
LITERATURA CITADA.....	72
Apéndice 1.....	84
Apéndice 2.....	85
Apéndice 3.....	87
Apéndice 4.....	90
Apéndice 5.....	91
Apéndice 6.....	99
Apéndice 7.....	100

Apéndice 8.....	101
Apéndice 9.....	103
Apéndice 10.....	106
Apéndice 11.....	108

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de ubicación de la localidad de Teotlalco, Teo., Puebla (a) y de la parcela excluida de la perturbación (b). 18

Figura 2. a) Temperatura media anual del aire (línea punteada) y precipitación anual (línea continua) para el periodo 1951-2010 en Teotlalco, Puebla. Los nombres de los meses (agosto a julio) se representan con la letra inicial. b) Temperatura y precipitación mensuales para el periodo de evaluación de la emergencia de plántulas y su desempeño después de un año de la siembra (septiembre 2013 a octubre 2014). Los meses subrayados corresponden al año 2013, el resto de los meses corresponden al año 2014. Datos proporcionados por la Coordinación General del Servicio Meteorológico Nacional (CONAGUA 2013, 2015). 19

Figura 3. Cuadro para siembra directa. Los círculos representan los puntos de siembra de las especies A y B. Los puntos con una semilla sembrada se numeraron del 1 al 5, mientras que el punto sembrado con cinco semillas se designó con el número 6. 28

Figura 4. Clasificación del suelo, de acuerdo con la WRB, en la superficie cumbral (SC), hombro de ladera (HL) y lomo de ladera (LL) en la parcela excluida en Teotlalco, Puebla..... 36

Figura 5. Emergencia a) diaria y b) acumulada de plántulas durante 30 días de seis especies sembradas en el BTC secundario, en Teotlalco, Puebla..... 40

Figura 6. Probabilidad de emergencia de plántulas por efecto de la interacción historia de vida*presencia de dosel. Letras distintas indican diferencias significativas. 42

Figura 7. Probabilidad de supervivencia por efecto de las interacciones a) historia de vida*presencia de dosel y b) presencia de dosel*densidad de siembra (Ind: individual, Gpo: agrupada). Letras distintas indican diferencias significativas..... 46

Figura 8. Probabilidad de supervivencia de *A. coulteri* debido al efecto de la interacción presencia de dosel*densidad de siembra (individual, Ind; agrupada, Gpo). Letras distintas indican diferencias significativas. 49

Figura 9. a) Número de semillas sembradas inicialmente (siembra), plántulas que emergieron (emergencia), plántulas en el tiempo cero (supervivencia t_1) y plántulas que sobrevivieron después de un año de la siembra (supervivencia t_1). b)

Probabilidad de emergencia y de éxito (probabilidad de emergencia x probabilidad de supervivencia) para seis especies sembradas en el BTC secundario en Teotlalco, Puebla. 52

Figura 10. Tasa relativa de crecimiento de *A. coulteri* en a) Altura (TRC_A) en cm y b) diámetro de la base (TRC_{DB}) en mm por efecto de la interacción presencia de dosel*densidad de siembra. Los cuadros blancos representan la media y las barras el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas. 55

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Familia, especie, nombre común, forma de dispersión, historia de vida sucesional temprana o tardía y tratamiento pregerminativo de seis especies de árboles sembrados de forma directa, en septiembre de 2013, en el BTC secundario excluido de la perturbación en Teotlalco, Puebla.	26
Cuadro 2. Caracterización de la vegetación leñosa en las subparcelas de estudio en Teotlalco, Puebla. Se muestra el número de subparcela (1-4), número de especies, número (abundancia) y densidad de leñosas, y la media \pm error estándar de la altura, diámetro de la base (DB), diámetro a la altura del pecho (DAP) y de la cobertura del dosel.....	32
Cuadro 3. Luz, temperatura y humedad relativa entre cuadros con y sin dosel. Se muestran los valores de F y P del análisis de varianza realizado.	34
Cuadro 4. Clase de texturas del suelo de las subparcelas de estudio en Teotlalco, Puebla. Se muestran los porcentajes de arena, limo y arcilla.	37
Cuadro 5. Especies utilizadas en la siembra directa ordenadas de mayor a menor por el porcentaje de emergencia. Se muestra el tamaño de la semilla, el número de plantas (n) que emergieron y sobrevivieron, el porcentaje de emergencia (%E) y de supervivencia (%S), media \pm error estándar del tamaño y tasa relativa de crecimiento (TRC) en altura y diámetro de la base (DB) de las especies sembradas.	39
Cuadro 6. Análisis de devianza de la probabilidad de emergencia de plántulas de seis especies sembradas en un BTC secundario en Teotlalco, Puebla. Se muestra la fuente de variación, los grados de libertad (g.l.), la devianza y el valor de P usando la X^2 para probar la significancia.	43
Cuadro 7. Análisis de devianza de la probabilidad de supervivencia de plántulas de seis especies sembradas en un BTC secundario en Teotlalco, Puebla. Se muestra la fuente de variación, los grados de libertad (g.l.), la devianza y el valor de P usando la X^2 para probar la significancia.	47
Cuadro 8. Análisis de devianza de la probabilidad de supervivencia de plántulas de <i>A. coulteri</i> sembrada en un BTC secundario en Teotlalco, Puebla. Se muestra la fuente de variación, los grados de libertad (g.l.), la devianza y el valor de P usando la X^2 para probar la significancia.	50

RESUMEN

La restauración ecológica busca, entre otras cosas, acelerar el proceso de sucesión natural en sitios perturbados a través de distintos grados de intervención, como el enriquecimiento vegetal. Con la finalidad de enriquecer hábitats perturbados, se recolectan y siembran semillas de especies que presentan limitación en su dispersión, lo que se denomina siembra directa. El éxito de la restauración mediante siembra directa aumenta cuando se elige la especie y el micrositio adecuados. En este trabajo se evaluó el efecto de la densidad de siembra, la presencia de dosel arbóreo y la historia de vida de las especies sembradas sobre la emergencia y el desempeño de plántulas de seis especies arbóreas nativas del bosque tropical caducifolio (BTC) introducidas por siembra directa en Teotlalco, Puebla. En terrenos comunales de la localidad de Teotlalco, en la Mixteca Baja Poblana se excluyeron de la perturbación 2 ha de BTC secundario y se caracterizó la vegetación leñosa, no-leñosa y los atributos del suelo. En septiembre del 2013 se realizó la siembra directa, la emergencia de plántulas se evaluó durante un mes y después de un año se evaluó el desempeño. Las especies sucesionales tempranas, o pioneras, *Acacia coulteri* (Fabaceae) e *Ipomoea pauciflora* (Convolvulaceae) tuvieron la mayor probabilidad de emergencia y el mejor desempeño en campo. La emergencia de las especies tempranas fue mayor que la de las especies sucesionales tardías, o no pioneras. La emergencia fue mayor en sitios con dosel que sin dosel y cuando se sembró una semilla por punto de siembra en lugar de cinco. De las plantas que emergieron sólo el 10% sobrevivió después de un año. La supervivencia fue mayor para las especies tempranas que para las tardías. Ninguna planta de las especies tardías *Jacaratia mexicana* y *Amphipterygium adstringens* sobrevivió. La densidad

de siembra no tuvo un efecto sobre la supervivencia ni el crecimiento. El crecimiento en altura de *Ipomoea pauciflora* fue mayor que el de *Acacia coulteri*. Esta última especie sobrevivió más bajo el dosel pero su crecimiento fue mayor sin dosel en siembra individual. La probabilidad de éxito de establecimiento de *Acacia coulteri* fue baja; se sugiere sea utilizada en siembra directa para enriquecer sitios perturbados incrementando la cantidad de semillas sembradas.

ABSTRACT

Ecological restoration aims, among other things, to accelerate the process of natural succession in disturbed sites through different degrees of intervention, such as plant enrichment. To enrich disturbed habitats, seed of species with dispersal limitation are collected and sowing, this is called direct seeding. The success of restoration via enrichment increases when the species and microsites are properly chosen. In this study, I evaluated the effect of two sowing densities, the presence of a canopy and the life history of the species on their emergence and seedling performance of six native tree species of the tropical dry forest introduced by direct seeding at Teotlalco, Puebla. In areas close to Teotlalco, Mixteca Baja Poblana, 2 ha of secondary tropical dry forest were excluded; woody and non-woody vegetation and soil attributes were evaluated. In September 2013, direct seeding was done, emergence was evaluated for a month and performance was evaluated after a year. Early successional or pioneer species, *Acacia coulteri* (Fabaceae) and *Ipomoea pauciflora* (Convolvulaceae) showed the highest probability of emergence and the best performance in the field. The emergence of early successional species was greater than that registered for late successional, or non-pioneer species. Emergence was higher under a canopy and when only one seed, instead of five were sown. Of all plants that emerged, only 10% survived after one year. Survival was higher for early than for late successional species. None of the seedlings of the two late successional species (*Jacaratia mexicana* and *Amphipterygium adstringens*) survived. The density of seeds sown had no effect on survival neither in growth. *I. pauciflora* showed higher growth rates in height than *A. coulteri*. The latter showed higher survival under a canopy but it showed higher growth rates without it and with one seed sowed. The probability of successful establishment of *A. coulteri* was low, however, it can be used to enrich disturbed areas increasing the amount of seeds sowed.

1. INTRODUCCIÓN

Después de que en una comunidad ocurre una perturbación natural o antropogénica se inicia un proceso de sucesión ecológica. Una perturbación consiste en desviaciones en los valores de estructura y función del ecosistema y se genera a partir de un disturbio, que es un evento más o menos discreto en el tiempo (Connell y Slatyer 1977, Rykiel 1985, Smith y Smith 2001). La sucesión ecológica se define como el patrón no estacional, aparentemente direccional y continuo de colonización y extinción en un sitio por las poblaciones de especies, lo que modifica la estructura de la comunidad a través del tiempo (Smith y Smith 2001, Begon *et al.* 2006). La sucesión primaria ocurre en un lugar que no ha sido ocupado anteriormente por una comunidad, mientras que la sucesión secundaria ocurre en sitios previamente ocupados, donde hay suelo y propágulos aunque la vegetación haya sido parcial o completamente eliminada (Smith y Smith 2001, Begon *et al.* 2006).

Generalmente, las especies sucesionales tempranas o pioneras llegan primero a los sitios que han sido perturbados debido a que, en su mayoría, presentan una alta producción de semillas pequeñas dispersadas por viento o animales generalistas; además, las pioneras presentan ciclos reproductivos cortos, rápido crecimiento y tolerancia a las condiciones de luz extrema y baja humedad de los sitios sucesionales tempranos (Smith y Smith 2001, Fenner y Thompson 2005, Lebrija-Trejos *et al.* 2010). En cambio, las especies sucesionales tardías tienen ciclos de vida largos, lento crecimiento y generalmente producen pocas semillas que requieren ser dispersadas por animales especialistas (Smith y Smith 2001, Fenner y Thompson 2005). En sitios perturbados, las especies sucesionales tempranas modifican las condiciones microclimáticas y favorecen el establecimiento

de las especies sucesionales tardías (Connell y Slatyer 1977, Smith y Smith 2001, Lebrija-Trejos *et al.* 2008). En ocasiones, la intensidad, tipo o frecuencia de una perturbación modifican las condiciones ambientales de un ecosistema limitando o deteniendo el reemplazo de especies propias de la sucesión (Connell y Slatyer 1977, Smith y Smith 2001, Kennard *et al.* 2002). Cuando el proceso de sucesión se detiene o no comienza es necesario intervenir para restablecer la estructura y función del ecosistema perturbado.

La restauración ecológica busca asistir la recuperación de un ecosistema degradado, dañado o destruido (SER 2004). Las intervenciones de restauración dependen del tipo, intensidad y frecuencia de la perturbación (Ceccon 2013). En algunos casos es suficiente hacer una mínima intervención, por ejemplo, eliminar la perturbación para permitir que la sucesión natural siga su curso (Stern *et al.* 2002). En sitios muy lejanos de las fuente de semillas eliminar la perturbación no es suficiente por lo que se recurre a intervenciones mayores como las de introducir especies nativas o eliminar especies exóticas (Holl y Aide 2011, Rey *et al.* 2009). La introducción de plantas se ha hecho con aquéllas que son incapaces de llegar a los sitios perturbados y establecerse (Lamb *et al.* 2005). Las plantas pueden ser introducidas en sitios sin cobertura para restablecer un dosel o en sitios donde ya hay vegetación con la finalidad de aumentar el número de especies, lo que se llama enriquecimiento (Lamb *et al.* 2005). Las acciones máximas de restauración ecológica como el enriquecimiento son útiles para acelerar el proceso sucesional.

La introducción de especies por plantaciones y por siembra directa tiene diferentes probabilidades de éxito y costos. Las plantaciones son ampliamente usadas en la restauración debido a las altas probabilidades de éxito en la

aceleración del proceso sucesional (Carnevale y Montagnini 2002, Ruiz-Jean y Aide 2005). Sin embargo, las plantaciones pueden constituir “desiertos verdes” si tienen cobertura vegetal pero baja biodiversidad porque no reciben una lluvia de semillas (Florentine *et al.* 2011, Wang *et al.* 2011). En las plantaciones, la inversión en tiempo y dinero suele ser alta ya que implica 1) recolectar semillas, 2) propagar y mantener las plantas en un vivero y 3) transportar y trasplantar al campo (Shono *et al.* 2007, Zahawi y Holl 2009). Adicionalmente, estas actividades requieren conocimientos técnicos básicos para obtener resultados positivos (Arriaga *et al.* 1994). Por lo anterior, se ha buscado manipular los procesos ecológicos con menor inversión y asesoría, como con la adición de semillas mediante la siembra directa (Shono *et al.* 2007, Zahawi y Holl 2009, Cole *et al.* 2011). La siembra directa consiste en recolectar semillas de especies de interés y sembrarlas directamente en el suelo (Cabin *et al.* 2002). Ésta técnica ha probado ser menos costosa que las plantaciones (Bullard *et al.* 1992, Lamb *et al.* 2005, Sampaio *et al.* 2007, Cole *et al.* 2011). Sin embargo, no todas las especies de plantas son adecuadas para ser introducidas por siembra directa (Ceccon *et al.* 2015). La adición de semillas por siembra directa es menos costosa aunque puede tener menor éxito que las plantaciones dependiendo de las especies que se usen.

El establecimiento exitoso de las especies sembradas directamente en campo está determinado por la capacidad de las semillas para germinar y sobrevivir en distintas condiciones ambientales. La germinación inicia con la imbibición de agua por la semilla y termina con la emergencia de la radícula; la emergencia de la plántula es el signo visible de una germinación exitosa (Baskin y Baskin 2001). Para una variedad de especies, la germinación en siembra directa suele ser alta mientras

que la supervivencia es frecuentemente baja (Ceccon *et al.* 2015). La emergencia de plántulas de semillas sembradas directamente en campo y su posterior supervivencia y crecimiento dependen de la respuesta de las especies a las condiciones microclimáticas (Khurana y Sing 2001, Ceccon *et al.* 2015). La siembra directa ha sido más recomendada para enriquecer sitios que ya tienen un dosel que mejora las condiciones ambientales para las semillas y las plántulas (Lamb *et al.* 2005, Cole *et al.* 2011). Evaluar la emergencia a partir de semilla y el desempeño de la plántula de varias especies permitirá evaluar el uso potencial de la siembra directa como una técnica útil con fines de enriquecimiento vegetal en sitios perturbados.

2. ANTECEDENTES

Bosque tropical caducifolio

El bosque tropical caducifolio (BTC, Rzedowski 2006) se conoce también como selva baja caducifolia (Miranda y Hernández-X 1963) o bosque tropical estacionalmente seco (Bullock 1995). Este ecosistema presenta un rango de precipitación que va de 250 a 2000 mm anuales, una marcada estacionalidad en la distribución de la precipitación con varios meses de sequía y una temperatura media anual que suele ser mayor a los 17 °C (Mooney *et al.* 1995, Dirzo *et al.* 2011). Estos bosques son bastante heterogéneos por lo que albergan alta diversidad biológica y gran cantidad de especies endémicas (Gentry 1995, Trejo y Dirzo 2000, 2002; Rzedowski 2006). A través del tiempo, los BTC han sido utilizados por los humanos debido a su estructura relativamente simple, a la presencia de suelos fértiles y al clima (Murphy y Lugo 1986, Trejo y Dirzo 2000). Por lo anterior, este ecosistema se ha visto afectado por la fragmentación, los incendios y el cambio de uso de suelo con fines agropecuarios (Murphy y Lugo 1986, Miles *et al.* 2006, Aide *et al.* 2012). Originalmente, el 42% de los bosques tropicales del mundo correspondía a BTC (Murphy y Lugo 1986). Del bosque restante, más de la mitad (54.22%) se encuentra en América del Sur (Miles *et al.* 2006). En México, el BTC se encuentra en la vertiente del Pacífico, desde Sonora y Chihuahua hasta Chiapas; en la vertiente del Atlántico se distribuye en distintos estados de manera aislada (Rzedowski 2006). Para 1990, se estimaba que únicamente el 27% de la cobertura original correspondía a bosques conservados (Trejo y Dirzo 2000). La alta tasa de

desaparición de estos bosques requiere de acciones que ayuden a detener su perturbación y aceleren su recuperación mediante acciones de restauración.

Siembra directa

Las semillas que llegan mediante eventos de dispersión y las que se encuentran en el banco de semillas son potencialmente nuevos individuos en la comunidad. La dispersión es el proceso de separación de la diáspora de la planta parental y puede darse por medios bióticos o abióticos (Howe y Smallwood 1982). Muchas de las especies arbóreas del BTC dispersan sus semillas durante la época seca y pasan a formar parte del banco de semillas del suelo, donde permanecen viables, es decir, mantienen su capacidad de germinación; otras especies son dispersadas al principio o durante la época de lluvia y germinan inmediatamente (Singh y Singh 1992, Bakker *et al.* 1996, Grombone-Guaratini y Rodrigues 2002, Ceccon y Hernández 2009, Nicolás-Medina 2012). El banco de semillas es llamado transitorio cuando las semillas permanecen viables por menos de un año y es llamado persistente cuando la viabilidad de las semillas es mayor a un año o a la segunda o subsiguiente estación de germinación (Bakker *et al.* 1996, Baskin y Baskin 2001). Las llamadas semillas recalcitrantes tienen un alto contenido de humedad (>30%) por lo que germinan poco tiempo después de ser dispersadas y pueden formar parte del banco de semillas por un tiempo corto (Bakker *et al.* 1996, Baskin y Baskin 2001). Por otra parte, las semillas ortodoxas son aquellas que tienen alta viabilidad debido a su tamaño pequeño, bajo contenido de humedad (<20%) y cubiertas duras, por lo que pueden permanecer más tiempo en el banco de semillas (Bakker *et al.* 1996, Vazquez-Yanez *et al.* 1997, Baskin y Baskin 2001). El reclutamiento natural

ocurre cuando una semilla germina y finalmente se establece generando una planta recluta, *i.e.*, que puede llegar a reproducirse (Ribbens *et al.* 1994). La baja o nula dispersión de semillas limitan el recambio de especies propio de la sucesión provocando el bajo reclutamiento de especies típicas de estados sucesionales avanzados (Zimmerman *et al.* 2000, Grombone-Guaratini y Rodrigues 2002, Alba 2011). La siembra directa es una técnica que consiste en recolectar semillas de especies de bosques primarios cercanos para introducirlas directamente en el área a la que éstas difícilmente pueden llegar (Engel y Parrotta 2001, Cabin *et al.* 2002, Lamb *et al.* 2005, Cole *et al.* 2011, Ceccon 2013). Es posible enriquecer la vegetación en sitios perturbados mediante la introducción de especies con limitación en su dispersión o con semillas que presentan viabilidad breve.

Las especies con atributos de historia de vida asociados a la sucesión temprana o tardía responden de forma diferente cuando son introducidas por siembra directa. Una semilla está formada por una cubierta protectora o testa, un embrión y un endospermo, éste último es la reserva para el crecimiento del embrión (Leishman *et al.* 2000). Dado que el endospermo representa una gran parte de la semilla, el peso de las semillas expresa el contenido de recursos almacenados por la planta para las etapas previas a su establecimiento (Leishman *et al.* 2000, Baskin y Baskin 2001). Las plantas presentan mecanismos de asignación de recursos diferentes por lo que pueden producir muchas semillas pequeñas o pocas semillas grandes de forma que se maximice el establecimiento (Leishman *et al.* 2000). El peso de la semilla es un buen predictor de la germinación, el establecimiento, la biomasa inicial de la planta y la longevidad de las especies (Leishman *et al.* 2000, Baskin y Baskin 2001, Zimmerman *et al.* 2001, Wang *et al.* 2011). Las semillas más

grandes, características de especies con atributos de historia de vida de sucesión tardía, suelen producir plantas más grandes y longevas en comparación con las especies que tienen semillas pequeñas o de tamaño intermedio, típicas de las especies sucesionales tempranas (Leishman *et al.* 2000, Baskin y Baskin 2001, Doust *et al.* 2006, Doust *et al.* 2008). Las especies tempranas tienen altos porcentajes de emergencia; por ejemplo, en un sitio degradado, en Brasil, se encontró que la emergencia de tres especies sucesionales tempranas en siembra directa fue >50% (*Cassia grandis* 56%, *Hymenaea courbaril* 72% y *Enterolobium contortisiliquum* 81%; Ferreira *et al.* 2009). Por otra parte, en Australia, una mayor emergencia de plántulas de especies sucesionales tardías (12 especies) que de tempranas (6 especies) se explicó por el tamaño de semilla de las especies evaluadas (Doust *et al.* 2006). En Brasil, dos especies sucesionales tardías introducidas por siembra directa tuvieron >20% de establecimiento (*Copaifera langsdorfii* 41.2% y *Machaerium scleroxylum* 21.3%; Sampaio *et al.* 2007). En otro estudio en Brasil, las especies con mayor emergencia fueron las sucesionales tardías *Parkia multijuga* (40%) sembrada en el bosque primario, *Caryocar villosum* (61%) sembrada en el bosque secundario y, *Triplaris surinamensis* (14%) sembrada en el pastizal; las especies que emergieron cuando fueron sembradas en suelo desnudo fueron las sucesionales tempranas *Buchenavia grandis*, *P. pendula*, *Cariniana micrantha*, *Dinizia excelsa* y *Simarouba amara* (>58%) (Camargo *et al.* 2002). El tamaño de semilla parece explicar más que la historia de vida el éxito de las especies en siembra directa.

Después de la emergencia, los factores abióticos como la luz, temperatura y humedad afectan el desempeño de las plántulas y estos factores cambian durante

la sucesión. La cobertura vegetal modifica la disponibilidad de luz y los niveles de temperatura y humedad (Gerhardt 1996, Khurana y Sing 2001, Ceccon *et al.* 2004, Vieira y Scariot 2006, Lebrija-Trejos *et al.* 2010). En sitios sucesionales tempranos que tienen poca cobertura, la radiación solar y la temperatura son mayores que en sitios sucesionales tardíos con alta cobertura (Khurana y Singh 2001, Ceccon *et al.* 2002, Vieira y Scariot 2006). Por ejemplo, en un BTC de Oaxaca, la riqueza, altura, diámetro y cobertura aumentó con el tiempo de sucesión y tuvo un efecto positivo sobre los factores ambientales: el aumento de la cobertura vegetal redujo la entrada de luz mientras que el aumento del diámetro a la base de los árboles favoreció la disminución de la temperatura del aire y del suelo (Lebrija-Trejo *et al.* 2010). La densidad de árboles también favorece que el agua se adhiera más a las partículas del suelo (potencial mátrico; Lebrija-Trejo *et al.* 2010). Para el BTC, la temperatura del aire es un filtro ambiental que controla la sucesión (Lebrija-Trejo *et al.* 2010). Durante los periodos de baja precipitación, los sitios con dosel tienen un microhábitat con temperatura y humedad del suelo menos adversos para las plantas que los sitios abiertos, en los que hay mayor desecación (Holl 1999, Khurana y Sing 2001, Kennard *et al.* 2002, Ceccon *et al.* 2006, Vieira y Scariot 2006; Zimmerman *et al.* 2000). Por ejemplo, en el matorral espinoso del estado de Tamaulipas, México, la emergencia de cuatro especies de leñosas nativas fue mayor cuando las semillas fueron sembradas en sitios con dosel que sin dosel (Jurado *et al.* 2006). También, en una sabana semiárida degradada, en Australia, la emergencia del árbol *Olea europeae* ssp. *cuspidata* (familia) fue mayor bajo un dosel que sin él (Aerts *et al.* 2006). Incluso en vivero, la emergencia de plántulas de cuatro especies del BTC, en Jamaica, fue mayor en sitios con sombra artificial que sin ella (McLaren y

McDonald 2003). La sombra artificial o de un dosel amortigua las condiciones microambientales permitiendo el establecimiento de plántulas de recién germinación.

La supervivencia de plántulas también se ve afectada por la presencia de un dosel. En el BTC, la distribución estacional de agua y la sensibilidad de cada especie a la sequía afecta la supervivencia de las plantas (McLaren y McDonald 2003). En el estado de Tamaulipas, México, la supervivencia de plántulas de cuatro especies nativas del matorral espinoso (*Acacia berlandieri*, *Ebenopsis ebano*, *Havardia pallens* y *Prosopis laevigata*) fue mayor con dosel que sin dosel (Jurado *et al.* 2006). En otro estudio con dos especies del bosque subcaducifolio, en Veracruz, México, la supervivencia de plántulas de *Enterolobium cyclocarpum* fue mayor en sitios sin dosel, mientras que la de *Brosimum alicastrum* fue mayor en sitios con dosel (Laborde y Corrales-Ferrayola 2012). En ecosistemas estacionales, la supervivencia de plántulas es mayor bajo un dosel. Finalmente, la presencia del dosel también afecta el crecimiento de las plantas. En ecosistemas estacionales, el crecimiento de plántulas de leñosas es mayor en sitios sin dosel (Vieira *et al.* 2008). En un bosque subtropical monzónico al sur de China, el crecimiento de tres especies nativas fue mayor en los sitios sin dosel (Wang *et al.* 2011). Bajo condiciones de vivero, el crecimiento de cuatro especies de plantas nativas del BTC, en Jamaica fueron mayores sin sombra (McLaren y McDonald 2003). A pesar de que las especies ven favorecida su emergencia y supervivencia con la presencia de un dosel, su crecimiento es mayor fuera de este.

Las características del suelo y la disponibilidad de nutrientes afectan el establecimiento de las plántulas. En el BTC, la disponibilidad de agua en el suelo

es un factor clave para la emergencia de plántulas y su posterior desarrollo (Ceccon *et al.* 2006). En sitios perturbados con baja cobertura, el suelo puede verse afectado por procesos de erosión y baja adición de hojarasca lo que disminuye su profundidad, contenido de materia orgánica y concentración de nutrientes (Ceccon *et al.* 2006). La disponibilidad de nutrientes en el suelo tiene efectos positivos sobre la parte aérea de la planta (i.e., crecimiento, producción de hojas y biomasa) más que sobre la parte subterránea (Khurana y Singh 2001). El pH del suelo controla la disponibilidad de nutrientes o bioelementos para las plantas (Bardgett 2005). La disponibilidad de nitrógeno y fósforo favorecen la supervivencia y crecimiento de las plántulas, principalmente en la época de lluvias (Ceccon *et al.* 2004, Salinas-Peba *et al.* 2013). Por ejemplo, en Bangladesh, la cobertura otorgada por pastos o árboles de *Acacia* (*A. auriculiformis* o *A. minijiri*) mejoró la calidad del suelo, con lo que se favoreció la recuperación de áreas degradadas del BTC (Islam y Weil 2000). Por lo tanto, en sitios con cobertura se espera que los suelos sean mejores que en sitios sin cobertura.

Cantidad de semillas

El esfuerzo de recolección de semillas que se requiere para la siembra directa es diferente para cada especie. La disponibilidad de semillas para la siembra directa está condicionada por la abundancia y distribución de los árboles adultos reproductivos y por la variación en la producción de semillas (Arriaga *et al.* 1994). Para especies abundantes, con amplia distribución y baja variación en su producción de semillas, el esfuerzo de recolección necesario será menor (Arriaga *et al.* 1994). La selección oportuna del número de semillas a sembrar por punto de

siembra y por especie permite minimizar los costos de recolección (Arriaga *et al.* 1994, Sukanuma *et al.* 2008). La siembra directa se hace de forma espaciada dejando una distancia entre semillas o grupos de semillas. Esta forma de siembra disminuye la posterior eliminación del exceso de plantas (Bonilla 2009). Por ejemplo, en el cultivo tradicional de maíz se siembran entre dos y tres semillas por punto de siembra (Violic 2001, Bonilla 2009). Sin embargo, entre más plantas de maíz germinen más se reduce el peso de la mazorca, el rendimiento y el tamaño del grano debido a la competencia por agua, nutrientes y luz (Violic 2001). Sembrar sólo una sola semilla por punto de siembra elimina la competencia entre plantas pero pone en riesgo el éxito de la siembra directa si estas no germinan. Por otra parte sembrar más semillas por punto de siembra puede aumentar el éxito de la siembra directa a costa de la competencia entre las plántulas.

Para los estudios de siembra directa se ha sugerido introducir varias semillas por punto de siembra para asegurar la emergencia de al menos una plántula (Santos *et al.* 2012). En distintos estudios realizados en Brasil se han sembrado entre 1 y 20 semillas por punto de siembra para varias especies evaluadas (Samba 1992, Engel y Parrota 2001, Santos *et al.* 2004, Sukanuma *et al.* 2008, Ferreira *et al.* 2009). También, en un bosque ripario de Brasil se hizo la siembra directa de cinco especies con tres semillas por punto de siembra para *Hymenaea courbaril*, cinco para *Enterolobium contortisiliquum* y 10 para tres especies (*Caesalpinia leiostachya*, *Shinus terebinthifolius* y *Cassia grandis*; Ferreira *et al.* 2009). Los resultados de éste estudio mostraron que las tres especies con los mayores porcentajes de emergencia (*C. grandis* 56%, *H. courbaril* 72% y *E. contortisiliquum* 81%) no tuvieron la misma densidad de siembra (Ferreira *et al.* 2009). En otro estudio, en Brasil, la emergencia

de una de cinco especies evaluadas fue afectada por la densidad de siembra: *Pitadenia gonoacantha* tuvo mayor emergencia de plántulas cuando se sembraron 10 semillas por punto de siembra en lugar de 20 (Santos *et al.* 2004). Actualmente son pocas las especies del BTC que se han sembrado de forma directa en diferentes densidades de siembra por lo que aún no es claro que atributo (i.e., historia de vida, tamaño de la semilla) o bajo qué condiciones (i.e., presencia de dosel) podría predecir la emergencia de las especies bajo diferentes densidades.

Siembra directa vs plantaciones

En proyectos de restauración ecológica, la siembra directa puede ofrecer ventajas en comparación con las plantaciones. La siembra directa es menos costosa que las plantaciones (Bullard *et al.* 1992, Lamb *et al.* 2005, Sampaio *et al.* 2007, Cole *et al.* 2011), ya que implica menos gastos para su implementación y mantenimiento (Bullard *et al.* 1992, Engel y Parrota 2001, Madsen y Lof 2005, Guzmán 2012). En un bosque de montaña, en Costa Rica, los costos de siembra directa de 5 especies fueron del 10-30% (por 100 plántulas) menores en comparación con las plantaciones de cuatro especies, incluyendo los costos de mantenimiento (Cole *et al.* 2011). Por otra parte, en ambientes áridos o semiaridos esta técnica puede implementarse durante la época de lluvias por lo que el gasto de agua es menor en comparación con las plantaciones, donde las especies son usualmente propagadas en vivero durante la época de secas (Ochsner 2001). Además, la siembra directa puede tener un impacto menor que las plantaciones en la vegetación ya establecida durante la sucesión natural (Sampaio *et al.* 2007). A través de siembra directa se pueden introducir un mayor número de especies, de semillas por especie y cubrir

áreas mayores que las que pueden ser introducidas mediante plantaciones (Harris y Leiser 1979, Jonson 2010, Cabin *et al.* 2002, Holl *et al.* 2011 CONAFOR 2002, Lamb *et al.* 2005, Cole *et al.* 2010). Por ejemplo, sólo 62 especies de 20 sitios de BTC en México tienen protocolos de propagación publicados; para el BTC de Morelos se tienen dos especies registradas en esta revisión (Bonfil y Trejo 2010) mientras que la riqueza de árboles asciende aproximadamente a 167 especies (R. Ramírez, *com. pers.*). La falta de conocimientos sobre propagación limita el uso de especies nativas en proyectos de restauración y aumenta los costos (Cervantes *et al.* 2001, Bonfil y Trejo 2010, Cervantes *et al.* 2014). En este escenario, en este trabajo se evaluó el desempeño de especies nativas introducidas por siembra directa a un bosque tropical caducifolio secundario. Éste bosque tiene 38 años de abandono y ha estado afectado por la ganadería de libre pastoreo. Los resultados aportarán conocimiento básico para desarrollar estrategias de restauración con especies nativas.

3. OBJETIVO

Evaluar el desempeño de seis especies arbóreas nativas en siembra directa en un bosque tropical caducifolio secundario bajo sucesión natural en Teotlalco, Puebla, en la Mixteca Baja Poblana.

Objetivos particulares

1. Determinar la emergencia de plántulas de seis especies arbóreas sucesionales tempranas y tardías después de la siembra directa.
2. Determinar el efecto del hábitat (con y sin dosel arbóreo) sobre la emergencia de plántulas.
3. Determinar el efecto de la densidad de siembra (individual y agrupada) sobre la emergencia de plántulas.
4. Determinar si las historias de vida de las especies, el hábitat y la densidad de siembra explican la supervivencia y crecimiento de plantas después de un año de la siembra.

4. HIPÓTESIS

1. La emergencia de plántulas de las especies sucesionales tempranas es mayor que la de las especies sucesionales tardías.
2. La emergencia de plántulas es mayor en hábitats con dosel que sin dosel.
3. La emergencia de plántulas es mayor con una densidad de siembra individual que agrupada.

4. Las especies sucesionales tempranas tienen mayor supervivencia en sitios con dosel y mayor crecimiento en sitios sin dosel, mientras que las especies tardías tienen mayor supervivencia y crecimiento en sitios con dosel.

5. METODOLOGÍA

5.1 Sitio de estudio

Este estudio se llevó a cabo en terrenos comunales de la comunidad de Teotlalco, Teotlalco, en el estado de Puebla (18°25'58" N, 98°42'39" O; 1,275 msnm) (Figura 1). El clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano (Aw_2), presenta una precipitación total anual de 626.2 mm (1951-2010), donde el 95% de la lluvia se presenta entre mayo y octubre (García 1973). La temperatura media anual es de 23.9 °C, con una temperatura media mínima de 14.6 °C y máxima de 33.3 °C (CONAGUA 2013) (Figura 2). La topografía es accidentada, con formaciones montañosas de mediana altitud y lomeríos con cañadas (Barbosa-Moreno *et al.* 2012). En la Mixteca, el material parental predominante es el metamórfico de la era Paleozoica; en zonas de baja pendiente se encuentran rocas calizas de origen sedimentario reciente y en zonas de altitud media a elevada hay rocas ígneas intrusivas como la andesita (Barbosa-Moreno *et al.* 2012). En la zona de estudio, la roca dominante es la andesita (SGM 2015). La mayor parte del área de la Mixteca está cubierta por suelos poco desarrollados (Barbosa-Moreno *et al.* 2012). En Teotlalco, los suelos dominantes son Leptosol, Regosol, Phaeozem y Gipsisol (INEGI 2015). El principal tipo de vegetación en la zona de estudio es el bosque tropical caducifolio (Guízar-Nolasco *et al.* 2010). En la Mixteca Baja, las familias con mayor número de especies son la Fabaceae, Asteraceae, Euphorbiaceae, Burseraceae, Rubiaceae y Cactaceae (CONANP – CIBYC-UAEM 2013).



Figura 1. Mapa de ubicación de la localidad de Teotlalco, Teo., Puebla (a) y de la parcela excluida de la perturbación (b).

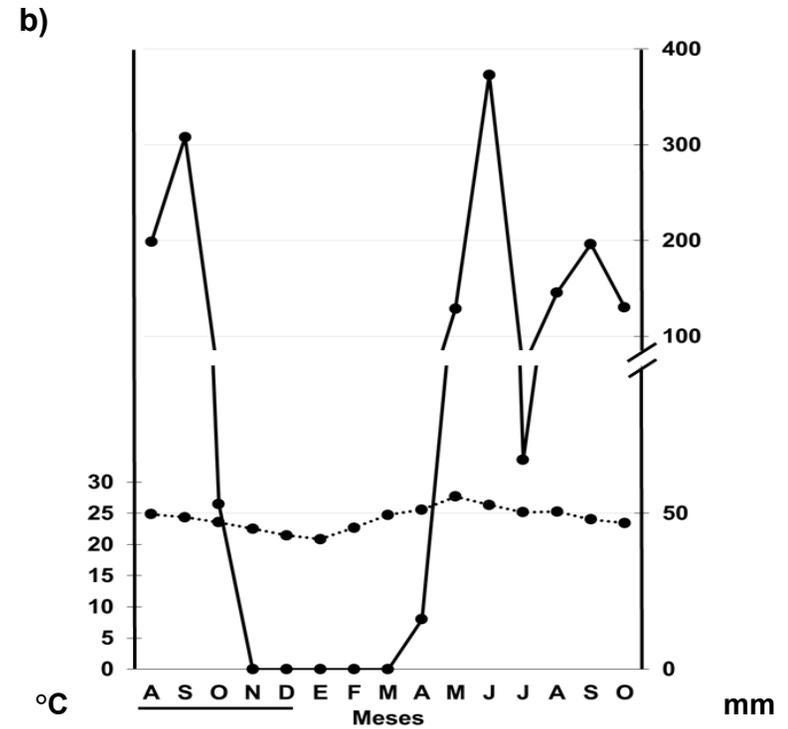
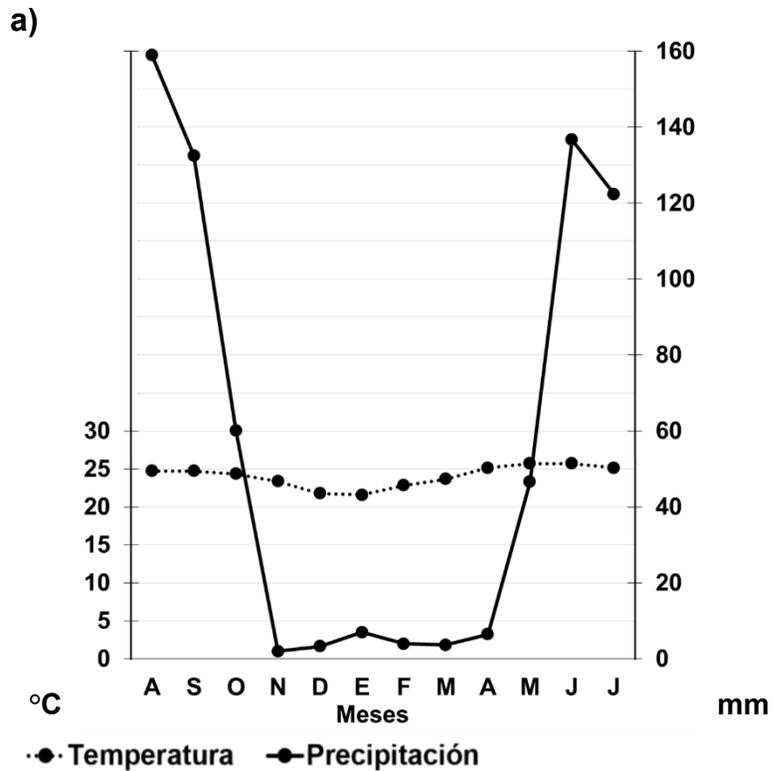


Figura 2. a) Temperatura media anual del aire (línea punteada) y precipitación anual (línea continua) para el periodo 1951-2010 en Teotlalco, Puebla. Los nombres de los meses (agosto a julio) se representan con la letra inicial. b) Temperatura y precipitación mensuales para el periodo de evaluación de la emergencia de plántulas y su desempeño después de un año de la siembra (septiembre 2013 a octubre 2014). Los meses subrayados corresponden al año 2013, el resto de los meses corresponden al año 2014. Datos proporcionados por la Coordinación General del Servicio Meteorológico Nacional (CONAGUA 2013, SGM 2015).

5.2 Historia de uso en el sitio de estudio

Al comienzo de la época de lluvias entran de 200 a 300 cabezas de ganado a las tierras comunales de Teotlalco, Puebla, provenientes de localidades vecinas. Los ganaderos pagan de 200 a 250 pesos por cabeza para que su ganado se alimente libremente en el bosque secundario. En octubre, al inicio de la época seca, los animales regresan a sus lugares de origen y son estabulados (CONANP – CIBYC-UAEM 2013).

Dos meses antes del establecimiento de éste experimento se excluyó de la perturbación por ganadería y extracción selectiva de plantas y animales una parcela de 2 ha. Esta parcela es un polígono irregular; las cinco coordenadas de referencia (UTM) son: X_1 1517210, Y_1 2040491; X_2 517264, Y_2 2040390; X_3 517350, Y_3 2040411; X_4 517356, Y_4 2040573 y X_5 517272, Y_5 2040588. La parcela presenta una altitud de 1350 a 1370 m y está rodeada de parches de vegetación conservada y perturbada (Figura 1).

En el sitio donde se estableció la parcela se encontraba un rancho ocupado principalmente para una vivienda y cultivo de maíz que después fue abandonado. Unos años después del abandono, el terreno fue asignado al Sr. Graciano Villarruel quien cortó y quemó la vegetación secundaria que ahí crecía, compuesta principalmente por *Acacia cochliacantha* (Fabaceae) (Sr. Graciano Villarruel Flores, *com. pers.*). Durante el periodo de 1970 a 1975 el terreno fue utilizado para sembrar maíz (3-5 k de semilla) mezclado con cacahuete y frijol con fines de autoconsumo. Las siembras eran de temporal, se utilizó la yunta para arar el suelo y no se agregó ningún tipo de fertilizante ni plaguicida. El terreno fue abandonado por el Sr. Villarruel debido a su lejanía con la localidad de Teotlalco (a 2 horas caminando),

ya que esto requería mayor inversión de tiempo y no se compensaba con el bajo rendimiento del cultivo durante los años con mal temporal de lluvias (Sr. Graciano Villarruel Flores, poblador de Teotlalco, *com. pers.*). Después del abandono se dejó crecer la vegetación nativa y se permitió la entrada de ganado en el sitio, por lo que ahora se observa una selva secundaria con un dosel discontinuo (ver apartado 5.3). Actualmente, en zonas aledañas a la parcela, el ganado entra libremente a alimentarse de la vegetación secundaria durante la época de lluvias y las personas de la localidad extraen leña y frutos de distintas especies para consumo y venta local (*com. pers.*, Sr. Amador Morales Campos, poblador de Teotlalco).

5.3 Caracterización del sitio de estudio

5.3.1 Vegetación leñosa

A principios del 2014, en toda la parcela se realizó un censo de la vegetación leñosa con un diámetro a la altura del pecho (DAP a 1.30 m de altura) de ≥ 2.5 cm (Gentry 1982) para identificar las especies que brindan dosel.

5.3.2 Vegetación no leñosa

Para estimar la biomasa de la vegetación no-leñosa se hizo un muestreo sistemático a finales de la época de lluvias de 2014. Para ello se establecieron seis cuadros de 0.5 x 0.5 m por subparcela (cuatro subparcelas, ver abajo) y dos por cada sección de la pendiente (alta, media y baja) (Apéndice 1) para un total de 6 m² de área de muestreo. En cada cuadro se recolectaron las herbáceas, que después se deshidrataron, pesaron e identificaron con base en revisiones bibliográficas y

ejemplares del herbario HUMO “Graciela Calderón de Rzedowski” del CIBYC-UAEM. Para determinar si había un efecto de la subparcela y la sección de la pendiente sobre la biomasa de vegetación no leñosa se hizo un análisis de varianza (ANOVA).

5.3.3 Luz, temperatura y humedad relativa

Para caracterizar el dosel arbóreo donde se hizo la siembra directa (ver apartado 5.5) se midió i) la temperatura y la humedad relativa con un termohigrómetro digital (TFA) y ii) la radiación fotosintéticamente activa (RFA) con un medidor de luz (sensor cuántico LI-COR, LI-250A) en los cuadros donde se tenía programado realizar la siembra directa. Los cuadros considerados “con dosel” fueron aquéllos donde los árboles o arbustos ofrecían sombra en un eje vertical (90°) con respecto al plano horizontal; en los cuadros considerados “sin dosel” el suelo estaba cubierto por herbáceas. El termohigrómetro y el medidor de luz se colocaron en el centro del cuadro de siembra directa a nivel del suelo para determinar la temperatura, la humedad relativa del aire y la radiación. La medición se hizo durante un día en septiembre de 2014 e inició a las 08:00 h y finalizó a las 16:00 h.

Para cada variable dependiente (temperatura, humedad relativa y RFA) se hizo un ANOVA. Los factores independientes fueron la presencia de dosel (con y sin dosel) y la subparcela (1-4). Para cumplir con los supuestos del ANOVA las variables luz y temperatura fueron transformadas con el logaritmo base 10 y la variable humedad relativa fue transformada por arcoseno. En la sección de resultados se muestran las medias (\pm error estándar) transformadas a sus unidades originales.

5.3.4 Suelo

En junio de 2014 se describió el suelo del sitio siguiendo la metodología de Siebe *et al.* (2006). En cada subparcela se recolectaron cinco muestras de suelo (200 g cada una, $n=60$) por cada sección de la pendiente (alta, media y baja) (Apéndice 1). A mediados de la época de lluvias, en septiembre de 2014, se recolectó el mantillo en 0.3 m^2 ($n=60$, 1.88 m^2 muestreados); de las muestras de mantillo se obtuvo el peso húmedo y seco. Para la determinación de éste último, las muestras se colocaron en un horno de secado (Binder) a $60 \text{ }^\circ\text{C}$ hasta obtener peso constante. Las muestras de suelo se analizaron en el Laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima del Instituto de Ecología de la UNAM, siguiendo los métodos que se detallan en el Apéndice 2. En las muestras de suelo se determinó: clase textural (con muestras compuestas), mantillo, pH, contenido gravimétrico de agua, carbono orgánico (C.O.), materia orgánica mineralizable (M.O.), nitrógeno (N) y fósforo (P) totales, nitrato (NO_3), amonio (NH_4) y P disponible (P_{dis}). Para cada variable dependiente se realizó un ANOVA. Los factores independientes fueron la presencia de dosel (con y sin dosel) y la subparcela (1-4). Cuando fue necesario, los datos fueron transformados para cumplir con los supuestos del ANOVA. En la sección de resultados se muestran las medias (\pm error estándar) transformadas a sus unidades originales.

5.4 Selección de especies y recolección de semillas

Para este estudio se seleccionaron seis especies arbóreas nativas del BTC que corresponden a tres especies sucesionales tempranas y tres tardías dispersadas por el viento (4 especies) o los animales (dos especies; Cuadro 1). Dos especies (*Jacaratia mexicana* y *Spondias purpurea*) tienen frutos carnosos que son dispersados por murciélagos, aves, y vertebrados como la zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*) y el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) (Valenzuela y Ceballos 2000, Bullock 2002, Mandujano 2002). Estos vertebrados depositan las semillas de forma agrupada en un sitio distinto a aquel donde las consumieron (Valenzuela y Ceballos 2000, Bullock 2002, Mandujano 2002) (Cuadro 1). Las especies seleccionadas son utilizadas por los pobladores de la localidad de Teotlalco con fines medicinales (*Amphipterygium adstringens*, *Haematoxylum brasiletto*), alimenticios (*J. mexicana*, *S. purpurea*) o como combustible (*Acacia coulteri*, *H. brasiletto*, *Ipomoea pauciflora*), principalmente (CONANP – CIBYC-UAEM 2013).

De febrero a junio del 2013 se recolectaron semillas de todas las especies en el sitio de estudio y localidades cercanas. Las semillas se recolectaron de al menos ocho árboles visualmente sanos y separados entre sí un mínimo de 50 m de distancia para incluir variabilidad genética. En el caso de *J. mexicana* y *S. purpurea* se removió la parte carnosa del fruto, las semillas se limpiaron con agua corriente y se secaron sobre papel y al sol hasta que se notara un secado externo, y posteriormente se secaron a la sombra durante 10 días aproximadamente. Cuando fue necesario, las vainas de *A. coulteri* y *H. brasiletto* se presionaron suavemente o se abrieron para extraer las semillas. Todas las semillas amorfas, dañadas

físicamente o con coloración diferente fueron eliminadas. Después de extraerlas, limpiarlas y separarlas, las semillas se guardaron en bolsas de papel etiquetadas y se almacenaron en un lugar fresco y seco, a la sombra y a temperatura ambiente.

Antes de proceder a la siembra se aplicaron diferentes tratamientos pregerminativos a las semillas (Cuadro 1). El tratamiento pregerminativo para cuatro de las seis especies fue la imbibición; las semillas se remojaron en agua y se determinó su viabilidad por la técnica de flotación. Esta técnica considera que hay una relación entre la densidad específica de la semilla y el desarrollo del embrión (Arriaga *et al.* 1994). Las semillas que no flotaron o que después de un tiempo de remojo no presentaron hinchamiento se descartaron. Esta técnica puede ser utilizada en comunidades rurales debido a su bajo costo (Monroy y Colín 2001), aunque se corre el riesgo de desechar semillas útiles (Vara 2010).

Cuadro 1. Familia, especie, nombre común, forma de dispersión, historia de vida sucesional temprana o tardía y tratamiento pregerminativo de seis especies de árboles sembrados de forma directa, en septiembre de 2013, en el BTC secundario excluido de la perturbación en Teotlalco, Puebla.

Familia	Especie	Nombre común	Forma de dispersión	Historia de vida	Tratamiento pregerminativo
Anacardiaceae	<i>Amphipterygium adstringens</i> (Schltdl.) Standl.	Cuachalalate	Abiótica (viento, gravedad)	Tardía	Imbibición ^a
	<i>Spondias purpurea</i> L.	Ciruelo	Biótica (aves y mamíferos)	Temprana	Secado ^b
Caricaceae	<i>Jacaratia mexicana</i> A. DC.	Bonete, cuaguayote	Biótica (aves y mamíferos)	Tardía	Secado ^c
Convolvulaceae	<i>Ipomoea pauciflora</i> M. Martens & Galeotti	Cazahuate	Abiótica (viento, gravedad)	Temprana	Escarificación mecánica ^d
Fabaceae	<i>Acacia coulteri</i> Benth.	Palo blanco	Abiótica (viento, gravedad)	Temprana	Imbibición ^e
	<i>Haematoxylum brasiletto</i> H. Karst.	Palo de Brasil	Abiótica (viento, gravedad)	Tardía	Imbibición ^f

^aCid 2008, ^bAlba 2015, ^cJiménez 2012, ^dCastro-Jaimes 2015, ^eObservación personal, ^fSIRE 2005a.

5.5 Siembra directa

La parcela excluida se dividió en cuatro subparcelas de 0.5 ha cada una. En cada subparcela se establecieron 42 cuadros de 1.2 x 1.8 m, de éstos, 21 cuadros se ubicaron bajo el dosel y 21 en áreas sin dosel. Las especies de la familia Convolvulaceae producen metabolitos secundarios que podrían inhibir la emergencia de las plántulas (Anaya *et al.* 1995) por lo que se evitó sembrar debajo de su dosel. Cada cuadro se dividió en dos subcuadros con seis puntos de siembra (Figura 3). Para ubicar cada punto de siembra y proteger a las semillas de la depredación o del arrastre por agua se utilizaron tubos de PVC de 5 cm de altura y 10 cm de diámetro. En otros estudios de siembra directa se ha reportado que el uso de éste tipo de protectores físicos incrementan la germinación de semillas y la supervivencia de las plántulas (Santos *et al.* 2004, Santos 2012).

La distancia entre los puntos de siembra fue de 30 cm. Las herbáceas presentes en los cuadros se removieron antes de realizar la siembra y una vez más en la siguiente temporada de lluvias. En cada subcuadro se sembraron 10 semillas de cada especie, con una semilla por tubo en los puntos de siembra del 1 al 5 y cinco semillas en el punto de siembra número 6 (Figura 3). En total se sembraron 560 semillas por especie. La siembra directa se realizó a principios de septiembre de 2013 y la emergencia se registró diariamente durante 30 días. La emergencia de la radícula sobre el suelo se consideró como signo visible de la germinación exitosa. En octubre de 2013, 15 días después de medir la emergencia, se midieron la altura (cm) y el diámetro de la base (DB, mm) de las plántulas. Un año después de la siembra, en octubre de 2014 se evaluaron nuevamente la supervivencia y el crecimiento.

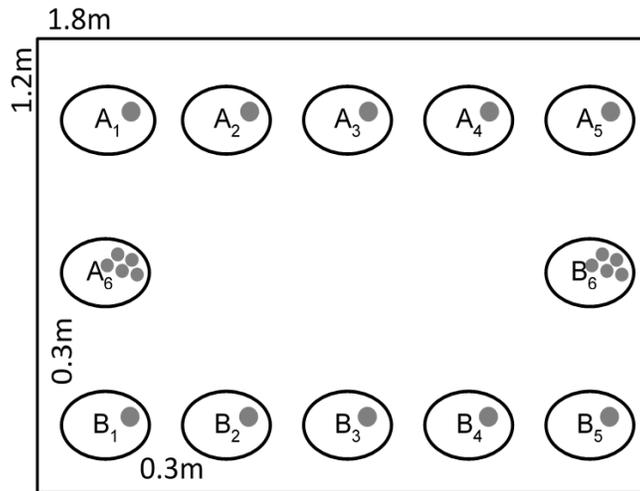


Figura 3. Cuadro para siembra directa. Los círculos representan los puntos de siembra de las especies A y B. Los puntos con una semilla sembrada se numeraron del 1 al 5, mientras que el punto sembrado con cinco semillas se designó con el número 6.

5.6 Análisis de datos

5.6.1 Emergencia

Para evaluar la emergencia se realizó un análisis mediante un Modelo Lineal Generalizado (MLG) binomial, con función de vínculo logit (Crawley 2007). Las variables independientes fueron la historia de vida de la especie (con dos niveles, sucesional temprana y tardía), la presencia de dosel arbóreo (dos niveles, con y sin dosel) y la densidad de siembra (dos niveles, individual y agrupada).

5.6.2 Supervivencia

Para evaluar la supervivencia se hizo un análisis mediante un MLG binomial con la historia de vida, dosel arbóreo y densidad de siembra como variables independientes.

Para seleccionar el modelo que mejor se ajustó a los datos se hizo un análisis secuencial. Para ello se utilizó el Criterio de Información de Akaike, AIC (Akaike Information Criterion, por sus siglas en inglés). Éste índice evalúa tanto el ajuste del modelo a los datos como la complejidad del modelo, cuanto más pequeño es el AIC mejor es el ajuste. Cuando hubo diferencias significativas se hizo una prueba de comparaciones múltiples de Tukey en MLG (Crawley 2007). Los MLG se hicieron con el programa R Project (R Core Team 2015). En los resultados se muestra la probabilidad de emergencia o supervivencia. Para cada especie se calculó la probabilidad de éxito, entendida como la fracción de semillas sembradas que emergieron y que sobrevivieron después de un año (probabilidad de emergencia x probabilidad de supervivencia) (Ceccon *et al.* 2015).

5.6.3 Crecimiento

Para determinar la tasa relativa de crecimiento se usó la siguiente fórmula:

$$TRC_A = \frac{A_{t_2} - A_{t_1}}{A_{t_1}}$$

donde: TRC= Tasa relativa de crecimiento
A= Altura (o diámetro de la base, DB)
t₁= medición en tiempo 1
t₂= medición en tiempo 2

Para evaluar el efecto de los factores independientes, presencia de dosel arbóreo y densidad de siembra, sobre la tasa relativa de crecimiento de las especies con mayor número de individuos (*A. coulteri* n=41 e *I. pauciflora* n=21) se hizo un análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis (Zar 2010). Este análisis se realizó con el programa Statistica 7.0 (StatSoft Inc. 2004). En los resultados se muestra la media ± el error estándar del tamaño (altura y DB) y de la TRC de las plantas. Además, se llevó a cabo un análisis de componentes principales (ACP) para determinar qué variables de la caracterización del suelo y la vegetación explican mayor variación sobre la emergencia, supervivencia y crecimiento. Este análisis se realizó con el programa Statistica 7.0 (StatSoft Inc. 2004).

6. RESULTADOS

6.1 Caracterización del sitio

6.1.1 Vegetación leñosa

En total se registraron 1369 plantas leñosas de 30 especies de 12 familias. Las familias con mayor riqueza fueron Fabaceae (10 especies) y Burseraceae (4). Las familias más abundantes fueron Fabaceae (713 individuos), Euphorbiaceae (421) y Convolvulaceae (134). En orden descendente, las especies con mayor abundancia fueron *Euphorbia schlechtendalii* (Euphorbiaceae; 397 individuos), *Acacia cochliacantha* (Fabaceae, 352) y *Conzattia multiflora* (Fabaceae; 201) (Apéndice 3). Las plantas leñosas tuvieron una altura media (\pm error estándar) de 452.68 ± 4.85 cm, un diámetro de la base (DB) de 149.57 ± 3.29 mm, un DAP de 84.89 ± 1.95 mm y una cobertura de 16.35 ± 0.62 m² (Cuadro 2).

Cuadro 2. Caracterización de la vegetación leñosa en cuatro subparcelas de estudio en Teotlalco, Puebla. Se muestra el número de subparcela (1-4), número de especies, número (abundancia) y densidad de leñosas, y la media \pm error estándar de la altura, diámetro de la base (DB), diámetro a la altura del pecho (DAP) y de la cobertura del dosel.

Subparcela	Número de especies	Abundancia	Densidad (leñosas/ha)	Altura (cm)	DB (mm)	DAP (mm)	Cobertura (m²)
1	19	264	0.03	460.47 \pm 10.68	136.74 \pm 5.82	70.07 \pm 2.70	16.36 \pm 1.31
2	20	397	0.04	426.09 \pm 8.36	174.53 \pm 4.95	99.02 \pm 2.27	13.46 \pm 1.0
3	23	320	0.03	468.85 \pm 10.26	149.63 \pm 8.62	59.15 \pm 1.95	16.39 \pm 1.1
4	14	388	0.04	461.25 \pm 9.63	132.72 \pm 6.36	62.39 \pm 2.11	19.26 \pm 1.44

6.1.2 Vegetación no leñosa

En total se identificaron 27 plantas a nivel de especie, 23 a género y 2 a nivel de familia, distribuidas en 14 familias; diez plantas no fueron identificadas y quedaron nombradas como morfoespecie. Las familias con mayor riqueza fueron Fabaceae (11 especies), Poaceae (9) y Asteraceae (6). Las especies con mayor biomasa fueron *Oplismenus* sp. (Poaceae; 169.45 g/m²) que representó el 13.46% de la biomasa total, *Dicliptera peduncularis* (Acanthaceae; 136.98 g/m²) que representó el 10.88% de la biomasa total y *Crotalaria cajanifolia* (Fabaceae; 114.08 g/m²) que representó el 9.07% de la biomasa total. La biomasa de vegetación no-leñosa promedio (\pm error estándar) fue de 43.99 \pm 1.12 g/m². La biomasa de herbáceas fue similar en las cuatro subparcelas ($F=0.36$, $g.l.=3$, $P<0.70$) y en los tres niveles de pendiente ($F=0.38$, $g.l.=2$, $P<0.77$) (Apéndice 4).

6.1.3 Luz, temperatura y humedad relativa

Los resultados del ANOVA mostraron que la radiación fotosintéticamente activa (RFA) en los cuadros sin dosel (569.36 \pm 1.10 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$) fue cuatro veces mayor que la registrada en los cuadros con dosel (140.53 \pm 1.10 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$) ($F=108.32$, $P<0.001$). La temperatura en los cuadros sin dosel (33.85 \pm 1.01 °C) fue significativamente mayor que aquella bajo el dosel (32.52 \pm 1.01 °C) ($F=8.19$, $P<0.005$). La humedad relativa en los cuadros con dosel (37.38 \pm 0.01%) fue estadísticamente similar a aquella en cuadros sin dosel (36.98 \pm 0.01%) ($F=0.1$, $P<0.75$) (Cuadro 3).

Cuadro 3. Luz, temperatura y humedad relativa entre cuadros con y sin dosel. Se muestran los valores de *F* y *P* del análisis de varianza realizado.

Factor		Luz ($\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$)	<i>F</i>	<i>P</i>
Hábitat	Con dosel	140.53 \pm 1.10	108.32	<0.001
	Sin dosel	569.36 \pm 1.10		
Parcela	1	83.13 \pm 1.14	51.21	<0.001
	2	476.41 \pm 1.14		
	3	217.25 \pm 1.14		
	4	744.04 \pm 1.14		
Hábitat*Parcela			0.05	0.99
Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)				
Hábitat	Con dosel	32.52 \pm 1.01	8.19	0.005
	Sin dosel	33.85 \pm 1.01		
Parcela	1	24.56 \pm 1.01	240.28	<0.001
	2	33.17 \pm 1.01		
	3	36.72 \pm 1.01		
	4	40.50 \pm 1.01		
Hábitat*Parcela			2.11	0.10
Humedad relativa (%)				
Hábitat	Con dosel	37.38 \pm 0.01	0.10	0.75
	Sin dosel	36.98 \pm 0.01		
Parcela	1	67.73 \pm 0.02	319.85	<0.001
	2	41.29 \pm 0.02		
	3	21.79 \pm 0.02		
	4	20.74 \pm 0.02		
Hábitat*Parcela			0.74	0.53

6.1.4 Suelo

De acuerdo con la Base Referencial Mundial del Recurso Suelo, WRB (World Reference Base for Soil Resources, por sus siglas en inglés), el suelo fue clasificado como *mollic Leptosols (eutric)* en la superficie cumbral, *lithic Leptosols (eutric)* en el hombro de ladera y *mollic Leptosols* en la parte alta del lomo de ladera (Figura 4). Los Leptosoles son suelos delgados formados sobre roca continua o con fragmentos muy gruesos (WRB 2014). La descripción completa de cada perfil de suelo se muestra en el Apéndice 5.

El suelo de las cuatro subparcelas presentó una textura entre franca arcillosa y franca arenosa, ya que se registró más del 40% de arena, alrededor de 20% de limo y entre 26 y 32% de arcilla (Cuadro 4). En promedio, para las cuatro subparcelas, se registró 0.21 ± 0.01 Mg/ha de mantillo, un pH ligeramente ácido (5.3 ± 0.06) y un contenido gravimétrico de agua de $10.69 \pm 0.24\%$. El porcentaje de carbono orgánico fue de $14.10 \pm 1.05\%$ y el de la materia orgánica mineralizable fue de $8.18 \pm 1.05\%$. El contenido de nitrógeno total fue de $0.6 \pm 0.10\%$ y la relación carbono-nitrógeno fue de 0.29 ± 0.01 . El nitrato (N-NO₃) en el suelo fue de 6.60 ± 0.21 µg/g, el amonio (N-NH₄) de $10.84 \pm 0.0.6$ µg/g y la relación N-NO₃:N-NH₄ de 0.61 ± 0.02 . La concentración de fósforo total en el suelo fue de 0.15 ± 0.01 mg/m y el fósforo disponible de 2.26 ± 1.09 µg/g. Algunos atributos del suelo fueron diferentes por efecto de la pendiente, la subparcela o la interacción de estos factores (Apéndice 6).

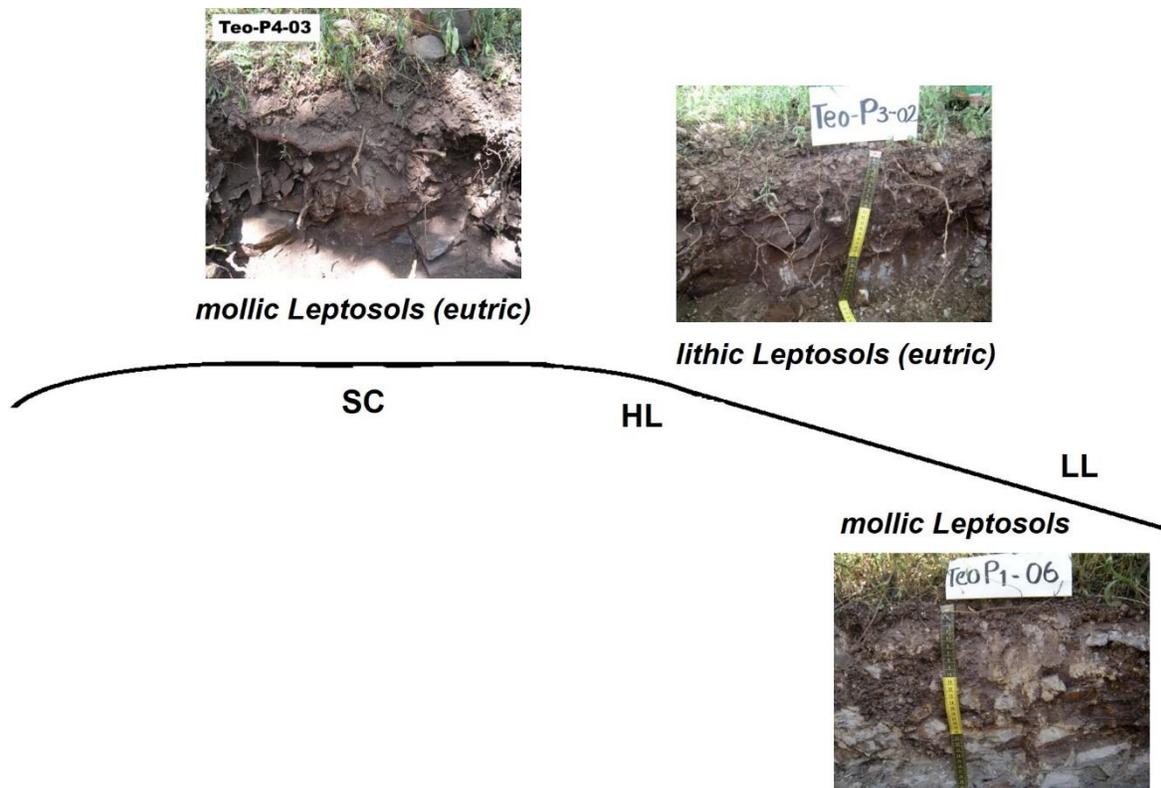


Figura 4. Clasificación del suelo, de acuerdo con la WRB, en la superficie cumbre (SC), hombro de ladera (HL) y lomo de ladera (LL) en la parcela excluida en Teotlalco, Puebla.

Cuadro 4. Clase de texturas del suelo de las subparcelas de estudio en Teotlalco, Puebla. Se muestran los porcentajes de arena, limo y arcilla.

Subparcela	%Arena	%Limo	%Arcilla	Clase textural
1	54	20	26	Franco arcillo arenoso
2	50	20	30	Franco arcillo arenoso
3	44	24	32	Franco arcilloso
4	46	26	28	Franco arenoso arcilloso

6.2 Emergencia

De las 3,360 semillas que se sembraron solo emergió el 42.8%, es decir, 1,438 plántulas de las 6 especies evaluadas. Las especies con mayor porcentaje de emergencia fueron las sucesionales tempranas *A. coulteri* (Fabaceae) con 88.39% de emergencia (495 plántulas) e *I. pauciflora* (Convolvulaceae) con 85.71% de emergencia (480 plántulas). El resto de las especies presentaron porcentajes de emergencia menores al 40% (Cuadro 5, Apéndice 7). Durante el periodo de evaluación, la emergencia se presentó más frecuentemente durante los primeros cinco días después de la siembra y disminuyó con el tiempo. Se registraron dos picos de emergencia, el primero dominado por la emergencia de las especies tempranas y el segundo dominado por la emergencia de las especies tardías (Figura 5). En el 2014, después de un año de la siembra, aún se registró la emergencia de plántulas de *S. purpurea* (9 plántulas), *A. coulteri* (3 plántulas) y *J. mexicana* (3 plántulas).

Cuadro 5. Especies utilizadas en la siembra directa ordenadas de acuerdo a su porcentaje de emergencia. Se muestra el tamaño de la semilla, el número de plantas (n) que emergieron y sobrevivieron, el porcentaje de emergencia (%E) y de supervivencia (%S), media \pm error estándar del tamaño y tasa relativa de crecimiento (TRC) en altura y diámetro de la base (DB) de las especies sembradas.

Especie	Tamaño semilla (mm)			Emergencia		Supervivencia			Tamaño 2014		TRC	
	Largo	Ancho	Grosor	n	%E	n 2013	n 2014	%S	Altura	DAB	Altura	DAB
									cm	mm	cm/año	mm/año
<i>A. coulteri</i>	12.23	8.76	2.01	495	34.42	177	41	23.16	18.68 \pm 0.92	3.83 \pm 0.18	0.61 \pm 0.07	1.54 \pm 0.27
<i>I. pauciflora</i>	10.98	4.97	3.40	480	33.38	347	21	6.05	24.31 \pm 2.31	9.10 \pm 0.73	1.16 \pm 0.17	1.55 \pm 0.21
<i>H. brasiletto</i>	10.34	3.80	0.42	213	14.81	59	6	10.17	16.33 \pm 2.84	3.92 \pm 0.45	2.71 \pm 0.52	5.92 \pm 0.71
<i>J. mexicana</i>	7.49	4.65	4.56	141	9.81	106	0	0	-	-	-	-
<i>S. purpurea</i>	15.80	11.23	10.22	80	5.56	77	14	18.18	10.21 \pm 1.32	2.25 \pm 0.24	0.87 \pm 0.33	0.63 \pm 0.26
<i>A. adstringens</i>	38.48	13.07	16.73	29	2.02	12	0	0	-	-	-	-
Total				1438		778	82					

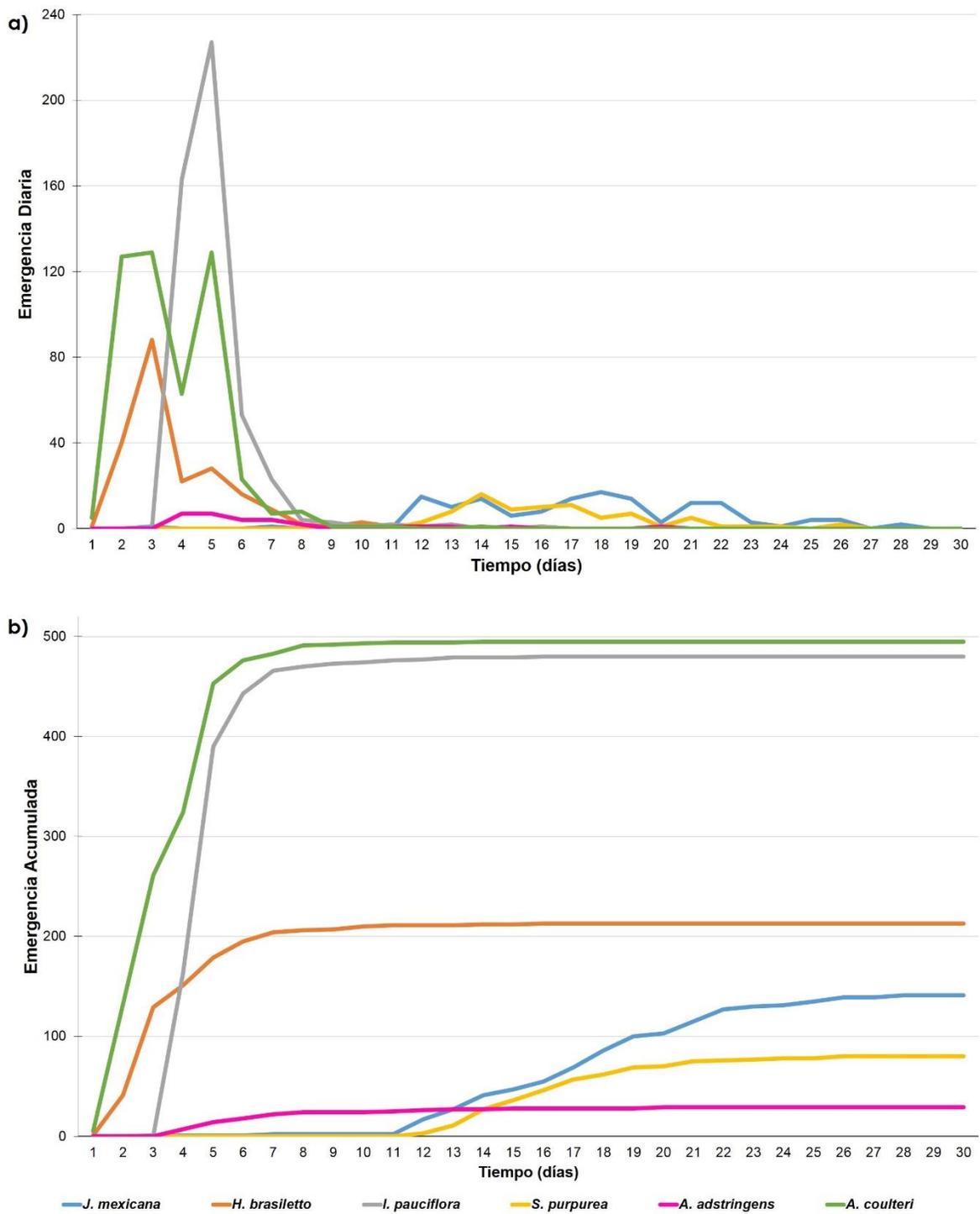


Figura 5. Emergencia a) diaria y b) acumulada de plántulas durante 30 días de seis especies sembradas en el BTC secundario, en Teotlalco, Puebla.

La probabilidad de emergencia de las especies sucesionales tempranas (0.63) fue 2.7 veces mayor que la de las especies sucesionales tardías (0.23) ($X^2=566.59$, $g.l.=1$, $P<0.001$). La probabilidad de emergencia de plántulas fue significativamente mayor en los sitios con dosel (0.46) que en aquéllos sin dosel (0.37) ($X^2=20.27$, $g.l.=1$, $P<0.001$). La probabilidad de emergencia de plántulas sembradas de forma individual (0.43) fue significativamente mayor que la de aquellas sembradas de forma agrupada (0.39) ($X^2=5.27$, $g.l.=1$, $P<0.02$). La interacción historia de vida*presencia de dosel fue significativa ($X^2=5.55$, $g.l.=1$, $P<0.02$) y reveló que la probabilidad de emergencia de las especies sucesionales tardías en sitios con dosel fue significativamente mayor que en los sitios sin dosel, mientras que la probabilidad de emergencia de las especies tempranas fue similar en sitios con y sin dosel (Figura 6). Los resultados del análisis secuencial mostraron que el modelo que mejor se ajustó a los datos incluyó el efecto de la historia de vida, la presencia de dosel, la densidad de siembra y la interacción historia de vida*presencia de dosel sobre la probabilidad de emergencia (Devianza= 13.03%, AIC= 4000.31; Cuadro 6, Apéndice 8).

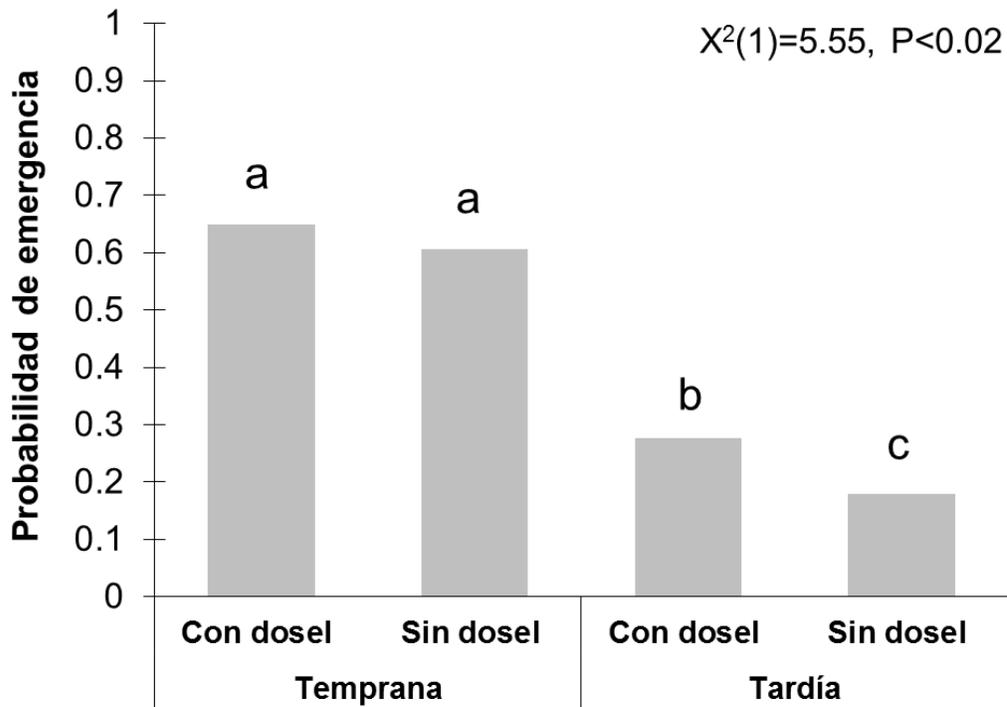


Figura 6. Probabilidad de emergencia de plántulas por efecto de la interacción historia de vida*presencia de dosel. Letras distintas indican diferencias significativas.

Cuadro 6. Análisis de devianza de la probabilidad de emergencia de plántulas de seis especies sembradas en un BTC secundario en Teotlalco, Puebla. Se muestra la fuente de variación, los grados de libertad (*g.l.*), la devianza y el valor de *P* usando la X^2 para probar la significancia.

Fuente	<i>g.l.</i>	devianza	<i>P</i>
Historia de vida (Hv)	1	566.59	<0.001
Presencia de dosel (Pd)	1	20.27	<0.001
Densidad	1	5.27	0.02
Hv*Pd	1	5.55	0.02

6.3 Supervivencia de plántulas

Para determinar la supervivencia se marcaron las 778 plántulas vivas después de registrar durante un mes la emergencia, es decir, únicamente 2.4% de la siembra inicial y el 54.1% de las plantas que emergieron. Después de un año de la siembra, sobrevivieron 82 plantas de las seis especies, es decir, sólo el 10.54%. Las especies sucesionales tempranas mostraron la mayor supervivencia: *A. coulteri* con 23.16% de supervivencia (41 plantas) e *I. pauciflora* con 6.05% de supervivencia (21 plantas). Sólo seis plántulas (10.17%) de *H. brasiletto* y 14 (18.18%) de *S. purpurea* sobrevivieron. No sobrevivió ninguna plántula de las especies sucesionales tardías *J. mexicana* y *A. adstringens* (Cuadro 5).

La probabilidad de supervivencia de las especies sucesionales tempranas (0.12) fue cuatro veces mayor que la de las sucesionales tardías (0.03) ($X^2=15.36$, $g.l.=1$, $P<0.001$). La probabilidad de supervivencia no fue afectada por la presencia de dosel ($X^2=3.35$, $g.l.=1$, $P<0.07$) ni por la densidad de siembra ($X^2=2.48$, $g.l.=1$, $P<0.12$). La interacción historia de vida*presencia de dosel fue significativa ($X^2=15.19$, $g.l.=1$, $P<0.001$) y mostró que la probabilidad de supervivencia de las especies sucesionales tempranas en sitios con dosel fue significativamente mayor que la del resto de las combinaciones, las cuales fueron similares entre sí (Figura 7a). La interacción presencia de dosel*densidad de siembra fue significativa ($X^2=15.19$, $g.l.=1$, $P<0.001$) y mostró que la probabilidad de supervivencia de plántulas sembradas de forma agrupada en sitios sin dosel fue mayor que la de aquéllas sembradas de forma individual. La probabilidad de supervivencia de plantas sembradas de forma individual y agrupada en sitios con dosel fueron similares entre sí ($X^2=4.49$, $g.l.=1$, $P<0.03$) (Figura 7b).

Los resultados del análisis secuencial mostraron que el modelo que mejor se ajustó a los datos incluyó el efecto de la historia de vida y de las interacciones historia de vida*presencia de dosel y presencia de dosel*densidad de siembra sobre la probabilidad de supervivencia de las plántulas (Devianza= 7.79%, AIC= 495.2) (Cuadro 7, Apéndice 9).

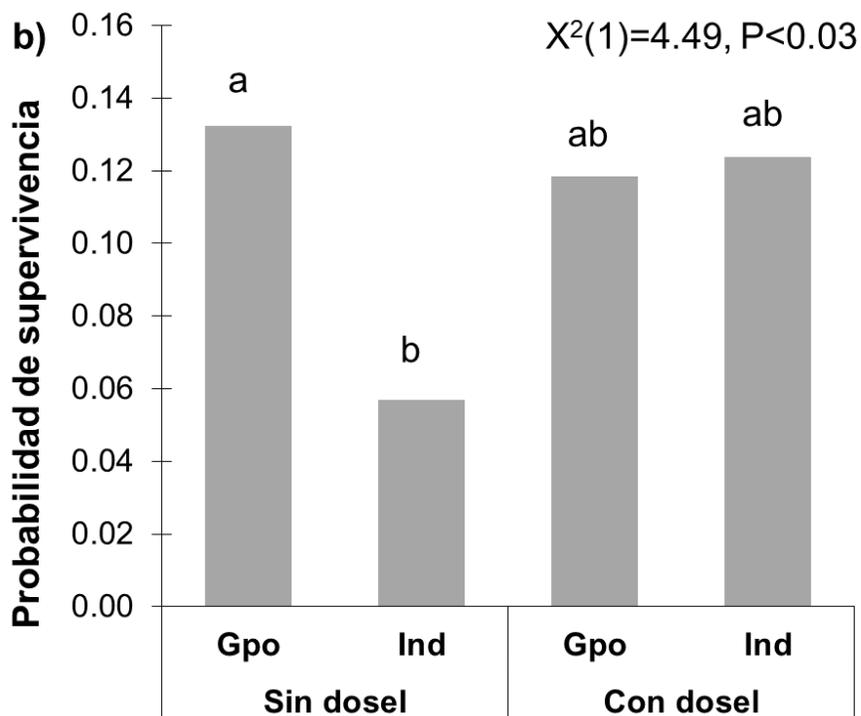
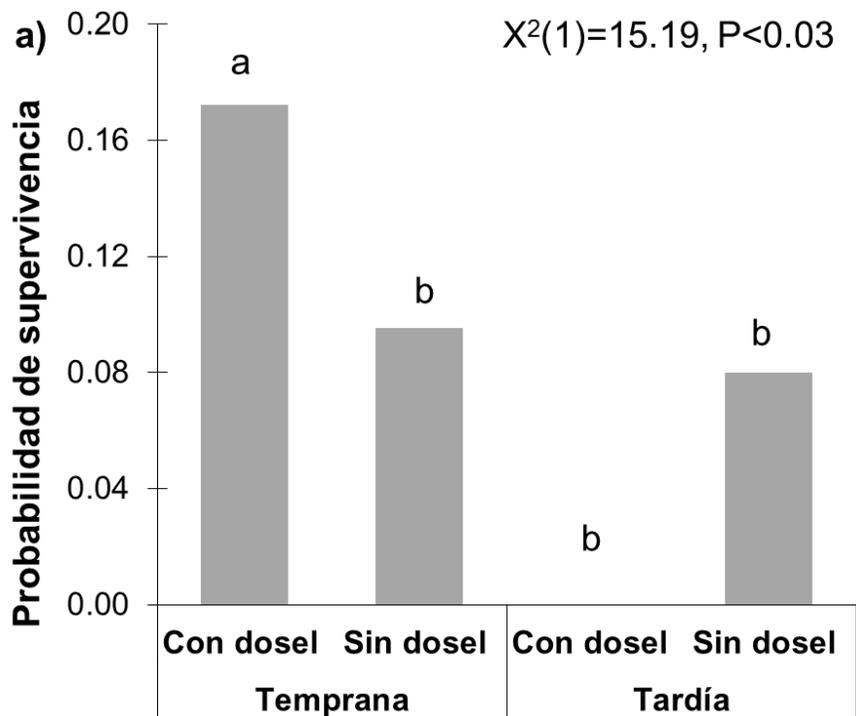


Figura 7. Probabilidad de supervivencia por efecto de las interacciones a) historia de vida*presencia de dosel y b) presencia de dosel*densidad de siembra (Ind: individual, Gpo: agrupada). Letras distintas indican diferencias significativas.

Cuadro 7. Análisis de devianza de la probabilidad de supervivencia de plántulas de seis especies sembradas en un BTC secundario en Teotlalco, Puebla. Se muestra la fuente de variación, los grados de libertad (g.l.), la devianza y el valor de P usando la X^2 para probar la significancia.

Factor	g.l.	devianza	P
Historia de vida (Hv)	1	15.36	<0.001
Presencia de dosel (Pd)	1	3.35	0.07
Densidad (Den)	1	2.48	0.12
Hv*Pd	1	15.19	<0.001
Pd*Den	1	4.49	0.03

Para *A. coulteri* la probabilidad de supervivencia de plántulas en los sitios con dosel (0.42) fue significativamente mayor que en los sitios sin dosel (0.18) ($X^2=7.91$, $g.l.=1$, $P<0.005$). La densidad de siembra no afectó la probabilidad de supervivencia de plántulas ($X^2=1.73$, $g.l.=1$, $P<0.19$). La probabilidad de supervivencia de plántulas sembradas de forma individual en sitios con dosel fue significativamente mayor que aquella en sitios sin dosel ($X^2=8.39$, $g.l.=1$, $P<0.004$). La probabilidad de supervivencia de plántulas sembradas de forma agrupada en sitios con dosel fue similar a aquella en sitios sin dosel (Figura 8). El MLG realizado para *A. coulteri* mostró un efecto de la presencia de dosel y de la interacción presencia de dosel*densidad de siembra sobre la probabilidad de supervivencia de plántulas (Devianza= 9.41%, AIC= 181.6) (Cuadro 8, Apéndice 10).

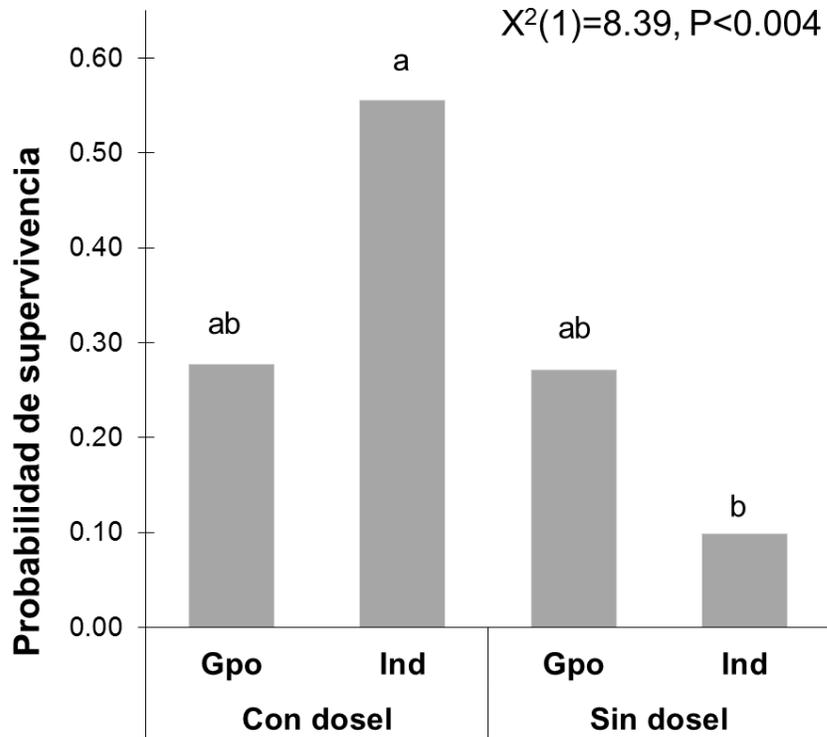


Figura 8. Probabilidad de supervivencia de *A. coulteri* debido al efecto de la interacción presencia de dosel*densidad de siembra (individual, Ind; agrupada, Gpo). Letras distintas indican diferencias significativas.

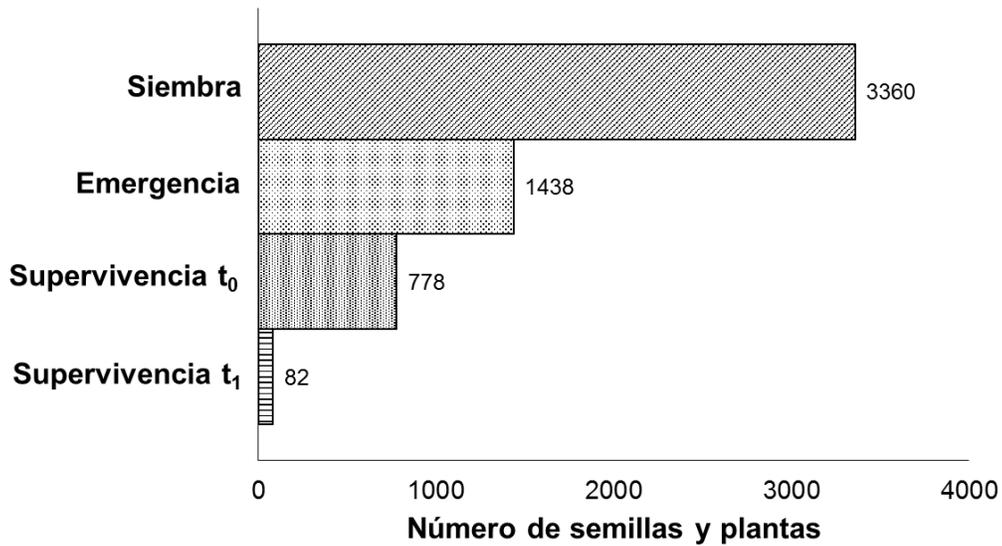
Cuadro 8. Análisis de devianza de la probabilidad de supervivencia de plántulas de *A. coulteri* sembrada en un BTC secundario en Teotlalco, Puebla. Se muestra la fuente de variación, los grados de libertad (g.l.), la devianza y el valor de P usando la X^2 para probar la significancia.

Factor	g.l.	Devianza	P
Presencia de dosel (Pd)	1	7.91	0.005
Densidad (Den)	1	1.73	0.19
Pd*Den	1	8.39	0.004

Probabilidad de éxito

A. coulteri e *I. pauciflora* tuvieron alta probabilidad de emergencia (0.88 y 0.86) pero baja probabilidad de supervivencia (0.23 y 0.06, respectivamente), por lo que su probabilidad de éxito, entendida como la fracción de semillas sembradas que emergieron y que sobrevivieron después de un año (probabilidad de emergencia x probabilidad de supervivencia), fue muy baja (0.2 y 0.05, respectivamente) (Figura 9).

a)



b)

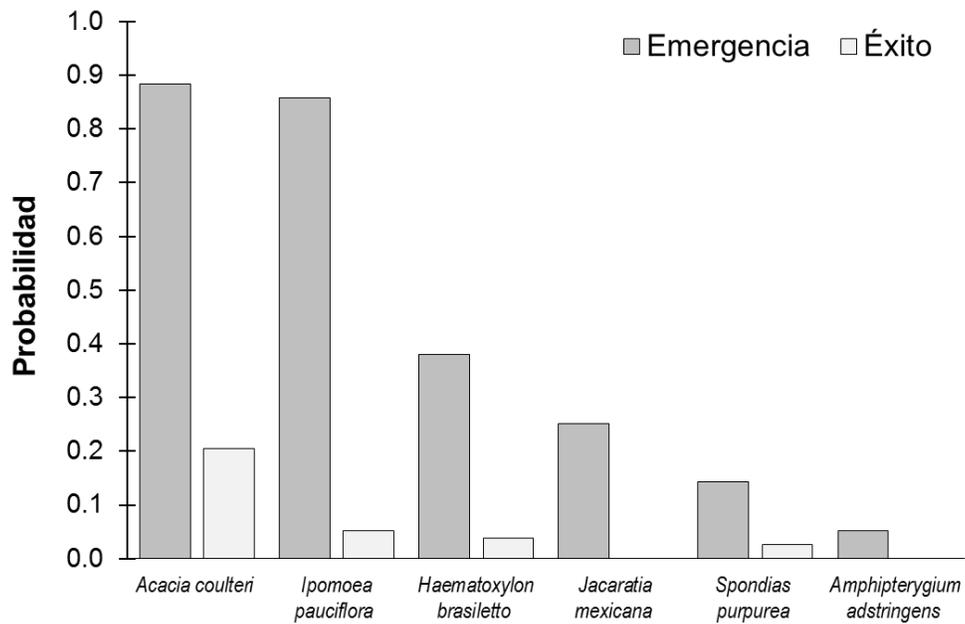


Figura 9. a) Número de semillas sembradas inicialmente (siembra), plántulas que emergieron (emergencia), plántulas en el tiempo cero (supervivencia t_0) y plántulas que sobrevivieron después de un año de la siembra (supervivencia t_1). b) Probabilidad de emergencia y de éxito (probabilidad de emergencia x probabilidad de supervivencia) para seis especies sembradas en el BTC secundario en Teotlalco, Puebla.

6.4 Crecimiento

Después de un año de la siembra, la tasa relativa de crecimiento en altura (TRC_A) de *I. pauciflora* (1.16 ± 0.17 cm/año) fue de casi el doble de la de *A. coulteri* (0.61 ± 0.07 cm/año), mientras que la TRC en diámetro de la base (TRC_{DB}) fue similar para las dos especies (1.55 ± 0.21 y 1.54 ± 0.27 mm/año, respectivamente). Después de un año, *I. pauciflora* y *A. coulteri* alcanzaron una altura similar (24.31 ± 2.31 cm y 18.68 ± 0.92 cm, respectivamente), mientras que *I. pauciflora* mostró un diámetro a la base (9.10 ± 0.73 mm) tres veces mayor que el de *A. coulteri* (3.83 ± 0.18 mm) (Cuadro 5).

Para las plantas de *I. pauciflora* que sobrevivieron en sitios con dosel el análisis de Kruskal-Wallis mostró que no hubo diferencias significativas en la TRC_A ($H=0.40$, $g.l.=1$, $P<0.53$) ni en la TRC_{DB} ($H=0.13$, $g.l.=1$, $P<0.72$) por efecto de la densidad de siembra.

Para *A. coulteri*, el análisis de Kruskal-Wallis mostró que la TRC_A en los sitios sin dosel (0.73 ± 0.10 cm/año) fue mayor que en los sitios con dosel (0.40 ± 0.07 cm/año) ($H=4.87$, $g.l.=1$, $P<0.03$). La densidad de siembra no tuvo un efecto significativo de sobre la TRC_A ($H=0.01$, $g.l.=1$, $P<0.92$). La interacción presencia de dosel*densidad de siembra fue significativa ($H=10.62$, $g.l.=1$, $P<0.01$) y mostró que las plantas sembradas de forma individual tuvieron mayor TRC_A en sitios sin dosel que en sitios con dosel (Figura 10a). Para ésta misma especie, el análisis mostró que la TRC_{DB} en sitios sin dosel (2.13 ± 0.37 mm/año) fue mayor que en sitios con dosel (0.52 ± 0.15 mm/año) ($H=12.95$, $g.l.=1$, $P<0.001$). La densidad de siembra no tuvo un efecto significativo sobre la TRC_{DB} ($H<0.01$, $g.l.=1$, $P<0.98$). El análisis también mostró que en los sitios sin dosel y con siembra individual, la TRC_{DB} fue

mayor que aquella en sitios con dosel bajo las dos densidades de siembra ($H=18.65$, $g.l.=1$, $P<0.001$) (Figura 10b).

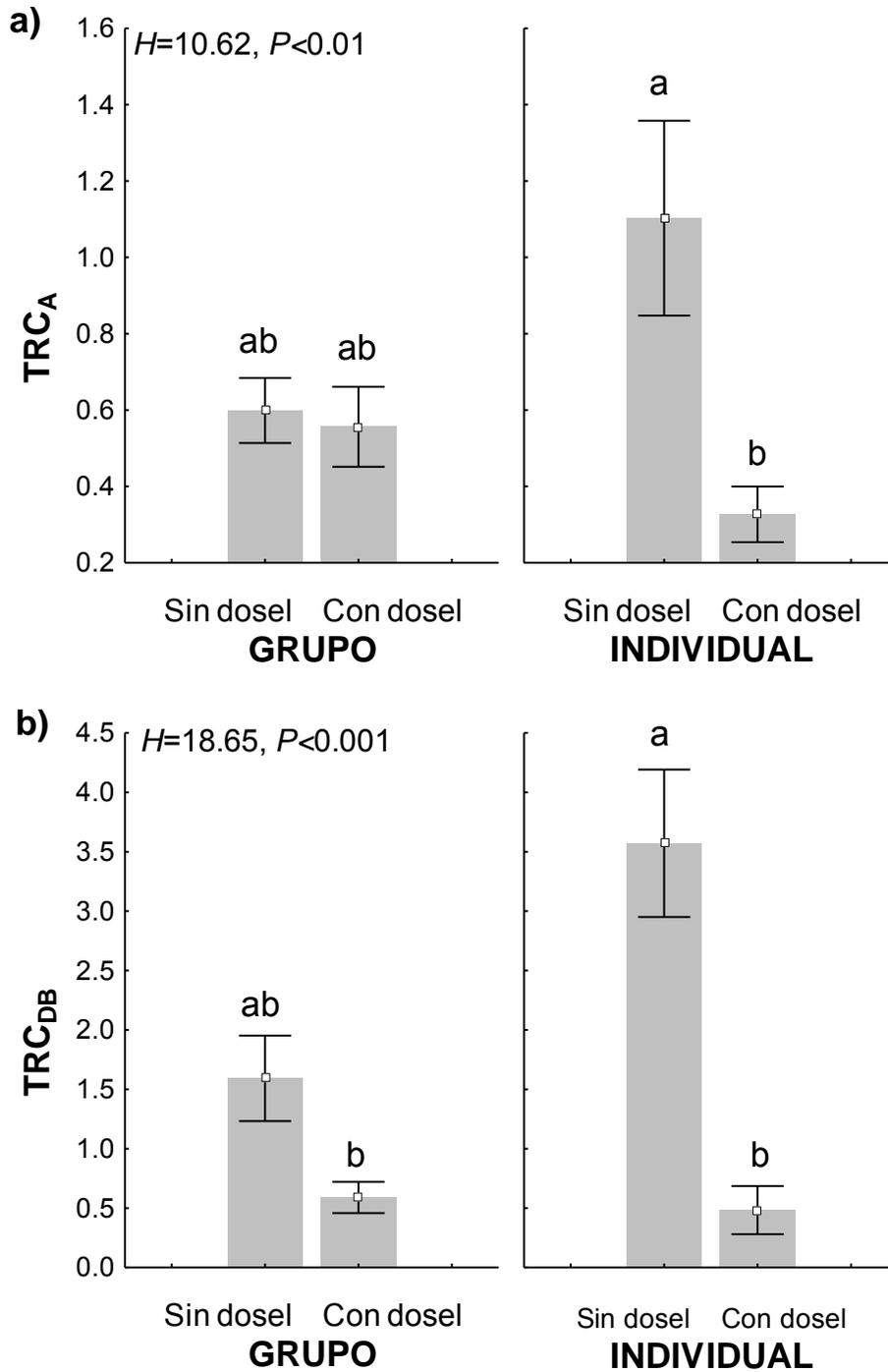


Figura 10. Tasa relativa de crecimiento de *A. coulteri* en a) altura (TRC_A) en cm y b) diámetro de la base (TRC_{DB}) en mm por efecto de la interacción presencia de dosel*densidad de siembra. Los cuadros blancos representan la media y las barras el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas.

6.5 Variables abióticas

El análisis de componentes principales de las variables abióticas explico 81.28% de varianza en los dos primeros ejes. El eje 1 estuvo relacionado a un aumento en la relación carbono-nitrógeno (C:N) y una disminuciónde amonio. El eje 2 estuvo relacionado a un aumento de luz y una disminuciónde fosforo disponible (Pdis) (Apéndice 11).

7. DISCUSIÓN

En este trabajo se evaluó el desempeño de seis especies arbóreas nativas introducidas por siembra directa en un bosque tropical caducifolio (BTC) secundario con 38 años de abandono. La historia de vida fue el factor que explicó más la emergencia y el desempeño de plántulas introducidas por siembra directa. La especie sucesional temprana *A. coulteri* tuvo la mayor probabilidad de éxito de establecimiento, por lo que podría ser utilizada en la siembra directa con fines de enriquecimiento vegetal del BTC secundario.

Historia de vida

De acuerdo con la hipótesis planteada, la emergencia de plántulas de especies sucesionales tempranas fue mayor que la de las sucesionales tardías. De manera similar, en el BTC bajo sucesión natural, en Morelos, México, el reclutamiento de especies sucesionales tempranas fue mayor que el de sucesionales tardías (Alba-García 2011); la mayoría de las especies reclutadas también tuvo alta densidad en la lluvia de semillas (Nicolás-Medina 2012). Nuestros resultados también concuerda con lo reportado en Brasil, donde dos especies sucesionales tempranas introducidas por siembra directa en un pastizal, *Senna multiguja* y *Enterolobium contortisiliquum*, tuvieron porcentajes de emergencia mayores al 80% (Ferreira *et al.* 2007, Ferreira *et al.* 2009). Las especies sucesionales tempranas producen semillas, la mayoría ortodoxas, de fácil dispersión y tamaño pequeño en grandes cantidades para compensar su bajo éxito de establecimiento (Smith y Smith 2001, Camargo *et al.* 2002). Las especies tempranas requieren de un mayor aporte de nutrientes, los cuales se encuentran disponibles principalmente durante la época de

lluvias en ambientes estacionales (Jara *et al.* 2009). Estas especies pueden aprovechar los recursos disponibles, como la alta disponibilidad de luz en sitios perturbados, ya que aún no compiten con otras especies (Huante y Rincón 1998, Fenner y Thompson 2005). Sin embargo, hay especies sucesionales tardías que también pueden ser introducidas por siembra directa con resultados positivos en el establecimiento (Brasil) (Camargo, *et al.* 2002). En éste último estudio se sugiere que las especies tardías se establecieron debido a que tenían semillas grandes y a que estaban adaptadas morfológica y fisiológicamente a las condiciones del sitio de siembra (Camargo, *et al.* 2002). Las especies sucesionales tempranas tienen mayor emergencia que las especies tardías. Aun así, éstas últimas también pueden introducirse por siembra directa aunque con menor éxito de establecimiento.

El tamaño de la semilla es un carácter de historia de vida que puede predecir el desempeño de la plántula. En el presente estudio no se determinó el efecto del tamaño de la semilla sobre la emergencia ni el desempeño de plántulas. Sin embargo, la especie *H. brasiltto*, con semillas pequeñas, tuvo bajos porcentajes de emergencia y supervivencia, mientras que en *A. adstringens*, con diásporas grandes, la emergencia fue muy baja y la supervivencia nula (Cuadro 5). En otros estudios se ha reportado que el éxito de establecimiento de las plantas aumenta con el tamaño de la semilla (Camargo *et al.* 2002, Hooper *et al.* 2002, Doust *et al.* 2006). Aunque el peso de la semilla podría sugerir éxito en la germinación puede no ser así para la supervivencia (Zimmerman *et al.* 2001), además, diásporas grandes podrían encubrir el bajo peso de las semillas, como es el caso de *A. adstringens*.

Especies

La especie sucesional tardía *A. adstringens* presentó baja emergencia (29 plantas) y nulo establecimiento. Estos bajos porcentajes de emergencia concuerdan con la baja cantidad de semillas en los frutos y la baja viabilidad de las semillas (Cid 2008, Vara 2010, Guzmán y Cruz 2014). En general, tanto en estudios de laboratorio como de vivero y campo, se han reportado porcentajes bajos de germinación para esta especie, incluso después de haber evaluado varios tratamientos pregerminativos (Fierro *et al.* 2000, Cid 2008, Vara 2010, Arévalo 2014, Alba 2015). Otro estudio de siembra directa, realizado en el BTC secundario en el estado de Morelos, también se reporta baja emergencia y nula supervivencia para esta especie (Alba 2015). La germinación de semillas de *A. adstringens*, bajo condiciones controladas, tiende a ser mayor en semillas sanas que dañadas por el ataque de hongos, y en menor medida de insectos; el incremento en el ataque podría estar ligado a las variaciones de las condiciones climáticas como la temperatura y la precipitación (Arévalo 2014). En el presente estudio, a pesar de que se sembraron solo semillas visualmente sanas, éstas pudieron ser atacadas por hongos cuando ya estaban enterradas en el suelo debido a la alta precipitación registrada durante el mes de la siembra (Figura 2), reduciendo la emergencia de plántulas.

En este estudio, *H. brasiletto* tuvo bajo porcentaje de emergencia y supervivencia. Esto concuerda con lo reportado para un BTC en Nicaragua, donde la regeneración natural de *H. brasiletto* fue baja (González-Rivas *et al.* 2009). En otro estudio, en condiciones controladas, el porcentaje de emergencia de semillas de *H. brasiletto* provenientes de distintos sitios con BTC en Morelos fue $\leq 30\%$ (Cervantes *et al.* 2014). Una de las razones por las que se presenta baja emergencia

puede deberse a la calidad de las semillas, la cual se relaciona con la procedencia de éstas (Cervantes *et al.* 2001, Cervantes *et al.* 2014). A pesar de presentar baja emergencia y supervivencia, en la presente investigación, las seis plantas de *H. brasiletto* que sobrevivieron mostraron la mayor tasa de crecimiento (Cuadro 4). Esta especie podría ser propagada en vivero y posteriormente trasplantada a campo.

La especie sucesional tardía *J. mexicana* tuvo baja emergencia y supervivencia. Para esta especie se han reportado porcentajes de viabilidad mayores al 50% y de emergencia entre el 50 y 80% (Bullock 2002, Jiménez 2012). Sin embargo, en un estudio de laboratorio no germinó ninguna semilla de *J. mexicana* en ninguno de los cinco tratamientos pregerminativos aplicados, lo único que se observó fue que había semillas que germinaron dentro de frutos fermentados (Ramos-Figueroa y Bermúdez-Torres 2014). En el presente estudio, la baja emergencia de semillas de *J. mexicana* pudo deberse a que no se eliminó completamente la capa mucilaginosa que protege a la semilla limitando su germinación (Jiménez 2012). De ahí la importancia de conocer cuál es el tratamiento pregerminativo adecuado para cada especie a utilizar en la siembra directa, pues de esto depende que se incrementen las probabilidades de establecimiento.

Para *J. mexicana* y *S. purpurea* la emergencia comenzó después de 11 días de la siembra y después de un año se volvió a registrar emergencia de plántulas. Las semillas de estas especies tienen dos embriones, o más en el caso ésta última; por lo anterior, de una misma semilla pueden emerger una o dos plántulas en la misma época o uno de los embriones mantenerse latente y emerger durante la siguiente época lluviosa (Devia *et al.* 2014, Cristóbal 2015, Mandujano 2002). En el

presente estudio, las probabilidades de emergencia y de éxito de establecimiento de *S. purpurea* fueron muy bajas, pero aun así, las plantas aparentemente muertas en la temporada seca pueden retoñar en la temporada de lluvias (Mandujano 2002). Esto concuerda con lo reportado en el BTC, en Morelos, donde la misma especie tuvo la mayor supervivencia de plántulas entre seis especies que fueron introducidas por siembra directa (Alba-García 2015). La capacidad de las semillas de emerger inmediatamente después de la siembra o después de un año podría incrementar las probabilidades de éxito de la siembra directa.

A. coulteri e *I. pauciflora* emergieron en los primeros seis días después de la siembra, tuvieron alta probabilidad de emergencia, pero tuvieron baja probabilidad de éxito, según lo reportado para otras especies (Ceccon *et al.* 2015). Una rápida emergencia permite a las plantas aprovechar las lluvias para crecer, lo que les da mayor oportunidad para establecerse y sobrevivir a la siguiente época seca (Samba 1992, Vieira *et al.* 2008, Martínez-Garza *et al.* 2013). Para *A. coulteri* se ha visto que tiene altos porcentajes de emergencia, cercanos al 100%, pero no se han encontrado estudios donde se mencione que esta especie emerja después de un año de la siembra, lo cual se registró en este estudio. Las especies pioneras son capaces de establecerse en sitios sucesionales tempranos, aunque por ejemplo, para el reclutamiento natural de *I. pauciflora* en un BTC secundario se reportó una alta cantidad de semillas (1679 semillas) para producir sólo una recluta (Alba 2011). En el BTC en el estado de Morelos, México, *I. pauciflora* tuvo la mayor tasa de crecimiento cuando fue introducida a través de siembra directa (Alba-García 2015). Debido al desempeño que mostraron en campo, se propone aumentar la cantidad

de semillas recolectadas de *A. coulteri* e *I. pauciflora* para incrementar su probabilidad de establecimiento final.

Las especies estudiadas son utilizadas con distintos fines por los pobladores de la región (CONANP – CIBYC-UAEM 2013). Por ejemplo, la corteza de *A. adstringens* se extrae para uso medicinal, *H. brasiletto* es usada con fines medicinales, de construcción y como combustible, mientras que *S. purpurea* es utilizada con fines alimenticios (CONANP – CIBYC-UAEM 2013). Las poblaciones de estas especies pueden ser vulnerables debido a la intensidad de manejo y al procedimiento de recolección (Hersch *et al.* 2000, Solares y Gálvez 2002, CONANP – CIBYC-UAEM 2013). *A. adstringens* y *S. purpurea* suelen ser propagadas por esquejes en vivero (SIRE 2005b, Vázquez-Yanes *et al.* 1990); sin embargo, esta técnica podría resultar en una disminución de la variabilidad genética si no se procura tener suficientes árboles donantes. *S. purpurea* muestra potencial para ser utilizada en la siembra directa. Para el caso de *A. adstringens* se requieren más estudios sobre la capacidad de germinación de sus semillas para que puedan ser propagadas en condiciones controladas de vivero y posteriormente trasplantadas al campo.

Factores bióticos y abióticos

De acuerdo con lo esperado, la emergencia de plántulas fue mayor en los sitios con dosel que en aquéllos sin dosel. Esto concuerda con lo reportado en el BTC, en Veracruz, donde la emergencia bajo el dosel fue mayor que en el pastizal (Álvarez-Aquino *et al.* 2014). Esto también concuerda con lo reportado en el matorral xerófilo en Hidalgo, México, donde el porcentaje de emergencia de seis especies de

Fabaceae fue mayor en sitios con dosel (80%) que sin dosel (<23%) (Cruz 2010). De igual manera, en la sabana semiárida degradada, en Etiopia, la emergencia de semillas de *Olea europea ssp. cuspidata* en sitios con dosel fue dos veces mayor que en sitios sin dosel (Aerts *et al.* 2006). En el matorral espinoso en Tamaulipas, México, la intensidad de la luz en el sitio sin dosel fue cinco veces mayor que en los sitios con dosel, así, la emergencia, supervivencia y crecimiento de cuatro especies nativas fueron mayores en los sitios con dosel que en los sitios con entrada directa de luz (Jurado *et al.* 2006). En la presente investigación, los sitios con y sin dosel se diferenciaron en la entrada de luz, la cual fue cuatro veces mayor en sitios abiertos, y en la temperatura; sin embargo, no hubo diferencias en la humedad relativa entre estos sitios. En ambientes estacionales, los sitios con dosel ofrecen un microclima que favorece la emergencia de plántulas.

La mayor emergencia en sitios con dosel puede deberse a las características del mismo y a las propiedades del suelo debajo de él. En el presente estudio, las especies más abundantes que brindan un dosel son dos arbustos (*E. schlentendalii* y *A. cochliacantha*) y un árbol (*C. multiflora*), estos dos últimos tienen una copa extendida y poco profunda (Guizar y Sánchez 1991); además, las tres especies son caducifolias por lo que recambian sus hojas al iniciar la época seca. La cantidad de hojarasca y las concentraciones de nutrientes en el suelo son más altos bajo el dosel de árboles que en suelos más alejados del dosel (Aerts *et al.* 2006, Jara *et al.* 2009, Florentine *et al.* 2011). En el BTC en Morelos, México, las concentraciones de nitrógeno total, nitrato y amonio y la mineralización del nitrógeno bajo el dosel de *A. cochliacantha* fueron mayores a las encontradas debajo del dosel de *Ipomoea arborescens* y en áreas sin dosel (Jara *et al.* 2009). El establecimiento de las

especies introducidas por siembra directa pudo ser mayor si hubiesen sido sembradas bajo especies con dosel más denso o más duradero, probablemente debido a la calidad del suelo; estudios de calidad de suelo en sitios con y sin dosel son necesario para dilucidar este resultado.

Si bien la emergencia y supervivencia de las plantas es favorecida en los sitios con dosel, puede suceder lo contrario con el crecimiento. Hay varios estudios que muestran que la supervivencia es mayor en sitios con dosel que sin dosel, tanto en vivero (McLaren y McDonald 2003) como en siembra directa (Laborde y Corrales-Ferrayola 2012) y plantaciones (Moreno-Casasola *et al.* 2011). Por ejemplo, después 2.5 años de la siembra directa, las tres especies con mayor emergencia y supervivencia tuvieron las más bajas tasas de crecimiento y la especie con menor emergencia (*S. terebinthifolius*) tuvo la mayor tasa de crecimiento (Ferreira *et al.* 2009). En el presente estudio no fue posible hacer un análisis de supervivencia de cada especie debido al bajo número de sobrevivientes (Cuadro 5). Solo para *A. coulteri* se hizo un análisis de supervivencia por efecto de la presencia de dosel y densidad de siembra. La emergencia *A. coulteri* fue favorecida por la presencia de dosel, pero no ocurrió así para la supervivencia ni para el crecimiento; para esta especie, la tasa relativa de crecimiento en altura y DB fue mayor en los sitios sin dosel. Esto concuerda con lo reportado para *Buddleja cordata*, ya que los requerimientos para la germinación de sus semillas son diferentes a los que las plantas necesitan para crecer (Mendoza-Hernández *et al.* 2010).

Tal como se esperaba, la emergencia de plántulas sembradas de forma individual (una semilla por punto de siembra) fue mayor que la de aquellas sembradas de forma agrupada (cinco semillas). Las semillas sembradas de forma

agrupada generaron plántulas que crecieron juntas promoviendo la competencia entre ellas y posiblemente su mortalidad. Esto concuerda con lo reportado en el BTC en Costa Rica donde la competencia radicular tuvo un efecto negativo sobre la supervivencia y crecimiento de plántulas (Gerhardt 1996). Es conveniente colocar una semilla por punto de siembra, con esto, se reduce la cantidad de semillas que deben ser recolectadas. Una cantidad extra de semillas podría utilizarse para incrementar el área de siembra sin aumentar drásticamente el costo de ésta técnica (Murgueitio 2009). Además, en los sitios donde no hubo emergencia ni sobrevivencia de plántulas se puede volver a sembrar semillas. Por otra parte, se sugiere hacer pruebas de germinación en condiciones de laboratorio para estimar el número de semillas por especie necesarias para sembrar en el campo (Doust *et al.* 2006, Santos *et al.* 2012). De esta forma, será más fácil estimar la cantidad de semillas necesaria por especie para enriquecer sitios perturbados.

El uso de protectores físicos ha sido sugerido para introducir especies a través de la siembra directa debido al efecto positivo que tiene sobre el establecimiento de plantas. En un área degradada por la minería, en Brasil, la especie *Eriotheca pubescens* tuvo dos veces mayor germinación y cinco veces mayor supervivencia, después de casi 6 meses, cuando sus semillas fueron sembradas con un protector físico que sin él (Carrijo *et al.* 2009). El uso del protector físico en la siembra directa de cuatro especies pioneras, en Brasil, tuvo un efecto positivo en el crecimiento para dos especies del género *Senna* (Ferreira *et al.* 2007). En la presente investigación, las semillas de cada especie fueron sembradas a una profundidad de no más del doble de su tamaño y rodeadas por un protector físico (tubos de PVC, 10cm de diámetro) para disminuir el ataque por depredadores y el

arrastre por el agua (Santos *et al.* 2012). Aunque en este estudio no se evaluó el efecto del protector físico, se sugiere considerar su uso solamente en las etapas tempranas de establecimiento. Los protectores físicos favorecen la retención de la humedad del suelo pero también aumentan su temperatura (Santos *et al.* 2004). Por lo anterior, el protector podría llegar a tener un efecto negativo sobre las plántulas, como se discute más abajo, si se deja por mucho tiempo.

La fecha de la siembra puede afectar la emergencia y la supervivencia de las plantas. El mes en que se hizo la siembra directa fue un periodo de lluvias intensas (Figura 2) lo que saturó el suelo (observación personal). El suelo del sitio de estudio fue clasificado como Leptosol, un suelo somero, con baja capacidad de campo y 29% de arcillas, partículas finas con muchos poros pequeños donde se acumula el agua y que hacen que ésta se mueva lentamente. El exceso de agua en el suelo pudo haber perjudicado a: i) las semillas o plántulas que estuvieron inundadas debido a los protectores físicos; éstos protegieron a la semilla de ser arrastrada pero también retuvieron el agua por más tiempo en el suelo, y ii) las plántulas que fueron atacadas por hongos debido a la mayor humedad (observación personal). En un estudio en Yucatán, la intensa precipitación antes y después de la siembra directa provocó la saturación e inundación del suelo lo que pudo afectar negativamente la viabilidad de semillas y la supervivencia de las plántulas (Bonilla-Moheno y Holl 2010). En el bosque estacional, el exceso de humedad en el suelo durante una parte de la época lluviosa, y no solo la sequía, disminuye las probabilidades de establecimiento de las especies introducidas por siembra directa.

Estado sucesional del sitio

El establecimiento de las plantas introducidas por siembra directa puede aumentar con el tiempo de recuperación de los sitios. De un estudio realizado en un gradiente sucesional con BTC en el estado de Oaxaca, México, se ha concluido que el éxito de establecimiento de las especies es el resultado de la interacción entre los efectos que las condiciones ambientales (temperatura y luz) tienen sobre el crecimiento y la biomasa durante la época de lluvias y sobre la supervivencia durante la época seca (Lebrija-Trejos *et al.* 2010). Por ejemplo, en Morelos, México, la emergencia de plántulas de seis especies del BTC fue de mayor a menor en sitios con plantaciones de restauración > bosque secundario con 7 años de exclusión de la perturbación > bosque secundario perturbado (Alba 2015). Después de 15 meses de la siembra, la supervivencia y el crecimiento fueron similares entre el sitio con plantaciones y el bosque secundario excluido, mientras que en el sitio perturbado no sobrevivió ninguna planta (Alba 2015). Sin embargo, la emergencia de plántulas de las especies sucesionales tardías *Brosimum alicastrum* y *Enterolobium cyclocarpum* no cambió entre hábitats de un gradiente sucesional en Veracruz (Laborde y Corrales-Ferrayola 2012) y en Yucatán (Bonilla-Moheno y Holl 2010). Esto puede deberse a que hay especies cuyas características les permitan pasar el filtro ambiental y establecerse aun en sitios perturbados (Lebrija-Trejo *et al.* 2010). El presente estudio se realizó en el BTC secundario con 38 años de abandono después de uso agrícola, y aunque la probabilidad de emergencia fue alta para *A. coulteri* e *I. pauciflora*, el éxito de establecimiento fue bajo para todas las especies (Figura 9). Esto sugiere que las especies pueden no tener problemas para la germinación y emergencia en distintos gradientes si son introducidas a partir de semillas y si se

sabe cómo romper su latencia con el tratamiento pregerminativo adecuado (Ferreira *et al.* 2007). Sin embargo, plantas con alta capacidad de emergencia pueden tener bajo desempeño (*Buddleja cordata*) (Mendoza-Hernández *et al.* 2010), ya que éste se ve afectado por las condiciones ambientales del sitio de siembra.

El desempeño de las plantas en campo es afectado por el suelo. En el bosque tropical húmedo, en Australia, se encontró que los suelos compactados e infértiles y la competencia con malezas afectan el desempeño de las plántulas (Sun *et al.* 1995). En el bosque subperennifolio, en Yucatán, la materia orgánica en un bosque de referencia fue mayor que en el bosque secundario y un sitio recientemente abandonado (Bonilla y Moheno 2008 en Bonilla-Moheno y Holl 2010). En el presente estudio, el suelo presentó concentraciones medias de nutrientes, sin embargo, el pH es ligeramente ácido. El pH del suelo controla la disponibilidad de nutrientes para las plantas (Bardgett 2005), así que aunque haya nutrientes en el suelo estos pueden no estar disponibles para que las plantas los aprovechen. Además, el suelo es muy somero y esto podría limitar la profundidad de las raíces de las plantas. La adición de nutrientes, por ejemplo, se evaluó en el BTC en Yucatán, y se encontró que tal adición incrementó la supervivencia y crecimiento de plantas de tres especies sucesionales tempranas (*Bursera simaruba*, *Piscidia piscipula* y *Lysiloma latisiliquum*), mientras que la precipitación afectó su crecimiento pero no su supervivencia (Salinas-Peba *et al.* 2013). Otra opción para facilitar la disponibilidad de nutrientes es promover la recuperación de las interacciones suelo-planta en suelos degradados (Thrall *et al.* 2005). Las leguminosas, u otras especies, podrían aumentar su emergencia y supervivencia (y su crecimiento en la fase de establecimiento inicial) si sus semillas son inoculadas con rizobios nativos antes de

ser sembradas (Thrall *et al.* 2005). La calidad del suelo, la cual mejora con el tiempo de abandono del sitio, es determinante en el éxito de establecimiento de las plantas.

La emergencia y desempeño de las especies varían al ser introducidas por siembra directa o plantaciones. Varios estudios con siembra directa han sugerido combinar la siembra directa con plantaciones para acelerar el proceso sucesional (Camargo *et al.* 2002, Doust *et al.* 2006, Alba 2015). En el bosque estacional, en Brasil, *Anadenanthera colubrina* y *Schinopsis brasiliensis*, especies de crecimiento intermedio, y *Amburana cearensis* y *Guazuma ulmifolia*, especies de rápido crecimiento, presentaron una baja o nula emergencia cuando fueron introducidas por semilla, mientras que cuando fueron introducidas por plantaciones alcanzaron porcentajes de supervivencia entre el 70 y 100% (Sampaio *et al.* 2007). En el mismo estudio, la tasa de crecimiento de *Copaifera langsdorfii*, especie sucesional tardía, fue mayor cuando fue introducida por siembra directa que por plantaciones (Sampaio *et al.* 2007). En plantaciones de especies nativas del BTC en Morelos, México, después de 18 meses del trasplante se encontró que la probabilidad de supervivencia de *A. coulteri* fue de 0.63 y la de *S. purpurea* fue de 0.57 (Carrasco-Carballido, datos no publicados). En este trabajo, después de un año de la siembra directa, la probabilidad de supervivencia de *A. coulteri* fue de 0.23 y la de *S. purpurea* de 0.18. Esto significa que la probabilidad de supervivencia en siembra directa fue 2.7 y 3.1 veces menor, respectivamente, que en plantaciones de restauración. Con tales resultados, la especie *A. coulteri* podría ser introducida por plantaciones. Sin embargo, es posible incrementar la probabilidad de establecimiento de ésta especie a partir de siembra directa si se incrementa la cantidad de semillas sembradas. Para esta especie se sugiere sembrar una semilla

por punto de siembra. La siembra se puede hacer en sitios con dosel para favorecer la emergencia y supervivencia, y en sitios con dosel intermedio para favorecer que las plantas alcancen mayores tasas de crecimiento. Para el resto de las especies utilizadas en este estudio se sugiere estimar su desempeño en siembra directa bajo plantaciones de restauración, ya que las plantaciones modifican el microclima (Wang *et al.* 2011), lo que podría aumentar las probabilidades de establecimiento de las especies introducidas por semilla.

En un ambiente estacional como el BTC, las semillas deben sembrarse a principios de la época lluviosa para asegurar que las plántulas tengan tiempo de crecer. Las semillas ortodoxas, de larga viabilidad, pueden ser recolectadas y almacenadas durante la época seca o incluso durante más tiempo, para posteriormente ser sembradas cuando la precipitación es constante para incrementar el establecimiento (Vazquez-Yanez 1997, Ochsner 2001, Vieira *et al.* 2008). En el sitio de estudio el 95% de la lluvia se presenta entre los meses de mayo a octubre (CONAGUA 2013), por ello, los meses de junio o julio serían los recomendables para hacer la siembra en campo, cuando las lluvias ya están bien establecidas y la humedad del suelo puede facilitar la germinación de las semillas. En este estudio, la fecha de siembra pudo afectar los porcentajes de emergencia y de supervivencia. Sin embargo, el fracaso de los proyectos no sólo está relacionado con deficiencias técnicas, sino con problemas en la organización social que derivan en falta de interés y/o aceptación de las estrategias propuestas (Cervantes *et al.* 2001, Castillo 2005). En este estudio hubo un desfase en el avance del proyecto entre el aspecto social y el ecológico ya que, debido a que los terrenos usados son comunales, cada actividad tuvo que ser aprobada en una asamblea general.

Retrasos en la asamblea provocaron que la siembra se pospusiera aproximadamente mes, lo que disminuyó el tiempo que las plantas tuvieron para crecer. En los proyectos de restauración ecológica es fundamental que se identifiquen los factores y actores claves para trabajar con ellos oportunamente.

8. CONCLUSIONES

Las especies con mayor emergencia y desempeño en la siembra directa fueron *Acacia coulteri* e *Ipomoea pauciflora*, típicas de ambientes sucesionales tempranos.

Los micrositios adecuados para la emergencia de plántulas son diferentes para la supervivencia y el crecimiento. La supervivencia parece ser la principal barrera a superar cuando se hace siembra directa. Por ello, las especies seleccionadas para la siembra directa y el sitio de siembra determinan las probabilidades de éxito de ésta técnica.

Acacia coulteri puede ser utilizada para enriquecer sitios perturbados a partir de la siembra directa.

LITERATURA CITADA

- Aerts, R., W. Maes, E. November, A. Negussie, M. Hermy y B. Muys. 2006. Restoring dry Afromontane forest using bird and nurse plant effects: direct sowing of *Olea europea* spp. *cuspidata* seeds. *Forest Ecology and Management*, 230: 23-31.
- Aide, T.M., M.L. Clark, H.R. Grau, D. López-Carr, M.A. Levy, D. Redo, M. Bonilla-Moheno, G. Riner, M.J. Andrade-Nuñez y M. Muñiz. 2012. Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). *Biotropica*, 45: 262–271.
- Alba-García, L. 2011. Reclutamiento de leñosas en la selva seca de la localidad de El Limón de Cuauichinola, Sierra de Huautla, Morelos, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, Morelos, México. 57 pp.
- Alba-García, L. 2015. Siembra directa de árboles pioneros y no-pioneros de bosque tropical caducifolio bajo diferentes tratamientos de restauración. Tesis de Maestría, CIByC-UAEM, Cuernavaca, Morelos, México.
- Álvarez-Aquino, C., L. Barradas-Sánchez, O. Ponce-González y G. Williams-Linera. 2014. Soil seed bank, seed removal, and germination in a seasonally dry tropical forest in Veracruz, Mexico. *Botanical Sciences*, 92: 111-121.
- Anaya, A.L., D.J. Sabourin, B.E. Hernández-Bautista y I. Méndez. 1995. Allelopathic potential of *Ipomoea tricolor* (Convolvulaceae) in a greenhouse experiment. *Journal of Chemical Ecology*, 21: 1085-1102.
- Arévalo Franco, I.H. 2014. Variación interpoblacional en la depredación de semillas de *Amphiterygium adstringens* (Schltdl) Standl (Anacardiaceae) y su efecto en la germinación. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. 60 pp.
- Arriaga, V., V. Cervantes y A. Vargas-Mena. 1994. *Manual de reforestación con especies nativas*. Instituto Nacional de Ecología, UNAM. Secretaría de Desarrollo Social (SEDESOL). México, D. F.
- Bakker, J.P., P. Poschlod, R.J. Strykstra, R.M. Bekker y K. Thompson. 1996. Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica*, 45: 461-490.
- Barbosa-Moreno, F., I. Sánchez-Cohen, G. Díaz-Padilla, S. Orozco Cirilo, M. Gómez Cárdenas, R.A. Guajardo Panes, V. Mariles Flores, R. Ariza Flores. 2012. Criterios para determinar áreas potenciales para implementar proyectos de recarga de acuíferos: Mixteca-Tehuacán-Sierra Negra, México. *Tecnología y Ciencias del Agua*, 3: 53-68.

- Bardgett, R.D. 2005. The biology of soil. A community and ecosystem approach. Oxford University Press. New York, E.U.A. 242 pp.
- Baskin, C. y J. Baskin. 2001. *Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academy Press. U.S.A. 666 pp.
- Begon, M., C.R. Townsend y J.L. Harper. 2006. *Ecology. From individuals to ecosystems*. 4ª edición. Blackwell Publishing. MA, USA. 754 pp.
- Bonfil, C. y I. Trejo. 2010. Plant propagation and the ecological restoration of mexican tropical deciduous forests. *Ecological Restoration*, 28: 367-376.
- Bonilla, N. 2009. Manual de recomendaciones técnicas. Cultivo de maíz (*Zea mays*). Instituto Nacional de Innovación y Transferencia en Tecnología Agropecuaria. Costa Rica. 72 pp.
- Bonilla Moheno, M. 2008. Forest recovery and management options in the Yucatan peninsula, Mexico. Doctoral dissertation. University of California, Santa Cruz, en Bonilla-Moheno, M. y K.D. Holl. 2010. Direct seeding to restore tropical mature-forest species in areas of slash-and-burn agriculture. *Restoration Ecology*, 18: 438-445.
- Bonilla-Moheno, M. y K.D. Holl. 2010. Direct seeding to restore tropical mature-forest species in areas of slash-and-burn agriculture. *Restoration Ecology*, 18: 438-445.
- Bullard, S., J.D. Hodges, R.L. Johnson y T.J. Straka. 1992. Economics of direct seeding and planting for establishing oak stands on old-field sites in the south. *Southern Journal of Applied Forestry*, 16: 34-40.
- Bullock 2002. *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae). Bonete. Pp: 155-157, en Noguera, F. A., J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada-Avenidaño (Eds.). Historia natural de Chamela. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Bullock, S.H., H.A. Mooney y E. Medina. 1995. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, New York.
- Cabin, R.J., S.G. Weller, D.H. Lorence, S. Cordell y L.J. Hadway. 2002. 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.
- Camargo, J.L.C., I.D.K. Ferraz y A.M. Imakawa. 2002. Rehabilitation of degraded areas of Central Amazonia using direct sowing of forest tree seeds. *Restoration Ecology*, 10: 636-644.
- Carnevale, N.J. y F. Montagnini. 2002. Facilitating regeneration of secondary forests with the use of mixed and pure plantations of indigenous tree species. *Forest Ecology and Management*, 163: 217-227.

- Carrijo, C., R.C.C. Martins, I.S. Martins, D.T. Landahl, J.M. de M. Matos y T.Y.R. Nakano. 2009. Establecimiento de *Eriotheca pubescens* (Bombacaceae) por medio de semeadura direta e de mudas em cascalheira. *CERNE*, 15: 365-370, 2009
- Castillo, A. 2005. Comunicación para la restauración: perspectivas de los actores e intervenciones con y por medio de las personas. Pp. 67-75. En: Sánchez, O., E. Peters, R. Márquez-Huitzil, E. Vega, G. Portales, M. Valdez y D. Azuara (Eds.). *Temas sobre restauración ecológica*. Instituto Nacional de Ecología-Semarnat, U. S. Fish y Wildlife Service, Unidos para la Conservación. México, D. F.
- Castro-Jaimez, L. M. 2015. Patrones de reproducción y asignación sexual por efecto de la herbivoría en un árbol tropical (*Ipomoea pauciflora*) y las consecuencias transgeneracionales. Tesis de Maestría. Centro de investigación en Biodiversidad y Conservación, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Morelos, México. 116 pp.
- Ceccon, E. 2013. *Restauración en bosques tropicales: fundamentos ecológicos, prácticos y sociales*. Edit. D. D. S. México. 290 pp.
- Ceccon, E., E.J. González y C. Martorell. 2015. Is direct seeding a biologically viable strategy for restoring forest ecosystems? Evidences from a meta-analysis. *Land Degradation & Development*, DOI: 10.1002/ldr.2421.
- Ceccon, E., I. Olmsted, C. Vázquez-Yanes y J. Campo-Alves. 2002. Vegetation and soil properties in two tropical dry forest of differing regeneration status in Yucatán. *Agrociencia*, 36: 621-631.
- Ceccon, E., P. Huante y E. Rincón. 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49: 305-312.
- Ceccon, E., S. Sánchez y J. Campo. 2004. Tree seedling dynamics in two abandoned tropical dry forests of differing successional status in Yucatán, Mexico: a field experiment with N and P fertilization. *Plant Ecology*, 170: 277–285.
- Ceccon, E. y P. Hernández. 2009. Seed rain dynamics following disturbance exclusion in a secondary tropical forest in Morelos, México. *Revista de Biología Tropical*, 57: 257-269.
- Cervantes, M., E. Ceccon y C. Bonfil. 2014. Germination of stored seeds of four tree species from the tropical dry forest of Morelos, Mexico. *Botanical Sciences*, 92: 281-287.
- Cervantes, V., M. López-González, N. Salas y G. Hernández-Cárdenas. 2001. Técnicas para propagar especies nativas de selva baja caducifolia y criterios

- para establecer áreas de reforestación. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 174 p.
- Cid de la Torre, K.S. 2008. Propagación sexual de cuachalalate *Amphiterygium adstringens*, especie de uso medicinal. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. 94 pp.
- Cole, R.J., K.D. Holl, C.L. Keene y R.A. Zahawi. 2011. Direct seeding of late-successional trees to restore tropical montane forest. *Forest Ecology and Management*, 261: 1590-1597.
- Comisión Nacional del Agua (CONAGUA). 2013. Normales climatológicas por estación. Teotlaltco, Puebla. SMN. 10 de abril de 2013. www.smn.cna.gob.mx
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) - Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, UAEM (CIByC-UAEM). 2013. Estudio previo justificativo para el establecimiento del área natural protegida de competencia de la Federación con la categoría de Reserva de la Biosfera "Mixteca Baja Poblana", en el estado de Puebla, México, 251 páginas, incluyendo 21 anexos. http://poramorplaneta.com/noticias/2013/docs/EPJ_REBMIBAp.pdf
- Comisión Nacional Forestal (CONAFOR). 2002. Evaluación del Programa Nacional de Reforestación (PRONARE 2002). Colima. <http://www.cnf.gob.mx:8090/snif/portal/component/phocadownload/category/176-pronare-zonas-3-y-5?download=599:informe-final-colima>.
- Connell, J.H. y R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, 111: 1119-1144.
- Crawley, M.J. 2007. *The R book*. John Wiley & Sons. Chichester, England. 942 p.
- Cristóbal Pérez, E.J. 2015. Efecto de la fragmentación del hábitat sobre la ecología reproductiva del árbol tropical dioico *Spondias purpurea* (ANACARDIACEAE). Tesis de maestría, UNAM. 42 pp.
- Cruz Medina, J. 2010. Germinación de ocho especies de la familia Fabaceae, bajo diferentes regímenes de temperatura. Tesis de Licenciatura. FES, Zaragoza, UNAM. México, D.F. 55 pp.
- Devia, C.A, A.M. Moncaleano y L.M. Niño. 2014. Flora del bosque seco de los Archipiélagos Islas del Rosario y San Bernardo. Incoder- Universidad Jorge Tadeo Lozano. Cartagena, Colombia. 99 p.
- Dirzo, R., H.S. Young, H.A. Mooney y G. Ceballos. 2011. Introduction, en Dirzo, R., H.S. Young, H.A. Mooney y G. Ceballos (Eds). *Seasonally dry tropical forests. Ecology and Conservation*. Island Press, Washintong, D.C., USA.

- Doust, S.J., P.D. Erskine y D. Lamb. 2006. Direct seeding to restore rainforest species: microsite effects on the early establishment and growth of rainforest tree seedlings on degraded land in the wet tropics of Australia. *Forest Ecology and Management*, 234: 333–343.
- Doust, S.J., P.D. Erskine y D. Lamb. 2008. Restoring rainforest species by direct seeding: tree seedling establishment and growth performance on degraded land in the wet tropics of Australia. *Forest Ecology and Management*, 256: 1178-1188.
- Engel, V.L. y J.A. Parrota. 2001. An evaluation of direct seeding for reforestation of degraded lands in central Sao Paulo state, Brazil. *Forest Ecology and Management*, 152: 169-181.
- Fenner, M. y K. Thompson. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge University Press, USA. 262 pp.
- Ferreira, R. A., A.C. Davide, E. Bearzoti y M. Souza Motta. 2007. Semeadura direta com espécies arbóreas para recuperação de ecossistemas florestais. *Cerne*, 13: 271-279.
- Ferreira, R.A., P.L. Santos, A.G. Aragao, T.I.S. Santos, E.M. Santos Neto y A.M.S. Rezende. 2009. Semeadura direta com espécies florestais na implantação de mata ciliar no Baixo São Francisco em Sergipe. *Scientia Forestalis*, 37: 37-46.
- Fierro, A., C. Guerrero, P. Hersch y A. Pérez. 2000. Seis especies medicinales silvestres cuya corteza presenta importancia comercial, provenientes de la selva baja caducifolia: algunas condiciones sobre su propagación, en Monroy, R., H. Colín y J. Boyas (Eds). *Los sistemas agroforestales de Latinoamérica y la selva baja caducifolia en México*. IICA, INIFAP, UAEM, Cuernavaca, Morelos. 648 pp. ISBN: 968-878-026-X.
- Florentine, S.K., F.P. Graz, G. Ambrose y L. O'brien. 2011. The current status of different age, direct-seeded revegetation sites in an agricultural landscape in the Burrumbeet Region, Victoria, Australia. *Land Degradation & Development*, 24: 81–89.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía, UNAM. 2a Edición. México, D.F. 246 pp.
- Gentry, A.H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology*, 15: 1-84.
- Gentry, A.H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. Pp.: 146-220, en Bullock, S. H. Mooney, H. A. y Medina, E. (Eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, New York.

- 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.
- González-Rivas, B., M. Tigabu, G. Castro-Marín y P.C. Odén. 2009. Regeneration of dry forest species, population dynamics and spatial distribution of seedlings and saplings of four dry forest species in Nicaragua. *Bois et Forêts des Tropiques*, 302: 21-31.
- Grombone-Guaratini, M.T. y R.R. Rodrigues. 2002. Seed bank and seed rain in a seasonal semi-deciduous forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 18: 759-774.
- Guizar-Nolazco, E. y A. Sánchez-Velez. 1991. *Guía para el reconocimiento de los principales árboles del alto balsas*. Universidad Autónoma Chapingo. Texcoco, Edo. de Méx. México. 207 pp.
- Guzmán-Luna, A. 2012. Éxito de árboles provenientes de reclutamiento natural y propagados en vivero en plantaciones de restauración ecológica. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, UNAM. México, D.F. 76 pp.
- Guzmán Pozos, A. M. y E. Cruz Cruz. 2014. Guía técnica para la multiplicación de ocho especies de la selva baja caducifolia. Campo Experimental Zacatepec. CIRPAS-INIFAP. Folleto Técnico No. 80. Zacatepec, Mor. 34 p.
- Harris, R.W. y A.T. Leiser. 1979. Direct seeding woody plants in landscape. Division of Agricultural Sciences. Universidad de California. Berkeley. Folleto #2577. 12 pp.
- Hersch, P., A. Fierro, C. Guerrero y L. González. 2000. Tendencias en la progresión de la colecta de algunas especies medicinales silvestres de relevancia comercial en la colindancia de Puebla y Guerrero, México, en Monroy, R., H. Colín y J. Boyas (Eds). *Los sistemas agroforestales de Latinoamérica y la selva baja caducifolia en México*. IICA, INIFAP, UAEM, Cuernavaca, Morelos. 648 pp. ISBN: 968-878-026-X.
- Holl, K.D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31: 229-242.
- Holl, K.D., R.A. Zahawi, R.J. Cole, R. Ostertag y S. Cordell. 2011. Planting seedlings in tree islands versus plantations as a large-scale tropical forest restoration strategy. *Restoration Ecology*, 19: 470–479.
- Holl, K.D. y T.M. Aide. 2011. When and where to actively restore ecosystems? *Forest Ecology and Management*, 261: 1558–1563.

- Hooper, E., R. Condit y P. Legendre. 2002. Responses of 20 native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in Panama. *Ecological Applications*, 12: 1626–1641.
- Howe, H.F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 201-228.
- Huante, P. y E. Rincón. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia*, 113: 53-66.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 2015. Tema: Edafología. Mapa digital de México v6. Septiembre 23, 2015: <http://gaia.inegi.org.mx/mdm6/?v=bGF0OjIzLjMyMDA4LGxvbjotMTAyLjE0NTY1LHo6MSxsOmM0MTY>
- Islam, K.R. y R.R. Weil. 2000. Land use effects on soil quality in a tropical forest ecosystem of Bangladesh. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 79: 9-16.
- IUSS Working Group WRB (WRB). 2014. World Reference Base for Soil Resources 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports No. 106. FAO, Rome. 181 pp.
- Jara, P., E. Martínez y J. Campo. 2009. N and P dynamics in the litter layer and soil of Mexican semi-arid forests, state of Morelos. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 130: 164–170.
- Jiménez de Loera, M. 2012. Morfoanatomía de la semilla de la especie medicinal *Jacaratia mexicana* (Caricaceae) y su propagación. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. 115 pp.
- Jonson, J. 2010. Ecological restoration of cleared agricultural land in Gondwana Link: lifting the bar at 'Peniup'. *Ecological Management & Restoration*, 11: 16-26.
- Jurado, E., J.F. García, J. Flores y E. Estrada. 2006. Leguminous seedling establishment in Tamaulipan thornscrub of northeastern Mexico. *Forest Ecology and Management*, 221: 133-139
- 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.
- Laborde, J. y I. Corrales-Ferrayola. 2012. Direct seeding of *Brosimum alicastrum* SW. (Moraceae) and *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. (Mimosaceae)

- in different habitats in the dry tropics of central Veracruz. *Acta Botánica Mexicana*, 100: 107-134.
- Lamb, D., P.D. Erskine y J.A. Parrotta. 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science*, 310: 1628-1632.
- 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.
- 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.
- Leishman, M.R., I.J. Wright, A.T. Moles y M. Westoby. 2000. The evolutionary ecology of seed size. Cap. 2 en *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, ed. M Fenner, pp. 31–57. Wallingford, UK: CAB Int.
- Madsen, P. y M. Löf. 2005. Reforestation in southern Scandinavia using direct seeding of oak (*Quercus robur* L.). *Forestry*, 78: 55-64.
- Mandujano, S. 2002. *Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae). Ciruelo. Pp.145-150. En: Noguera, F. A., J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada-Avenidaño (Eds.). *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Martinez-Garza, C., F. Bongers y L. Poorter. 2013. Are functional traits good predictors of species performance in restoration planting in tropical abandoned pastures? *Forest Ecology and Management*, 303: 35-45.
- McLaren, K.P. y M.A. McDonald. 2003. 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.
- Mendoza-Hernández, P.E., A. Orozco-Segovia e I. Pisanty. 2010. Germination, emergence, and survival of *Buddleja cordata* in an urban forest. *Ecological Restoration*, 28: 263-265.
- 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.
- Miranda F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28: 29-179.
- Monroy, R. y H. Colín. 2001. La aplicación del conocimiento etnobotánico. El caso de un vivero en el estado de Morelos. *Revista de Geografía Agrícola*, 21-31. ISBN: 0186-4394.

- Mooney, H.A., S.H. Bullock y E. Medina. 1995. Introduction. Pp: 1-8, en Bullock, S. H. Mooney, H. A. y Medina, E. (Eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, New York.
- Moreno-Casasola, P., D. Infante Mata y C. Madero-Vega. 2011. Germinación y supervivencia de dos especies de acahual de selva baja para restaurar dunas costeras. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 2: 19-36.
- Murgueitio Restrepo, E. 2009. Sistemas silvopastoriles. Establecimiento y manejo. Fundación Centro para la Investigación en Sistemas Sostenibles de Producción Agropecuaria, Colombia. 168 pp.
- Murphy, P.G. y A.E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17: 67-88.
- Nicolás-Medina, A.J. 2012. Lluvia de semillas en un bosque tropical caducifolio secundario excluido del ganado en el centro de México. Tesis de Licenciatura, Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla, México. 67 pp.
- Ochsner, P. 2001. Direct seeding in tropics. Danida Forest Seed Centre, Dinamarca presentado en el simposio "Tree seed technology, physiology and tropical silviculture". Universidad de Filipinas, Los Baños.
- R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- Ramos-Figueroa, I. y K. Bermúdez-Torres. 2014. Descripción y germinación de especies arbóreas de selva baja caducifolia en el estado de Morelos, México. *Investigación Agropecuaria*, 11: 1-14.
- Rey Benayas, J.M.; A.C. Newton, A. Diaz y J.M. Bullock. 2009. Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science*, 325: 1121–1124.
- Ribbens, E., J.A. Silander, y S.W. Pacala. 1994. Seedling recruitment in forests: calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology*, 75: 1794-1806
- Ruiz-Jaen, M.C. y T.M. Aide. 2005. Restoration Success: How Is It Being Measured? *Restoration Ecology*, 13: 569–577.
- Rykiel, E. J. 1985. Towards a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology*, 10: 361-365.
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital. Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México. 504 pp.
- Saavedra-Espinosa, N.V.E. Germinación de semillas y sobrevivencia de plántulas en invernadero de ocho especies leñosas del Bosque Tropical Caducifolio de

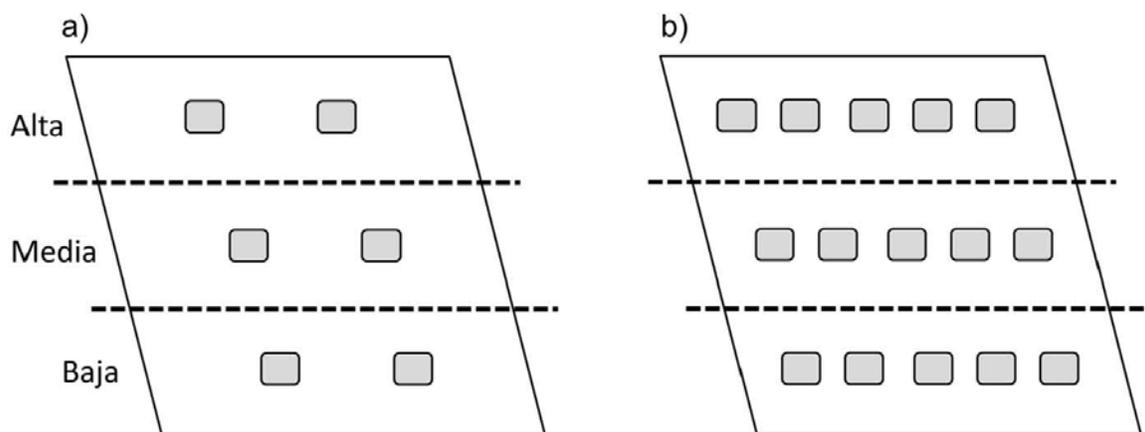
- Morelos. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, Morelos, México. En proceso.
- Salinas-Peba, L., V. Parra-Tabla, J. Campo y M.A. Munguía-Rosas. 2013. Survival and growth of dominant tree seedlings in seasonally tropical dry forests of Yucatan: site and fertilization effects. *Journal of Plant Ecology*, 1-10.
- Samba, S.A.N. 1992. Restoration of *Acacia albida* with direct seeding. Pp.: 139-140, en *Faidherbia albida* in the West African semi-arid tropics: proceedings of a workshop, 22-26 Apr 1991, Niamey, Niger (Vandenbeldt, R.J., ed.). Patancheru, India: International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics; and Nairobi, Kenya: International Centre for Research in Agroforestry.
- Sampaio, A.B., K.D. Holl y A. Scariot. 2007. Does restoration enhance regeneration of seasonal deciduous forests in pastures in Central Brazil? *Restoration Ecology*, 15: 462–471.
- Santos, P.L., R.A. Ferreira, A. Guimarães de Aragão, L. Andrade Amaral y A. Santos Oliveira. 2012. Estabelecimento de espécies florestais nativas por meio de sementeira direta para recuperação de áreas degradadas. *Revista Árvore*, 36: 237-245.
- Santos Júnior, N., S.A. Botelho y A.C. Davide. 2004. Estudo da germinação e sobrevivência de espécies arbóreas em sistema de sementeira direta, visando à recomposição de mata ciliar. *Cerne*, 10: 103-117.
- SER. Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group. 2004. The SER International Primer on Ecological Restoration. www.ser.org
- Servicio Geológico Mexicano (SGM). 2015. Carta geológico-minera Huehuetlán E14B71 (Morelos, Guerrero y Puebla) Escala 1:50 000. SGM. http://www.sgm.gob.mx/cartas/Cartas_Ed50.jsp
- Siebe, C., R. Jahn y K. Stahr. 2006. Manual para la descripción y evaluación ecológica de suelos en el campo. 2ª Ed., México, D.F., 70 pp.
- Singh, J.S. y Singh, V.K. 1992. Phenology seasonally dry tropical forest. *Current Science*, 63: 684-689.
- Sistema de Información para la Reforestación (SIRE). 2005a. SIRE–Paquetes Tecnológicos. *Haematoxylum brasiletto* Karsten. CONAFOR–SEMARNAT. <http://www.conafor.gob.mx> (29 de septiembre de 2015).
- Sistema de Información para la Reforestación (SIRE). 2005b. SIRE–Paquetes Tecnológicos. *Amphipterygium adstringens* Schide ex Schlecht. CONAFOR–SEMARNAT. <http://www.conafor.gob.mx> (29 de septiembre de 2015).

- Shono, K., E.A. Cadaweng y P.B. Durst. 2007. Application of assisted natural regeneration to restore degraded tropical forestlands. *Restoration Ecology*, 15: 620–626.
- Smith, R.L. y Smith, T.M. 2001. Ecología. 4ª edic. Pearson Educación. Madrid, España. 642 pp.
- Solares, F y C. Gálvez 2002. Manual para una producción sustentable de corteza de cuachalalate *Amphipterygium adstringens*. INIFAP-SAGARPA. No. 34. Zacatepec, Morelos, México. 13 pp. <http://www.cofupro.org.mx/cofupro/images/contenidoweb/indice/unidadmorelos/forestales/forestal/Cuachalalate.pdf>
- StatSoft, Inc. 2004. STATISTICA (data analysis software system), version 7. www.statsoft.com
- Stern, M., Quesada, M., y Stoner, K.E. 2002. Changes In composition and structure of a tropical dry forest following intermittent cattle grazing. *Revista de Biología Tropical*, 50: 1021-1032.
- Suganuma, M.S., C.E.A. Barbosa, A.L. Cavalheiro y J.M.D. Torezan. 2008. Enriquecimiento artificial da diversidade de espécies em reflorestamentos: análise preliminar de dois métodos, transferência de serapilheira e semeadura direta. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, 30: 151-158.
- Sun D., G.R. Dickinson y A.L. Bragg. 1995. Direct seeding of *Alphitonia petriei* (Rhamnaceae) for gully revegetation in tropical northern Australia. *Forest Ecology and Management*, 73: 249-257.
- Thrall, P.H., D.A. Millsom, A.C. Jeavons, M. Waayers, G.R. Harvey y D.J. Bagnall y J. Brockwell. 2005. Seed inoculation with effective root-nodule bacteria enhances revegetation success. *Journal of Applied Ecology*, 42: 740–751.
- Trejo, I. y Dirzo, R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94: 133-142.
- Trejo, I y R. Dirzo. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 11: 2063–2048.
- Valenzuela, D. y G. Ceballos. 2000. Habitat selection, home range, and activity of the white-nosed coati (*Nasua narica*) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Mammalogy*, 81:810–819.
- Vara Benítez, E. 2010. Germinación de especies arbóreas y arbustivas con potencial para la restauración ecológica en el bosque tropical caducifolio. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Biológicas, UAEM. 32 pp.

- Vazquez-Yanez, C., A. Orozco, M. Rojas, M.E. Sánchez y V. Cervántes. 1997. La reproducción de las plantas: semillas y meristemos. La ciencia para todos, 157. México. 170 pp.
- Vieira, D.L.M. y A. Scariot. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology*, 14: 11–20.
- Vieira, D.L.M., V.V. Lima, A.C. Sevilha y 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.
- Violic, A.D. 2001. Manejo integrado de cultivos, en Ripusudan L., G. Granados, H.R. Lafitte y A.D. Violic. 2001. El maíz en los trópicos: Mejoramiento y producción. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma. 392 pp. En: <http://www.fao.org/DOCREP/003/X7650S/x7650s00.htm#toc>
- Wang, J., H. Ren, L. Yang y D. Li. 2011. Factors influencing establishment by direct seeding of indigenous tree species in typical plantations and shrubland in South China. *New Forests*, 42: 19–33.
- Zar, J.H. 2010. *Biostatistical analysis*. 5a edición. Pearson Prentice Hall. Upper Saddle River, N.J. 944 pp.
- 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.
- Zimmerman, J.K., J.B. Pascarella y T.M. Aide. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology*, 8:350–360.

APÉNDICES

Apéndice 1. Parcela dividida en tres secciones siguiendo la pendiente (alta, media y baja). En cada sección se muestrearon a) dos puntos para la vegetación no leñosa, y b) cinco puntos para caracterizar el suelo.



Apéndice 2. Metodología utilizada en el análisis de muestras de suelo. El suelo fue tamizado previamente a los análisis (apertura de tamiz= 2 mm).

Potencial Hidrógeno (pH). Se pesaron 10 g de suelo, se agregaron 25 ml de agua destilada, se agitó en una agitadora durante 30 min. Posterior a eso se midió el pH con un potenciómetro.

Clase textural. Se pesaron 10 g de cada una de las cinco muestras de suelo de la pendiente media por parcela y se generaron cuatro muestras compuestas de 50 g. Para estimar la textura del suelo se siguió el método de Bouyucos. En un recipiente se agregaron los 50 g de suelo más 25 g de hexametáfosfato de sodio, como agente dispersor, y el contenido se agitó vigorosamente durante un minuto. Luego se depositó en una probeta de 1 L y se aforó a 1000 ml con agua destilada. Se agitó el contenido de la probeta, se colocó dentro el densitómetro y después de 40 segundos se tomó la primera lectura. Después de dos horas se tomó la segunda lectura. Los cálculos se hicieron con las siguientes fórmulas:

$$\%(\text{Limo}+\text{Arcilla})= 100(x/y)$$

$$\%\text{Arena}= 100 - \%(\text{Limo}+\text{Arcilla})$$

$$\%\text{Arcilla}= 100(x'/y)$$

$$\%\text{Limo}= 100 - (\%\text{arena}+\%\text{arcilla})$$

Dónde:

x= primer lectura

y= peso de muestra (50 g)

x'= segunda lectura

Contenido gravimétrico de agua en el suelo. Después de la colecta se obtuvo el peso húmedo del suelo, luego se secó en un horno de secado a 60 °C hasta obtener peso seco constante. Para estimar el contenido de agua en el suelo expresado en porcentaje se utilizó la siguiente fórmula:

$$\% = \left(\frac{m - d}{m} \right) * 100$$

Dónde:

m= peso húmedo

d= peso seco

m - d= contenido de agua

Materia orgánica (MO). Para medir la MO se pesaron 0.5 g de suelo en una balanza analítica. El suelo se colocó dentro de un matraz Erlenmeyer y se agregaron 5 ml de dicromato de potasio (Cr₂O₇) y 10 ml de ácido sulfúrico (H₂SO₄). Se dejó

reaccionar durante 30 min, se agregó un indicador y se titularon las muestras con sulfato ferroso ($\text{Fe}(\text{SO}_4)_2$, 0.5N). Este mismo procedimiento se hizo sin suelo para tener dos muestras testigo.

Nitrógeno (N) y Fósforo (P) total. Para la digestión ácida del N y P se pesó 1 g de suelo de cada muestra y se depositó en un tubo de ensaye. Al tubo se agregó una mezcla catalizadora de sulfato de potasio y sulfato cúprico en una relación 10:1, se agregaron 20 ml de ácido sulfúrico y se homogeneizó la mezcla. Los tubos fueron colocados en una gradilla dentro de la cámara de digestión ácida. Al terminar la reacción los tubos se dejaron enfriar y se aforaron lentamente con agua destilada, se agitaron, se filtró el contenido a través de papel filtro y se depositó en viales que fueron almacenados a 4 °C hasta su lectura en el espectrofotómetro.

Nitrato (NO_3) y Amonio (NH_4). Se pesaron 10 g de suelo, se agregaron 40 ml de cloruro de potasio (KCl). La mezcla se filtró y se depositó en viales para su posterior lectura.

Fosfatos. Para evaluar los fosfatos se prepararon dos mezclas. La primera mezcla consistió de 2 g de fluoruro de amonio (NH_4F) disueltos en 5 ml de agua destilada y luego aforada a 50 ml. Para la segunda mezcla se depositó 1 ml de ácido clorhídrico (HCl) en un matraz y se aforó a 25 ml con agua destilada. Posteriormente se preparó una tercera solución al combinar 15 ml de la primer mezcla, 25 ml de la segunda y aforar a 1 L. Después se pesaron 5 g de suelo por muestra, se agregaron 25 ml de la tercera mezcla, se agitó y se procedió a filtrar y a almacenar en viales hasta la lectura.

Apéndice 3. Vegetación leñosa establecida en la parcela excluida en Teotlalco, Puebla. Se muestra el número de individuos (N) y las medias \pm error estándar de la altura, el diámetro de la base (DB) y del pecho (DAP) y la cobertura del dosel.

Familia y especie	Nombre común	N	Altura (cm)	DAB (mm)	DAP (mm)	Cobertura (m ²)
Anacardiaceae						
<i>Amphipterygium adstringens</i> (Schltdl.) Standl.	Cuachalalate	8	573.8 \pm 64.3	231.6 \pm 30.9	156 \pm 30.2	17.36 \pm 4
<i>Cyrtocharpa procera</i> Kunth	Coco/Chupandillo	2	630	245.4	167.32 \pm 25	28.13
<i>Pseudosmodingium perniciosum</i> (Kunth) Engl.	Cuajote rojo	17	467.9 \pm 23.4	275.06 \pm 18.5	144.1 \pm 5.8	22.6 \pm 3.3
Apocynaceae						
<i>Plumeria rubra</i> L.	Cacaloxuchitl/Flor de mayo	1	370	82.8	51.7 \pm 6.4	4.5
Boraginaceae						
<i>Cordia curassavica</i> (Jacq.) Roem. & Schult.	Manzana, coralillo	12	332.7 \pm 26.1	108.8 \pm 18.3	37.4 \pm 4.2	9.54 \pm 1.4
<i>Cordia morelosana</i> Standl.	Palo prieto	1	219	68	30	1.5
Burseraceae						
<i>Bursera bicolor</i> (Willd. ex Schltdl.) Engl.	Ticumaca	17	557.18 \pm 35	263.9 \pm 37.4	185.31 \pm 17.1	28.3 \pm 4.9
<i>Bursera copallifera</i> (Sessé & Moc. ex DC.) Bullock	Copal	4	520.5 \pm 13.9	230.4 \pm 61.9	121.8 \pm 14.9	24.8 \pm 8

<i>Bursera glabrifolia</i> (Kunth) Engl.	Cominillo	14	529.4±29.3	439.4±139.1	151±9.2	25.8±5.5
<i>Bursera lancifolia</i> (Schltdl.) Engl.	Cuajote amarillo	5	616±22.1	267.7±36.5	171.4±18.9	25±8.6
Convolvulaceae						
<i>Ipomoea murucoides</i> Roem. & Schult.	Cazahuate amarillo	1	1000	582.5	472.7	46.8
<i>Ipomoea pauciflora</i> M. Martens & Galeotti	Cazahuate blanco	133	460±14.1	168.5±8.6	100.6±5.9	13.1±1.3
Euphorbiaceae						
<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.	Ixtomeca	397	354.6±3.4	99.4±2.6	45.8±0.8	5±0.2
Fabaceae						
<i>Sapium macrocarpum</i> Müll.Arg.	Veneno	24	637.9±38.4	213.98±29.9	132.4±24.7	12.4±3.2
<i>Acacia cochliacantha</i> Willd.	Cubata	352	402.04±5.2	127.6±4.5	58.6±1.1	19.9±0.9
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	Huizache	10	358.1±12.8	133.5±32.7	54.7±11.1	7.4±1.4
<i>Acacia pennatula</i> (Schltdl. & Cham.) Benth.	Espino blanco	3	296.7	101.4	58.1±4.8	9.5
<i>Conzattia multiflora</i> (Robinson) Standl.	Guayacán	201	729.3±14.6	246.2±10	182±5.8	41.1±2.9
<i>Erythrina</i> sp.	Zompantle	3	593.3	326.8	111.6±19.3	14.1
<i>Haematoxylum brasiletto</i> H.Karst.	Palo de brasil	1	580	216.5	132.6	44.1
<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F.Macbr.	Tlahuitol	15	564.5±41.4	149.3±20	108.5±15.7	14.8±2.9

<i>Mimosa polyantha</i> Benth.	Uña de gato	55	370.5±8.9	94.1±6.3	43.5±2.5	5±0.5
<i>Senna pallida</i> (Vahl) H.S.Irwin & Barneby	Vara ceniza	72	361±6.2	105.9±7.9	54.4±2.8	5±0.35
<i>Senna sp.</i>	Paraca	1	470	56	56	9.9
Malpighiaceae						
<i>Malpighia mexicana</i> A. Juss.	Guajocote	1	500	191	91.9±13.2	17.3
Malvaceae						
<i>Ceiba aesculifolia</i> (Kunth) Britten & Baker f.	Pochote	12	575.4±50.6	152.1±22.2	110.6±15	8.2±3.5
Meliaceae						
<i>Trichilia hirta</i> L.	Tapaqueso	2	480	160.7	55.5	13.3
Ulmaceae						
<i>Celtis caudata</i> Planch.	Palo verde	3	465	140.1	132.6	17.1
Verbenaceae						
<i>Vitex hemsleyi</i> Briq.	Canelillo	1	330	219.6	200.5	2.7
<i>Vitex mollis</i> Kunth	Coyotomate	1	665	509.3	177.2	29.1
<hr/>		<hr/>				
Total		1369				

Apéndice 4. Especies de herbáceas por familia registradas en la parcela excluida de la perturbación en Teotlalco, Puebla. Se muestra la biomasa por especie en g/m², el porcentaje (%) y en negritas las tres especies con mayor biomasa.

Familia	Especie	g/m ²	%	Familia	Especie	g/m ²	%	
Acanthaceae	<i>Dicliptera peduncularis</i> Nees	136.98	10.88	Fabaceae	<i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw.	86.42	6.87	
	<i>Elytraria imbricata</i> (Vahl) Pers.	10.74	0.85			<i>Zornia thymifolia</i> Kunth	44.33	3.52
		<i>Tetramerium nervosum</i> Nees	90.59	7.20	Hypoxidaceae	<i>Hypoxis</i> sp.	17.49	1.39
Amaranthaceae	<i>Amaranthus hybridus</i> L.	3.15	0.25	Malvaceae	<i>Sida glabra</i> Mill.	1.05	0.08	
	<i>Gomphrena serrata</i> L.	31.94	2.54			<i>Sida</i> sp. 1	0.31	0.02
Asteraceae	<i>Bidens odorata</i> Cav.	49.12	3.90			<i>Sida</i> sp. 2	0.19	0.02
	<i>Delilia biflora</i> (L.) Kuntze	18.07	1.44	Poaceae	<i>Bouteloa</i> sp. 1	52.08	4.14	
	<i>Porophyllum ruderales</i> subsp. <i>macrocephalum</i> (DC.) R.R.Johnson.	0.33	0.03			<i>Bouteloa</i> sp. 2	18.73	1.49
	<i>Sarvitalia procumbens</i> Lam.	50.34	4.00			<i>Cenchrus insertus</i>	6.56	0.52
	<i>Tridax coronopifolia</i> (Kunth) Hemsl.	112.46	8.94			<i>Cenchrus</i> sp. 1	0.03	0.002
	<i>Zinnia peruviana</i> (L.) L.	38.87	3.09			<i>Digitaria</i> sp.	21.38	1.70
					<i>Oplismenus</i> sp.	169.45	13.46	
Commelinaceae	<i>Commelina</i> sp. 1	1.83	0.15		<i>Panicum</i> sp.	3.29	0.26	
	<i>Commelina</i> sp. 2	6.19	0.49		<i>Paspalum</i> sp.	11.24	0.89	
	<i>Gibasis</i> sp.	4.45	0.35		<i>Setaria</i> sp.	33.62	2.67	
Convolvulaceae	Convolvulaceae sp. 1	0.14	0.01	Portulacaceae	<i>Portulaca oleraceae</i> L.	0.87	0.07	
	<i>Evolvulus alsinoides</i> (L.) L.	3.73	0.30			<i>Portulaca pilosa</i> L.	5.38	0.43
	<i>Ipomoea purpurea</i> (L.) Roth	6.05	0.48	Rubiaceae	<i>Borreria</i> sp.	1.20	0.10	
Cyperaceae	<i>Cyper</i> sp.	6.91	0.55		<i>Crusea</i> sp.	1.10	0.09	
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i> sp.	8.08	0.64	Solanaceae	<i>Solanum</i> sp.	0.25	0.02	
	<i>Euphorbia</i> sp. 1	0.57	0.05			Morfoespecie 1	0.01	0.001
	<i>Euphorbia</i> sp. 2	0.70	0.06			Morfoespecie 2	0.05	0.004
	<i>Euphorbia</i> sp. 3	0.60	0.05			Morfoespecie 3	0.77	0.06
	Euphorbiaceae sp. 1	0.38	0.03			Morfoespecie 4	0.01	0.001
Fabaceae	<i>Chamaecrista nictitans</i> (L.) Moench	33.86	2.69			Morfoespecie 5	0.48	0.04
	<i>Crotalaria cajanifolia</i> Kunth	114.08	9.07			Morfoespecie 6	0.02	0.002
	<i>Crotalaria incana</i> L.	4.66	0.37			Morfoespecie 7	0.60	0.05
	<i>Dalea humilis</i> G.Don	30.74	2.44			Morfoespecie 8	0.18	0.01
	<i>Desmodium procumbens</i> (Mill.) Hitchc.	2.37	0.19			Morfoespecie 9	0.90	0.07
	<i>Indigofera</i> sp.	3.28	0.26		Morfoespecie 10	0.45	0.04	
	<i>Mimosa affinis</i> Robinson	1.24	0.10		Total	1258.46	100.00	
	<i>Senna obtusifolia</i> (L.) H.S.Irwin & Barneby	1.99	0.16					
	<i>Senna uniflora</i> (Mill.) H.S.Irwin & Barneby	5.58	0.44					

Apéndice 5. Descripción del perfil de suelo en el sitio de estudio. Se muestra la información general de la localidad y posteriormente se describen los perfiles de suelo de la superficie cumbral (Teo-P4-03), el hombro de ladera (Teo-P3-02) y el lomo de ladera (Teo-P1-06).

Información general de la localidad

1. Nombre del sitio: Paraje de Pala, Teotlalco, Teo., Puebla.
2. Fecha de la descripción: mayo 2014
3. Autor: Alondra Josefina Nicolás Medina (Alejandra Luévano Arroyo, Anaitzi Rivero Villar, Valentina Carrasco Carballido).
4. Localización: Paraje de Pala en el área de Bienes Comunes de Teotlalco. Entrada a la parcela junto al camino que lleva a Teotlalco El Viejo, coordenadas UTM x: 517210 y UTM y: 2040491.
5. Uso de suelo o vegetación: vegetación secundaria de bosque tropical caducifolio (BTC), actualmente excluida de la perturbación. Anteriormente el sitio fue usado para el cultivo agrícola, posteriormente para el pastoreo de ganado y la extracción selectiva de recursos. Dominan especies pioneras como *E. schlechtendalii* (Euphorbiaceae), *A. cochliacantha*, *C. multiflora* (Fabaceae) e *I. pauciflora* (Convolvulaceae).
6. Clima: cálido subhúmedo con lluvias en verano (Aw2). Precipitación total anual de 626.2 mm (1951-2010), donde el 95% de la lluvia cae entre mayo y octubre. La temperatura media anual es de 23.9 °C, la temperatura media mínima es de 14.6 °C y la máxima de 33.3 °C, con una diferencia de 18.7 °C. La evaporación potencial total normal es de 2,033.5 mm. La temporada seca abarca los meses de noviembre a mayo.

Superficie cumbral (Teo-P4-03)

I. Información de la localidad

- a) Número de perfil: **Teo-P4-03**
- b) Clasificación del suelo: **mollic Leptosols (eutric)** (de acuerdo con la World Reference Base for Soil Resources, WRB).
- c) Altitud: 1370 m.
- d) Forma del terreno: **superficie cumbral**. Terreno circundante con hombro de ladera y laderas con pendiente moderada a escarpada. En general, lomeríos de mediana altitud disectados por arroyos semirectos y cañadas.
- e) Pendiente: casi plano o con pendiente sencilla moderadamente inclinada (2.5°).

II. Información general acerca del suelo

- a) Material parental: dacitas.
- b) Drenaje natural: bueno a excesivo.
- c) Condiciones de humedad en el perfil: humedad seca en el primer y segundo horizonte y fresca en el tercero.
- d) Profundidad al manto freático: desconocida.
- e) Presencia de rocas superficiales: sí, 20% de fragmentos de roca.
- f) Evidencia de erosión: sí, erosión laminar.
- g) Presencia de sales: ninguna.

- a) Influencia humana: si, hay un camino de terracería y veredas, fuera de la parcela hay pastoreo de animales y se hace extracción de frutos y leña, principalmente.

III. Descripción breve del perfil

Perfil de suelo poco profundo de 44 cm ubicado en la superficie cumbre, rodeado por vegetación secundaria de BTC; con cuatro horizontes desarrollados a partir de dacitas y de color similar. Perfil con dos horizontes Ah que suman 13 cm, con mantillo tipo mull, un horizonte CA seguido por uno C; sin desarrollo de horizonte B. La textura va de franca limosa a franca arcillo limosa. La pedregosidad aumenta con la profundidad, el pH es de 6, la estructura es granular y subangular en bloques con mediana estabilidad de agregados y poros tubulares e intersticiales. La densidad aparente va de baja a media y el drenaje natural de excesivo a bueno.

IV. Descripción del perfil

Horizonte	Profundidad (cm)	Descripción
Ah ₁	0-3	Horizonte mineral de color café oscuro (10YR2/2, en húmedo). Con textura franco limosa fina, con baja pedregosidad (3%) con cantos finos. Contenido medio de materia orgánica (3%), pH de 6, humedad seca; estructura granular de tamaño fino que rompe a grano simple, de grado débil; mediana estabilidad de agregados. Muchos poros intersticiales de tamaño grueso; densidad aparente baja (0.8 g/cm ³), densidad de raíces muy alta, límite de horizonte claro y uniforme. Sin reacción a la prueba del aluminio activo; sin presencia de sales ni carbonatos.
Ah ₂	3-13	Horizonte mineral de color café oscuro (10YR2/2, en húmedo). Con textura franco arcillo limosa, con 5% de pedregosidad con cantos finos y medianos. Contenido medio de materia orgánica (3.4%), pH de 6, humedad seca; estructura subangular en bloques de tamaño fino y mediano que rompe a subangular en bloques finos, con grado moderadamente débil; mediana estabilidad de agregados. Pocos poros tubulares de tamaño medio; densidad aparente mediana (1.3 g/cm ³), alta densidad de raíces, límite de horizonte claro y uniforme. Sin reacción a la prueba del aluminio activo; sin presencia de sales ni carbonatos.
CA	13-25	Horizonte mineral de color café oscuro (10YR2/2, en húmedo). Con textura franco arcillo limosa, con alta pedregosidad (60%) con cantos gruesos, pH de 6, humedad fresca. Entre las grietas se observa estructura de grano simple y subangular en bloques finos y medios, de grado moderado; moderada estabilidad de agregados. Pocos poros intersticiales finos. Densidad aparente media (1.1 g/cm ³) y mediana densidad de raíces. Límite de horizonte claro. Sin reacción a la prueba del aluminio activo; sin presencia de sales ni carbonatos.
C	25-44	Presenta muy alta pedregosidad. No hay presencia de raíces pequeñas. Sin reacción a la prueba del aluminio activo; sin presencia de sales ni carbonatos.



V. Interpretación de las características del suelo

Procesos pedogenéticos dominantes

La intemperización es poco profunda, hay acumulación de materia orgánica. Las arcillas aumentan con la profundidad lo que sugiere que hay neoformación de arcillas. Hay formación de estructura, aunque es de grado débil a moderado; la alta densidad de raíces ayuda a conservar la estructura y la moderada estabilidad de los agregados.

La clasificación del suelo como *mollic Leptosols (eutric)* se basó en la presencia de roca continua a los 25 cm de profundidad, a la presencia de un horizonte mólico y a la saturación de bases >50%.

Características ecológicas

El suelo es somero, sin desarrollo de un horizonte B. El contenido de materia orgánica es medio y se limita al horizonte A, con mantillo tipo mull. La profundidad fisiológica alcanza los 25 cm, la penetrabilidad de raíces es muy buena y disminuye con la profundidad debido a la pedregosidad. La capacidad de aireación del suelo es media y baja en el horizonte CA. La capacidad de campo es muy baja (68.23 L/m²) por lo que la capacidad de retención de agua disponible para las plantas también es muy baja (32.45 L/m²). La conductividad hidráulica es mediana y el drenaje natural va de excesivo a bueno. La capacidad de intercambio catiónico es medianamente alta; la disponibilidad de bases intercambiables es mediana. La concentración de nitrógeno total (0.25 kg/m²) y la de nitrógeno disponible (1.06 g/m²) son medianas. La concentración de fósforo movilizable es baja (48.97 g/m²). La erosionabilidad es media (K=0.36), la tasa de tolerancia de pérdida de suelo es muy baja (0.2 Mg/ha/año) si se mantiene con cobertura vegetal de BTC. Si el sitio volviera a ser utilizado para el cultivo de maíz incrementaría la tasa de pérdida de suelo a 8.8 Mg/ha/año. En el sitio se podrían establecer plantaciones de especies útiles sin aumentar drásticamente la tasa de pérdida de suelo

(0.61 Mg/ha/año). Se sugiere mantener la cobertura vegetal para evitar problemas de erosión.

Hombro de ladera (Teo-P3-02)

I. Información de la localidad

- a) Número de perfil: **Teo-P3-02**
- b) Clasificación del suelo: ***lithic Leptosols (eutric)*** (WRB).
- c) Altitud: 1362 m.
- d) Forma del terreno: **hombro de ladera**, forma de la vertiente convexa-convexa. Terreno circundante con superficie cumbral y hombro de ladera, laderas con pendiente moderada a escarpada. En general, lomeríos de mediana altitud disectados por arroyos semirectos y cañadas.
- e) Pendiente: sencilla escarpada moderada (13°), exposición O.

II. Información general acerca del suelo

- a) Material parental: dacitas.
- b) Drenaje natural: bueno a excesivo.
- c) Condiciones de humedad en el perfil: humedad seca.
- d) Profundidad al manto freático: desconocida.
- e) Presencia de rocas superficiales: si, 40% de roca expuesta y fragmentos de roca.
- f) Evidencia de erosión: si, erosión laminar.
- g) Presencia de sales: ninguna.
- h) Influencia humana: si, hay un camino de terracería y veredas, fuera de la parcela hay pastoreo de animales y se hace extracción de frutos y leña, principalmente.

III. Descripción breve del perfil

Perfil de suelo poco profundo de 30 cm, con un horizonte desarrollado a partir de dacitas como material parental. El perfil se ubicó en el hombro de ladera de un lomerío, se encuentra rodeado por vegetación secundaria de BTC. En el perfil se distingue un mantillo tipo mull, un horizonte superficial AB de apenas 13 cm de profundidad, seguido por un horizonte C con una profundidad de 30 cm. La textura es franco arcillo limosa, hay alta pedregosidad en superficie (40%) que aumenta con la profundidad, el pH es de 6, la estructura es subangular en bloques, con alta estabilidad de agregados, con poros tubulares e intersticiales. La densidad aparente es media y el drenaje natural va de bueno a excesivo.

IV. Descripción del perfil

Horizonte	Profundidad (cm)	Descripción
AB	0-2/13	Horizonte mineral de color café (7.5YR2.5/2, en húmedo) con textura franco arcillo limosa, alta pedregosidad (25%) con cantos medianos y gruesos, contenido medio de materia orgánica (3.1%), pH de 6. Humedad seca. Estructura subangular en bloques que rompe a granular y migajón, y estructura granular grueso que rompe a fino, grado moderado, de tamaño fino a muy fina; alta estabilidad

		de agregados; pocos poros tubulares finos y poros intersticiales comunes de tamaño medio; densidad aparente media (1.3 g/cm ³), densidad de raíces muy alta, límite de horizonte claro uniforme. Sin reacción a la prueba del aluminio activo; sin presencia de sales ni carbonatos.
C	2/13-30	Presenta muy alta pedregosidad (alrededor del 90%) de tamaño grueso. No hay presencia de raíces pequeñas. Sin reacción a la prueba del aluminio activo; sin presencia de sales ni carbonatos.



V. Interpretación de las características del suelo

Procesos pedogenéticos dominantes

El material parental muestra evidencia de alteración por intemperismo hasta una profundidad de 30 cm. En el horizonte superficial hay acumulación de materia orgánica. De acuerdo con la textura, se puede observar que hay neoformación de arcillas. Otro proceso es la formación de estructura, que es subangular en bloques con alta estabilidad de los agregados.

La clasificación del suelo como *lithic Leptosols (eutric)* se basó en la alta pedregosidad, en la poca profundidad del perfil y en la saturación de bases >50%.

Características ecológicas

El suelo es muy somero, sin diferenciación entre horizonte A y B, aunque ya se presenta acumulación media de materia orgánica con mantillo tipo mull. La penetrabilidad de raíces finas es buena pero la profundidad fisiológica es de apenas 13 cm y está limitada en profundidad debido a la alta pedregosidad. Suelo con capacidad de aireación media, con muy baja capacidad de campo (22.5 L/m²) y muy baja capacidad de agua disponible para las plantas (9.84 L/m²). Conductividad hidráulica media (movimiento del agua a través del suelo) generando un drenaje natural de bueno a excesivo. Alta capacidad de intercambio catiónico, presencia regular de bases intercambiables. Hay una limitación de nutrientes para las plantas ya que se observan bajas concentraciones de nitrógeno

total (0.11 kg/m²), nitrógeno disponible (0.57 g/m²) y de fósforo movilizable (22.7 g/m²). Se favorece el flujo superficial del agua y por lo tanto la erosión laminar, principalmente si no hay vegetación, acentuando la baja capacidad de infiltración del agua. Las áreas sin árboles tienen pastos cortos (aprox. 10 cm de altura) que amortiguan este tipo de erosión. La erosionabilidad es baja (K=0.16), la tasa de tolerancia de pérdida de suelo es muy baja (0.13 Mg/ha/año) si se mantiene la cobertura de BTC. Sin embargo, esta área no es apta para el cultivo de maíz ya que la tasa de tolerancia de pérdida de suelo aumentaría drásticamente a 46.30 Mg/ha/año, clasificada como severa. Se sugiere mantener la cobertura vegetal para evitar problemas de erosión.

Lomo de ladera (Teo-P1-06)

I. Información de la localidad

- a) Número de perfil: **Teo-P1-06**
- b) Clasificación del suelo: ***mollic Leptosols*** (WRB).
- c) Altitud: 1350 m.
- d) Forma del terreno: **lomo de ladera** (parte alta), forma de la vertiente ligeramente cóncava y recta. Terreno circundante: laderas con pendiente moderada a escarpada. En general, lomeríos de mediana altitud disectados por arroyos semirectos y cañadas.
- e) Pendiente: sencilla fuertemente inclinada (8°), exposición SO.

II. Información general acerca del suelo

- a) Material parental: dacitas.
- b) Drenaje natural: bueno a excesivo.
- c) Condiciones de humedad en el perfil: humedad seca en el primer horizonte y fresca en el segundo.
- d) Profundidad al manto freático: desconocida.
- e) Presencia de rocas superficiales: sí, 25% de roca expuesta y fragmentos de roca
- f) Evidencia de erosión: sí, erosión laminar
- g) Presencia de sales: ninguna
- h) Influencia humana: sí, hay un camino de terracería y veredas, fuera de la parcela hay pastoreo de animales, se hace extracción de frutos y leña, principalmente.

III. Descripción breve del perfil

Perfil de suelo somero, con un horizonte desarrollado a partir de dacitas. El perfil se ubicó en el lomo de ladera, rodeado por vegetación secundaria de BTC. En el perfil se distingue un horizonte superficial AC de 17.5 cm de profundidad, seguido por un horizonte CA con una profundidad de 12.5 cm y un horizonte C que empieza en los 30 cm de profundidad. No hay desarrollo del horizonte B. El mantillo es de tipo mull y el pH es de 6. La textura es franco arcillo limosa a franco arcillosa, hay alta pedregosidad en superficie (25%) que aumenta con la profundidad. La estructura es subangular en bloques, con una moderada estabilidad de agregados, con poros tubulares, vesiculares e intersticiales. La densidad aparente es media y la densidad de raíces alta.

V. Descripción del perfil

Horizonte	Profundidad (cm)	Descripción
AC	0-15/20	Horizonte mineral de color café oscuro (10YR2/2, en húmedo). La textura es franco arcillo limosa, hay alta pedregosidad, se presentan cantos finos y medianos (5%) y cantos gruesos (30%). Contenido medio de materia orgánica (3.5%), pH de 6, humedad seca; estructura subangular en bloques medianos y gruesos que rompen a finos, de grado moderado, la estabilidad de agregados es moderada; pocos poros tubulares finos y medianos, muchos poros tubulares muy finos y pocos vesiculares muy finos; densidad aparente media (1.3 g/cm ³), alta densidad de raíces, límite de horizonte claro y uniforme. Sin reacción a la prueba del aluminio activo; sin presencia de sales ni carbonatos.
CA	15/20-30	Horizonte mineral de color café oscuro (10YR2/2, en húmedo), con textura franco arcillo limosa a franco arcillosa, pedregosidad muy alta (cerca del 90%), pH de 6, humedad fresca. Estructura subangular en bloques finos y de grado débil, además estructura de grano simple y junto a las raíces la estructura es granular fina; moderada estabilidad de agregados. Pocos poros tubulares e intersticiales muy finos; densidad aparente media (1.4 g/cm ³) y mediana densidad de raíces. Sin reacción a la prueba del aluminio activo; sin presencia de sales ni carbonatos.
C	>30	Horizonte con alta pedregosidad (>90%). Humedad fresca. Sin presencia de raíces finas. Sin reacción a la prueba del aluminio activo; sin presencia de sales ni carbonatos.



VII. Interpretación de las características del suelo

Procesos pedogenéticos dominantes

Hay acumulación de materia orgánica en el horizonte superficial. No ha habido suficiente intemperización como para desarrollar el horizonte B. En los dos primeros horizontes ya hay neoformación de arcillas y formación de estructura.

La clasificación del suelo como *mollic Leptosols* se basó en la alta pedregosidad, en la poca profundidad del suelo y la alta saturación de bases intercambiables.

Características ecológicas

El suelo es somero, sin una marcada diferencia entre el horizonte A y C. Contenido medio de materia orgánica, con mantillo tipo mull. La penetrabilidad de raíces va de buena a media, la profundidad fisiológica alcanza los 30 cm, sin embargo, sigue siendo somera ya que la mayoría de las raíces finas llegan hasta los 17 cm. La pedregosidad puede ser una limitante para el desarrollo de raíces. La capacidad de aireación del suelo es media y tiende a disminuir con la profundidad. La capacidad de campo (50.45 L/m^2) y la disponibilidad de agua para las plantas (30.08 L/m^2) son muy bajas. La conductividad hidráulica es mediana y el drenaje natural va de bueno a excesivo. Se observa alta capacidad de intercambio catiónico y media disponibilidad de bases intercambiables. La concentración de nitrógeno total (0.38 kg/m^2) es media y la de nitrógeno disponible (1.84 g/m^2) es baja. La concentración de fósforo movilizable es mediana (73.5 g/m^2). La erosionabilidad es baja ($K=0.2$). La tasa de tolerancia de pérdida de suelo es muy baja (0.07 Mg/ha/año) si se mantiene la cobertura de BTC. Este sitio no es apto para el cultivo ya que la tasa de pérdida de suelo aumentaría a 25.11 Mg/ha/año , clasificada como severa. Este sitio tiene una aptitud forestal, incluso podrían establecerse plantaciones de especies útiles sin aumentar drásticamente la tasa de pérdida de suelo (1.74 Mg/ha/año). Se sugiere mantener la cobertura vegetal para evitar problemas de erosión.

Apéndice 6. Caracterización del suelo en la parcela de estudio. Media (error estándar) del mantillo, pH, contenido gravimétrico de agua en el suelo (%), carbono orgánico (C.O.), materia orgánica mineralizable (M.O.), nitrógeno total (Ntotal), relación C:N, nitrato (N-NO₃), amonio (N-NH₄), relación N-NO₃:N-NH₄, fósforo total (Ptotal) y disponible (Pdis) por efecto de la pendiente alta (A), media (M) y baja (B), por parcela uno a cuatro (P1-P4) y por la interacción entre estos dos factores. Con * las variables con diferencias significativas. Para cada variable, letras distintas indican diferencias significativas.

	Mantillo	pH	Agua	C.O.*	M.O.*	Ntotal*	C:N*	N-NO ₃ *	N-NH ₄ *	N-NO ₃ :N-NH ₄ *	Ptotal*	Pdis*
	Mg/ha		%	%	%	%		µg/g	µg/g		µg/g	µg/g
A	0.22(<0.01)	5.31(0.10)	10.51(0.42)	13.51(1.07)	7.84 (1.07)	0.60(0.1)	0.28(<0.01)	7.10(0.25)a	10.77(0.09)	0.66(0.02)a	0.14(0.01)	2.85(0.23)
M	0.21(<0.01)	5.22(0.10)	11.01(0.42)	12.96(1.07)	7.52(1.07)	0.61(0.1)	0.27(<0.01)	6.58(0.25)ab	10.86(0.09)	0.61(0.02)ab	0.15(0.01)	2.42(0.23)
B	0.19(<0.01)	5.47(0.10)	10.55(0.42)	16.02(1.07)	9.29(1.07)	0.60(0.1)	0.33(<0.01)	6.11(0.25)b	10.91(0.09)	0.56(0.02)b	0.15(0.01)	2.78(0.23)
P1	0.22(<0.01)	5.29(0.12)	11.20(0.48)	12.37(1.08)ab	7.18(1.08)ab	0.60(0.1)ab	0.25(<0.01)	5.98(0.29)b	11.07(0.11)a	0.54(0.03)b	0.17(0.01)a	2.97(0.27)ab
P2	0.15(<0.01)	5.25(0.12)	10.92(0.48)	12.27(1.08)b	7.12(1.08)b	0.57(0.1)b	0.27(<0.01)	5.04(0.29)b	11.02(0.11)a	0.46(0.03)b	0.13(0.01)b	2.57(0.27)b
P3	0.23(<0.01)	5.36(0.12)	10.86(0.48)	16.64(1.08)a	9.65(1.08)a	0.61(0.1)a	0.33(<0.01)	7.58(0.29)a	10.72(0.11)ab	0.71(0.03)a	0.12(0.01)b	3.78(0.27)a
P4	0.25(<0.01)	5.43(0.12)	9.78(0.48)	15.66(1.08)ab	9.08(1.08)ab	0.64(0.1)a	0.30(<0.01)	7.79(0.29)a	10.57(0.11)b	0.74(0.03)a	0.16(0.01)a	1.42(0.27)c
A1	0.20(<0.01)	5.02(0.21)	10.59(0.83)	11.85(1.15)	6.87(1.15)	0.60(0.1)abc	0.24(<0.01)ab	6.44(0.5)	11.07(0.19)	0.58(0.05)	0.14(0.01)b	3.43(0.46)abc
A2	0.15(<0.01)	5.16(0.21)	10.87(0.83)	10.97(1.15)	6.36(1.15)	0.59(0.1)abc	0.23(<0.01)b	6.15(0.5)	10.96(0.19)	0.56(0.05)	0.14(0.01)b	2.32(0.46)abc
A3	0.28(<0.01)	5.68(0.21)	10.79(0.83)	17.30(1.15)	10.04(1.15)	0.60(0.1)abc	0.35(<0.01)ab	8.30(0.5)	10.63(0.19)	0.78(0.05)	0.12(0.01)b	4.22(0.46)a
A4	0.27(<0.01)	5.37(0.21)	9.81(0.83)	14.81(1.15)	8.59(1.15)	0.62(0.1)ab	0.30(<0.01)ab	7.53(0.5)	10.41(0.19)	0.72(0.05)	0.17(0.01)ab	1.45(0.46)c
M1	0.23(<0.01)	5.16(0.21)	11.63(0.83)	12.50(1.15)	7.25(1.15)	0.56(0.1)bc	0.28(<0.01)ab	5.68(0.5)	10.95(0.19)	0.52(0.05)	0.17(0.01)ab	2.60(0.46)abc
M2	0.15(<0.01)	5.40(0.21)	11.79(0.83)	8.98(1.15)	5.21(1.15)	0.59(0.1)abc	0.19(<0.01)b	5.18(0.5)	11.20(0.19)	0.46(0.05)	0.13(0.01)b	1.63(0.46)bc
M3	0.21(<0.01)	5.22(0.21)	11.50(0.83)	16.56(1.15)	9.60(1.15)	0.62(0.1)ab	0.32(<0.01)ab	7.53(0.5)	10.79(0.19)	0.70(0.05)	0.14(0.01)b	4.08(0.46)a
M4	0.28(<0.01)	5.10(0.21)	9.12(0.83)	15.19(1.15)	8.81(1.15)	0.65(0.1)a	0.29(<0.01)ab	7.92(0.5)	10.51(0.19)	0.76(0.05)	0.16(0.01)ab	1.35(0.46)c
B1	0.21(<0.01)	5.68(0.21)	11.39(0.83)	12.79(1.15)	7.42(1.15)	0.64(0.1)a	0.24(<0.01)ab	5.83(0.5)	11.20(0.19)	0.52(0.05)	0.21(0.01)a	2.88(0.46)abc
B2	0.15(<0.01)	5.19(0.21)	10.11(0.83)	18.76(1.15)	10.88(1.15)	0.53(0.1)c	0.43(<0.01)a	3.79(0.5)	10.89(0.19)	0.35(0.05)	0.12(0.01)b	3.75(0.46)ab
B3	0.21(<0.01)	5.19(0.21)	10.29(0.83)	16.09(1.15)	9.33(1.15)	0.59(0.1)abc	0.33(<0.01)ab	6.92(0.5)	10.73(0.19)	0.65(0.05)	0.12(0.01)b	3.06(0.46)abc
B4	0.21(<0.01)	5.84(0.21)	10.43(0.83)	17.07(1.15)	9.90(1.15)	0.64(0.1)ab	0.32(<0.01)ab	7.92(0.5)	10.80(0.19)	0.74(0.05)	0.16(0.01)ab	1.45(0.46)c

Apéndice 7. Plántulas de seis especies nativas sembradas en la parcela excluida en Teotlalco, Puebla. De izquierda a derecha, arriba: *Jacaratia mexicana*, *Acacia coulteri* y *Spondias purpurea*; abajo: *Haematoxylum brasiletto*, *Amphipterygium adstringens* e *Ipomoea pauciflora*.



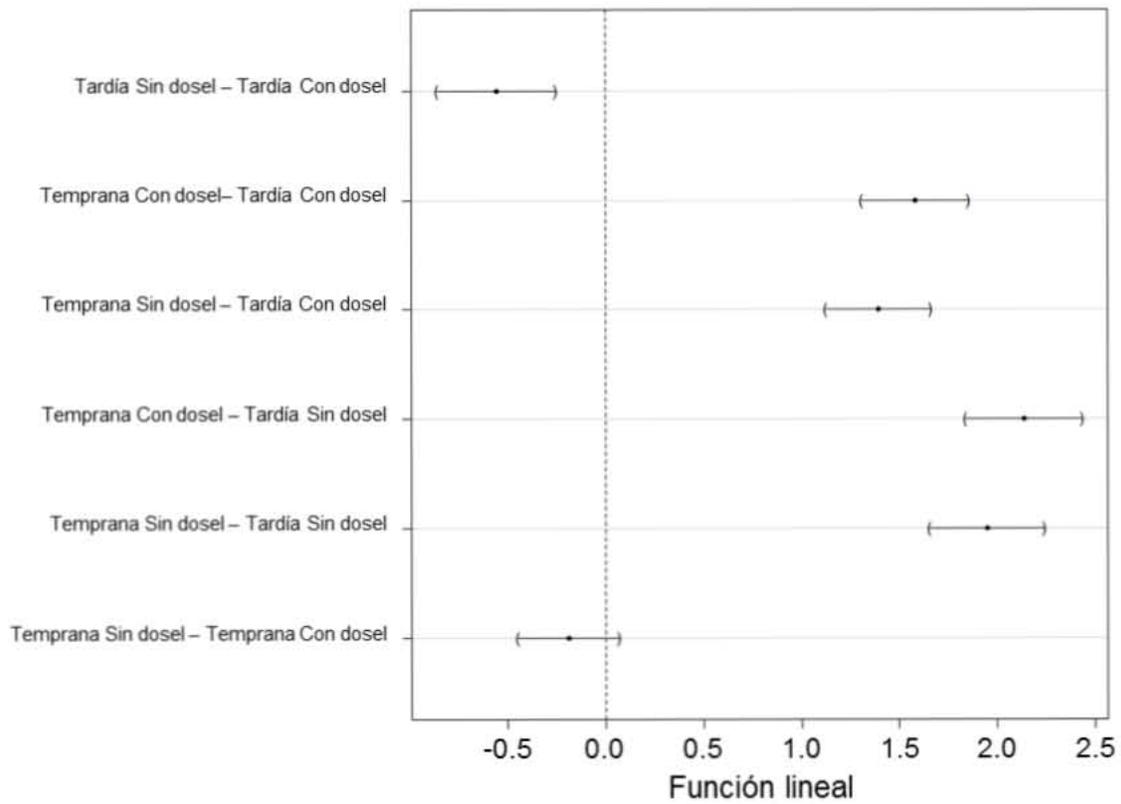
Apéndice 8. a) Criterio de información de Akaike (AIC) de los modelos probados para determinar el efecto de la historia de vida (Hv), presencia de dosel (Pd), densidad de siembra (Den) y sus interacciones (representadas con un *) sobre la probabilidad de emergencia. El primer modelo es el saturado e incluye los factores y todas las interacciones entre ellos. En los siguientes modelos se desglosan los factores e interacciones.

Modelo	AIC
a) Hv * Pd * Den	4006.06
b) Hv + Pd + Den + Hv*Pd + Hv*Den + Pd*Den	4004.06
c) Hv + Pd + Den + Hv*Pd + Pd*Den	4002.06
d) Hv + Pd + Den + Hv*Pd	4000.31

b) Comparaciones múltiples de medias con la prueba de Tukey entre el factor historia de vida, con dos niveles, especies sucesionales tempranas (Temprana) y tardías (Tardía), y la presencia de dosel, con dos niveles, con dosel y sin dosel. Se muestran los valores de *Z* y *P*.

Factores		Z	P
Tardía, Sin dosel	- Tardía, Con dosel	-4.68	<0.001
Temprana, Con dosel	- Tardía, Con dosel	14.96	<0.001
Temprana, Sin dosel	- Tardía, Con dosel	13.33	<0.001
Temprana, Con dosel	- Tardía, Sin dosel	18.53	<0.001
Temprana, Sin dosel	- Tardía, Sin dosel	17.05	<0.001
Temprana, Sin dosel	- Temprana, Con dosel	-1.87	0.24

c) Comparaciones múltiples de medias con la prueba de Tukey para la interacción historia de vida*presencia de dosel. Nivel de confianza al 95%. El intervalo que cruza el eje en el valor de cero indica que no hay diferencias significativas.



Apéndice 9. a) Criterio de información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés) de los modelos probados para determinar el efecto de la historia de vida (Hv), presencia de dosel (Pd), densidad de siembra (Den) y sus interacciones (representadas con un *) sobre la probabilidad de supervivencia. El primer modelo es el saturado e incluye los factores y todas las interacciones entre ellos. En los siguientes modelos se desglosan los factores e interacciones.

Modelo	AIC
a) Hv * Pd * Den	497.43
b) Hv + Pd + Den + Hv:Pd + Hv:Den + Pd:Den	495.43
c) Hv + Pd + Den + Hv:Pd + Pd:Den	495.17

b) Comparaciones múltiples de medias con la prueba de Tukey entre el factor historia de vida, con dos niveles, especies sucesionales tempranas (Temprana) y tardías (Tardía), y la presencia de dosel, con dos niveles, con dosel y sin dosel. Se muestran los valores de *Z* y *P*.

Interacción Historia de vida*presencia de dosel

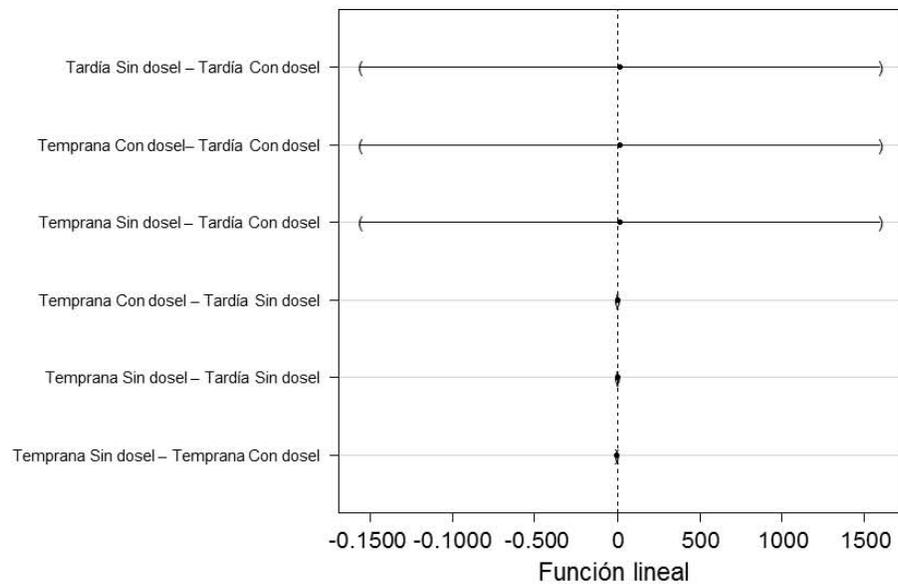
Factores	Z	P
Tardía, Sin dosel - Tardía, Con dosel	0.03	1
Temprana, Con dosel - Tardía, Con dosel	0.03	1
Temprana, Sin dosel - Tardía, Con dosel	0.03	1
Temprana, Con dosel - Tardía, Sin dosel	1.90	0.18
Temprana, Sin dosel - Tardía, Sin dosel	0.41	0.97
Temprana, Sin dosel - Temprana, Con dosel	-2.75	0.02

Interacción Presencia de dosel*densidad de siembra

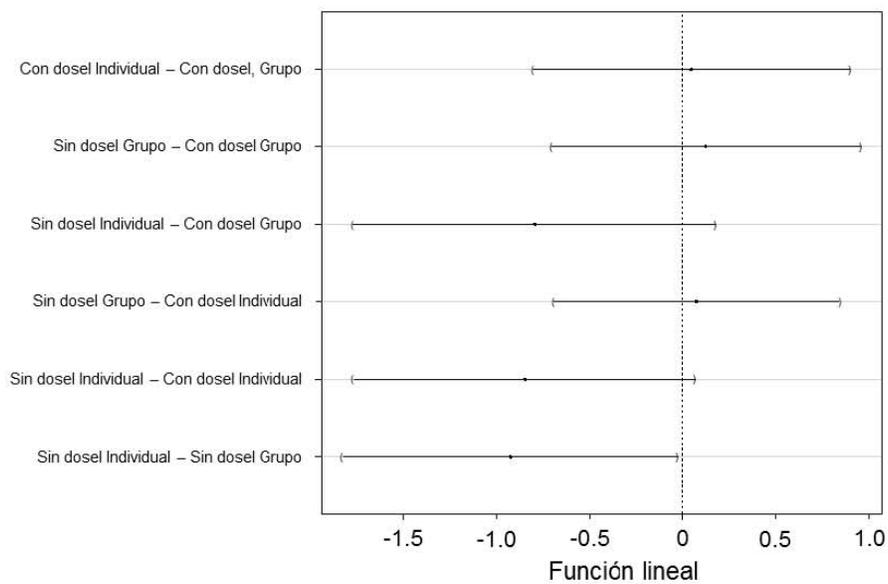
Factores	Z	P
Con dosel, Individual - Con dosel, Grupo	0.15	1
Sin dosel, Grupo - Con dosel, Grupo	0.39	0.98
Sin dosel, Individual - Con dosel, Grupo	-2.10	0.15
Sin dosel, Grupo - Con dosel, Individual	0.26	0.99
Sin dosel, Individual - Con dosel, Individual	-2.36	0.08
Sin dosel, Individual - Sin dosel, Grupo	-2.63	0.04

c) Comparaciones múltiples de medias con la prueba de Tukey para la interacción
 1) historia de vida*presencia de dosel y 2) presencia de dosel*densidad de siembra.
 Nivel de confianza del 95%. El intervalo que cruza el eje en el valor de cero indica que no hay diferencias significativas.

1)



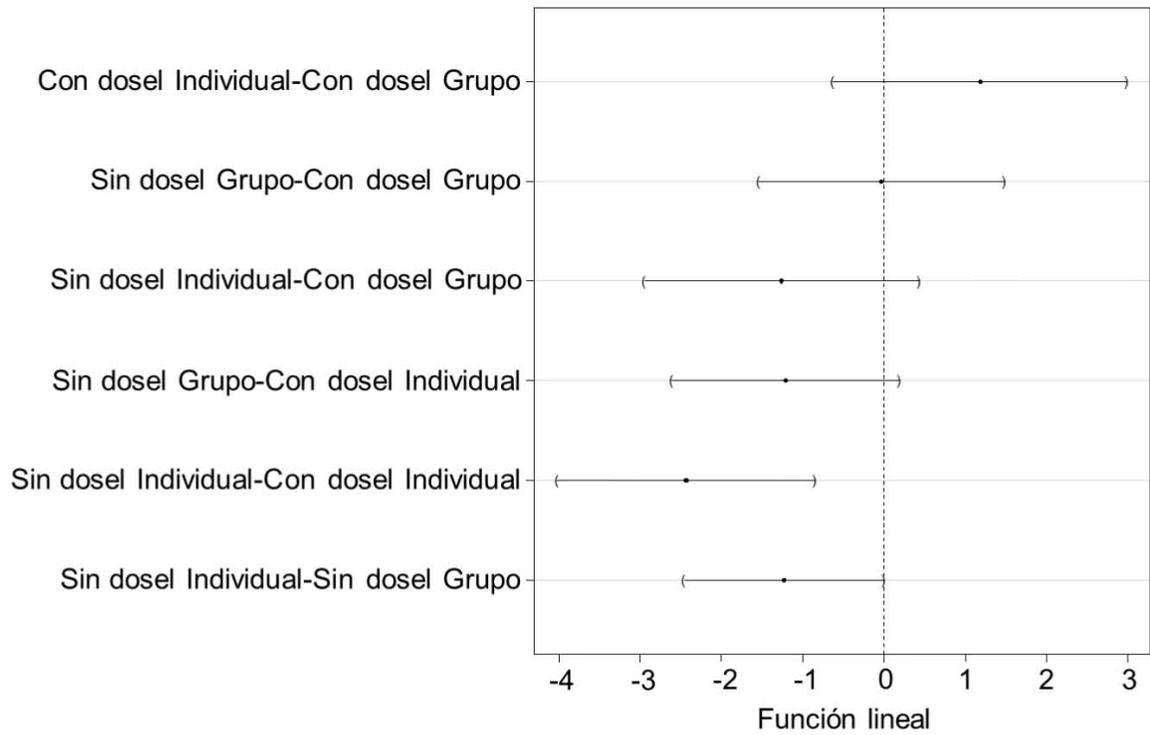
2)



Apéndice 10. a) Comparaciones múltiples de medias con la prueba de Tukey entre el factor presencia de dosel con dos niveles, con y sin dosel, y la densidad de siembra con dos niveles, individual y agrupada (Grupo). Se muestran los valores de *Z* y *P*.

Factores	Z	P
Con dosel Individual - Con dosel Grupo	1.66	0.34
Sin dosel Grupo - Con dosel Grupo	-0.05	1.00
Sin dosel Individual - Con dosel Grupo	-1.91	0.22
Sin dosel Grupo - Con dosel Individual	-2.22	0.11
Sin dosel Individual - Con dosel Individual	-3.93	<0.001
Sin dosel Individual - Sin dosel Grupo	-2.55	0.051

b) Comparaciones múltiples de medias con la prueba de Tukey para la interacción presencia de dosel*densidad de siembra. Nivel de confianza del 95%. El intervalo que cruza el eje en el valor de cero indica que no hay diferencias significativas.



Apéndice 11. Análisis de componentes principales de las variables abióticas para la caracterización del suelo en la parcela excluida en Teotlalco, Puebla.

