



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS**

**SIEMBRA DE SEMILLAS DE ÁRBOLES TROPICALES COMO MEDIO DE
RESTAURACIÓN ECOLÓGICA DE CAMPOS AGROPECUARIOS INVADIDOS POR
PTERIDIUM AQUILINUM (L.) KHUN**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

MAYRA DEL CARMEN FRAGOSO MEDINA

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DRA. CRISTINA MARTÍNEZ-GARZA
CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN, UAEM
DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM**

MORELIA, MICHOACÁN

FEBRERO DE 2019



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.



OFICIO CPCB/137/2019

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.


M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, en su sesión ordinaria del día 15 de octubre de 2018, aprobó el siguiente jurado para la presentación del examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** a la alumna **FRAGOSO MEDINA MAYRA DEL CARMEN**, con número de cuenta **412060199**, con la tesis titulada, tesis "**Siembra de semillas de árboles tropicales como medio de restauración ecológica de campos agropecuarios invadidos por *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn**", realizada bajo la dirección del **DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS**:

Presidente: Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders
Vocal: Dra. Eliane Ceccon
Secretaria: Dr. Horacio Armando Paz Hernández
Suplente: Dra. Ileri Suazo Ortuño
Suplente: Dra. Fabiola López Barrera

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 05 de febrero de 2019



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

A la Universidad Nacional Autónoma de México

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación

e Innovación Tecnológica (IN212617)

A la Coordinación de Estudios de Posgrado

Al convenio de doble titulación

UNAM y la Universidad de Sevilla

Al Programa de Apoyo a los

Estudios de Posgrado (PAEP)

Al Comité Tutor por el acompañamiento durante estos dos años

Dr. Miguel Martínez Ramos

Dra. Cristina Martínez Garza

Dr. Horacio Paz

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Mi más profundo agradecimiento a Miguel Martínez Ramos, por compartirme su sabiduría sobre las selvas húmedas y el camino para aprender más sobre ellas. Gracias también a Gilberto Jamangapé por su valiosa aportación a este trabajo. Infinitas gracias a María del Coro Arizmendi y Lilia Espinosa por su apoyo para que se concretara el convenio de doble titulación UNAM-US. Muchísimas gracias a los miembros del jurado por tomarse el tiempo de revisar esta tesis y contribuir a su mejora.

Durante la maestría tuve la fortuna de tener y encontrarme con personas bondadosas de las cuales también aprendí mucho y que me acompañaron en esta etapa: mi familia, mis amigas y amigos. Muchas gracias a los compas del Laboratorio de Ecología y Manejo de Bosques Tropicales del IIES, gracias a los compas de la especialidad en Recursos Naturales del Máster en Biología Avanzada de la US. Le agradezco también a todos los profesores que me impartieron clases, por su generosa labor de formación académica.

“Entonces, para mí, esta triple vida se nutre mutuamente. De primera intención hay una competencia por el tiempo, porque el día que voy a la manifestación no puedo estar en el laboratorio; pero, por otro lado, ver el mundo en la calle, encontrándose con la policía, nos da una visión más amplia del comportamiento y de qué produce nuestro ambiente que solamente limitarse a la biblioteca. Trabajar en los movimientos políticos como científico, en la ciencia como político y en la industria del conocimiento como un trabajador, enriquece la vida. Y a mí me dio el privilegio de trabajar con problemas intelectualmente retadores, comprometido con la humanidad y con gente que quiero”.

Richard Levins

Cd. de México, 2013

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUCCIÓN.....	3
ANTECEDENTES.....	5
OBJETIVOS.....	14
HIPÓTESIS.....	15
MÉTODOS.....	17
RESULTADOS.....	32
DISCUSIÓN.....	45
CONCLUSIONES.....	51
LITERATURA CITADA.....	52
ANEXO.....	61

RESUMEN

En los campos agropecuarios abandonados pueden darse procesos de sucesión ecológica que podrían restituir la dinámica del ecosistema en cuestión. Sin embargo, la formación de tapetes monodominantes de *Pteridium aquilinum* inhiben el restablecimiento de especies nativas y limitan el arribo de semillas dispersadas por animales. Por lo tanto, la restauración ecológica a través del uso de semillas y otros propágulos, se delinea como una vía para la recuperación de la vegetación original. En este trabajo, se documentó el conocimiento local, sobre *P. aquilinum* de algunas localidades en la Selva Lacandona, Chiapas. También se investigó la factibilidad de la siembra y enterramiento de semillas de tamaño diferentes de especies arbóreas nativas persistentes, como paso inicial en la restauración de campos agropecuarios infestados por este helecho. Todas las semillas se sembraron bajo las frondas de los helechos. Se aplicaron dos tratamientos experimentales: 1) Nivel sin granivoría: las semillas se protegieron con vasos de plástico 2) nivel sin la protección contra granívoros. Las variables medidas fueron emergencia y crecimiento de plántulas y remoción de semillas.

En general, el tratamiento de exclusión de granívoros no tuvo un efecto significativo en la emergencia de las plántulas. Siete meses y medio después de la siembra, la mayoría de las especies tuvieron una emergencia mayor a lo reportado en metaanálisis del método de siembra directa (>20%; *Amphitecna tuxtlenensis*, *Cojoba arborea*, *Licania platypus*, *Lonchocarpus cruentus* y *Pachira aquatica*). Las plántulas de las especies estudiadas pudieron crecer bajo las frondas del helecho. Por lo tanto, la siembra de árboles tropicales con historia de vida de tipo persistente, a través del método de siembra directa, mediante el enterramiento y la eliminación de la capa de hojarasca *in situ*, podría contribuir a la restauración de áreas abandonadas e infestadas por *P. aquilinum*. Al integrar el desempeño como la probabilidad de emergencia (del total de semillas sembradas) y el crecimiento en altura, las especies con el valor más alto fueron *P. aquatica* y *L. platypus* y la que tuvo el menor fue *Vochysia guatemalensis*.

ABSTRACT

Processes of ecological succession that could restore the dynamics of the ecosystem can exist in abandoned agricultural fields. However, the formation of mono-dominant patches of *Pteridium aquilinum* (Bracken Fern) inhibits the reestablishment of native species and limits the arrival of seed dispersed by animals. Therefore, ecological restoration through the use of seeds and other propagules, is outlined as a way for the recovery of the original vegetation. In this study, the local knowledge on *P. Aquilinum* of several communities in the Lacondon Tropical Forest, Mexico is documented. Furthermore, the feasibility of persistent arboreal native seeds planting of different sizes is investigated, as initially took place in the restoration of these agricultural and pastoral fields infected by this fern. All the seeds were planted under the fronds of the bracken fern *P. aquilinum*. Two experimental treatments were proposed: 1) Level without granivory: the seeds were excluded in plastic cups 2) level with granivory. This treatment served as an open control. The measured variables were emergence, removal and growth.

In general, the exclusion treatment did not have an effect on seedling emergence. After seven and a half months the seeds of most species had a seedling emergence higher than reported by direct seeding meta-analyses (>20%; *Amphitecna tuxtensis*, *Cojoba arborea*, *Licania platypus*, *Lonchocarpus cruentus* y *Pachira aquatica*). The seedlings of the studied species were able to grow in the fronds of the bracken fern. Hence, the planting of the persistent tropical trees, through direct seeding, burial and removal of the litter layer in situ, could contribute to the restoration of abandoned fields which are infested by *P. aquilinum*. When the performance, the emergency probability (of the total seed sown) and the growth in height were integrated, the species with the highest values were *P. aquatica* and *L. platypus* and the species with the lowest value was *Vochysia guatemalensis*.

INTRODUCCIÓN

Más de la mitad de la diversidad biológica del planeta se encuentra en los bosques tropicales (Gaston, 2000). A nivel global, estos ecosistemas contribuyen a la regulación de patrones climáticos; mientras que a nivel regional juegan un papel fundamental en la dinámica de sistemas hidrológicos y en el mantenimiento de los suelos; la cobertura arbórea reduce la erosión eólica e hídrica y contribuye al reciclaje de nutrientes (Dirzo y Raven, 2003, FRA,2015). Los bosques tropicales también son fuente de numerosos servicios ecosistémicos de abastecimiento, que cuando son aprovechados sin aplicar una gestión sustentable modifican drásticamente la estructura y función del bosque original (Zermeño-Hernández et al., 2015).

En México, las iniciativas gubernamentales para aumentar la producción agrícola y ganadera son las principales causas de deforestación de los bosques tropicales perennifolios (sensu Rzedowski, 1978) o selvas húmedas (De Jong *et al.*, 2000; Castillo *et al.*, 2009; FRA, 2015). Como resultado del cambio de uso de suelo, las áreas de selva son transformadas en una matriz de mosaicos, constituidos por fragmentos de remanentes de bosque maduro, vegetación secundaria, terrenos empleados para fines de uso agrícola, pecuario y/o forestal, junto con áreas que han disminuido su productividad y han sido abandonadas (Koleff *et al.* 2012).

La eliminación de la cobertura vegetal boscosa para fines agropecuarios, por lo general, ocasiona perturbaciones de gran escala y magnitud (Hooper *et al.*, 2002; Chazdon *et al.*, 2006; Chazdon, 2008). Sin embargo, cuando estos sitios se abandonan pueden darse procesos de sucesión ecológica que restituyen en parte la biodiversidad, funciones y servicios del ecosistema que existía antes de la deforestación. Tal recuperación depende de la historia de uso del suelo, la cual incluye aspectos como: la estación de desmonte, la periodicidad y magnitud del uso de fuego y agroquímicos, la densidad de cabezas de ganado que ocuparon el terreno, el tiempo de uso, la frecuencia de cosechas y la cobertura arbórea remanente en el campo y en el paisaje (Chazdon, 2003; Martínez-Ramos *et al.*, 2016). Estas variables determinan en conjunto el nivel de perturbación ecológica (Zermeño-Hernández et al., 2015). La recuperación también depende de la disponibilidad de propágulos,

incluyendo: la abundancia y diversidad del banco de semillas, plántulas, plantas jóvenes y adultas de especies vegetales nativas en el campo abandonado, la existencia de fuentes de semillas en el entorno (i.e. cantidad de cobertura de remanentes de bosque), la abundancia y diversidad de enemigos naturales (por ejemplo, de depredadores de semillas, herbívoros) y de mutualistas (por ejemplo dispersores de semillas, hongos formadores de micorrizas), entre otros (Zimmerman *et al.*, 2000, Martínez-Ramos y García-Orth, 2007).

En los campos agropecuarios abandonados que han sufrido un historial de uso del suelo intensivo, se producen condiciones adversas que impiden su recuperación (Hooper *et al.*, 2002; Laurance *et al.*, 2014). Estos sitios tienen una perturbación alta (pues la biomasa vegetal se ha eliminado casi por completo) y un grado de estrés (bajo) causado por la incidencia elevada de radiación solar, temperaturas extremas, la disminución de la fertilidad y humedad del suelo (Grime, 1977). Tales condiciones incrementan las oportunidades para la proliferación de plantas ruderales, especies con ciclos de vida de corta duración, altas tasas de producción de materia seca y de semillas (Grime y Hunt, 1975; Grime, 1977). El helecho *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (*P. aquilinum*) es una planta con estas características, es un colonizador temprano en la sucesión vegetal de sitios degradados y puede llegar a formar tapetes o parches mono-dominantes (Sharma y Raghubanshi, 2010; Funk, 2013; Suazo-Ortuño *et al.*, 2015).

En México, la formación de tapetes del helecho heliófilo *P. aquilinum* (L.) ocurre frecuentemente en potreros degradados y representa un serio problema para los productores y para los programas de conservación. Los rizomas de esta planta se ramifican formando una red subterránea cuya remoción implica una fuerte inversión en mano de obra (Suazo, 1998; Edouard *et al.*, 2004). Además, este helecho contiene sustancias tóxicas y al ser ingerido por el ganado le produce afectaciones graves de salud (Marrs *et al.*, 2000).

Los tapetes monodominantes de *P. aquilinum* limitan el arribo de animales dispersores de semillas e inhiben el restablecimiento de especies nativas (Ramírez-Trejo *et al.*, 2007). Ante esta situación, la restauración ecológica, a través del uso de semillas y otros propágulos de especies de plantas nativas, se perfila como una vía para la recuperación de la vegetación original en estos sitios. El

restablecimiento de árboles de especies nativas, en campos cubiertos por *P. aquilinum*, puede ser un medio de crear sombra y erradicar este helecho, activando de esta manera el proceso de regeneración natural.

ANTECEDENTES

La siembra directa de semillas como estrategia de restauración

La restauración ecológica es el proceso de intervención para la recuperación de un ecosistema que ha sido dañado, degradado o destruido, ya sea por actividades humanas o por causas naturales (SER, 2004). En el año 2014, las Naciones Unidas declaró la necesidad de restaurar alrededor de 350 millones de hectáreas degradadas, para hacer frente al cambio climático. Ante tal cantidad de tierras por recuperar, es necesario conocer métodos que faciliten tan ardua labor (Hajdu y Fischer, 2017). Existen múltiples estrategias para restaurar ecosistemas forestales, cuya aplicación dependerá, del grado de degradación del área y del paisaje, de los objetivos en concreto, del recurso económico disponible, etc. El uso de perchas artificiales, la introducción de plántulas y la siembra directa de semillas son algunas de estas estrategias (Martínez-Ramos y García-Orth, 2007; Ceccon, 2013; Cole *et al.*, 2015; López-Barrera *et al.*, 2017).

El método de siembra directa de semillas consiste en introducir las semillas directamente en el sitio que se pretende restaurar (Ceccon *et al.*, 2016; Grossnickle e Ivetić, 2017), esta estrategia de restauración ecológica tiene algunas ventajas ecológicas y económicas frente a otros métodos. En relación a los beneficios ecológicos, la siembra de semillas permite tener un mejor control de la composición de especies, comparándola con la regeneración natural (Stanturf *et al.*, 2014) y una riqueza de especies mayor que el trasplante (Palma y Laurance, 2015).

Algunos estudios han reportado que, la siembra directa de semillas tiene ventajas biológicas frente al método de implantación (siembra de plántulas), pues las plantas que inician su crecimiento en contenedores y no directamente en el suelo, a menudo tienen un desarrollo restringido de las raíces,

lo que las hace menos estables ante los vientos (Grossnickle y El-Kassaby, 2016). A diferencia de la implantación, utilizar el método de siembra directa facilita el transporte de las semillas a sitios difíciles de acceder, propiciando la posibilidad de sembrar más área en menos tiempo y con costos menores de implementación (Lamb *et al.*, 2005).

Sin embargo, no todos los proyectos de restauración que utilizaron el método de siembra directa han sido exitosos (Peppin *et al.*, 2010). La razón principal por la que este método no es ampliamente recomendado es porque la probabilidad de germinación y supervivencia de las plantas es baja (menor a 0.3), en comparación con el método de trasplante (Ceccon *et al.*, 2016; Grossnickle y El-Kassaby, 2016). Aunque la aplicación de este método no es aún conocida a profundidad, su investigación ha disminuido (Palma y Laurance, 2015) por lo que nuevos trabajos experimentales son necesarios para mejorar las prácticas del uso de la siembra directa en proyectos de restauración ecológica.

Ante el aumento de la degradación de las selvas, resulta importante evaluar el método de siembra directa en sitios dominados por plantas invasoras. En términos de conservación biológica, debe ponerse énfasis en estas especies, ya que son estas las que representan, junto con la pérdida de hábitat, una de las causas más importantes de la disminución de la biodiversidad (CBD, 2008; GISP, 2007). Además, considerando que entre 2010 y 2015, los bosques mejor conservados han disminuido 6.5 millones de ha al año (FRA, 2015), este hecho es aún más alarmante, ya que la alteración del hábitat está estrechamente relacionada con el establecimiento de oportunidades para la proliferación de las especies invasoras (CBD, 2008).

El aumento del tamaño poblacional de las especies invasoras tiene repercusiones en todos los niveles ecológicos, el grado de impacto de estos dependerá de la especie en cuestión y de las interacciones con el ecosistema invadido: a nivel genético estas pueden hibridizar adquiriendo ventajas competitivas; a nivel de individuos estas desplazan a otros organismos, lo que altera la composición, estructura y función del ecosistema, modificando a su vez los servicios ecosistémicos (Pejchar y Mooney, 2009).

***Pteridium aquilinum* una planta con alto potencial de establecimiento**

Pteridium aquilinum (L.) Kuhn es un helecho perenne perteneciente al phylum Tracheophytes, del orden Polypodiales y familia Dennstaedtiaceae. Incluye dos subespecies (*P. aquilinum* subsp. *typicum* R.M.Tryon y *P. aquilinum* (L.) Kuhn subsp. *aquilinum*) con doce variedades. En este sentido, análisis genéticos y morfológicos recientes sugieren elevar a la categoría de especie a ciertas variedades, entre ellas *aquilinum* y *arachnoideum* (Thomson, 2000). En Chiapas, México, una de las variedades que forma tapetes monodominantes es *P. caudatum* (L.) Maxon un híbrido entre *P. arachnoideum* (Kaulf.) Maxon y *P. feei* (W. Schaffn. ex Fée) Faull (Tejero-Díez, 2018 coms. pers.). Dado que la taxonomía de este helecho aún no está resuelta, las características biológicas y ecológicas que a continuación se mencionan se refieren a *P. aquilinum*, de manera general.

P. aquilinum es de porte robusto, las frondas que emergen de un rizoma subterráneo forman un dosel que normalmente mide 1.2 m de altura, pero puede alcanzar hasta 4 m. Las láminas de las frondas miden de 30 a 60 cm de largo; tienen una forma triangular y están de dos a tres veces pinnadas. Las frondas comienzan a crecer en junio y permanecen verdes hasta octubre; los márgenes inferiores de las hojas recurren hacia abajo para proteger las esporas contenidas en soros (fig. 1). En los helechos jóvenes normalmente se producen hasta 300 millones de esporas al año, bajo condiciones ecológicas favorables (temperatura: 15-30 °C, pH: 5.5-7.5) Las plantas nuevas, recién nacidas, pueden verse seis semanas después de que las esporas han sido dispersadas (Vetter, 2009, Guala y Doring, 2018).

P. aquilinum tiene rizomas de 2.0-2.5 cm de diámetro que se ramifican de forma alterna y a menudo forman un entramado denso que puede cubrir por completo el área donde crece el helecho, volviéndose una fuente abundante de soros y esporas (Fig. 1). Las raíces finas y negras se originan en el rizoma y pueden penetrar en el suelo a más de 50 cm de profundidad (Vetter, 2009; WSSA, 2012; Guala y Doring, 2018).



Figura 1. *P. aquilinum* a) Ramificación de las láminas b) Soros marginales c) Rizoma y raíces (Modificado de Deblauwe, 2014)

La distribución de *P. aquilinum* es bastante amplia, se encuentra a partir del Ecuador y hasta el norte de Europa, en Asia Central, China y Japón, desde el centro de Sudamérica hasta Canadá. Incluso, ha sido descrito como una de las cinco especies de malezas más comunes del mundo y es la especie de helecho más exitosa (Thomson, 2004; Marrs y Watt, 2006) Entre las características que le proveen a *P. aquilinum* tan amplia distribución están: tasas altas de fotosíntesis y adquisición de nutrientes que resultan en una biomasa elevada (Mcglone *et al.*, 2005), tanto en el sistema de rizomas como en la producción de frondas. Las láminas de las frondas, en posición horizontal, sombrean casi por completo lo que se encuentre bajo el dosel del helecho y cuando éstas se acumulan en el suelo forman una capa de hojarasca, que evita el establecimiento de otras especies vegetales (Marrs *et al.*, 2000; Vetter, 2009).

Otra característica que le confiere ventajas a *P. aquilinum* sobre otras especies de plantas es la producción de metabolitos secundarios con funciones de defensa y alelopatía, tales como la tiaminasa, los glucósidos cianogénicos, y los ptaquilósidos. De hecho, hay evidencia de que la ingestión persistente de *P. aquilinum* puede causar enfermedades hemorrágicas, deficiencia de tiamina y carcinomas en el ganado. En cuanto a las poblaciones humanas, el helecho también puede inducir cáncer, a través del consumo de productos animales contaminados o por el consumo directo de la planta (Alonso-Amelot y Avendaño, 2007; Virgilio *et al.*, 2015).

Arresto de la sucesión ecológica por la infestación de *P. aquilinum*

Los problemas que ocasiona *P. aquilinum* para las prácticas de conservación y restauración de los bosques tropicales radican en el efecto negativo que tiene este helecho sobre los procesos de sucesión ecológica. Este efecto puede ser doble, por la invasión a comunidades en una etapa de sucesión temprana o por el impedimento para que otras especies vegetales propias de estados sucesionales posteriores se establezcan (Marrs *et al.*, 2000; Vetter, 2009).

La colonización de *P. aquilinum* también ocurre de dos maneras, a través de las esporas y la posterior germinación del prótalo, o mediante la expansión de los rizomas. Se ha documentado que el mayor éxito de invasión del helecho sucede en tierras empobrecidas en nutrientes y en las que se ha usado fuego como parte del manejo. Bajo estas condiciones, la ruta de invasión a través de las esporas adquiere mayor relevancia, pues se ha visto que estas conservan su viabilidad hasta en un 80%. Lo anterior podría explicar el rápido establecimiento del helecho en áreas quemadas, en donde los procesos de sucesión apenas inician (Ramírez-Trejo, 2010). En la segunda estrategia, los helechos pueden invadir, mediante los rizomas, las tierras adyacentes a una velocidad promedio de medio metro por año, aunque esta capacidad de invasión también dependerá de la habilidad competitiva de la vegetación contigua (Marrs *et al.*, 2000; Marrs y Watt, 2006).

La expansión de los rizomas permite que *P. aquilinum* forme rodales de gran extensión (tapetes mono-dominantes), que una vez establecidos no permiten o retardan el desarrollo de la sucesión ecológica en el sitio. Como se ha mencionado anteriormente, algunas de las características biológicas y ecológicas que arrestan la sucesión son la formación de una capa de hojarasca, ya que esta forma una barrera física que impide que las semillas de otras plantas lleguen al suelo y germinen; el sombreado que producen las frondas también dificulta la germinación de las semillas y el crecimiento de plantas colonizadoras tempranas, altamente demandantes de luz. Cuando la dominancia de los tapetes del helecho es alta, es posible que los animales dispersores de semillas no lleguen al sitio, pues no hay muchas fuentes de alimento atractivas para ellos. Sumado a estos factores, los metabolitos secundarios de carácter alelopático y de defensa presentes en *P. aquilinum*

impiden que algunos animales consuman sus frondas y que otras plantas crezcan a su alrededor (Marrs *et al.*, 2000; Vetter, 2009).

Entre las estrategias aplicadas para erradicar la invasión del helecho se ha experimentado con Asulam, un herbicida selectivo que se usa para controlar el crecimiento de gramíneas. También se ha probado con el corte de las frondas en distintos lapsos de tiempo y se ha intentado promover el arribo de semillas eliminando la capa de hojarasca. En la revisión realizada por Marrs *et al.*, (2000), se concluye que la erradicación del helecho es difícil pues la comunidad resultante puede no ser la esperada, también se evidencia que la reducción de las frondas del helecho aumenta la radiación fotosintéticamente disponible, reduce la competencia y permite que las plántulas aumenten su área foliar, lo cual puede significar mayores posibilidades de establecimiento.

Restauración de áreas invadidas por helechos en bosques tropicales

Dado el amplio intervalo de distribución de *P. aquilinum* y su potencial para crecer profusamente en diversos tipos de vegetación, las investigaciones referentes a esta especie abarcan diferentes tópicos. Centrando el interés en los bosques tropicales y en los estudios que involucran la restauración de áreas infestadas por este helecho, los antecedentes relevantes son los siguientes: Slocum *et al.* (2006), para la restauración de sitios infestados por el helecho *Dicranopteris pectinata*, en un bosque montano subtropical de la República Dominicana, sembraron plántulas de especies nativas arbóreas, pioneras (sucesionalmente tempranas) y persistentes (sucesionalmente tardías) aplicando dos tratamientos experimentales, adición de fertilizante (gallinaza) y sin éste. Midieron la altura de las plántulas al momento de trasplantar y a los 12, 24 y 36 meses después de la siembra. Los resultados mostraron que la historia de vida de cada especie no afectó su supervivencia, pero las especies pioneras crecieron más rápido que las persistentes. Por otro lado, no hubo diferencias en el establecimiento de las plantas al usar o no el fertilizante.

En un bosque montano de Bolivia, donde *Pteridium arachnoideum* cubre más del 70% de las áreas degradadas, Gallegos *et al.* (2015) evaluaron el efecto de la acumulación de las frondas secas del helecho (hojarasca) en el suelo y de su sombra sobre el reclutamiento de especies arbóreas nativas

y tolerantes a la sombra. Compararon el reclutamiento de plántulas de tres especies de *Clusia*, así como su supervivencia y crecimiento a los tres meses y un año después de la siembra. Además, se compararon estas variables en diferentes tipos de hábitat: interior del bosque, sitios degradados, cerca y lejos del borde. Los resultados mostraron que las especies respondieron de manera diferente al tipo de hábitat, pero respondieron de manera similar a la hojarasca, ya que donde ésta fue removida la supervivencia y crecimiento de las plantas se redujo. La sombra generada por el helecho facilitó el reclutamiento de *Clusia*.

De los estudios realizados en México podemos mencionar el de Scheneider (2004), desarrollado en la península de Yucatán, que se orientó a estimar la variación espacial y temporal del proceso de expansión de *P. aquilinum* mediante teledetección remota, partiendo de que la firma espectral del helecho es diferente a la de otros tipos de vegetación. Los resultados mostraron un aumento de las áreas infestadas, que pasó de 40 km² en 1989 a casi 80 km² en 2000. De la información obtenida mediante las entrevistas, se llegó a la conclusión de que la población relaciona la proliferación del helecho con las actividades humanas.

En la región de la Chinantla, Oaxaca, Edouard *et al* (2004) documentaron la investigación participativa, iniciada en 1997, entre la Unión de los Pueblos Indígenas de la Sierra de Lalana y la consultora Methodus Sociedad Civil, sobre las causas de la expansión de tapetes de *P. aquilinum* (localmente conocidos como copetates) y posibles opciones de recuperación de las áreas infestadas, a través de experimentación adaptativa en parcelas agroforestales. Se encontró que la quema de bosques para uso agrícola era la causa principal de expansión del helecho y se propuso que la sombra era un posible método para controlar el helecho. Los productores adoptaron diferentes tipos de cultivos para iniciar la restauración y a su vez obtener ingresos a corto y mediano plazos. En las partes altas de las pendientes donde crecía el helecho sembraron cítricos y árboles maderables, mientras que en las partes bajas cultivaron piña (*Ananas comosus*), plátano (*Musa sp.*), maíz (*Sea mays*), yuca (*Manihot esculenta*) y malanga (*Xanthosoma sagitiifolium*). De estos cultivos, decidieron intensificar el de piña (*A. comosus*), por su alta demanda en el mercado.

Un estudio similar al anterior, en cuanto al tema y el sitio de estudio, fue el realizado por Berget (2015), quien documentó el conocimiento local sobre la infestación de *P. aquilinum*. De acuerdo

con la percepción local, la mayoría de los pobladores consideran que el helecho es parte natural del paisaje. Sin embargo, también la mayoría (91% de los pobladores encuestados) reconoció que la infestación de *P. aquilinum* es un problema que inhibe usos agrícolas potenciales en las áreas donde se establecen los tapetes. En cuanto al conocimiento local para controlar el helecho, documentó la remoción de las frondas con machete, la extracción manual de los rizomas y la generación de sombra como las principales técnicas utilizadas. También encontró que las parcelas infestadas pueden mantenerse en producción por varios años si se siembra yuca y piña, aunado a la remoción manual del helecho. Sin embargo, estos cultivos fueron dañados por diferentes especies de mamíferos y aves. En conclusión, los estudios de Edouard et al. (2004) y de Berget (2015) proponen como modelos de restauración de los copetates, basados en la dinámica socioecológica, la siembra de milpas, plantaciones con árboles comerciales, cafetales y/o cultivos de yuca (*M. esculenta*) y piña (*A. comosus*).

En la región de la Selva Lacandona Chiapas, al sureste de México, se ha encontrado que el tipo de suelo y la historia de cambio de uso del terreno es fundamental para el entendimiento de la proliferación de *P. aquilinum* (Suazo-Ortuño et al. 2015). En esta región, la mayor prevalencia de este helecho se dio en parcelas establecidas en sitios con suelo areno-arcilloso de baja fertilidad, donde después del desmonte de la selva se desarrollaron cultivos agrícolas y posteriormente potreros. Las parcelas infestadas se establecieron con el método de roza-tumba-quema, donde no hubo periodos de descanso de la tierra (barbecho) y en las que imperaban altos niveles de incidencia de radiación solar (Suazo-Ortuño et al., 2015; Fig. 2).

En la misma región Lacandona, pero en la parte noreste, Douterlugne et al. (2010) compararon tres métodos de restauración de tapetes de *P. aquilinum* (conocidas en la región Lacandona como “petatillas”) utilizando la especie pionera *Ochroma pyramidale*: a) siembra directa de 15-20 semillas a cinco centímetros de profundidad; b) trasplante de plántulas de esta especie de dos meses de edad; c) método tradicional Lacandón que consiste en la siembra al boleto de muchas semillas (cinco mil semillas por cada bloque de 8x8 m) de la misma especie. También evaluaron el efecto de la frecuencia de corte de frondas del helecho, cada dos semanas, cada cuatro semanas y sin corte. Un año después de iniciado el experimento, la siembra directa de semillas tuvo un alto porcentaje de granivoría, el trasplante de plántulas fue el tratamiento más efectivo con 90% de

supervivencia, incluso sin cortar el helecho. El método tradicional no fue tan efectivo, ya que las plantas se establecieron en el espacio de manera irregular lo que permitió el rebrote del helecho. El efecto de cortar las frondas de *P. aquilinum* fue significativo, pero no hubo diferencias entre diferentes frecuencias de corte. La cobertura media del helecho fue menor a 40% en los tratamientos con corte.

En resumen, de lo expuesto antes, la técnica de trasplante de especies pioneras es la que mejor ha funcionado en las áreas infestadas con *P. aquilinum*, cuando las frondas del helecho se han eliminado previamente. Sin embargo, las especies pioneras, como su nombre lo indica, son las que inician la colonización en la regeneración en claros. Estas plantas alcanzan la madurez reproductiva en menos de cinco años, producen un gran número de semillas que germinan estimuladas por requerimientos lumínicos y de temperatura altos y su longevidad es menor a 50 años (Martínez-Ramos, 1985; Sarukhán *et al.*, 1985).

No obstante, la mayoría de los árboles de las selvas húmedas crecen a ritmos más lentos que las especies pioneras (Martínez-Ramos, 1985; Denslow, 1987). Éstos se denominan persistentes (o no pioneros) pues permanecen en el bosque por uno o varios siglos (Whitmore, 1989). Las especies persistentes suceden a las pioneras en la regeneración en claros, sus semillas tienden a ser grandes y pueden germinar rápidamente bajo condiciones restringidas de luz. Una vez emergidas las plántulas estas pueden mantenerse vivas aún bajo la sombra (Martínez-Ramos, 1985; Sarukhán *et al.*, 1985; Hubell y Foster, 1986). En este sentido, en este trabajo se propone mantener la cobertura vegetal de *P. aquilinum* y sembrar semillas de especies persistentes bajo las frondas de éste. De esta manera, se podría guiar la sucesión ecológica hacia una ruta más tardía (Martínez-Garza y Howe, 2003; Gallegos *et al.*, 2015).

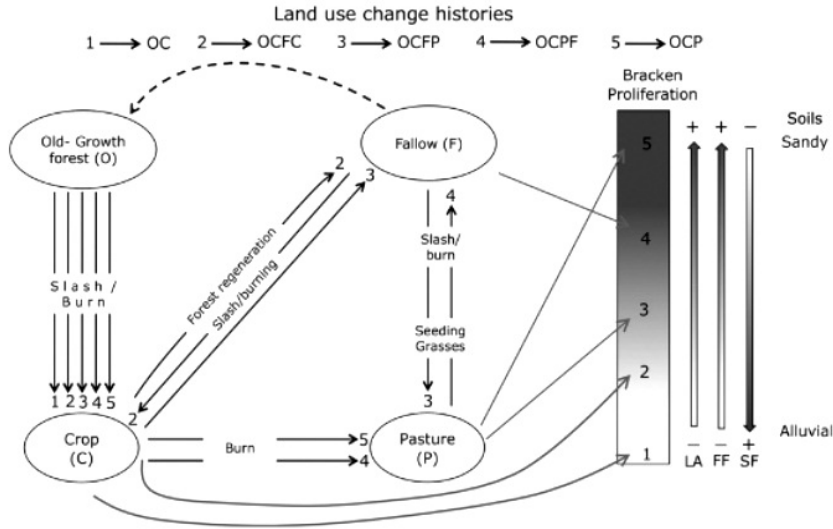


Figura 2. Proliferación de *Pteridium aquilinum* en función de la historia de uso del suelo. Los óvalos indican las historias de cambio en el uso de la tierra: O = bosque de crecimiento anterior, C = cultivos, F = barbecho y P = pasto. Condiciones ambientales: LA = disponibilidad de luz, FF = frecuencia de incendios, SF = fertilidad del suelo. Tomado de Suazo-Ortuño *et al.*, 2015.

OBJETIVOS

General

Documentar el conocimiento local, sobre *Pteridium aquilinum* de algunas localidades en la Selva Lacandona, Chiapas, e investigar la factibilidad de la siembra y enterramiento de semillas de tamaño diferentes de especies arbóreas nativas persistentes, como paso inicial en la restauración de campos agropecuarios infestados por este helecho.

Particulares

1. Conocer las percepciones locales sobre la infestación de campos agropecuarios con *P. aquilinum*.
2. Entender las formas de manejo de los campesinos de las parcelas infestadas por *P. aquilinum*, así como estimar la extensión de las áreas afectadas.

3. Monitorear la emergencia de las plántulas a partir de semillas de ocho especies arbóreas nativas persistentes (no pioneras), sembradas bajo las frondas de *P. aquilinum* en condiciones de protección y exposición a granívoros; así como evaluar si la emergencia se relaciona con el tamaño de las semillas.
4. Evaluar la remoción de semillas por granívoros bajo cada uno de los tratamientos de protección/exposición a granívoros; así como evaluar si la remoción se relaciona con el tamaño de las semillas.
5. Evaluar el crecimiento de las plántulas emergidas bajo el ambiente imperante de las frondas de *P. aquilinum* y evaluar si esto se relaciona con el tamaño de las semillas.
6. Identificar qué especies arbóreas nativas, de las especies evaluadas, son más apropiadas para la restauración por siembra directa de semillas de campos infestados por *P. aquilinum*.

HIPÓTESIS

1. Influencia del tamaño de las semillas con respecto al desempeño de las especies.

Los parches mono-dominantes de *P. aquilinum* arrestan la sucesión ecológica al impedir que se establezcan otras especies vegetales; el sombreado que producen las frondas del helecho dificulta la germinación de las semillas y el crecimiento de especies de plantas pioneras, altamente demandantes de luz (Marrs *et al.*, 2000; Vetter, 2009). Las especies estudiadas en este trabajo tienen estrategia de vida de tipo persistente, cuyas semillas se caracterizan por germinar bajo condiciones de sombra (Martínez-Ramos, 1985; Sarukhán *et al.*, 1985; Hubell y Foster, 1986). En el experimento, las frondas del helecho no se eliminaron y por lo tanto se espera que las semillas de las diferentes especies germinen bajo esta condición lumínica. Si bien, el tamaño de las semillas es uno de los atributos que presenta menor variación a nivel intraespecífico, éste varía entre diferentes especies (Harper, 1970; Silvertown, 1981). Desde una perspectiva ecológica, la masa

de las semillas se ha entendido como el resultado de una compensación (trade-off) entre la producción de pocas semillas de tamaño grande, con una alta probabilidad para establecerse exitosamente; frente a lo opuesto, una producción de muchas y pequeñas semillas, pero cada una con pocas probabilidades de establecimiento (Smith-Fretwell, 1974, Leishman et al. 2001).

En este sentido, se ha demostrado que la cantidad de recursos maternos que contiene la semilla le confiere a la plántula una reserva que mejora las posibilidades para emerger y crecer en condiciones desfavorables (Bonfil, 1998; Leishman et al. 2001, Dalling y Hubbell 2002, Moles y Westoby, 2004, 2006). Por ejemplo, las semillas pequeñas al germinar tienden a producir plántulas con cotiledones delgados fotosintéticos, mientras que las especies con semillas grandes producen cotiledones gruesos que funcionan como reserva de carbohidratos y nutrientes minerales (Camargo et al., 2002). Por lo tanto, en esta investigación se espera que las especies con semillas de mayor tamaño sean las que presenten la mayor probabilidad de emergencia de las plántulas y también las mayores tasas de crecimiento bajo las frondas de *P. aquilinum* (Palma y Laurance, 2015; Ceccon et al., 2016).

2. Influencia de la exclusión de las semillas sobre la probabilidad de emergencia de plántulas

La mayor prevalencia de las infestaciones por *P. aquilinum* se da en sitios altamente perturbados. Se ha documentado que una de las razones de la disminución de la fauna es la modificación del hábitat (Dirzo et al., 2014), en este sentido cuando la dominancia de los tapetes del helecho es alta, es posible que algunos animales no lleguen al sitio pues no hay muchas fuentes de alimento atractivas para ellos, en especial para los granívoros vertebrados (Dirzo y Mendoza, 2007; Galetti et al., 2017).

Las semillas constituyen la base de la dieta de muchos vertebrados e invertebrados (Kelt et al., 2004), especialmente de mamíferos medianos y pequeños, aves e insectos (e.g. hormigas y escarabajos granívoros) (Janzen, 1969). La siembra directa de semillas en sitios degradados las expone a elevados niveles de depredación (Woods y Elliot, 2004; García-Orth y Martínez-Ramos, 2008; Douterlune et al., 2010). Estas relaciones de depredación, incluyendo a los

microorganismos patógenos, disminuyen la tasa de emergencia de las plántulas, y tiene efectos en la densidad y la dinámica de las poblaciones de las plantas sembradas (Crawley, 1983) y, por ende, en el desarrollo del ecosistema que se pretende restaurar.

Por lo anterior, es conveniente aplicar estrategias para la protección de las semillas, como la exclusión a depredadores (Corzo-Domínguez, 2007) y el enterramiento de las mismas (Woods y Elliot, 2004; García-Orth y Martínez-Ramos, 2008; Sovu *et al.*, 2010). Estas acciones han demostrado que reducen las tasas de depredación (García-Orth y Martínez-Ramos, 2008; Castro *et al.*, 2015; Reque y Martin, 2015), aumentan la probabilidad de emergencia de plántulas ya que crean un microambiente favorable para su germinación (Ceccon *et al.*, 2016; Grossnickle y El-Kassaby, 2016) y reducen la remoción de las semillas por agua de lluvia (Ceccon *et al.*, 2016) en algunos sitios y para algunas especies. En este trabajo se espera que las especies excluidas tengan una mayor probabilidad de emergencia de plántulas que las semillas expuestas a granívoros (sin exclusión). Sin embargo, las semillas de especies con diferentes atributos funcionales responderán de manera distinta a presiones ejercidas por depredadores puesto que el consumo de semillas por parte de los granívoros, depende, entre otros atributos de su tamaño, olor, color, forma, composición química, grosor y textura de la testa (Janzen, 1969; Janzen, 1971). Dado que en los sitios infestados por *P. aquilinum* puede verse disminuida la presencia de granívoros vertebrados, es probable que las semillas pequeñas sean más removidas que las grandes.

MÉTODOS

Sitio de estudio

El experimento se montó en una parcela ubicada en el ejido El Pirú, perteneciente a la región de Marqués de Comillas, Chiapas situado al sureste de México (latitud 16° 01' N, longitud 90° 55' W). Esta región está delimitada al oeste por el río Lacantún, al norte y este por el río Salinas y al sur colinda con Guatemala (Fig. 3). El clima de la zona es cálido húmedo con una temperatura media anual de 24.8°C y una precipitación media anual es de 3,000 mm, ocurriendo la mayor precipitación entre junio-septiembre (García-Orth y Martínez-Ramos, 2008).

Históricamente, el tipo de vegetación dominante en la región fue el de bosque tropical perennifolio (sensu Rzedowski 1978; llamada de aquí en adelante sólo como “selva húmeda”). Sin embargo, actualmente la selva se encuentra reducida a un 35% de su cobertura original, debido a la expansión demográfica humana y de la frontera agrícola (De vos, 2002; Carabias *et al.*, 2007). El proceso de colonización de Marqués de Comillas inició a finales de la década de 1960, a través de programas de gobierno que fomentaron nuevos asentamientos. Éstos se dieron de manera desorganizada, a lo largo de caminos y ríos, y cambiaron drásticamente el paisaje e infraestructura (De Jong *et al.*, 2000; Carabias *et al.* 2007). En el presente los paisajes en la región están cubiertos por un mosaico de remanentes de bosque maduro, bosques secundarios y sistemas de producción agrícolas y pecuarios (Zermeño-Hernández *et al.* 2015).

Durante el transcurso de este proceso de conversión de selvas campos agropecuarios y hasta principios de 1990, Marqués de Comillas se subdividió en ejidos. En este tipo de tenencia, las personas (ejidatarios) tienen tierras en común usufructo. A partir de 1992 con la reforma a la ley agraria, los ejidatarios ahora pueden obtener la titulación privada de sus parcelas, aunque para que esto suceda se requiere la aceptación por parte de los miembros de las comunidades ejidales (Stephen, 1998). Las principales actividades económicas comprenden el cultivo de maíz, frijol y chile, así como la cría de ganado vacuno (Márquez-Rosano, 2001)

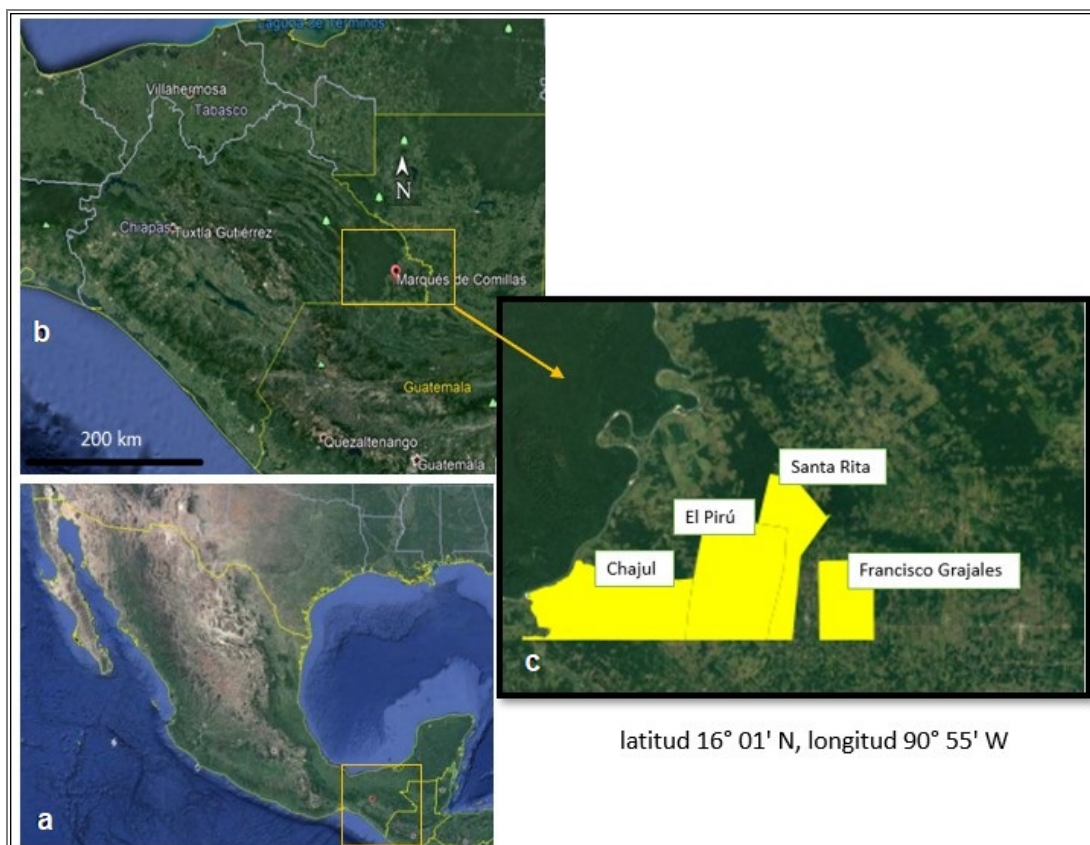


Figura 3. Mapa de la zona de estudio: a) México, en el recuadro se señala el área de estudio, b) región de Marqués de Comillas dentro del estado de Chiapas, c) Detalle de las localidades donde se realizaron las entrevistas, se aprecia la matriz de diferentes usos del suelo. El experimento se montó en el ejido El Pirú.

Metodología empleada para documentar el conocimiento local sobre las formaciones de tapetes de *P. aquilinum*

Para conocer la percepción de *P. aquilinum* de los poblados El Pirú y Chajul, en Marqués de Comillas; del ejido Francisco Julián Grajales, en el municipio de Benemérito de las Américas y Santa Rita La Frontera, perteneciente al municipio de Ocosingo, Chiapas se realizaron entrevistas. Al llegar a cada comunidad, en primera instancia se contactó con el comisario ejidal para conseguir la aprobación de trabajar en el ejido. Después, para identificar a los propietarios cuyas parcelas tenían o tuvieron algún grado de infestación de *P. aquilinum* se utilizó el método bola de nieve. Este método consiste en realizar una entrevista rápida a varias personas con el fin de localizar a aquellas que nos interesan (Davis *et al.*, 2010). Con el mismo método, se identificaron a los actores

clave, quienes pudieron proporcionarnos información sobre las áreas de uso común, que estaban o estuvieron infestadas por este helecho.

La entrevista aplicada fue de tipo semiestructurada, estas parten de preguntas planeadas pero que pueden ajustarse a los entrevistados a medida que transcurre la conversación, de esta manera es posible aclarar dudas durante el proceso e identificar ambigüedades. Es por lo tanto más flexible y menos rígida que la entrevista estructurada. Ésta última característica hace posible que el entrevistado exprese su punto de vista sin sentirse presionado. Además, la entrevista semiestructurada tiene la ventaja de que, al partir de preguntas planeadas, facilita el análisis posterior de la información (Canales, 2006). Se realizaron diecinueve entrevistas a mujeres y hombres campesinos, que incluyeron el 90% de los ejidatarios con parcelas infestadas y un actor clave. Antes de empezar con la entrevista, a cada persona se le informó sobre el objetivo de la actividad, se preguntó si estaba de acuerdo en que esta se llevara a cabo, si permitían su grabación y que estaban en todo el derecho a no responder determinada pregunta. La entrevista abarcó los siguientes temas: datos socio-demográficos, percepciones sobre el helecho, información sobre la parcela, datos sobre el manejo a la infestación por *P. aquilinum*, conocimiento sobre las especies de árboles que se utilizaron en este trabajo y sobre aquellas especies arbóreas que utilizaría cada entrevistado (Anexo 1).

Sistema experimental empleado para evaluar el desarrollo de plántulas de especies arbóreas nativa a través de la siembra directa y enterramiento de semillas

Tanto la colecta como la siembra de las semillas se realizaron a finales de octubre de 2016. Se seleccionaron ocho especies de árboles tropicales persistentes (es decir, tolerantes a la sombra, no pioneras, típicas de bosque maduro; Denslow 1987; Swaine y Whitmore 1989; Martínez-Ramos, 1988; Ibarra-Manríquez y Oyama, 1992). Estas especies y algunas de sus características biológicas y usos se muestran en el Cuadro 1. Las semillas se colectaron de al menos cuatro individuos distintos por especie, para asegurar la variabilidad genética en el material biológico que se utilizó. Después de la colecta, se seleccionaron aquellas semillas de mejor calidad: i) mediante el estado aparente, es decir si presentaban ataque por hongos o brúchidos eran descartadas ii) a través de una prueba de viabilidad rápida mediante flotación, seleccionando las semillas que no flotaban

(Ballina-Gómez *et al.*, 2017; esta prueba no se aplicó *P. aquatica* pues

esta se dispersa por agua).

Cuadro 1. Algunos atributos biológicos y usos de las especies arbóreas nativas de bosque tropical perennifolio, con estrategia de historia de vida persistente (no pioneras) empleadas en este estudio. Los valores del tamaño de la semilla (en masa seca con n=20) son propios. Los usos son los reportados por los ejidatarios de Boca de Chajul, Francisco Grajales, El Pirú y Santa Rita, Chiapas. La estrategia de vida se determinó de acuerdo a Martínez-Ramos, 1985 e Ibarra-Manríquez y Oyama, 1992. Datos de dispersión obtenidos de Rodríguez-Velázquez, 2009. Datos de altura máx. obtenidos de UICN, 2015.

Especie	Familia	Síndrome de dispersión	Altura máx. (m)	Masa semilla (g)	Uso / importancia
<i>Amphitecna tuxtensis</i> A.H. Gentry	Bignoniaceae	Zoocoria	15	1.4±0.30	Endémica
<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton & Rose	Fabaceae (Mimosoideae)	Barocoria y zoocoria	35	1.02±0.26	Sombra, mortero para limpiar arroz
<i>Dialium guianense</i> (Aubl. Sandwith)	Fabaceae (Caesalpinioideae)	Barocoria y zoocoria	40	0.34±0.04	Sombra, comestible
<i>Licania platypus</i> (Hemsl.) Fritsch	Chrysobalanaceae	Barocoria	35	86.3±21.30	Comestible, maderable
<i>Lonchocarpus cruentus</i> Benth.	Fabaceae (Faboideae)	Anemocoria	15	0.08±0.01	Sombra, maderable
<i>Pachira aquatica</i> Aubl.	Malvaceae	Barocoria e hidrocoria	20	16.7±5.90	Sombra, evita la acumulación de agua, maderable
<i>Sapindus saponaria</i> L.	Sapindaceae	Barocoria	23	0.72±0.72	Sombra, maderable, uso como detergente
<i>Vochysia guatemalensis</i> Sm.	Vochysiaceae	Anemocoria	40	0.07±0.02	Maderable

Tratamientos experimentales

La totalidad de las semillas se sembraron de manera directa con enterramiento, bajo las frondas del helecho *P. aquilinum*, considerando dos tratamientos: i) excluidas de posibles granívoros y ii) expuestas a posibles granívoros. Las semillas no recibieron tratamientos pre-germinativos, debido a que la mayoría de ellas fueron recalcitrantes. Las frondas muertas fueron removidas de manera puntual en el sitio donde se sembró la semilla (Fig.4) y la profundidad de enterramiento varió según el tamaño de la semilla, una vez su ancho (García-Orth y Martínez-Ramos, 2008; Grossnickle e Ivetic, 2017).

Para excluir a las semillas de posibles granívoros insectos y vertebrados, sobre cada semilla experimental se colocó un vaso de plástico, transparente y liso; que tenía orificios en la parte superior, de manera que permitiera la entrada de luz y la salida de humedad. Para fijar el vaso, la parte inferior de este se enterró aproximadamente 5 cm.

Para cada tratamiento se utilizaron 100 semillas por especie, teniendo dos tratamientos experimentales y ocho especies arbóreas, fue un total de 1,600 semillas (unidades experimentales) sembradas. Las semillas se etiquetaron con una letra y número, el cual representó a la especie y a la semilla ligada a un tratamiento específico.



Figura 4. Eliminación puntual de las frondas secas antes de sembrar la semilla y la exclusión de esta.

Diseño del área experimental

La parcela infestada por *P. aquilinum* donde se montó el experimento fue de aproximadamente 1.5 ha. En esta área se establecieron pasillos de 6 m de ancho donde las frondas del helecho permanecieron (área verde en la Figura 5). Para facilitar la siembra, algunas frondas del helecho se eliminaron de manera que quedaran brechas angostas por las que se pudiera transitar (1 m aprox., área café en la Figura 5). El perímetro del terreno se dejó con cobertura de helechos para reducir el efecto de borde. En los pasillos, bajo las frondas del helecho, las semillas se sembraron de manera uniforme, una semilla en cada punto, con una distancia de espaciamiento de 2.5 m entre ellas. Los tratamientos con y sin exclusión a granívoros fueron distribuidos al azar, con la finalidad que todas las especies y tratamientos estuvieran sometidos a la posible heterogeneidad ambiental del sitio (Fig. 5).

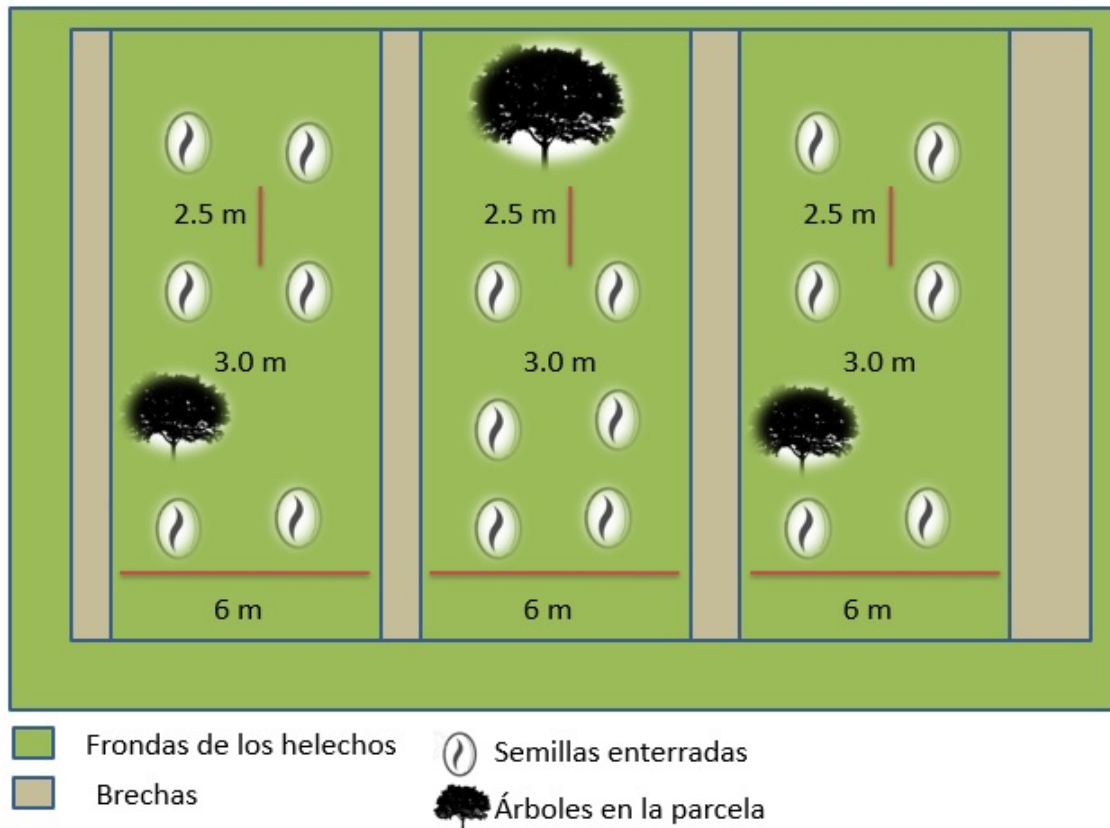


Figura 5. Diseño del sistema experimental. Se evitó sembrar en la cercanía de la sombra producida por los árboles presentes en el área

Monitoreo de las semillas

Las semillas experimentales fueron monitoreadas registrando la emergencia de plántulas, durante aproximadamente siete meses y medio (a los 4, 9, 16, 24, 32, 42, 52, 60, 68, 75, 82, 90, 98, 106, 112, 127, 140, 148, 156, 172, 187, 209, 217 y 227 días de iniciado el experimento). Para analizar el crecimiento de las plántulas emergidas se registró la altura de cada planta, desde la etapa de plántula emergida y a los dos, tres y siete meses posteriores. A los 209 días se registró la cobertura (diámetro menor y diámetro mayor) de las plántulas y el número de semillas que fueron removidas (no presentes) y, si las semillas estaban presentes, se registró el número de las que presentaban algún signo de pudrición y de las que parecían viables. Con esta información se evaluó si las especies utilizadas presentaron distintas tasas de emergencia de las plántulas y de crecimiento en función de los tratamientos experimentales.

Análisis de los datos

*Variables relacionadas con el conocimiento local de *P. aquilinum**

La información obtenida de las entrevistas sobre el conocimiento local de *P. aquilinum* se analizó de distintas maneras. Los datos fueron sumados por categoría y por localidad, se reportaron en porcentajes y por número de menciones. Los casos exitosos en el control de la infestación del helecho se reportaron de manera de narrativa. Para estimar el área agropecuaria infestada por *P. aquilinum* se sumaron las cifras aportadas por los pobladores de todas las localidades en las que se trabajó.

Efecto de la exclusión de granívoros y de la especie

Para evaluar si las variables especie y tratamiento de exclusión tuvieron un efecto sobre la probabilidad de emergencia de plántulas, se empleó un análisis de devianza con un modelo lineal generalizado (GLM, generalized linear model en inglés) de tipo logístico (con un error binomial). En este modelo, a las semillas que produjeron plántulas se les asignó el valor de 1 y de 0 a aquellas sin plántulas emergidas. Para analizar si la especie y el tratamiento de exclusión tuvieron un efecto sobre el crecimiento de las plántulas (emergidas y supervivientes a los 209 días después de la

siembra de las semillas), se aplicó un análisis de varianza y un test de comparaciones múltiples (LSD de Fisher). Como variable de crecimiento se empleó la cobertura de la copa (medida con el radio máximo y el radio mínimo de la copa y considerando a la proyección vertical de esta como un elipsoide) de las plantas, así como la tasa de crecimiento relativo ($TCR = [\log(\text{tamaño final}) - \log(\text{tamaño inicial})] / \text{días transcurridos}$) en altura (medida desde la base a la punta de la copa de la planta). Todos estos análisis se efectuaron con el programa Data Desk 6.1.

Para evaluar si hubo un efecto de la especie y el tratamiento sobre la remoción de las semillas, las variables de respuesta fueron presencia 1 y ausencia 0, a los 209 días después de la siembra, se aplicó un GLM con un error de tipo binomial usando el programa R versión 3.4.2 y la paquetería stats.

Efecto del tamaño de las semillas en la emergencia y crecimiento de las plántulas y la remoción de semillas

El tamaño de las semillas se estimó a partir del promedio de la masa seca de veinte semillas por especie. Para evaluar si el tamaño de las semillas tuvo una relación en la emergencia de las plántulas se aplicó un análisis de regresión de tipo binomial, donde se indicó la probabilidad de éxito y la de fracaso, de las semillas que no fueron removidas. Este tipo de análisis también se aplicó para testar el efecto del tamaño de las semillas en la remoción de éstas. Por otro lado, para evaluar el efecto de esa misma variable explicativa sobre la tasa de crecimiento relativo en altura, también se utilizó un análisis de regresión, pero en este caso el tamaño de las semillas se transformó a logaritmo base diez y la familia de distribución de los errores fue *quasi* normal. Todos estos análisis se hicieron con el programa R versión 3.4.2 y la paquetería stats.

Índice de respuesta integral

Finalmente, para integrar el desempeño de cada especie se calculó un índice de respuesta integral (IRI) siguiendo los lineamientos establecidos en Román-Dañobeytia *et al.*, 2012. El índice se calculó de la siguiente manera: $IRI = \text{Emergencia (probabilidad)} \times TCR \text{ en altura (cm/cm/día)} / IRI_{\text{máx}}$. Donde el $IRI_{\text{máx}}$ fue el valor del IRI más alto de todas las especies. Por lo tanto, se

obtuvieron valores de entre 0 (peor) y 1 (como el mejor desempeño). Este cálculo se realizó para cada tratamiento.

RESULTADOS

Percepción y conocimiento local sobre *Pteridium aquilinum*

En total se entrevistaron 19 personas, estas comprendieron a un actor clave político (comisario ejidal de Francisco Grajales) y el resto de las personas que aportaron información, fueron el 90% de los ejidatarios cuyas parcelas presentaron algún nivel de infestación de *P. aquilinum*, en las localidades de estudio. Los entrevistados fueron cuatro mujeres y quince hombres, de entre 70 ± 14 y 57 ± 17 años de edad en promedio, respectivamente. Dado los antecedentes de migración de la zona, se les preguntó la procedencia, los informantes llegaron a Marqués de Comillas desde diferentes lugares, algunos del mismo estado de Chiapas, pero de distintas localidades (Chicomuselo, Chapultenango y Simojovel). Otros vinieron de los estados de Oaxaca, Michoacán y Guerrero, así como de la República de Guatemala.

A las formaciones de tapetes de *P. aquilinum* se les reconoció con los nombres de petatilla, crespilla y crespillo. El 58% de los entrevistados consideró que la formación de tapetes monodominantes del helecho es un problema. Las razones son muy diversas, pero destacan la alta capacidad de crecimiento del helecho, que su infestación impide el cultivo y que los suelos donde se encuentran los tapetes son pobres en nutrientes (Fig. 6).

Considerando las parcelas de los propietarios individuales más los terrenos de uso común de las localidades donde actualmente hay parcelas infestadas por *P. aquilinum* (Boca de Chajul, El Pirú y Santa Rita), se estimó que el área total infestada fue de 110.7 ha lo cual representa el 0.8889% del área total de las localidades (las tres localidades suman 12,229.80 ha) y menos del 2% del área de cada ejido. El Pirú es el lugar con mayor superficie de infestación (Fig. 7) y sólo las parcelas con tenencia individual han recibido algún tipo de manejo para erradicar al helecho.

En relación a la cobertura previa de las parcelas, la mayoría de los entrevistados contestó que los terrenos que ahora están infestados por *P. aquilinum*, también lo estaban antes de que los adquirieran. La segunda respuesta más frecuente fue el uso de suelo agrícola (Fig. 8). En el 89% de las parcelas infestadas se utilizó fuego, ya sea como parte del manejo agrícola, o bien porque el fuego se propagó de manera accidental desde áreas colindantes.

Los propietarios de las parcelas distinguen diferentes niveles de infestación de *P. aquilinum*, siendo el 80% de área infestada el nivel más frecuente (Fig. 9). Por otro lado, se mencionó que en los sitios infestados no es común encontrar animales. Sin embargo, cuatro personas mencionaron que han observado armadillos (*Dasypus novemcinctus*), dos han visto serpientes “nauyacac” (*Botrops asper*) y una persona mencionó que hay roedores pequeños.

Para controlar la infestación de *P. aquilinum* se han utilizado una gran variedad de técnicas. Las respuestas obtenidas se han categorizado en: técnicas de cultivo, las cuales consisten en preparar el suelo para sembrar algún tipo de hortalizas como el maíz y el frijol, o frutales como la piña, el cacahuate o el naranjo. Dentro de esta categoría también se ha incluido la siembra de árboles con el fin de proveer sombra. La categoría control químico es sinónimo de la aplicación del pesticida Gramoxone (1-1'-dimetil-4-4- bipyridilo; Viales-Lopez, 2014). Por otro lado, el control manual hace referencia a machetear o podar el helecho y a la técnica de golpear las frondas del helecho con ayuda de una vara. Las otras técnicas para controlar el crecimiento del helecho consisten en proteger la parcela de incendios, mediante brechas cortafuegos o guardarrayas; y lo contrario, quemar las frondas del helecho (Fig. 10).

Si se analiza el número de menciones de cada técnica por separado (sin hacer las categorías), machetear al helecho cada cierto tiempo es la forma más frecuente, pero no la más efectiva. También se mencionó que golpear las frondas con una vara y la remoción de la petatilla con tractor son técnicas que lograron reducir el crecimiento del helecho (Fig. 10). En el siguiente apartado se describen las técnicas mediante las cuales se eliminó la invasión de *P. aquilinum*.

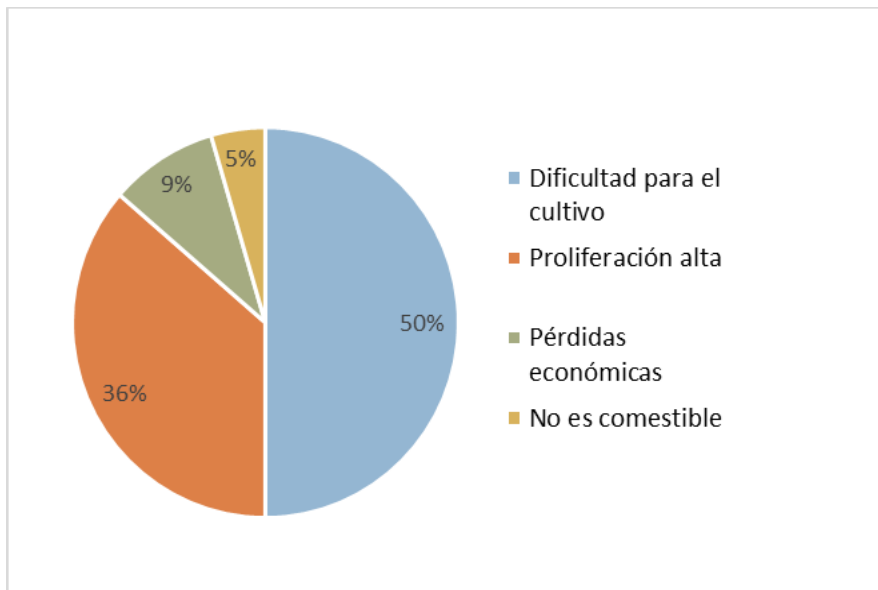


Figura 6. Porcentaje de las razones por las cuales los tapetes de *P. aquilinum* se consideran un problema en las localidades Boca de Chajul, Francisco Grajales, El Pirú y Santa Rita.

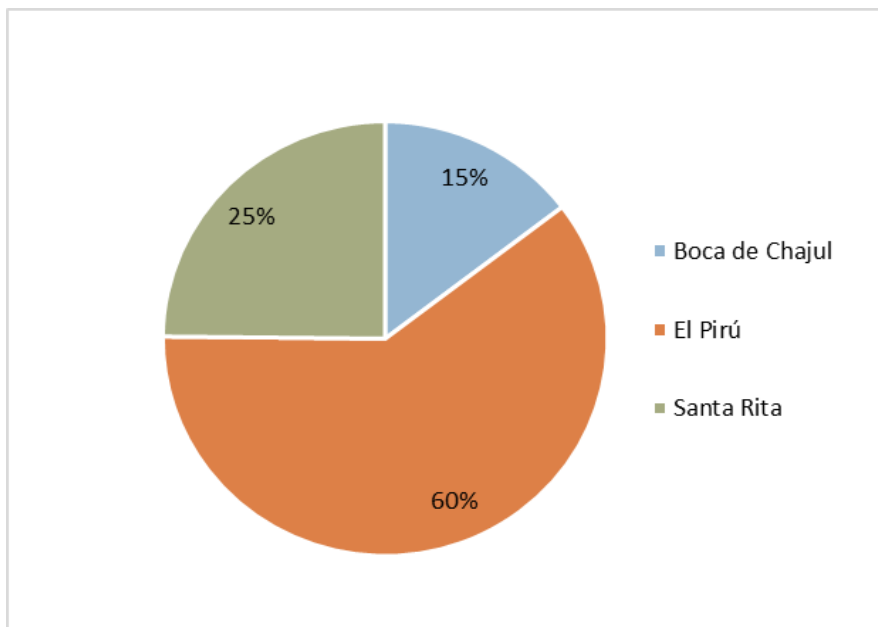


Figura 7. Porcentaje del área invadida por *P. aquilinum*, respecto al total de las parcelas con invasión (110.70 ha), reportado por los ejidatarios de las tres localidades. El porcentaje de invasión en relación al tamaño de las localidades es: Boca de Chajul 0.2934% (16.20 ha), El Pirú 1.34% (67.00 ha) y Santa Rita 0.3122 % (27.50 ha).

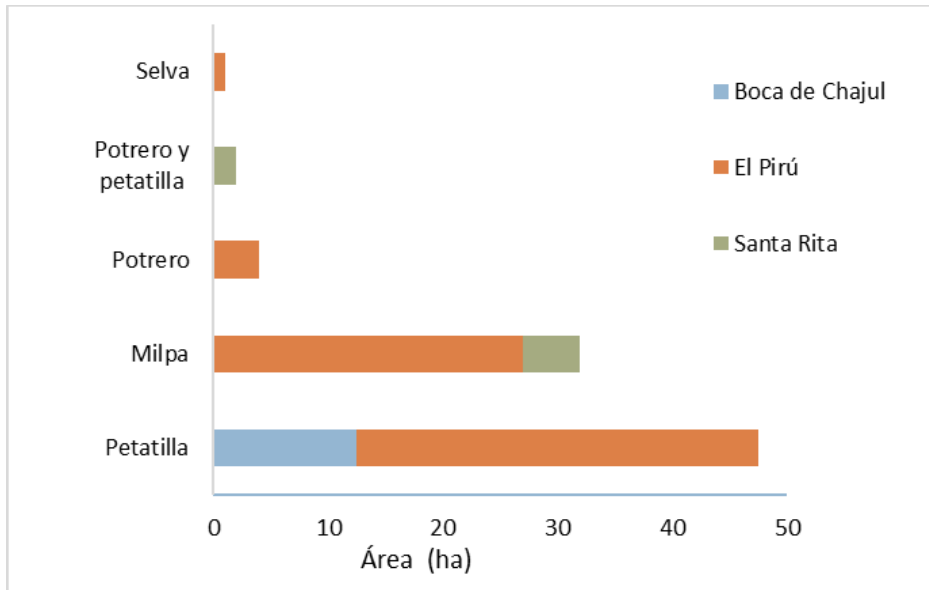


Figura 8. Área de la cobertura previa de las parcelas que actualmente están infestadas por *P. aquilinum*, de acuerdo a la información proporcionada por los ejidatarios.

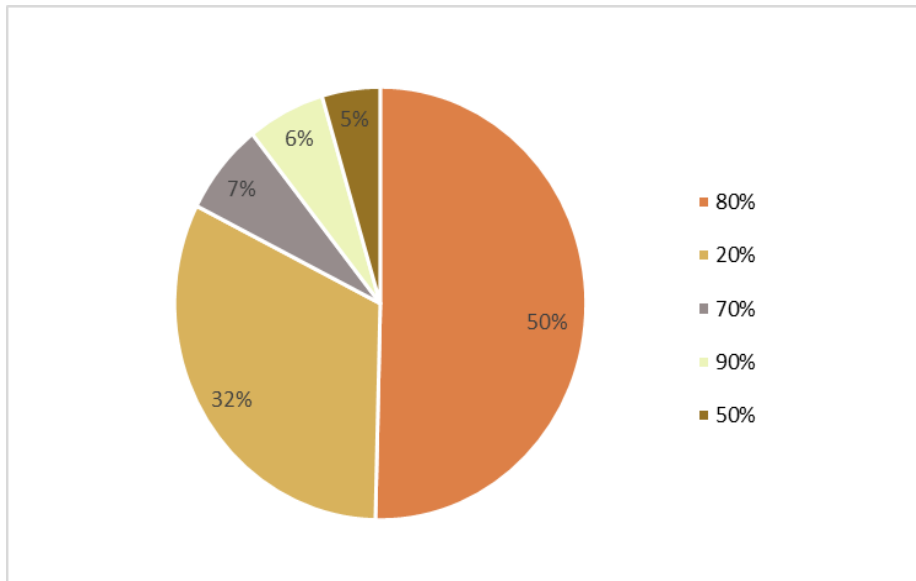


Figura 9. Porcentaje del área que cubre *P. aquilinum* en función del nivel de infestación (%), considerando las localidades con invasión actual: Boca de Chajul, El Pirú y Santa Rita.

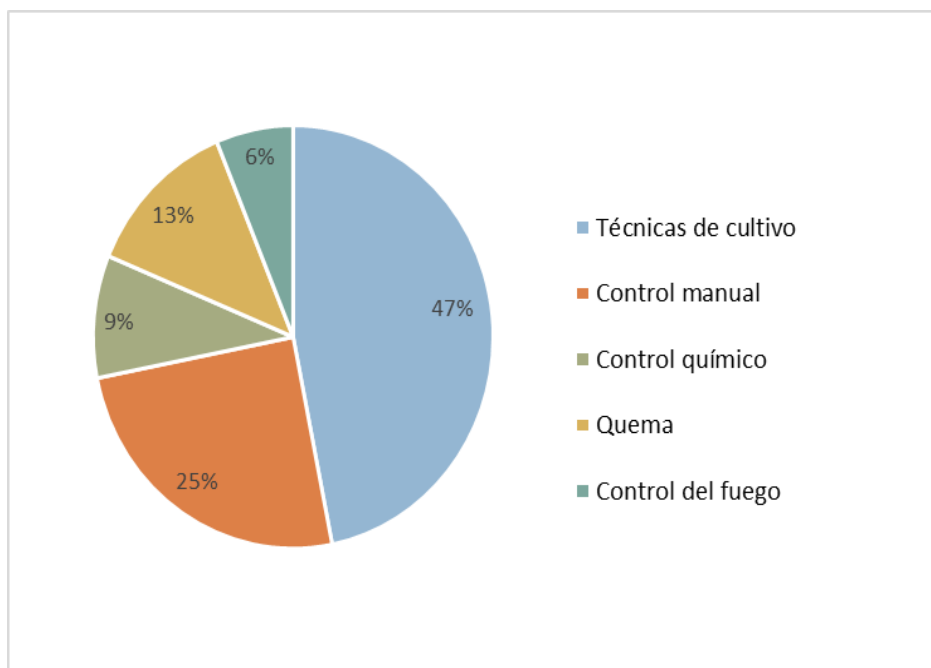


Figura 10. Porcentaje de los métodos para controlar la infestación de *P. aquilinum* en parcelas agropecuarias mencionadas por las personas encuestadas en las localidades Boca de Chajul, Francisco Grajales, El Pirú y Santa Rita.

Casos en los que se logró erradicar la cobertura de P. aquilinum

Caso 1. Control mecánico, uso de fuego y siembra de pasto

En el ejido Pirú la señora Elisa narró que hace cuatro años su parcela de 30 hectáreas estaba invadida por los tapetes del helecho. Cuando ella adquirió ese terreno, una parte tenía pasto y alrededor de cinco hectáreas tenían petatilla. Esta última se fue extendiendo hasta invadir toda la parcela, lo que representaba un problema pues no dejaba crecer otro tipo de monte. Fumigó los tapetes de *P. aquilinum*, pero no fue efectivo. Luego sembró maíz y lo macheteaban cada 15 días, pero la petatilla seguía creciendo.

La técnica que logró disminuir el crecimiento de *P. aquilinum* fue machetear los tapetes y quemarlos, sembraron posteriormente pasto de las variedades húmidícola (*Brachiaria humidicola*) y brizanta (*Brachiaria brizantha*). Al mismo tiempo cuidaron que el helecho no creciera mediante el macheteo cada 15 días. Cuando el pasto se estableció metieron ganado a la parcela y así continúa

hasta hoy. Eliza nos cuenta que para estas labores contrató a siete personas lo que, sumado a los insumos, para ella representó un “gasto monetario fuerte”.

Caso 2. Uso de fuego, control químico y técnicas de cultivos

Otro caso relevante de éxito para los propietarios sucedió en el ejido Francisco Grajales. Ahí entrevistamos a un actor clave pues la mayoría de los pobladores no hablan español. El señor Gabriel, quien se ha desempeñado como comisario ejidal en años anteriores, nos contó que hace 30 años cuando los ejidatarios llegaron a esa localidad, la cobertura de los terrenos estaba dominada por chaparrera (árboles de tamaño pequeño) y crespilla. Esta última se extendió cuando en la localidad vecina no controlaron el fuego y, como el acolchado que forman las frondas secas del helecho es muy inflamable, el incendio se propagó. Gabriel describe las parcelas como terrenos con suelos arenosos, pobres en nutrientes y planos. Nos narró que los ejidatarios tienen opiniones contrastantes respecto al helecho, pues algunos lo consideran como peligroso porque las “astillas de éste se meten en la piel y lastiman” y otros dicen que el helecho sirve como abono para la siembra del maíz. En lo que todos están de acuerdo es que la infestación de las parcelas por *P. aquilinum* dificulta el crecimiento de otras plantas, pues sus raíces “están tensadas abajo” y no dejan “subir las plantaciones” de frijol. Estas parcelas tampoco pudieron utilizarse para la ganadería.

En esta localidad había más de 200 hectáreas con crespilla. Así que “estudiaron su punto débil” y lo que resultó eficaz fue quemar el helecho usando guardarraya en el terreno. Cuando salieron los rebrotes fumigaron con Gramoxone (1-1'-dimetil-4-4- bipiridilo; Viales-Lopez, 2014). Esto lo hicieron tres veces. Posteriormente, salió “monte suave” y pudieron cultivar maíz con “buenos resultados pues la tierra ya estaba abonada”. Actualmente en la mayor parte del ejido se tiene plantaciones de árboles de hule (*Hevea brasiliensis*, Euphorbiaceae), que representa la fuente de ingresos más redituable para los ejidatarios.

Resultados del experimento de siembra de semillas

Emergencia de plántulas

La mayoría de las plántulas emergieron durante los primeros 42 días después de iniciado el experimento (33.50 % del total). De manera general, 227 días después de la siembra, las semillas excluidas (50.3%) y aquellas sin exclusión (49.7%) de animales granívoros, según el análisis de varianza, no mostraron diferencias significativas en la probabilidad de emergencia de plántulas (Fig. 11, cuadro 2). De las ocho especies estudiadas, aquellas con mayor porcentaje de emergencia fueron *Licania platypus* (*L. platypus*), con 75.0% (semillas expuestas) a 78.4 % (semillas excluidas), y *Paquiria aquatica* (*P. aquatica*), con 69.8 a 72.0% respectivamente. En contraste, *Vochysia guatemalensis* (*V. guatemalensis*) tuvo tan sólo 7.0 a 10.0% de plántulas emergidas, respectivamente. La única especie en la que la exclusión tuvo un efecto positivo fue *Cojoba arborea* (*C. arborea*) al pasar de 35% de plántulas emergidas en el tratamiento de exposición a 58% en el de exclusión (Fig. 12; cuadro 2).

Por otro lado, al analizar la emergencia acumulada de las plántulas a lo largo del tiempo, bajo el tratamiento de exclusión de granívoros, *L. platypus*, *P. aquatica*, *L. cruentus*, *Cojoba arborea* y *Amphitecna tuxtlenensis* mostraron porcentajes de emergencia altos (>50%) y tiempos de emergencia cortos (<50 días); en contraste, *D. guianense*, *Sapindus saponaria* y *Vochysia guatamalensis* mostraron ritmos muy lentos de emergencia y alcanzaron porcentajes bajos de emergencia de plántulas (< 30%; Fig. 14). Bajo el tratamiento de exposición a granívoros se observaron resultados similares salvo que *C. arborea* y *Lonchocarpus cruentus* (*L. cruentus*) mostraron una mayor emergencia de plántulas bajo el tratamiento con exclusión (Fig.13; cuadro 3; anexo 2).

El análisis de regresión mostró una relación directa entre la masa de las semillas y la probabilidad de emergencia de plántulas, respecto de las semillas que no fueron removidas con $p < 0.01$ (Fig. 14; cuadro 4).

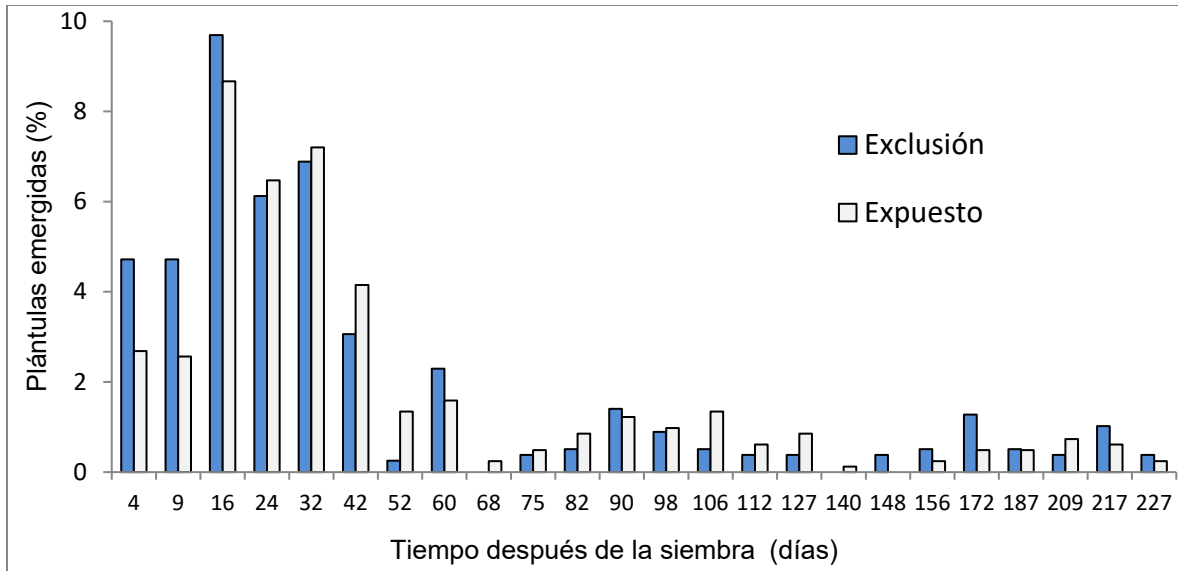


Figura 11. Porcentaje de plántulas emergidas a partir de la siembra de semillas de ocho especies arbóreas nativas, bajo los tratamientos de exclusión y exposición a posibles animales granívoros, en una parcela infestada por *Pteridium aquilinum* en la localidad de El Pirú, Chiapas. Cada barra indica el porcentaje de plántulas emergidas a diferentes intervalos de tiempo de un total de 800 semillas por tratamiento.

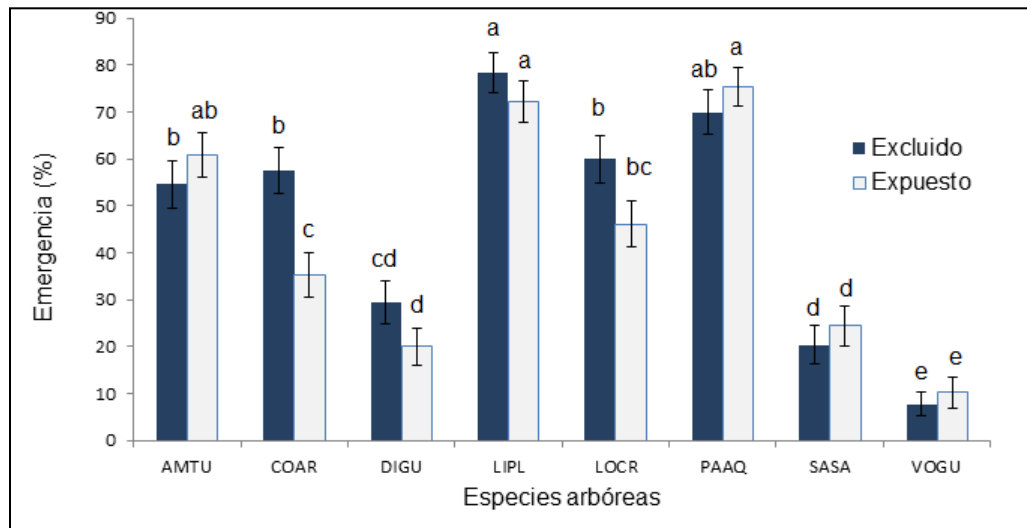


Figura 12. Porcentaje total de semillas por especie que dieron lugar a plántulas a los 227 días después de la siembra, bajo los tratamientos de exclusión y expuesto a granívoros (n = 100 semillas por especie por tratamiento). Las letras por encima de las barras indican diferencias significativas entre los tratamientos, y las líneas verticales indican el error estándar. Acrónimo de las especies: AMTU = *Amphitecna tuxtliensis*, COAR = *Cajobá arborea*, DIGU = *Dialium guianense*, LIPL = *Licania platypus*, LOCR = *Lonchocarpus cruentus*, PAAQ = *Pachira aquatica*, SASA = *Sapindus saponaria*, VOGU = *Vochysia guatemalensis*.

Cuadro 2. Análisis de varianza de la emergencia de plántulas de las ocho especies utilizadas sometidas al tratamiento con protección de granívoros y expuestas a estos, a los 227 días después de la siembra.

Niveles	Grados de libertad	Suma de cuadrados	de Cuadrado medio	F-ratio	p
Constante	1	13.41	13.28	13.27	0.0003
Tratamiento	1	0.65	0.64	0.64	0.423
Especie	7	287.99	41.14	40.73	0.0001
Trat*Esp	7	21.00	3.00	2.97	0.0043
Error	1584	1599.99	1.01		
Total	1599	1901.70			

Las diferencias entre las especies por cada tratamiento se testaron mediante la prueba LSD de Fisher.

Cuadro 3. Análisis de varianza de la emergencia de plántulas de las ocho especies utilizadas sometidas al tratamiento con protección de granívoros y expuestas a estos, a lo largo de siete meses y medio.

Niveles	gl	Suma de cuadrados	de Cuadrado medio	F-ratio	p
Constante	1	3792.83	3792.83	3988.90	0.0001
Esp	7	335.54	47.93	50.41	0.0001
Trt*Esp	7	99.60	14.22	14.96	0.0001
D	1	500.87	500.87	526.77	0.0001
Trt*D	1	7.07	7.07	7.44	0.0064
Esp*D	7	109.60	15.65	16.46	0.0001
Trt*Esp*D	7	21.40	3.06	3.2161	0.0021
Error	39953	37988.90	0.95		
Total	39999	46035.00			

Las diferencias entre las especies por cada tratamiento se testaron mediante la prueba LSD de Fisher.

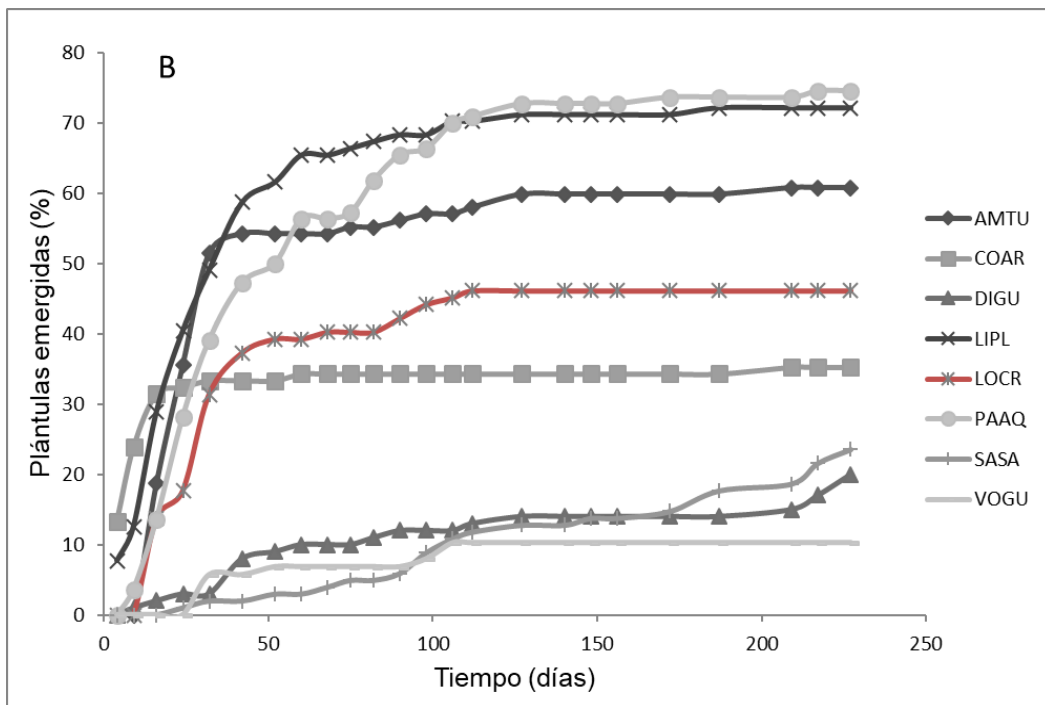
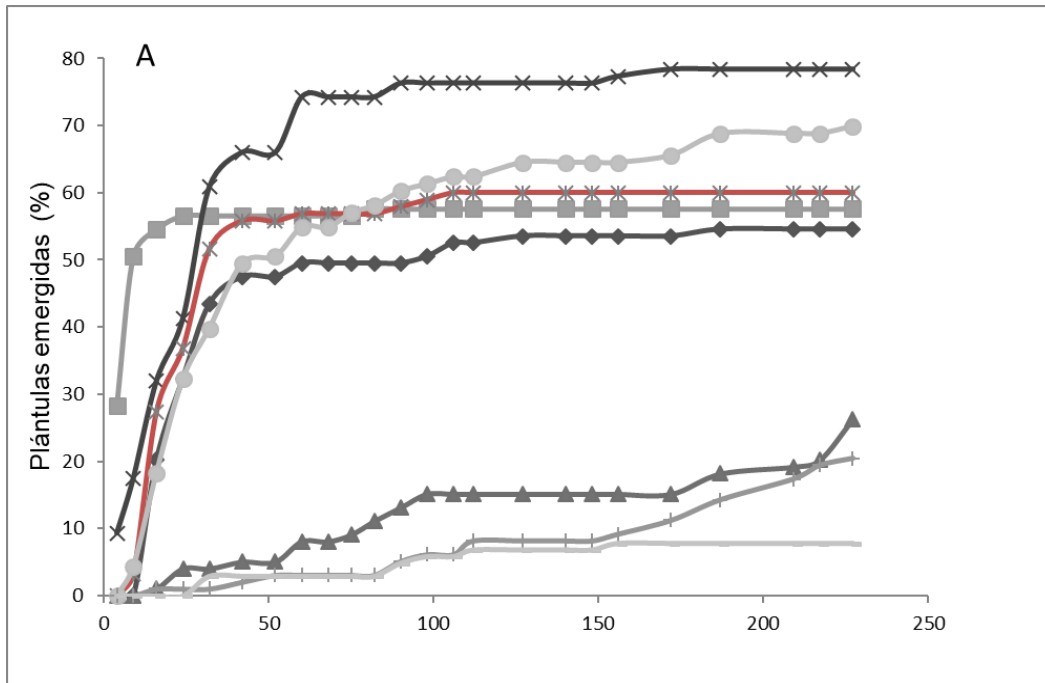


Figura 13. Porcentaje acumulado de plántulas emergidas por especie, respecto al total de semillas sembradas, a través del tiempo A) tratamiento de exclusión de las semillas a granívoros y B) exposición a depredadores. Acrónimo de las especies: AMTU = *Amphitecna tuxtlensis*, COAR = *Cojoba arborea*, DIGU = *Dialium guianense*, LIPL = *Licania platypus*, LOCR = *Lonchocarpus cruentus*, PAAQ = *Pachira aquatica*, SASA = *Sapindus saponaria*, VOGU = *Vochysia guatemalensis*

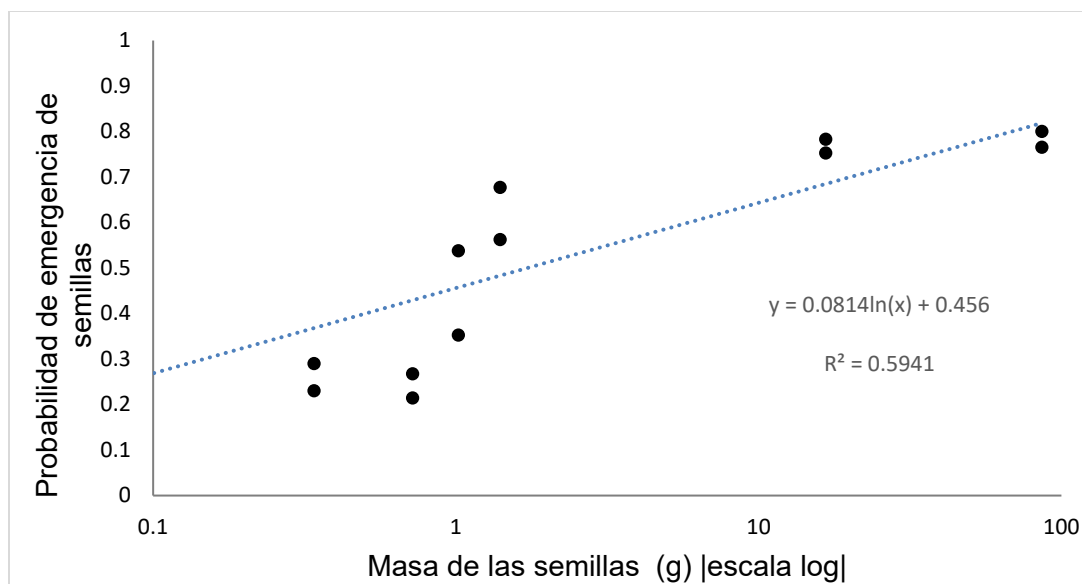


Figura 14. Relación directa entre la probabilidad de emergencia de plántulas (respecto a las semillas no removidas) y la masa de las semillas (promedio calculado a partir de 20 réplicas) de las especies estudiadas, siete meses y medio después de la siembra. El orden de las especies según el tamaño de las semillas, de menor a mayor es: *Vochysia guatemalensis*, *Lonchocarpus cruentus*, *Dialium guianense*, *Sapindus saponaria*, *Cojoba arborea*, *Amphitecna tuxtlenensis*, *Pachira aquatica* y *Licania platypus* ($p < 0.01$).

Cuadro 4. Resultados del análisis de regresión (familia binomial) entre la masa de las semillas y la probabilidad de emergencia de las plántulas (de las semillas no removidas).

Coeficientes	Estimado	Error estándar	z	p
	Intercepto	0.9077	0.0613	14.80
Masa	0.0059	0.0022	2.68	0.0073

Estado general de las semillas sembradas con énfasis en remoción

Siete meses después de la siembra, en total 728 semillas dieron lugar a plántulas (46% del total, $n = 1,600$), 597 fueron removidas (37%), 129 presentaban signos de pudrición por hongos (8%) y 92 semillas remanentes no mostraban un daño aparente (6%). La figura 15 muestra estos

porcentajes para las semillas que se sembraron bajo los tratamientos de exclusión y exposición a animales granívoros. Puede notarse la baja remoción de las semillas de *Pachira aquatica* (*P. aquatica*) y *Licania platypus* (*L. platypus*) y la alta remoción de las semillas de *Vochysia guatemalensis* (*V. guatemalensis*) en ambos tratamientos. El resto de las especies mostraron niveles de remoción intermedios. El tratamiento experimental sí tuvo un efecto sobre las semillas de *C. arborea* y *L. cruentus* pues estas fueron menos removidas cuando se protegieron con el vaso (anexo 3). En este sentido, se observó que a medida que aumenta el tamaño de las semillas, disminuye el porcentaje de remoción de éstas (Figura 16). Dicha relación inversa fue corroborada mediante un análisis de regresión con $p < 0.01$ (cuadro 5).

Como se mencionó anteriormente, el tratamiento experimental de exclusión de granívoros no tuvo un efecto en la remoción de las semillas, para la mayoría de las especies estudiadas. Por esta razón, se analizó la emergencia de plántulas en relación a las semillas que no fueron removidas. En este caso, tampoco hubo un efecto del tratamiento experimental. De las ocho especies estudiadas, aquellas con mayor porcentaje de emergencia fueron *L. cruentus* con 100 y 98.2 %, *Amphitecna tuxtlenensis* con 91.5 a 94.2% y *C. arborea* con 80.4 a 93.5% para los tratamientos con exclusión y expuesto, respectivamente. En contraste, *Sapindus saponaria* con 38.2 a 41.5% y *V. guatemalensis* con 40 a 45% tuvieron la menor emergencia de plántulas, para los tratamientos con exclusión y expuesto, respectivamente (Figura 17; Anexo 4; Cuadro 6).

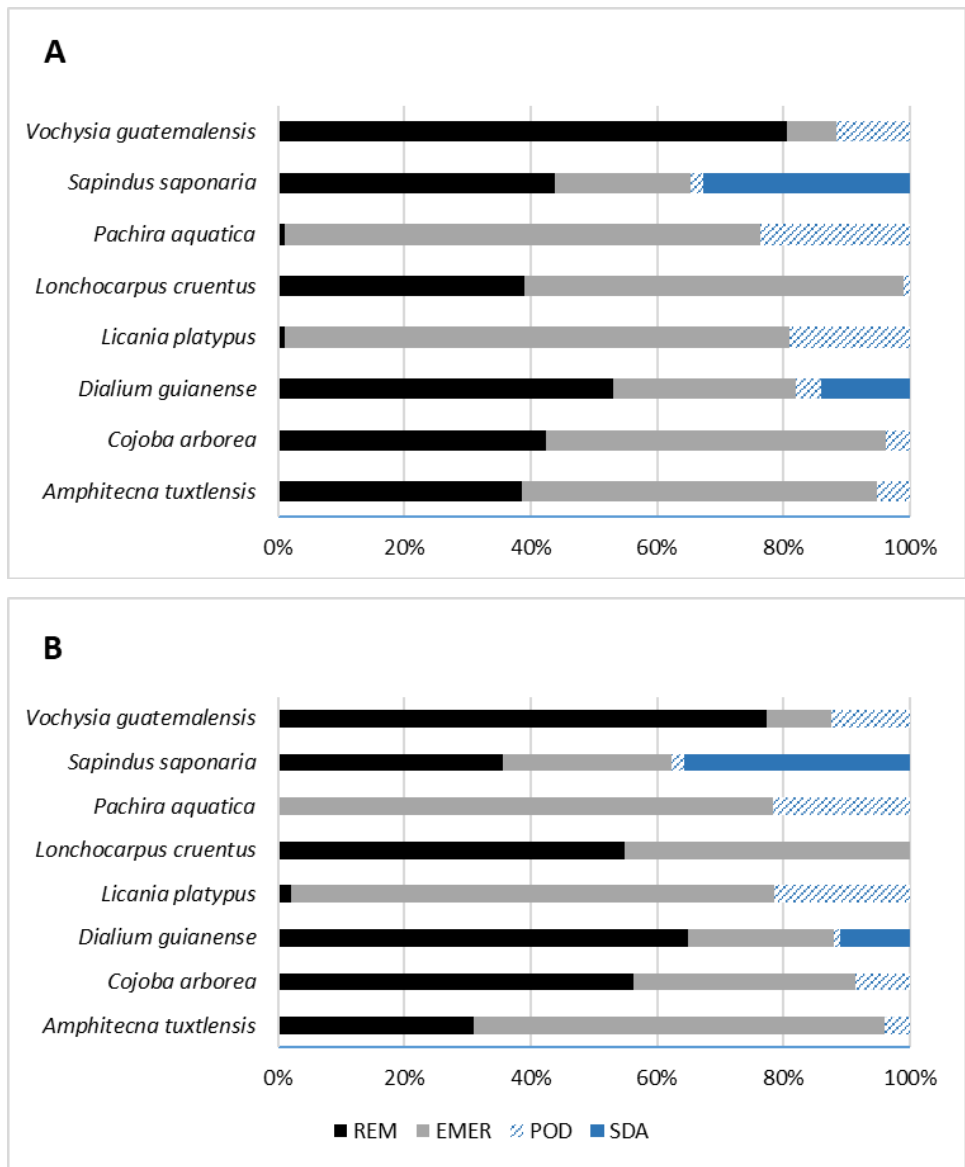


Figura 15. Estado de las semillas siete meses después de la siembra A) Bajo el tratamiento con exclusión a granívoros y B) sin exclusión. REM: Removidas o no encontradas, EMER: Emergidas, POD: Podridas y SDA: Sin daño aparente. Las semillas de *Cojoba arborea* ($p < 0.05$) y *Lonchocarpus cruentus* ($p < 0.01$) fueron menos removidas cuando estas estuvieron excluidas.

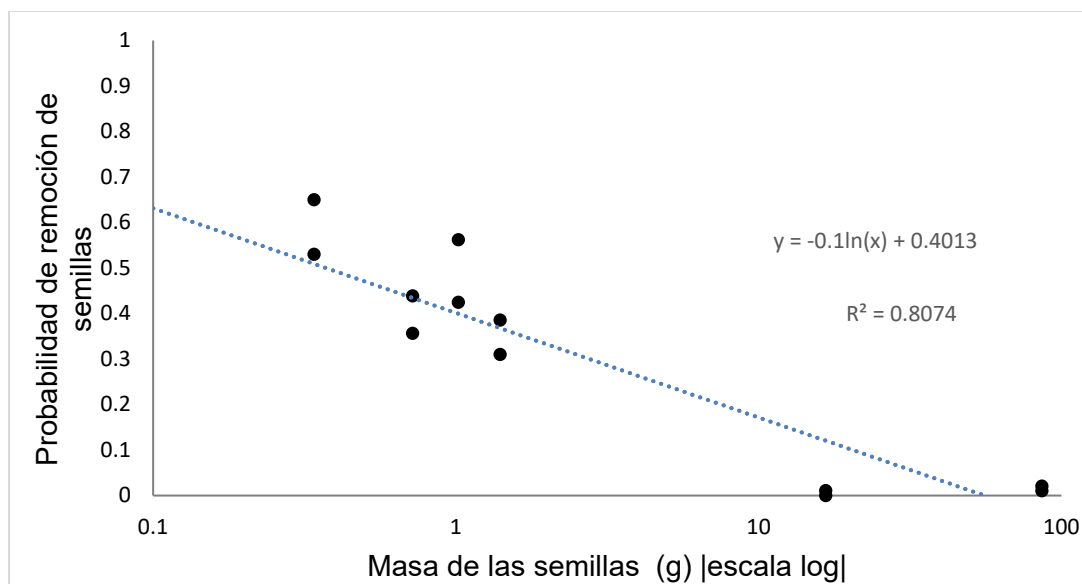


Figura 16. Relación inversa entre la probabilidad de remoción de semillas y la masa de éstas (promedio calculado a partir de 20 réplicas) de las especies estudiadas, siete meses y medio después de la siembra. El orden de las especies según el tamaño de las semillas, de menor a mayor es: *Vochysia guatemalensis*, *Lonchocarpus cruentus*, *Dialium guianense*, *Sapindus saponaria*, *Cojoba arborea*, *Amphitecna tuxtlensis*, *Pachira aquatica* y *Licania platypus* ($p < 0.01$).

Cuadro 5. Resultados del análisis de regresión (familia binomial) entre la probabilidad de remoción de semillas y la masa de éstas (promedio calculado a partir de 20 réplicas) de las especies estudiadas, siete meses y medio después de la siembra

Coeficientes	Error estándar			
	Estimado	z	p	
Intercepto	-3.2803	0.1825	-17.98	<2e-16
Masa	0.0369	0.0025	14.88	<2e-16

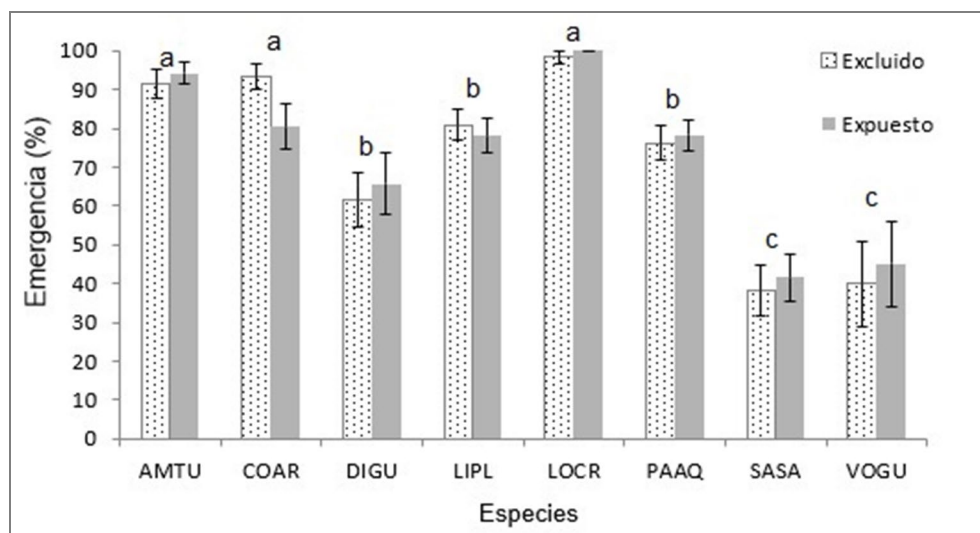


Figura 17. Porcentaje de emergencia de plántulas por especie, respecto a aquellas semillas que no fueron removidas, a los 227 días después de la siembra, bajo los tratamientos de exclusión y expuesto a granívoros. Las letras por encima de las barras indican diferencias significativas entre los tratamientos, y las líneas verticales indican el error estándar. Acrónimo de las especies: AMTU = *Amphitecna tuxtlensis*, COAR = *Cajoba arborea*, DIGU = *Dialium guianense*, LIPL = *Licania platypus*, LOCR = *Lonchocarpus cruentus*, PAAQ = *Pachira aquatica*, SASA = *Sapindus saponaria*, VOGU = *Vochysia guatemalensis*.

Cuadro 6. Resultados del análisis de devianza de la emergencia de plántulas, respecto a las semillas que no fueron removidas, de las ocho especies utilizadas sometidas al tratamiento con protección de granívoros y expuestas a estos, durante siete meses y medio.

Niveles	gl	Devianza	gl del residuo	Devianza residual	p(>Chi)
Null			966	1058.6341	
Especie	7	1.82E+02	959	876.7906	7.95E-36***
Trat	1	1.33E-04	958	876.7904	0.9908
Trat*Esp	7	6.43E+00	951	870.3625	0.4908

Las diferencias entre las especies por cada tratamiento se testaron mediante la prueba LSD de Fisher.

Crecimiento de plántulas emergidas

Las plántulas de las ocho especies emergieron en diferentes lapsos de tiempo, lo que generó un efecto de cohorte en los análisis del crecimiento de las plantas, es decir, debido a que las plántulas que emergieron a diferentes tiempos estas alcanzaron diferentes tamaños al momento de ser

medidas en la última fecha de registro. En este sentido, siete meses después de la siembra, fueron más frecuentes los individuos de tallas pequeñas, de entre 10-20 cm de altura (Fig. 18). La planta más alta fue de la especie *P. aquatica* con 96 cm, mientras que la altura más baja perteneció a un individuo de *Dialium guianense* con 15 cm (Anexo 5).

La tasa de crecimiento relativo en altura (TCR) de la mayoría de las especies fue, en promedio, de alrededor de $0.01 \text{ cm cm}^{-1} \text{ día}^{-1}$. Sólo *P. aquatica* (0.024 ± 0.04) seguida de *L. platypus* (0.017 ± 0.01) mostraron los valores más altos (Fig. 19; Cuadro 7). Estas dos últimas especies también mostraron el mayor crecimiento en cobertura de la copa. En promedio, *L. platypus* tuvo un crecimiento de 629.2 cm^2 , seguida de *P. aquatica* con 485.8 cm^2 . Por el contrario *D. guianense* y *L. cruentus* fueron las especies con el menor crecimiento en cobertura (Fig. 20; Cuadro 8).

La tasa de crecimiento relativo en altura (TCR) fue mayor en las especies con semillas de mayor tamaño. De acuerdo al análisis de regresión existe una relación directa entre la masa de las semillas y la tasa de crecimiento relativo con $p < 0.05$ (Fig. 21; Cuadro 9) de las especies estudiadas.

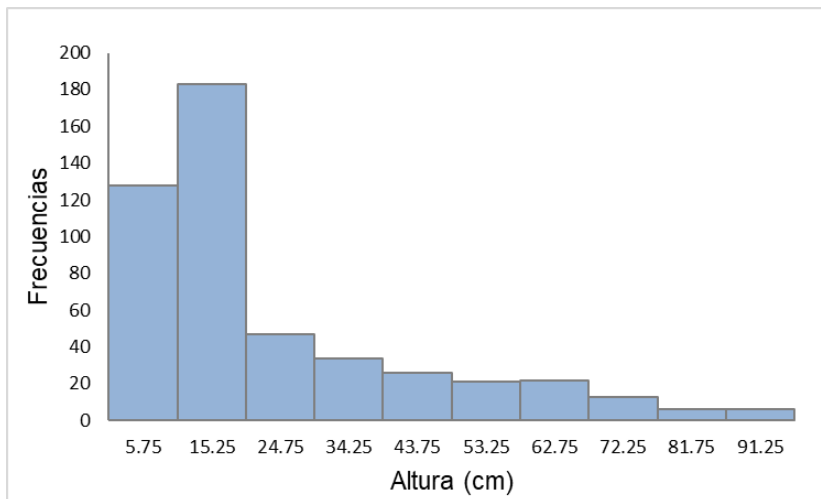


Figura 18. Frecuencia total de plántulas emergidas categorizadas en intervalos de altura (cm), de las ocho especies estudiadas, siete meses después de la siembra de las semillas.

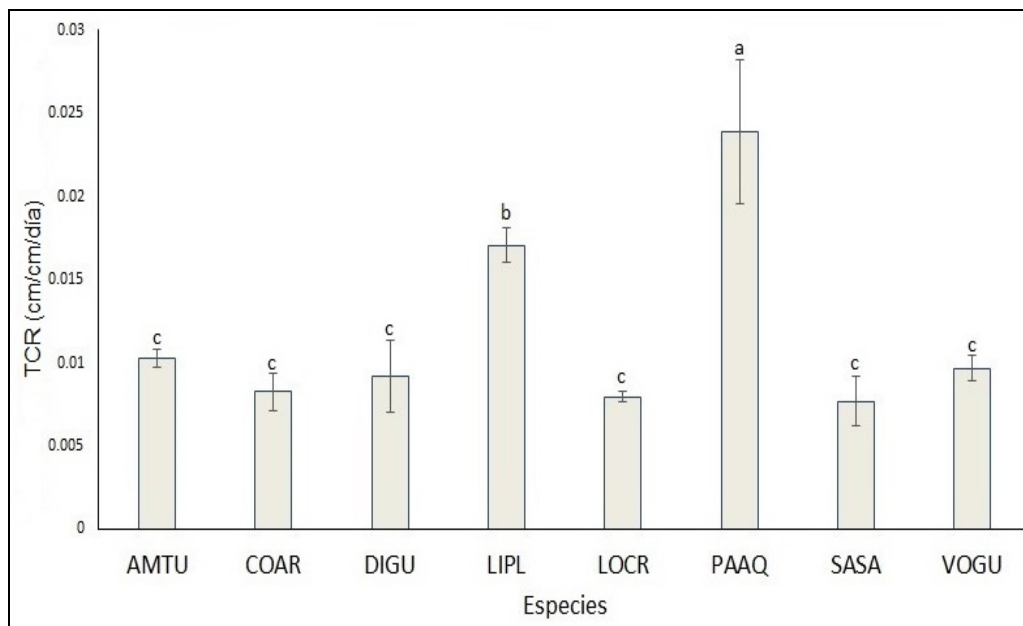


Figura 19. Promedio de la tasa de crecimiento relativo (TCR) en altura de las plántulas supervivientes a los 209 días después de la siembra, de las especies estudiadas. Las letras por encima de las barras indican diferencias significativas entre las especies y las líneas verticales indican el error estándar. AMTU = *Amphitecna tuxtlensis*, COAR = *Cojoba arborea*, DIGU = *Dialium guianense*, LIPL = *Licania platypus*, LOCR = *Lonchocarpus cruentus*, PAAQ = *Pachira aquatica*, SASA = *Sapindus saponaria*, VOGU = *Vochysia guatemalensis*.

Cuadro 7. Análisis de varianza la tasa de crecimiento relativo (TCR) en altura de las plántulas supervivientes a los 209 días después de la siembra, de las especies estudiadas.

Niveles	gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F-ratio	p
Constante	1	0.08	0.08	229.32	0.0001
Especie	7	0.01	0.00	6.21	0.0001
Error	395	0.13	0.00		
Total	402	0.15			

Las diferencias entre las especies se testaron mediante la prueba LSD de Fisher.

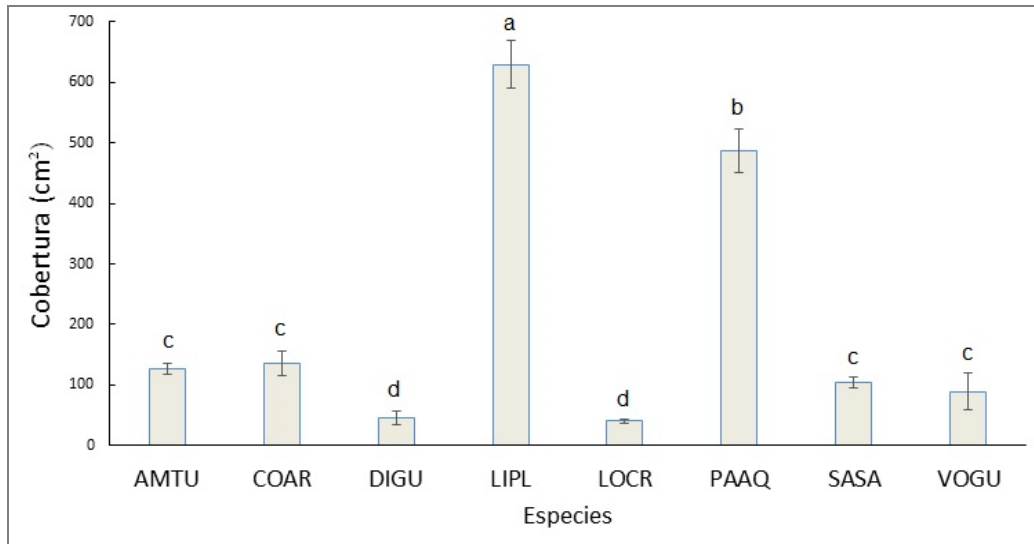


Figura 20. Promedio de la cobertura de las plántulas supervivientes a los 209 días después de la siembra, de las especies estudiadas. Las letras por encima de las barras indican diferencias significativas entre las especies y las líneas verticales indican el error estándar. AMTU = *Amphitecna tuxtlensis*, COAR = *Cojoba arborea*, DIGU = *Dialium guianense*, LIPL = *Licania platypus*, LOCR = *Lonchocarpus cruentus*, PAAQ = *Pachira aquatica*, SASA = *Sapindus saponaria*, VOGU = *Vochysia guatemalensis*.

Cuadro 8. Análisis de varianza del promedio de la cobertura (cm²) de las plántulas supervivientes a los 209 días después de la siembra, de las especies estudiadas.

Niveles	gl	Suma cuadrados	de Cuadrado medio	F-ratio	p
Constante	1	3E+07	3E+07	639.36	0.0001
Especie	7	2E+07	3E+06	64.563	0.0001
Error	437	2E+07	5E+04		
Total	444	5E+07			

Las diferencias entre las especies se testaron mediante la prueba LSD de Fisher.

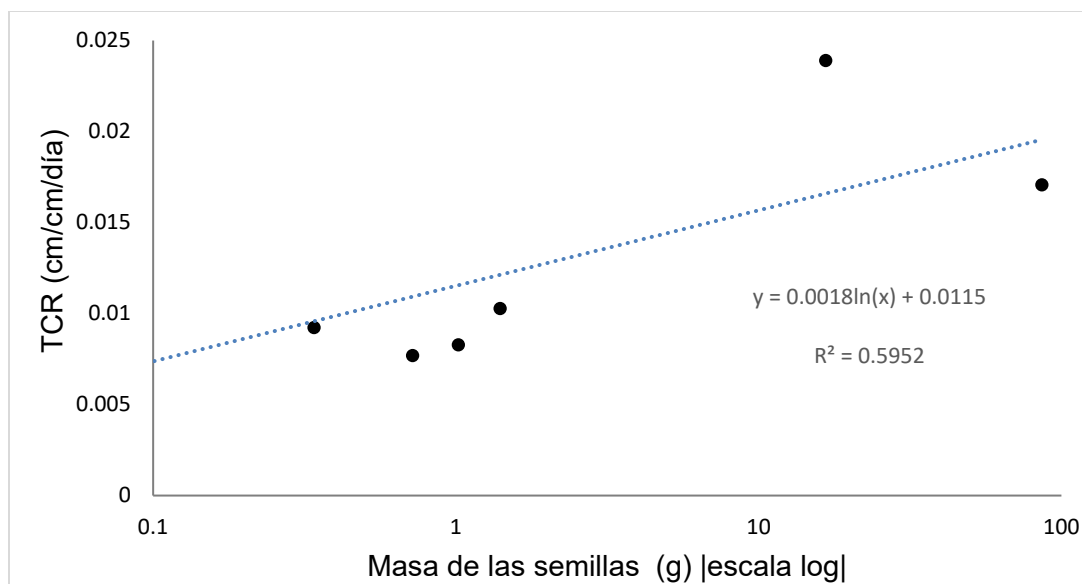


Figura 21. Relación directa de la tasa de crecimiento relativo en altura de las plántulas (TCR; 209 días después de la siembra) y la masa de las semillas (cálculos a partir de 20 réplicas) de las especies estudiadas. El orden de las especies según el tamaño de las semillas, de menor a mayor es: *Vochysia guatemalensis*, *Lonchocarpus cruentus*, *Dialium guianense*, *Sapindus saponaria*, *Cojoba arborea*, *Amphitecna tuxtensis*, *Pachira aquatica* y *Licania platypus* ($p < 0.05$).

Cuadro 9. Resultados del análisis de regresión entre la tasa de crecimiento relativo en altura de las plántulas (TCR; 209 días después de la siembra) y la masa de las semillas transformada a logaritmo (cálculos a partir de 20 réplicas) de las especies estudiadas.

Coeficientes	Error estándar			
	Estimado	Error estándar	t	p
Intercepto	0.0115	0.0014	8.225	0.0001
logMasa	0.0018	0.0006	2.970	0.0249

Índice de Respuesta Integral

Al integrar el desempeño como la probabilidad de emergencia (del total de semillas sembradas) y el crecimiento en altura, las especies con el valor más alto fueron *P. aquatica* y *L. platypus* y la que tuvo el menor fue *V. guatemalensis* (Fig. 22).

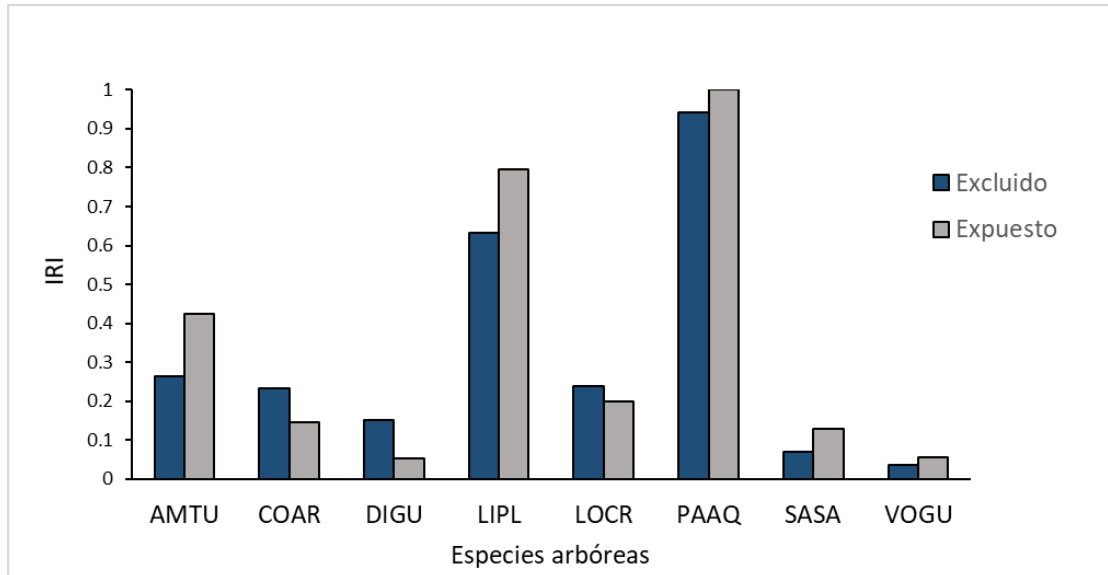


Figura 22. Índice de Respuesta Integral (IRI) por especie y para cada tratamiento, siete meses después de iniciada la siembra. El índice combina la tasa relativa de crecimiento en altura (cm/cm/día) y la probabilidad de emergencia, varía entre 0 (desempeño más bajo) y 1 (desempeño más alto). AMTU = *Amphitecna tuxtlenensis*, COAR = *Cojoba arborea*, DIGU = *Dialium guianense*, LIPL = *Licania platypus*, LOCR = *Lonchocarpus cruentus*, PAAQ = *Pachira aquatica*, SASA = *Sapindus saponaria*, VOGU = *Vochysia guatemalensis*.

DISCUSIÓN

Percepción y conocimiento de *Pteridium aquilinum* en Marqués de Comillas

El conocimiento local que se tiene en los ejidos estudiados sobre las formaciones de *Pteridium aquilinum* es similar a lo que se ha registrado en otros sitios del país. La mayoría de los pobladores

entrevistados consideran que el helecho es parte natural del paisaje. Sin embargo, reconocen como un problema la infestación de los campos agropecuarios con esta planta, debido a que inhibe otros usos potenciales en las áreas donde se establece (Berget, 2015). Por lo que, de manera similar a lo que sucede en Oaxaca, los propietarios adoptaron diferentes tipos de cultivos para recuperar la productividad de sus terrenos y a su vez obtener ingresos a corto y mediano plazos (Edouard *et al.*, 2004). Los cítricos, maíz, piña y yuca son los cultivos que se usan en la región de la Chinantla, Oaxaca, y en Marqués de Comillas, Chiapas, para tratar de eliminar la cobertura de *P. aquilinum* en los campos infestados.

Los resultados mostraron que la quema de las selvas, para el cambio de uso de suelo a cultivos agrícolas y actividades pecuarias, fue el principal factor de expansión del helecho. Esto también coincide con lo reportado en la Chinantla donde se encontró que la quema de bosques de manera intencionada era principal factor de expansión del helecho (Edouard *et al.*, 2004). Otro dato que refuerza la idea de asociar la invasión del helecho con el uso de fuego, es el reportado por Suazo-Ortuño *et al* (2015) en Marqués de Comillas. Aquí, la mayor prevalencia de esta planta invasora ocurrió en sitios con suelo areno-arcilloso de baja fertilidad, donde después del desmonte de la selva se desarrollaron cultivos agrícolas y posteriormente praderas para la cría de ganado, en las cuales se aplicó el método de roza-tumba-quema sin periodos de descanso de la tierra (barbecho; Figura 2).

¿Es la siembra directa de semillas una opción viable en la restauración de campos infestados por *P. aquilinum*?

De manera general, emergieron 49.7-50.3% de las plántulas, en los tratamientos sin exclusión de granívoros y con protección, respectivamente. Estos valores son más altos que el promedio encontrado en otros estudios, que utilizaron la técnica de siembra directa, donde la germinación fue menor a 30% (Palma y Laurance, 2015; Ceccon *et al.*, 2016; Grossnickle y El-Kassaby, 2017). Aunque, la mayoría de estas investigaciones también se realizaron en ambientes perturbados (pastizales), en este trabajo no se cortaron las frondas del helecho y la hojarasca se eliminó de manera puntual, lo que pudo mejorar las condiciones microambientales para la emergencia de las plántulas (Gallego *et al.*, 2015).

En este sistema experimental, el recurso lumínico fue interferido por las frondas del helecho. En la selva húmeda la mayor diversidad de árboles corresponde a especies persistentes ((Martínez-Ramos, 1985; Sarukhán *et al.*, 1985; Hubell y Foster, 1986)). Bajo un dosel que alcanza los 30 m de altura, estas plantas poseen atributos que les permiten mantenerse vivas bajo condiciones restringidas de luz, por ejemplo, sus semillas germinan bajo condiciones de sombra y permanecen en estado de plántula hasta que haya un estímulo lumínico que desencadene su crecimiento (Martínez-Ramos, 1994; Martínez-Garza y Howe, 2003). En ese sentido, si las especies que se utilizaron son árboles con historia de vida de tipo persistente, pudieron ser favorecidas por la sombra generada por el helecho (Martínez-Garza y Howe, 2003; de Souza Gomes Guarino y Scariot, 2014; Gallegos *et al.*, 2015).

Se sabe que el éxito de la siembra directa se relaciona con las condiciones del micrositio donde se coloca la semilla. En algunos casos se puede alcanzar una mayor germinación bajo una cobertura vegetal, que en el suelo desnudo (de Souza Gomes Guarino y Scariot, 2014; Grossnickle y El-Kassaby, 2017) porque esta cobertura reduce la irradiación solar directa y por consiguiente la evaporación disminuye. En este trabajo, fueron las frondas del helecho quienes pudieron propiciar mejores condiciones ambientales del micrositio. Asimismo, la eliminación puntual de la capa de hojarasca pudo haber mejorado la disponibilidad de agua en el suelo, optimizando las condiciones para la emergencia de las plántulas (Hille y den Ouden, 2004; Gallego *et al.*, 2015). Además, la siembra se realizó en época de lluvias. Si bien, el uso de protectores de la semilla también puede mejorar las condiciones microambientales para la germinación, en este trabajo la colocación de los vasos no mostró ventajas para aumentar la emergencia de plántulas; exceptuando *Cojoba arborea* y *Lonchocarpus cruentus*.

De las ocho especies estudiadas, aquellas con mayor porcentaje de emergencia fueron *Licania platypus*, con 75.0% (semillas expuestas) a 78.4% (semillas excluidas), y *Paquira aquatica*, con 69.8 a 72.0% respectivamente. Por el contrario, la menor emergencia la tuvo *Vochysia guatemalensis* con 7 a 10%, respectivamente. Estos datos resultaron del análisis general del total de semillas sembradas (es decir con n=100 semillas por especie por tratamiento). Sin embargo, al considerar que el tratamiento de exclusión de granívoros no fue efectivo, también se analizó la

emergencia de las semillas que no fueron removidas. En este caso, todas las especies utilizadas tuvieron porcentajes de emergencia por encima de la media reportada en otros trabajos. Entre ellas destacan: *Amphitecna tuxtlensis*, *C. arborea* y *L. cruentus* que tuvieron la mayor emergencia de plántulas, con porcentajes que oscilaron entre 80 y 100% en ambos tratamientos. Mientras que, *Dialium guianense*, *L. platypus* y *P. aquatica* tuvieron un rango de emergencia de 60-80%.

En las revisiones sobre los proyectos de restauración que utilizaron la siembra directa de semillas, reportan que el tamaño de las semillas influye en el éxito de germinación, especies con semillas más grandes tienen mayores probabilidades de éxito (Palma y Laurance, 2015; Ceccon *et al.*, 2016; Grossnickle y El-Kassaby, 2017). En este trabajo, se encontró que, de manera general hay una relación directa entre el tamaño de la semilla y la probabilidad de emergencia ($p < 0.05$) y que por otro lado, hubo una relación inversa entre el tamaño de las semillas y la remoción de éstas ($p < 0.01$). Lo anterior podría indicar que la emergencia fue mayor en las semillas grandes, no solamente por el efecto intrínseco de este atributo, sino por el factor externo remoción, que fue mayor en las semillas más pequeñas (Paz, 1999). Aunado a esto, debe considerarse que existen otros factores que podrían afectar la germinación de las semillas, como la forma y el contenido de humedad de éstas (de Souza Gomes Guarino y Scariot, 2014).

La infestación por *P. aquilinum* ocurre en sitios altamente perturbados, donde previamente la cobertura boscosa ha sido eliminada casi por completo. Esta modificación del hábitat genera cambios en la composición y estructura de las comunidades vegetales y también animales (Collen *et al.*, 2014). Por ejemplo, afecta negativamente la persistencia de las poblaciones de mamíferos, la diversidad de aves y de insectos (Dirzo *et al.*, 2014). Específicamente en mamíferos, esta defaunación es diferencial, afectando más a los mamíferos de tamaño mediano y grande (Dirzo y Mendoza, 2007; Dirzo *et al.*, 2014).

Como efecto de cascada, los roedores aumentan su densidad al ser liberados de la competencia con herbívoros grandes (Dirzo y Mendoza, 2007; Dirzo *et al.*, 2014; Young *et al.*, 2011). En experimentos de exclusión de semillas de árboles tropicales, se ha demostrado que los roedores prefieren semillas pequeñas (Dirzo y Mendoza, 2007). Lo que podría explicar que *P. aquatica* y *L. platypus*, especies con las semillas más grandes, tuvieron una remoción casi nula. Esto también

coincide con las observaciones en campo (de los ejidatarios y personales), de huellas de armadillos (*Dasyus novemcinctus*), huellas de roedores pequeños y hormigas. Cabe mencionar que, aun considerando la remoción, la baja emergencia de plántulas de *Sapindus saponaria* pudo deberse a la falta de tratamiento pregerminativo; mientras que en *V. guatemalensis* la causa pudo haber sido el ataque predisposición de las semillas, posiblemente por hongos (en UICN se reporta el ataque por *Fusarium* sp. y *Phoma* sp.). Ambas especies presentaron una emergencia menor a lo reportado en la literatura (85-90% en ambas; UICN, 2015).

Para aumentar las probabilidades de emergencia de las plántulas se recomienda mejorar los protectores de las semillas, tomando en cuenta que: la mayoría de ellas podrían ser depredadas por roedores pequeños y hormigas; que las semillas pueden estar sujetas a la presión de diferentes depredadores, simultáneamente. Entonces el protector debe diseñarse para excluirla de todos ellos a la vez (Reque y Martin, 2015). Igualmente, debe cuidarse que la calidad de las semillas sea buena, pues esto es central para aumentar el éxito en la emergencia y establecimiento de las plántulas (Riley *et al.*, 2010; Grossnickle, 2012). Por otro lado, debe considerarse que el uso de protectores más complejos podría aumentar considerablemente los costos monetarios del proyecto, pues los materiales que podrían usarse (malla metálica) son más caros que utilizados en este trabajo (Anexo 6).

Las especies con historia de vida de tipo persistente, en su medio natural, están asociadas a una baja tasa de crecimiento, pues existe una disyuntiva entre persistir bajo el dosel como plántula o crecer cuando las condiciones ambientales lo permiten. Sin embargo, este grupo funcional comprende una gran diversidad de especies que, entre otros aspectos, varían en el tamaño de la semilla, altura máxima y en la demanda de luz (Poorter *et al.*, 2006). El tamaño de la semilla, como atributo funcional, proporciona una mejor comprensión de la diferencia en el crecimiento entre las diferentes especies. En este trabajo se encontró una relación directa entre el tamaño de la semilla (masa seca) y la tasa de crecimiento relativo en altura ($p < 0.001$), en ese sentido *P. aquatica* y *L. platypus* fueron las especies con las mayores tasas de crecimiento y también con las semillas más grandes. Esto podría deberse a que las semillas grandes acumulan recursos maternos como carbohidratos, lípidos y proteínas, que representan la principal fuente de nutrientes para los

primordios iniciales (Camargo *et al.*, 2002) y, por lo tanto, sus plántulas están en ventaja respecto a las plántulas de semillas más pequeñas (Turnbull *et al.*, 1999; Green y Juniper, 2004; Pooter *et al.*, 2006; Pooter *et al.*, 2008; Ceccon *et al.*, 2016). Se ha encontrado que la cobertura se relaciona negativamente con la altura máxima de especies con referencias más pequeñas y se relaciona positivamente con alturas máximas mayores (Poorter *et al.*, 2006), esto puede explicar que *L. platypus* (altura máxima= 35 m) tenga mayor crecimiento en cobertura que *P. aquatica* (altura máxima=20), a pesar de que las dos especies tengan las semillas más grandes.

Para integrar el desempeño de las especies se calculó el Índice de Respuesta Integral (IRI). En general, este índice varió entre 0.04-1. En otros trabajos donde se utilizó este indicador, aplicaron el método de trasplante (Dañobeytia *et al.*, 2012; Fuentealba y Martínez-Ramos, 2014). Es decir, los resultados se reportaron para plántulas que crecieron en vivero y luego fueron trasplantadas, esto dificulta la comparación de esos resultados con los nuestros. Sin embargo, hay algunas similitudes: En el caso de Dañobeytia *et al* (2012) utilizaron algunas de las especies estudiadas aquí, *P. aquatica*, *C. arborea* y *S. saponaria*, donde el IRI obtenido también fue mayor para la primera especie.

Como se perfila en los párrafos anteriores, *P. aquatica* y *L. platypus* son buenas candidatas para ayudar a la restauración de áreas abandonadas invadidas por *P. aquilinum* por el método de siembra directa de semillas, cuando no se excluye de granívoros. Estas especies tuvieron el Índice de Respuesta Integral más alto, pues combinan la probabilidad alta de emergencia de plántulas, al ser las menos removidas bajo las frondas de *P. aquilinum*, y el mayor crecimiento en altura y cobertura. Además, estas plantas podrían atraer animales a las petatillas incrementando las posibilidades de que ocurran procesos de sucesión ecológica. *P. aquatica* atrae y puede ser polinizada por murciélagos, polillas y abejas (Hernández-Montero y Sosa, 2016). Mientras que *L. platypus* está asociada a un conjunto de mamíferos frugívoros como *Tapirus bairdii*, *Pecari tajacu* y *Cuniculus paca* (Camargo-Sanabria y Mendoza, 2016).

CONCLUSIONES

La siembra de árboles tropicales con historia de vida de tipo persistente podría contribuir a la restauración de áreas abandonadas e infestadas por *P. aquilinum*, a través del método de siembra directa, pues las plántulas de las especies estudiadas pudieron emerger y crecer bajo las frondas del helecho, mediante el enterramiento y la eliminación de la capa de hojarasca *in situ*. Aún sin considerar la remoción de las semillas, la mayoría especies utilizadas mostraron porcentajes de emergencia más altos que lo reportado en otros proyectos de restauración con el método de siembra directa de semillas.

Las especies *P. aquatica* y *L. platypus* se perfilan como las mejores candidatas para su uso en proyectos de restauración de petatillas. Para las especies *A. tuxtensis*, *C. arborea*, *D. guianense*, *L. rugosus* deberá tomarse en cuenta que son susceptibles a ser removidas y por lo tanto deberá aumentarse el número de semillas sembradas o bien garantizar que el protector contra granívoros funcionará. Mientras que, para aumentar el porcentaje de emergencia de *S. saponaria* se recomienda aplicar algún tratamiento pregerminativo. Si bien las plántulas pudieron crecer bajo las frondas de *P. aquilinum*, es importante considerar que los resultados presentados en este trabajo solamente reflejan el establecimiento temprano de las plantas y éste podría no ser constante a lo largo del tiempo. Por lo tanto, se recomienda un monitoreo de largo plazo y el estudio de medidas que aumenten el establecimiento de las especies, por ejemplo, los requerimientos lumínicos de éstas, para poder decidir la frecuencia de poda de los tapetes de *P. aquilinum*.

Los sitios infestados por los tapetes mono-dominantes de *P. aquilinum* son lugares propicios para implementar proyectos de restauración ecológica, pues no tienen ningún uso y son percibidos como un problema para los ejidatarios. Específicamente, en el ejido El Pirú, algunas áreas con invasión son tierras comunales lo que podría dar cabida a colaboraciones participativas. De esta manera se tendrían lugares donde los bosques tropicales perennifolios puedan recuperarse.

LITERATURA CITADA

- Alonso-Amelot, M. E. y Avendaño, M. (2002). Human carcinogenesis and bracken fern: A review of the evidence. *Current Medicinal Chemistry*, 9 (6): 675-686
- Ballina-Gómez, Horacio S., Ruiz-Sánchez, Esaú, Ambriz-Parra, Enrique, & Alvarado-López, Carlos J. (2017). Efecto de la luz y micorrizas en la germinación de semillas de árboles de selvas secas. *Madera y bosques*, 23(3), 29-37. <https://dx.doi.org/10.21829/myb.2017.2331531>
- Berget, C. (2012). Invasion of bracken fern in southern Mexico: Local knowledge and perceptions in two indigenous communities in the Chinantla región, Oaxaca, Mexico. FIU electronic Theses and Dissertations. 701.
- Bonfil, C. (1998). The effects of the seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Quercus laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany*. **85**: 79-87.
- Camargo, J. L. C., Ferraz, I. D.K. e Imakawa, A.M. (2002). Rehabilitation of degraded areas of Central Amazonia using direct sowing of forest tree seeds. *Restoration Ecology* 10:636–644
- Camargo-Sanabria, A.A. y Mendoza, E. (2016). Interactions between terrestrial mammals and the fruits of two neotropical rainforest tree species. *Acta Oecologicall.* 73:45-52
- Canales-Cerón, M. (2006). Metodologías de la investigación social. Santiago: LOM Ediciones.
- Carabias, J. Arriaga, V. y Cervantes-Gutiérrez, V. (2007). Las políticas públicas de la restauración ambiental en México: limitantes, avances, rezagos y retos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. Sup(80), 85-100.
- Castro, J., Leverkus, A.B. y Fuster, F. (2015) A new device to foster oak forest restoration via seed sowing. *New Forests*. 46: 919. <https://doi.org/10.1007/s11056-015-9478-4>
- CBD. Convention on Biological Diversity. (2008). Alien Species that Threaten Ecosystems, Habitats or Species [Article 8(h)], United Nations
- Ceccon E. (2013). Restauración en bosques tropicales: fundamentos ecológicos, prácticos y sociales. Díaz de Santos Editorial. CRIM. UNAM. México.
- Ceccon E. (2013). Restauración en bosques tropicales: fundamentos ecológicos, prácticos y sociales. Ediciones Díaz de Santos. UNAM: México.

- Cecon, E. González, E.J. y Martorell, C. (2016) Is Direct Seeding a Biologically Viable Strategy for Restoring Forest Ecosystems? Evidences from a Meta - analysis. *Land Degradation and Development*. 27(3): 511-520. <https://doi.org/10.1002/ldr.2421>
- Chazdon, R. L. (2003), “Tropical Forest Recovery: Legacies of Human Impact and Natural Disturbances”, *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(1-2): 51-71.
- Chazdon, R. L. (2008). Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science*. 320: 1458–1460. DOI:10.1126/ science.1155365.
- Chazdon, R. L., Letcher, S. G., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., y Finegan, B. (2006). Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 362(1478):273-89.
- Collen, B., Whitton, F., Dyer, E.E., Baillie, J.E., Cumberlidge, N. et al. (2014). Global patterns of freshwater species diversity, threat and endemism. *Global Ecology Biogeography*. 23:40–51
- Corzo-Domínguez, A. (2007). Efecto de la remoción de semillas en el reclutamiento de plántulas en diferentes ambientes sucesionales en la región lacandona, México. Tesis de maestría. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. UNAM. Morelia, Michoacán. 93 pp.
- Crawley, M. J. (1983). *Herbivory: The dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell. Scientific Publications. Oxford, Reino Unido.
- Dalling, J.W. y Hubbell, S.P. (2002). Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology*. 90: 557–568.
- Davis, C., Gallardo, H. y Lachlan, K. (2010). Talking straight about communication research methods. Kendall Hunt Publishing Co. Dubuque. 448 p.
- De Jong, B. H., Ochoa-Gaona, J. S., Castillo-Santiago, M. A., Ramírez-Marcial, N. y Cairns, M.A. (2000). Carbon flux and patterns of land-use/ land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *AMBIO* 29:504-511.
- de Souza Gomes Guarino, E., Scariot, A. (2014). Direct seeding of dry forest tree species in abandoned pastures: effects of grass canopy and seed burial on germination. *Ecological Research*. 29:473–482.
- De Vos, J. (2002). Una tierra para sembrar sueños. Historia reciente de la Selva Lacandona 1950-2000, Fondo de Cultura Económica, México.
- Deblauwe, V. (2014) Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. 23 May 2018 <http://www.tropicos.org/Image/100478325>

- Denslow, J. S. (1987). Tropical Rainforest Gaps and Tree Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18:1, 431-451
- Dirzo, R. y Mendoza, E. (2007). Size-related differential seed predation in a heavily defaunated neotropical rain forest. *Biotropica*. 39(3):355-362.
- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J.B. y Collen, B. (2014) Defaunation in the Anthropocene. *Science* (80-.). **345**: 401-406. (doi:10.1126/science.1251817)
- Dirzo, R., Domínguez, C.A. (1986) Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. In: Estrada A., Fleming T.H. (eds) *Frugivores and seed dispersal. Tasks for vegetation science*, vol 15. Springer, Dordrecht
- Dirzo, R., Raven, P. H. (2003). Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environmental Resources* 28:137-167
- Douterlungne, D., Levy-Tacher, S.I., Golicher, D.J. y Dañobeytia, F.R., (2010). Applying indigenous knowledge to the restoration of degraded tropical rain forest clearings dominated by bracken fern. *Restoration Ecology*. 18:322–329
- Edouard, F., Jiménez, J. y Cid, M. (2004). Restauración de áreas invadidas por copetate en la región de la Chinantla, Oaxaca, México. *LEISA Revista de Agroecología* 30:34-37
- FRA (2015). The global forest resources assessment 2015. FAO. URL <http://www.fao.org/3/a-i4808e.pdf>
- Fuentealba, B. D. y Martínez-Ramos, M. (2014). Transplanting native tree seedlings to enrich tropical live fences: an ecological and socio-economic análisis. *Agroforestry Systems*. 88:221-236
- Funk, J.L. (2013) The physiology of invasive plants in low-resource environments. *Conservation Physiology of plants*. 1(1): doi:10.1093/conphys/cot026.
- Galetti, M., Brocardo, C. R., Begotti, R. A., Hortenci, L., Rocha - Mendes, F. , Bernardo, C. S., Bueno, R. S., Nobre, R. , Bovendorp, R. S., Marques, R. M., Meirelles, F. , Gobbo, S. K., Beca, G. , Schmaedecke, G. y Siqueira, T. (2017). Defaunation and biomass collapse of mammals in the largest Atlantic forest remnant. *Animal Conservation*. 20: 270-281. doi:10.1111/acv.12311
- Gallegos, S., Hensen, I. Saavedra, F. y Schleuning, M. (2014). Bracken fern facilitates tree seedling recruitment in tropical fire-degraded habitats. *Forest Ecology and Management* 337 135-143
- García-Orth, X. y Martínez-Ramos, M. (2008). Seed dynamics of early and late successional tree species in tropical abandoned pastures: seed burial as a way of evading predation. *Restoration Ecology* 16 (3) 435-443
- Gaston, K. J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*. 405: 220-227

- GISP. Global Invasive Species Programme. (2007). Invasive Species and Poverty: Exploring the links.
- Green, P. T y Juniper, P. A. (2004). Seed-Seedling Allometry in Tropical Rain Forest Trees: Seed Mass-Related Patterns of Resource Allocation and the 'Reserve Effect'. *Journal of Ecology*. 92(3):397-408
- Grime, J. P. (1977). Evidence for Existence of Three Primary Strategies in Plants and its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory”, *American Naturalist*, 111: 1169-1194.
- Grime, J. P. y Hunt, R. (1975). Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal Ecology*. 63:393-422.
- Grossnickle, S. C. e Ivetic, V. (2017). Direct seeding in reforestation. A field performance review. *Reforesta*. 4:94-142.
- Grossnickle, S.C. y El-Kassaby, Y. A. (2016) Bareroot versus container stocktypes: a performance comparison. *New Forest*. 47: 1-51. <https://doi.org/10.1007/s11056-015-9476-6>
- Guala G, Döring M (2018). Integrated Taxonomic Information System (ITIS). National Museum of Natural History, Smithsonian Institution. Checklist Dataset <https://doi.org/10.15468/rjarmt> accessed via GBIF.org on 2018-05-23.
- Hajdu, F. y Fischer, K. (2017). Problems, causes and solutions in the forest carbon discourse: A framework for analysing degradation narratives. *Climate and Development* 9:537–47.
- Harper, J. L., Lovell, P. H. y Moore, K. G. (1970). The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1:327-356
- Hernández-Montero, J. R. (2016). Reproductive biology of *Pachira aquatica* Aubl. (Malvaceae: Bombacoideae): a tropical tree pollinated by bats, sphingid moths and honey bees. *Plant Species Biology*. 31: 125–134
- Hille, M., den Ouden. (2004). Improved recruitment and early growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings after fire and soil scarification J. *European Journal Forest Resesearch*. 123: 213.
- Hooper E., Condit R. y Legendre P. (2002). Responses of 20 native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in Panama. *Ecological Applications* 12:1626-1641
- Hubbell, S.P. y Foster, R.B (1986). Biology. chance, and history and the structure oftropical rainforest tree communities. En: Diamond J. y J.T. Case (Edrs.). *Community ecology*. Harper and Row. New York. pp. 314-329.
- Ibarra-Manríquez, G. y Oyama, K. (1992). Ecological correlates of reproductive traits of mexican rain forest trees. *American Journal of Botany*. 79: 383–394.

- Janzen, D. (1971). Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2: 465-492
- Janzen, D.H. (1969). Seed-eater versus seed size, number, toxicity and dispersal. *International Journal of organic evolution* 23:1-27
- Kelt, A.D., Meserve, P.L. y Gutiérrez, R.J. (2004). Seed removal by small mammals, birds and ants in semi-arid Chile, and comparison with other systems. *Journal of Biogeography* 31:931-942
- Koleff, P., Urquiza-Haas, T., Contreras, B. (2012). Prioridades de conservación de los bosques tropicales en México: reflexiones sobre su estado de conservación y manejo. *Ecosistemas* 21(1-2):6-20
- Lamb, D., Erskine, P.D. y Parrotta, J.A. (2005) Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science*. 310(5754): 1628-1632.
- Laurance, W.F., Sayer, J. y Cassman, K. G. (2014). Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in Ecology and Evolution*. 29: 107-116
- Lazos-Ruíz, A., Moreno-Casasola, P., Guevara, S., Gallardo, C. y Galante, E. (2016). El uso de árboles en Jamapa, tradiciones en un territorio deforestado. *Mad y bosq.* 22(1):17-36
- Leishman, M. R. (2001). Does the seed size/number tradeoff model determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality. *Oikos*. 93: 294-302
- López-Barrera, F. Bonilla-Moheno, M. y Toledo-Aceves, T. (2017) Restauración del bosque de niebla con un enfoque de paisaje. *Agroproductividad*. 10:29-36
- Márquez-Rosano, C. (2001). Apropiación del territorio y gestión de recursos forestales. Estudio de caso en ejidos de Marqués de Comillas, Selva Lacandona, Chiapas. Procuraduría Agraria. Recuperado el 8 de mayo de 2016 en: http://www.pa.gob.mx/publica/cd_estudios/Paginas/autores/marquez%20rosano%20conrado%20apropicion%20del%20territorio.pdf
- Marrs, R. H. and Watt, A. S. (2006), Biological Flora of the British Isles: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Journal of Ecology*, 94: 1272-1321.
- Marrs, R. H., Le Duc, M. G., Mitchell, R. J., Goddards, D., Paterson, S. y Pakeman, R. J. (2000). The ecology of Bracken: its role in succession and implications for control. *Annals of Botany* 85 (B): 3-15
- Marrs, R.H., Le Duc, M.G., Mitchell, R.J., Goddard, D., Paterson, S. & Pakeman, R.J. (2000) The ecology of bracken: its role in succession and implications for control. *Annals of Botany*, 85, 3–15.
- Martínez-Garza, C. y Howe, H. F. (2003). Restoring tropical diversity: Beating the time tax on species loss. *Journ of Appl Ecol.* 40: 423–429.

- Martínez-Garza, C., Campo, J., Richer, M. y Tobón, W. (2016). Effect inicial soil properties on six-year growth of 15 tree species in tropical restoration plantings. *Ecology and Evolution* 00:1-9.
- Martínez-Ramos M. y García-Orth, X. (2007). Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80: 69- 84
- Martínez-Ramos, M. (1985). Claros, ciclos vitales de los arboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa, A., Del-Amo, S. (Eds.), Investigaciones sobre la Regeneración de selvas altas en Veracruz. México. Alhambra Mexicana S.A. de C.V, Mexico, pp. 191–240.
- Martínez-Ramos, M. (1994). Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 54: 179–224.
- McGlone, M.S., Wilmshurst, J.M. & Leach, H.M. (2005) An ecological and historical review of bracken (*Pteridium esculentum*) in New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, **29**, 165–184.
- Missouri Botanical Garden <http://www.missouribotanicalgarden.org/PlantFinder/PlantFinderDetails.aspx?kempercode=f304>
- Moles, A. T. and Westoby, M. (2004). Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *J. Ecol.* 92: 372-383.
- Moles, A. T. and Westoby, M. (2006). Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos*. 113: 91-105
- Moles, A. T., Warton, D. I., y Westoby, M. (2003). Do small-seeded species have higher survival through seed predation than large-seeded species? *Ecology*, *84*(12), 3148-3161
- Palma, A. C y Laurance, S. G. W. (2015). A review of the use direct seeding and seedling plantings in restoration: what do we know and where should we go? *Appl veg sci*. 18: 561-568
- Paz, H., Mazer, S. J. y Martínez-Ramos, M. (2005). Comparative ecology of seed mass in Psychotria (Rubiaceae): within- and between-species effects of seed mass on early performance. *Functional Ecology*. 19:707–718.
- Pejchar, L. y Mooney, H. A. (2009). Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends in Ecology & Evolution*. 24(9):497-504. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.03.016>.
- Peppin, D.L., Fule, P.Z., Sieg, C.H., Beyers, J.L., y Hunter, M.E. (2010) Post-wildfire seeding in forests of the western United States: an evidence-based review. *Forest Ecology and Management*. 260: 573–586.
- Poorter, L., Bongers, L. y Bongers, F. (2006). Architecture of 54 moist - forest tree species: traits, trade - offs, and functional groups. *Ecology*. 87: 1289-1301. doi:10.1890/0012-9658(2006)87[1289:AOMTST]2.0.CO;2

- Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., Harms, K. E., Licona, J. C., Martínez-Ramos, M., Mazer, S. J., Muller-Landau, H. C., Peña-Claros, M., Webb, C. O. y Wright, I. J. (2008), ¿Are functional traits good predictors of demographic rates? evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89: 1908-1920. doi:10.1890/07-0207.1
- Ramírez-Trejo, M. R., Pérez-García, B. y Orozco-Segovia, A. (2007). Helechos invasores y sucesión secundaria post-fuego. *Ciencias* 85: 18-25
- Reque, J.A. y Martin, E. (2015) Designing acorn protection for direct seeding of *Quercus* species in high predation areas. *Forest Systems*. 24 (1): e018. doi:<http://dx.doi.org/10.5424/fs/2015241-05632>
- Riley, L.E., Haase, D.L., Pinto, J.R. (tech coords). (2010) Joint Meeting of the Western Forest and Conservation Nursery Association and Forest Nursery Association of British Columbia Target Seedling Symposium, National proc: forest and conservation nursery associations. USDA For Serv RMRS-P-65.
- Roman-Danobeytia, F. J., Levy-Tacher, S. I., Aronson, J., Rodrigues, R. R. y Castellanos-Albores, J. (2012). Testing the performance of fourteen nativetropical tree species in two abandoned pastures of the Lacandon Rainforestregion of Chiapas, Mexico. *Restoration Ecology*, 20: 378–386.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. México, D.F. 432 pp.
- Sarukhán, J., Piñero, D. y Martínez-Ramos, M. (1985). Plant demography: a community level interpretation. En: White, J. (Edr.). *Studies in plant demography: a festschrift for John L. Harper*. Academic Press, London. pp. 17-31.
- Schneider, L. C. (2004). Understanding bracken fern invasión in the Southern Yucatan Peninsular región through integrated land change science. Doctoral dissertation, graduate school of geography. Clark University.
- SER (Society for Ecological Restoration) (2004), *The SER International Primer on Ecological Restoration*. Society for Ecological Restoration International, Tucson, Arizona, disponible en: <<http://www.ser.org>>
- Sharma, G. P., y Raghubanshi, A. S. (2010). Lantana invasion alters soil nitrogen pools and processes in the tropical dry deciduous forest of India. *Appl. Soil Ecol.* 42: 134–140.
- Silvertown, J. (1981). Seed Size, Life Span, and Germination Date as Coadapted Features of Plant Life History. *The American Naturalist*, 118(6), 860-864
- Slocum, M.G., Aide, T.M., Zimmerman, J.K y Navarro, L. (2006). A strategy for restoration of montane forest in anthropogenic fern thicket in the Dominican Republic. *Restoration Ecology*. 14:526-536.

- Smith, C. C. and Fretwell, S. D. (1974). The optimal balance between size and number of offspring. *Am. Nat.* 108: 499-506
- Sovu, Savadogo, P., Tigabu, M., Odén, P.C. (2010) Restoration of former grazing lands in the highlands of Laos using direct seeding of four native tree species: seedling establishment and growth performance. *Mountain Research and Development.* 30: 232–243.
- Stanturf, J.A., Palik, B. J. y Dumroese, R. K. (2014) Contemporary forest restoration: A review emphasizing function. *Forest Ecology Management.* 331: 292-323.
- Stephen, L. (1998). The Cultural and Political Dynamics of Agrarian Reform in Oaxaca and Chiapas”, en: Snyder Richard & Torres, Gabriel (editors). The Future Role of the Ejido in Rural Mexico, Transformation of Rural Mexico, num. 10, Center for U.S.-Mexican Studies, University of California, San Diego, La Jolla.
- Suazo, I. (1998). Aspectos ecológicos de *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (Polypodaceae) en la región de Chajul, Chiapas. Tesis de Maestría, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, 114 pp.
- Suazo-Ortuño, I., López-Toledo, I., Alvarado-Díaz, J. y Martínez-Ramos, M. (2015). Land-use change dynamics, soil type and species forming mono-dominant patches: the case of *Pteridium aquilinum* in a neotropical rain forest region. *Biotropica* 47(1): 18-26
- Swaine, M.D. & Whitmore, T.C. (1988). On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio.* 75: 81-86 <https://doi.org/10.1007/BF00044629>
- Thomson, J.A. (2000). Morphological and genomic diversity in the genus *Pteridium* (Dennstaedtiaceae). *Annals of Botany* 85 (B): 77-99
- Turnbull LA, Rees M, Crawley MJ. 1999. Seed mass and the competition/colonization trade-off: a sowing experiment. *Journal of Ecology.* 87: 899–912. DOI:10.1046/j.1365-2745.1999.00405.x.
- UICN. Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (2015). Especies para restauración. En: http://www.especiesrestauracionuicn.org/data_especie.php?sp_name=Licania%20arborea
- Vetter, J. (2009). A biological hazard of our age: Bracken fern *Pteridium aquilinum* (L.) Khun a review. *Acta veterinaria Hungarica.* 57:183-196
- Viales López, G. (2014). Intoxicación por Paraquat. *Medicina Legal de Costa Rica*, 31(2), 88-94. Retrieved August 12, 2018, from http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1409-00152014000200009&lng=en&tlng=es.

- Virgilio, A., Sinisi, A., Russo, V., Gerardo, S., Santoro, A., Galeone, A., Taglialatela-Scafati, O., Roperto, F. Ptaquiloside, the Major Carcinogen of Bracken Fern, in the Pooled Raw Milk of Healthy Sheep and Goats: An Underestimated, Global Concern of Food Safety. (2015) *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 63 (19): 4886-4892
- Whitmore, T. C. (1998). *An introduction to tropical rain forest*. 2^a. ed. Oxford University Press, Oxford. En: Turner, I.M. (2001) *The Ecology of trees in the tropical rain forest*. Cambridge University Press.
- Woods, K., y Elliott, S. (2004). Direct seeding for forest restoration on abandoned agricultural land in Northern Thailand. *Journal of Tropical Forest Science*. 16:248–259.
- WSSA: Weed science society of America (2012) <http://wssa.net/2012/01/brackenfern/>
- Zamora-Cornelio, L.F., Ochoa-Gaona, S., Vargas, G., Castellanos, J. y de Jong, B. H.J. (2010). Germinación de semillas y clave para la identificación de plántulas de seis especies arbóreas nativas de humedales del sureste de México. *Rev. Biol. Trop.* 58(2):717-732
- Zermeño-Hernández, I., Méndez-Toribio, M., Siebe, C., Benítez-Malvido, J. y Martínez-Ramos, M. (2015). Ecological disturbance regimes caused by agricultural land uses and their effects on tropical forest regeneration. *Applied Vegetation Science* 18: 443-455
- Zimmerman, J. K., Pascarella, J.B. y Aide, T.M. (2000). Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8: 350-360.

ANEXOS

Anexo 1

Guía para realizar las entrevistas



1. Localidad
2. Procedencia de la persona entrevistada
3. Nombre

4. ¿Qué conoce usted sobre el helecho petatilla/crespilla?
5. Usted ¿cómo nombra al helecho?
6. ¿Lo considera un problema (a los tapetes mono-dominantes del helecho)?
7. ¿Por qué?
8. ¿Hace cuánto tiempo adquirió su parcela?
9. ¿Cuál es la extensión de la parcela?
10. ¿Para qué actividades la ha utilizado?
11. Uso de fuego
12. Relieve de la parcela
13. Porcentaje de invasión por el helecho
14. Tamaño del área invadida
15. ¿Ha visto animales en su parcela?
16. ¿Ha intentado controlar la invasión de la petatilla/crespilla?
17. ¿De qué manera?
18. Otras técnicas de control que ha escuchado, pero no ha aplicado
19. Nombraré algunos árboles y usted me dice si los conoce o no, y si los usa.
20. ¿Qué especie utilizaría usted para sembrar en las petatillas?
21. ¿Qué opina sobre este trabajo (de investigación)

22. Edad
23. Tiempo de residencia en la localidad

Anexo 2

Cuadro A2. Resultados del modelo lineal generalizado de tipo binomial para las variables emergencia de plántulas por especie a lo largo de siete meses y medio, respecto del total de semillas sembradas bajo el tratamiento con exclusión a granívoros (CE) y sin exclusión (SE). AMTU = *Amphitecna tuxtensis*, COAR = *Cojoba arborea*, DIGU = *Dialium guianense*, LIPL = *Licania platypus*, LOCR = *Lonchocarpus cruentus*, PAAQ = *Pachira aquatica*, SASA = *Sapindus saponaria*, VOGU = *Vochysia guatemalensis*.

Niveles	Coficiente	Error	Wald	p
AMTU,CE	-0.1751	0.06006	8.502	0.2904
AMTU,SE	0.1751	0.06006	8.502	0.2904
COAR,CE	0.4076	0.05335	58.36	0.0001***
COAR,SE	-0.4076	0.05335	58.36	0.0001***
DIGU,CE	0.028	0.1076	0.06767	1
DIGU,SE	-0.028	0.1076	0.06767	1
LIPL,CE	0.04476	0.05787	0.5981	0.999
LIPL,SE	-0.04476	0.05787	0.5981	0.999
LOCR,CE	0.3288	0.06155	28.53	0.0002***
LOCR,SE	-0.3288	0.06155	28.53	0.0002***
PAAQ,CE	-0.04701	0.06319	0.5534	0.9992
PAAQ,SE	0.04701	0.06319	0.5534	0.9992
SASA,CE	-0.2101	0.1368	2.358	0.9374
SASA,SE	0.2101	0.1368	2.358	0.9374
VOGU,CE	-0.3769	0.1381	7.451	0.3835
VOGU,SE	0.3769	0.1381	7.451	0.3835

Significancia de los códigos: '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05

Anexo 3

Cuadro A3. Resultados del modelo lineal generalizado de tipo binomial para las variables remoción de semillas por especie bajo el tratamiento con exclusión a granívoros (CE) y sin exclusión (SE), siete meses después de la siembra. AMTU = *Amphitecna tuxtensis*, COAR = *Cojoba arborea*, DIGU = *Dialium guianense*, LIPL = *Licania platypus*, LOCR = *Lonchocarpus cruentus*, PAAQ = *Pachira aquatica*, SASA = *Sapindus saponaria*, VOGU = *Vochysia guatemalensis*.

Niveles	Estimación	Error estándar	z	p
Intercepto	-5.32E-01	2.07E-01	-2.57	0.01018 *
COAR	3.32E-01	2.89E-01	1.149	0.25068
DIGU	6.52E-01	2.88E-01	2.264	0.02359 *
LIPL	-4.06E+00	1.03E+00	-3.959	7.52e-05 ***
LOCR	-1.38E-16	2.93E-01	0	1
PAAQ	-4.06E+00	1.03E+00	-3.959	7.52e-05 ***
SASA	1.68E-01	2.90E-01	0.58	0.56212
VOGU	2.12E+00	3.37E-01	6.279	3.41e-10 ***
TRATAMIENTOSE	-2.68E-01	2.99E-01	-0.895	0.37092
COAR,SE	8.33E-01	4.14E-01	2.011	0.04433 *
DIGU,SE	7.67E-01	4.17E-01	1.84	0.06583
LIPL,SE	9.71E-01	1.27E+00	0.765	0.44402
LOCR,SE	1.08E+00	4.16E-01	2.599	0.00936 **
PAAQ,SE	-1.27E+01	3.96E+02	-0.032	0.97438
SASA,SE	1.42E-01	4.17E-01	0.342	0.73255
VOGU,SE	-5.64E-01	4.54E-01	-1.241	0.21457

Significancia de los códigos: '****' 0.001 '***' 0.01 '**' 0.05. Parámetros de dispersión: devianza nula: 2134.5 con 1 599 grados de libertad y devianza residual: 1591.6 con 1584 grados de libertad.

Anexo 4

Cuadro A4. Resultados del modelo lineal generalizado de tipo binomial para las variables emergencia de plántulas por especie, respecto de las semillas que no fueron removidas, bajo el tratamiento con exclusión de granívoros (CE) y sin exclusión (SE). AMTU = *Amphitecna tuxtensis*, COAR = *Cojoba arborea*, DIGU = *Dialium guianense*, LIPL = *Licania platypus*, LOCR = *Lonchocarpus cruentus*, PAAQ = *Pachira aquatica*, SASA = *Sapindus saponaria*, VOGU = *Vochysia guatemalensis*.

Niveles	Estimación	Error estándar	z	p
Intercepto	2.60E+00	5.18E-01	5.023	5.10e-07***
COAR	5.41E-02	7.32E-01	0.074	0.941133
DIGU	-2.13E+00	5.99E-01	-3.55	0.000385***
LIPL	-1.16E+00	5.81E-01	-2.002	0.045334*
LOCR	1.44E+00	1.13E+00	1.27	0.284846
PAAQ	-1.45E+00	5.73E-01	-2.522	0.011652*
SASA	-3.08E+00	5.88E-01	-5.247	1.54e-07***
VOGU	-3.01E+00	6.91E-01	-4.356	1.32e-05***
TRATAMIENTOSE	1.85E-01	7.31E-01	0.254	0.799698
COAR,SE	-1.43E+00	9.69E-01	-1.474	0.140569
DIGU,SE	-1.17E-02	8.66E-01	-0.014	0.98919
LIPL,SE	-3.53E-01	8.15E-01	-0.433	0.664945
LOCR,SE	1.33E+01	5.77E+02	0.023	0.98156
PAAQ,SE	-5.95E-02	8.06E-01	-0.074	0.941122
SASA,SE	-4.53E-01	8.21E-01	-0.055	0.955992
VOGU,SE	2.20E-01	9.82E-01	0.224	0.822695

Anexo 5

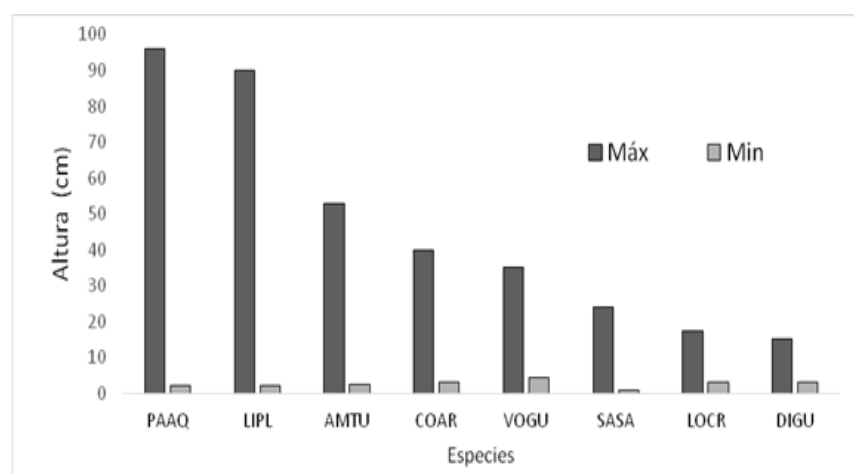


Figura A5. Alturas máximas y mínimas en centímetros de las plántulas emergidas por especie, siete meses después de la siembra de las semillas. AMTU = *Amphitecna tuxtensis*, COAR = *Cojoba arborea*, DIGU = *Dialium guianense*, LIPL = *Licania platypus*, LOCR = *Lonchocarpus cruentus*, PAAQ = *Pachira aquatica*, SASA = *Sapindus saponaria*, VOGU = *Vochysia guatemalensis*

Anexo 6

Gastos de la implementación del proyecto

Para la implementación del experimento se gastaron \$6,000.00 M.N (Cuadro A5) esto sin considerar la renta de la parcela que fue de \$2,000.00 al año, y sin tomar en cuenta el monitoreo que se realizó después de la siembra. Las semillas fueron donadas por los ejidatarios.

Cuadro A6. Gastos generados en la colecta y siembra de semillas (2016) para una hectárea y media

Concepto	Precio unitario	Unidades	Subtotal
Gasolina: colecta de las semillas	16	32.5 litros	520.00
Renta de lancha: colecta de semillas	350	1	350.00
Salario del facilitador	250	15 días de trabajo	3,750.00
Gasolina: traslado a la parcela	16	30 litros	480.00
Salario mano de obra: brechas y siembra	250	5 días de trabajo	1,250.00
Total			\$6,350.00 MXN