



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en Ecosistemas  
(CIEco)

Ecología de la regeneración natural en campos  
abandonados: fronteras de colonización en la vecindad  
de árboles aislados

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**DOCTORA EN CIENCIAS**

P R E S E N T A

Ximena García Orth

**DIRECTOR DE TESIS: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS**

MÉXICO, D.F.

DICIEMBRE, 2008.



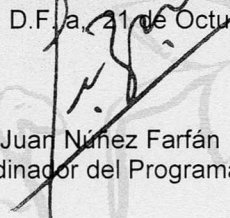
**Dr. Isidro Ávila Martínez**  
**Director General de Administración Escolar, UNAM**  
**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 18 de Agosto de 2008, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la alumna **XIMENA GARCÍA ORTH** con número de cuenta **98540860** con la tesis titulada: "**Ecología de la regeneración natural en campos abandonados: fronteras de colonización en la vecindad de árboles aislados**", realizada bajo la dirección del **DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS:**

Presidente:	DRA. ALMA DELFINA LUCÍA OROZCO SEGOVIA
Vocal:	DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO
Vocal:	DRA. MARÍA DEL CONSUELO BONFIL SANDERS
Vocal:	DRA. CRISTINA MARTÍNEZ GARZA
Secretario:	DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS
Suplente:	DR. ROBERTO ANTONIO LINDIG CISNEROS
Suplente:	DR. DIEGO RAFAEL PÉREZ SALICRUP

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

**Atentamente**  
"POR MI RAZA HABLARA EL-ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a 21 de Octubre de 2008.

  
Dr. Juan Núñez Farfán  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente de la interesada.



## *Agradecimientos*

---

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT-México) le agradezco la beca recibida durante el doctorado, así como múltiples apoyos para estancias, congresos y financiamiento para la formación de doctores durante la investigación.

Al Centro de Investigaciones en Ecosistemas, al Posgrado en Ciencias Biológicas y a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP-UNAM) les agradezco la beca complementaria recibida durante el doctorado. La investigación que desarrollé fue parte de un proyecto mayor llamado Proyecto de Manejo de Bosques Tropicales (MABOTRO) financiado por SEMARNAT-CONACYT 2002-C01-0597, y gracias al cual esta investigación fue posible.

Expreso mi profundo agradecimiento a mi amigo y tutor de tesis Dr. Miguel Martínez Ramos por su amistad, instrucción y colaboración durante el desarrollo de esta investigación. Al Dr. Jorge A. Meave del Castillo le agradezco su dedicación y valiosos aportes durante el doctorado y ya desde hace varios años atrás. Al Dr. Diego R. Pérez Salicrup le agradezco las múltiples sugerencias y consideraciones durante el desarrollo de la investigación. Los tres formaron un maravilloso comité tutorial, siempre ayudándome a mejorar como estudiante e investigadora.

Al resto de los miembros del jurado de corrección de tesis y examen de grado, Dra. Alma Orozco Segovia, Dra. Consuelo Bonfil Sanders, Dra. Cristina Martínez Garza y Dr. Roberto Lindig Cisneros les agradezco profundamente su tiempo y dedicación para corregir el manuscrito final y fungir como miembros del jurado evaluador.

## *Agradecimientos personales*

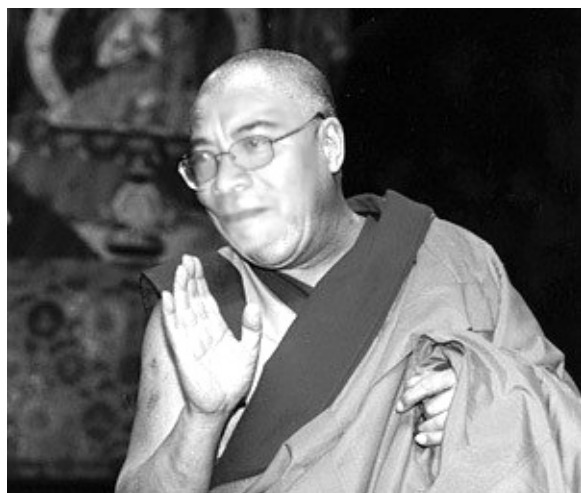
---

Me perdonarán que me salga de los cánones científicos en esta ocasión y me extienda lo que me plazca en estos agradecimientos personales, pero es que 5 años de trabajo no se agradecen tan fácilmente. Primero y antes que nada tengo que agradecer al Universo (si es que esto es posible) por explotar a partir de un punto de concentración de energía hace 14 000 millones de años y dejarnos con la suficiente cantidad de incógnitas para entretenernos un buen rato. Quién tenga a bien saber quién o qué está atrás de eso, por favor que me lo diga para agradecerle también.

Segundo, este doctorado no tiene otro motivo de ser más que la selva tropical. Siempre me he preguntado el sentido de la existencia y nunca he obtenido respuesta que me convenza, y no diré que la selva tropical le ha dado sentido a mi existencia, pero sí diré que estar parada en medio de esa explosión estridente, exuberante, exagerada, rebosada, alarmante y lustrosa de vida, colores, sonidos, formas y estrategias me ha hecho sentir feliz por existir. Quién ha tenido la suerte de estar en la selva puede sentarse en una roca y ver más cosas maravillosas que en la esquina más concurrida de la más grande metrópoli del mundo. Es un ecosistema vibrante y maravilloso y siempre haré lo posible por aportar a su conservación y cuidado. Las numerosas amenazas de las que ha sido objeto y lo es actualmente únicamente me estimulan para buscar alternativas para su conservación y permanencia.

Acto seguido no tengo palabras para expresar mi agradecimiento a mis padres queridísimos Bola y Chief, que no sólo me pidieron para llevar, sino que me dieron todo su cariño, apoyo, instrucción y aliento durante el doctorado y toda mi vida. Creo que son personas maravillosas y me considero afortunada de habérmelos topado en esta y tantas dimensiones y de ser su amiga y considerarlos como tales. Simplemente sin ellos este doctorado no hubiera sido. Bola (Furball), gracias por escucharme horas y horas, llamadas y llamadas, sobremesas y sobremesas, sobre mis disertaciones de la vida, de las decisiones que tomo, temí tomar, tomé y erré, tomé y acerté, y temí pero tomé. Sin tus grandes oídos y tu sabio consejo nunca hubiera sentido siempre acompañada y bajo tu ala de amor que siempre me acompaña (¡BF!!!!!!). Muuuchas gracias por todo. Chief, no tengo como agradecerte todo lo que haces por mí, y como eres para mí un ejemplo de tesón y perseverancia para todo en la vida, y eso tiene ya un valor inconmensurable, ya sabes que te admiro como a pocos. Me gusta mucho tener tus virtudes y también tus defectos, tu amor y tu compañía. Gracias por decirme en innumerables ocasiones que no trabajara tanto, pero la verdad más bien el burro hablando de orejas. Gracias a ambos por darme toda la libertad posible para realizar mi vida como mejor me parece, y por





**Figura 1.**

esfuerzo nunca lo hubiera logrado, además de la consabida pregunta de “¿cuándo terminas?” que siempre me recordó que había un fin y un después, y que la vida era un crisol de experiencias y no sólo un momento, un lugar, una actividad. Gracias por tener el mejor sentido del humor del mundo y por hacerme reír hasta cuando las cosas pintaban peor, y por mandarme a tomar cafés al centro en domingo. A Paulina quiero agradecerle soportar a Nanny y todas las veces que me preguntaba cómo iba y cuándo iba a México, porque esto siempre me recordaba que tenía una familia y alguien que me esperaba y se preguntaba por mí. Entonces sabía que no estaba sola. Les deseo toda la felicidad del universo y muchas vidas juntos y felices. No tienen que leer esta tesis, pues esa tarde que valientemente me preguntaron de qué trataba mi experimento me sentí la hermana más querida del mundo.

Si escribiera aquí todo el agradecimiento que quisiera expresarle a Miguel (Fig. 1) no terminaría en hartas cuartillas, y la tesis dejaría de ser interesante, pues es más interesante hablar de cómo Miguel ha sido más que un tutor de tesis para mí. He tenido la fortuna de hacer un gran amigo y convivir con un ser sabio que es generoso con su sabiduría. Me siento muy afortunada de ser parte de su camada de estudiantes. Cuando empecé el doctorado (me perdonarán que me remonte al principio, pero verán que tiene sentido) me costó trabajo adaptarme a la forma de trabajar de Miguel, a su agenda impredecible y a sus soluciones de último minuto, pero poco a poco me di cuenta de que su genialidad matemática subyacía en todo lo que hacía, además de ser un hombre con un corazón enorme y una historia personal conmovedora. Poco a poco me fui adaptando a su ritmo de trabajo y cuando se sentaba conmigo a analizar los datos o planear los artículos me daba cuenta

ayudarme siempre que se los pedí, y aunque no se los pidiera. Definitivamente ustedes son el 50% del motor que me impulsó a hacer el doctorado, y el otro 50% es la selva tropical. Soy una persona extremadamente afortunada por haberlos tenido y tenerlos en mi vida. Espero que estemos juntos muchos años y muchas vidas más, para siempre.

A mi queridísimo Hernando quiero agradecerle trabajar tanto para mis plantitas, el sudor de su frente y sus horas de desvelo, sin todo su

de que su cerebro funciona a múltiples niveles (como quién dice, cuando uno va, él ya fue y vino, se teletransportó y sacó conclusiones) y su manera de instruir estimula al estudiante a preguntarse cosas nuevas, mirar más allá de lo evidente, y encontrar patrones grandes en detalles que parecen pequeños. Siempre dejaba la pregunta en el aire: “¿pero qué te dicen los datos sobre el sistema?” Esta no es una pregunta trivial y creo que muchos estudiantes no llegan a plenamente apreciar que los números son sólo un lenguaje que expresa qué está pasando con un sistema complejo y cambiante, y maravilloso como es la naturaleza. Miguel me enseñó a pensar de una manera diferente y a siempre mirar más allá de lo evidente, siempre me impulsó para dar un poco más y lograr estándares de alta calidad, y esto no tengo cómo agradecerlo. Creo que convivir con él me ha brindado herramientas de vida y no sólo científicas. Al final del doctorado me sentí completamente adaptada a su manera de trabajar y pudimos potencializar nuestras capacidades para concretar esta tesis. Ahora que por fin terminé espero que sigamos colaborando en investigación y que pueda yo seguir aprendiendo de esa persona genial.

Al queridísimo Jorge Meave tengo que agradecerle inculcarme el amor por la ecología en el curso de Ecología I, hace ya cerca de una década, mientras cursé Biología en la Facultad de Ciencias. No entendía yo nada de lambdas y modelos, pero me admiraba escuchar la pasión con la que relataba cómo cambiaban las poblaciones y cómo todo en la naturaleza estaba interconectado (¡y no sólo eso!) y se podía describir con modelos matemáticos. Cuando le pedí que fuera parte de mi comité, me preguntó las razones por las que precisamente él tendría que ser parte de éste, y creo que le dije algún rollo que en realidad significaba “¡porque te admiro mucho y eres brillante!” y ahora lo sigo pensando. Le agradezco el tiempo que se tomó con mis escritos y cómo minuciosamente me corrigió contenido, redacción y ortografía, disfruté sus comentarios sarcásticos y provocadores, pues siempre me invitaron a pensar y a cuestionarme dos veces qué estaba diciendo y por qué. Admiro su estricta consistencia (con la que estoy totalmente de acuerdo y considero que excepcionalmente este rasgo perfeccionista es una cualidad valiosísima) y su paciencia, y creo que sus innumerables tachones en mis borradores son evidencia de un profesor que se entrega a sus alumnos y se compromete con la labor formativa que le compete. Fui muy afortunada de tenerlo en mi comité tutorial, y más de contar con su amistad.

Mi comité no hubiera estado completo sin la nueva escuela de Diego Pérez Salicrup que fue mi tercia de ases durante el doctorado. Gracias a Diego no perdí de vista los aspectos de la investigación que debían considerarse para que ésta fuera útil y pertinente a la realidad social del sitio de estudio.

## *Agradecimientos*

Recuerdo perfectamente cómo en el primer tutorial me cuestionó sobre el deseo de los pobladores de Marqués de Comillas de reforestar, y cómo justificaría yo mi tema de investigación frente a los intereses de los pobladores locales. Esta pregunta resonó tan fuerte en mi cabeza que me acompañó durante todo el doctorado y a la fecha me cuestiono en cada idea o proyecto que tengo en mente. También le agradezco todas las ideas y sugerencias que me aportó durante la investigación, las consideraciones sobre las opciones de posdocs cuando ya había terminado y el apoyo que me brindó para salir de estancia. Siempre sentí que estaba interesado en mi investigación y en aportar lo que estuviera en sus manos para mejorarla, así que tuve la fortuna de no estar sola durante el desarrollo de este enorme experimento (one experiment thesis, como el mismo Diego le llama).

El doctorado fue una prueba fuerte en muchos aspectos, y creo que uno de los más duros fue el trabajo de campo en los pastizales. Nunca en mi vida había yo pasado por condiciones más estresantes (más que para las plántulas fuera de la protección de los árboles aislados) que durante los experimentos. Cada salida al campo fue un esfuerzo faraónico que hizo cuestionarme si estaba en lo correcto al desarrollar el experimento así y ahí. Creo que definitivamente hubiera desertado de tan loca aventura de no ser por dos grandes amigos que estuvieron ahí en cada gota de sudor y desesperación que sudé en Chiapas: Gilberto y Héctor Jamangapé. Además de abrir su casa y su corazón con los estudiantes que hacemos experimentos en Loma Bonita, Gil y Héctor fueron para mí como maestros tácitos de un abanico de realidades que desconocía. Gracias a ellos sentí que pasara lo que pasara en el pastizal (como esos momentos adorables en que uno llega a su sitio de estudio y el ganado se ha metido entre el alambre y se ha comido todas y cada una de las etiquetas colocadas con esmero tres meses atrás), tenía su apoyo y lo resolveríamos. Gracias a Gil porque cada vez que decíamos que una planta no se encontraba, se tomaba unos minutos más hasta que la encontraba o encontraba la etiqueta y decía triunfante “¡aquí está, pues!” y me recordaba que no había que dejarse vencer por las aparentes adversidades. Una de las experiencias más maravillosas del doctorado ha sido conocerlos y me gustaría que supieran que siempre pueden contar con mi amistad y ayuda como yo conté con la de ellos. Y aprovecho para expresar mi agradecimiento a Lou y Tina, y a Jenny, Leisdi (¡no tengo lápiz!) y Giovanni por su cariño y su amena compañía, por las ricas comidas, las charlas, las visitas y todas las atenciones recibidas. Muchas, muchas gracias. Ustedes hicieron mi vida diferente.

Encontrar los árboles aislados fue un reverendo show de largas caminatas, entrevistas y pesquisas, y no hubiera sido posible sin la ayuda de Gilberto Jamangapé, Héctor Jamangapé, Santiago Sinaca y Jorge Rodríguez Velázquez. Jorge me acompañó al campo y me presentó a las comunidades de Chajul

y Loma Bonita, y sin su ayuda hubiera sido imposible contactarlos. Jorge también me dio facilidades para realizar la parte experimental del trabajo de tesis y durante las ponencias siempre me aportó con ideas y preguntas para mejorar los contenidos. Le agradezco su apoyo técnico durante el desarrollo de la investigación. De igual forma, el Dr. Santiago Arizaga me facilitó el equipo para medir las variables microclimáticas en el campo y esto fue determinante en el desarrollo de la investigación, por lo que también le agradezco profundamente su ayuda y disposición.

Esta tesis también estuvo impulsada por un breve pero brillante comentario que me hizo Alma Orozco el día que me titulé de licenciatura: “haz la maestría, haz el doctorado, y después ya haces lo que quieras”. Creo que Alma me dio un gran consejo esa tarde, pues ahora veo cómo el doctorado es en verdad una plataforma para incorporarse a una variedad de actividades de diversas índoles. Como Bióloga, creo que es uno de los mejores consejos que me han dado, pues en nuestro país los estudiantes de ciencia deben prepararse tanto como sea posible, independientemente de lo que hagan posteriormente, o de otra forma se quedan fuera de un gremio laboral competido. Así que cuando terminé la maestría, seguían las palabras de Alma en mi cabeza y ello me impulsó a buscar a Miguel y embaucarme en esta aventura. Además de ello, le agradezco su dedicación y paciencia durante mi candidatura y revisión final de la tesis, siempre me ha parecido que sus comentarios son lo suficientemente breves para sugerir que algo hay que resolver, y lo suficientemente extensos para saber por dónde hay que resolverlo. No es cualidad de todos los profesores estimular en el estudiante el proceso de reflexión y cuestionamiento, y creo que es una de sus más grandes cualidades como profesora y tutora.

A la doctora Consuelo Bonfil le agradezco primero que nada su amistad y su calidez. Desde que me dio clase en la licenciatura me admiré de esa mujer que hablaba con electricidad y pasión sobre los recursos, y cómo nos contagiaba esa urgencia por entender, aprender, avanzar, descubrir. No olvidaré esa clase en que nos dio la guía más actual de acentos engañosos y siempre le he agradecido haberlo hecho. Además de esos recuerdos de antaño, Consuelo fue parte de mi comité de candidatura y siempre me brindó su tiempo y aportes valiosos para la investigación. Además me compartió sus propios descubrimientos durante sus investigaciones y esto siempre me hizo sentir que valoraba mis puntos de vista. Estoy entusiasmada en colaborar con ella en los temas que nos interesan y atañen, hacerle aportes útiles y contar con su amistad como hasta ahora. Le agradezco infinitamente acceder a ser parte de mi jurado.

## *Agradecimientos*

A la doctora Cristina Martínez Garza quisiera expresarle mi agradecimiento por su apoyo y motivación para avanzar en mi investigación, además de ser parte del jurado. Admiro mucho su trabajo y cuando escucho de sus proyectos y experimentos me parecen el sueño de un restaurador de selvas. Sus publicaciones siempre me inspiraron a seguir trabajando y sus ponencias en congresos me dejaron admirada y entusiasmada con nuestra disciplina. Espero que en el futuro nos mantengamos en contacto y colaboremos en proyectos de investigación y aplicación de restauración de selvas. Me siento afortunada de compartir con una investigadora tan productiva y comprometida con esta línea de investigación.

Al doctor Roberto Lindig Cisneros le agradezco muchísimo su disposición a apoyarme como parte de mi jurado a pesar de que mi tema no es tan cercano al suyo. Sin embargo, aceptó el compromiso y se tomó el tiempo de revisar la tesis, siempre haciendo lo posible porque pudiera yo completar estos trámites interminables. Admiro su trabajo en Michoacán y pienso que es un investigador querido y admirado por alumnos suyos y de otros laboratorios, como es mi caso.

A pesar de que no pudo ser parte de mi jurado por estar en una estancia sabática, quiero agradecer a la doctora Julieta Benítez Malvido su amistad y apoyo durante el desarrollo de esta investigación. Julieta siempre fue cálida y amigable conmigo y me siento afortunada de tener su amistad hoy en día. Fungió como parte de mi comité de candidatura y siempre me hizo aportes brillantes a la investigación. Sus publicaciones siempre me parecieron inspiradoras e interesantes, y admiro su labor científica y docente. Espero que nos encontremos en la selva para colaborar en investigaciones conjuntas en el futuro.

A los cuatro ejidatarios que tuvieron a bien rentarme sus parcelas les agradezco su disposición y ayuda para cercar los terrenos y mantenerlos lejos del fuego y otros daños. Don Enedín, Don Juan Carlos, Don Teódolo y Don Laureano. A Don Enedín le agradezco esas veces que me platicó la tormentosa y corta vida que había vivido y me recordó lo difícil que puede ser la vida para mucha gente y cómo con trabajo y voluntad se puede salir adelante. Siempre me admiré de que un hombre que había pasado por cosas tan difíciles era cariñoso con su mujer y sus hijos, chambeador y siempre de buen humor. A Don Teódolo le agradezco todo el cariño de su familia, de su Señora y sus hijos Chuiá, Balta, Pipo y Tepo, y las ocasiones en que me acompañaron en las primeras etapas del experimento, con tractor y todo. A Pipo (Samuel Lombera) le agradezco en especial todas las ocasiones en que fue mi ayudante de campo y tuvo paciencia y dedicación para resolver los innumerables problemas que tuvimos para montar el



experimento. Su apoyo fue muy importante para mí y hoy en día lo considero un buen amigo. Quiero expresar mi agradecimiento en especial a Rafael Lombera y a su familia, Doña Chana y Don Manuel, Memo y Benja, por su amistad y amena compañía durante mis visitas a Chajul. También agradezco a todos los muchachos que me acompañaron al campo y sudaron la gota gorda conmigo: Dalia, Abraham, Ricardo, David, Neptalí y Daniel. Muchas gracias a todos ellos.



## DESPERATE POSTGRADUATES

Figura 2.

Quiero expresar un agradecimiento especial a Ale González por su amistad y cariño estos

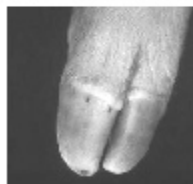
años del posgrado, por compartir conmigo su tiempo y su sabiduría y por acompañarme al campo en más de una ocasión, y por su paciencia y trabajo en el inclemente pastizal. Gracias a Ale encontré un nuevo espacio para compartir gustos literarios, culturales, de caféina, de testosterona y de todos los temas interesantes que su brillante cerebro enriquece. Definitivamente su amistad hizo del posgrado un período muy ameno de mi vida. Espero que con esto se motive para empujar en su propia investigación, que no está lejos de ser el sueño de todo restaurador de selvas (¡ánimo!).

Ahora sí, a los meros, meros, a todos los compañeros del laboratorio, y me voy por orden alfabético esperando no olvidar a ninguno: Ale Corzo, Ale “Tía” González, Ana “Anette” di Pierro (queridísima), Arlett “Madame Arlettua” Ricaño, Beatriz “Pachi” Fuentealba, Carlos “el Charly” Ramos, Celina “Celi” Lemus, Cristina “Cris” Peñaloza, Ernesto Guzmán, Fernando “Rojo” Pineda, Franceli Macedo, Francisco “Pacho” Mora (incluidos Yesi y Cuco), Ileri Suazo, Jocelyn Durán, Juan Carlos “Juanquita” Hernández, Jorge “Quick” Rodríguez, Leo y Mariana López, Maria Elena “Male” Páramo, Susana “Suca” Maza Villalobos Méndez (resalto aquí el surreal viaje a Cuba que tuve la suerte de compartir con Susy), Toño “Toñi” Reynoso, Juan “Johnny” Morán (gracias por los rescates), Whaleeha “Waly” Gudiño, y finalmente buenas tardes a Omar Hernández. A mis queridas amigas Ale, Susi, Arlettua y Whaly les agradezco su amistad, compañía e innumerables chistes y recuerdos que siempre estarán conmigo (Fig. 2). Espero que en muchos años miremos hacia atrás y nos riamos hasta las lágrimas como tantas veces, de día y de noche, durante el posgrado (¡salud!).

## ANALYZING MEANINGLESS DATA?

DON'T BE A LOSER AND GET  
PUBLISHABLE STUFF WITH:

## PIGGY HAND ANALYSIS



GET FROM YOUR DATA WHAT  
YOU REALLY WANT

*Figura 3.*

Fuera del laboratorio, pero igualmente queridos, quiero hacer mención de Adriana Aguilar, Cynthia Armendáriz, Alfredo Fuentes, Ian McGregor, Erick “Dr. Po” de la Barrera, Carlos Zichineli, Isela Zermeño, Moisés Toribio, Braulio Almeida, Gabriela Ponce, Pavka Patiño, René Martínez, Arnulfo “Chino” Blanco, Sandra Quijas, Tamara Ortiz, Manuela Prehn, Leonor Solís, Carlos Muench, Yankuic Galván, Roel Brienens, Manuel Beterams, Peter van der Sleen, Marijke van Kuijk, Radika Bhaskar y con especial cariño y admiración a Carmen Godínez. Su compañía y amistad siempre hicieron los pasillos menos aburridos y la vida académica menos solitaria.

Durante mi estancia en Panamá pasé uno de los mejores momentos de mi vida, en el vivero de Prorena (Programa de Reforestación con Especies Nativas) de Smithsonian Tropical Research Institute. El vivero es el más hermoso que he visto en mi vida y las plantas reflejaban la inteligencia y tenacidad de su coordinador: José Deago, a quién le agradezco su generosidad y amistad. Gracias al Posgrado en Ciencias Biológicas, a Miguel y a José por apoyarme para ir a Panamá y aprender sobre las técnicas de cultivo de especies de la selva tropical. Ese ha sido uno de los mejores momentos de este doctorado.

En el CIEco tuve la suerte de conocer a grandes investigadores que admiro por su inteligencia, sus carreras profesionales, su calidad humana y su buen humor: Dr. Mauricio Quesada, Dr. Erick de la Barrera, Dr. Horacio Paz, Dr. Alejandro Casas, Dr. Ken Oyama, Dr. Guillermo Ibarra, Dr.

Jorge Schondube, Dra. Alicia Castillo, Dr. Manolo Maass, Dra. Laura Barraza, Dr. Alfredo Cuarón, Dra. Patricia Balvanera, Dra. Patricia Ávila, Dr. Antonio González, Dr. Eduardo García y Dr. Omar Maser. Conocerlos ha sido un honor y una suerte. Gracias por su amistad.

También en el CIEco tuve el apoyo del personal académico y administrativo durante estos años de estudio, y sin ellos todo hubiera sido terriblemente complicado. Gracias a Heberto Ferreira, Alberto Valencia y Miguel Espejel por el apoyo en informática (son unos santos), y por su buen humor, disposición para ayudarnos y eficientes soluciones de último minuto. Igualmente al Dr. Guillermo Ibarra, a Roberto Sayago, al Dr. Mauricio Quesada, a Dolores Rodríguez, a Aída Moysén y a Irene Romero les agradezco la infinidad de veces que me explicaron pacientemente qué tenía que hacer para sobrevivir en este mar de trámites. En el Posgrado de Ciencias Biológicas hicieron todo más fácil y ameno Lilia Espinosa, Lilia Jiménez, María de Jesús Márquez y una mujer en dominio total del arte de la paciencia: Yolanda Morales. Muchas gracias a todas ellas por su trabajo, esfuerzo y cariño.

Y hablando de trámites, a Nancy Mejía quiero expresarle un agradecimiento especial, no sólo porque gracias a ella y a su excepcional cerebro pasé Molecular I, II y III en la Fac., sino por las innumerables ocasiones en que recabó la firma de Jorge y me la hizo llegar oportunamente. Además quiero decir que la admiro mucho y me siento afortunada de tener su amistad. A los amigos de la carrera de los que todavía tengo fortuna de saber y que quiero entrañablemente: Alberto “Beto” Gallardo, Vicente “Chente” Rodríguez, José Roberto “Pepebeto” Sosa y Andrés Lira Noriega. A todos ellos y a Nancy los considero brillantes y les agradezco los amenos ratos que hemos pasado juntos. Les deseo toda la suerte en sus respectivas actividades y espero que colaboremos en el futuro.

A mi Abuela y mis tíos Rossana y Rito les agradezco quererme tanto y preguntarme siempre en qué demonios estaba metida, además de todas las veces que me preguntaron cuánto me faltaba y pacientemente me escucharon, porque se preocuparon por mí y por interesarse en mi vida. Les agradezco mucho los apapachos, su amor y su cariño y espero que le echen un ojito a la tesis para que vean de qué se trataba todo esto. Los quiero mucho y me siento muy afortunada de formar con ustedes nuestra pequeña familia.

A mis amigas del alma Gaby “Ebrie” Quintero, Joanna “Mrs. P” Pearson, Cynthia González y Martha “Marsh” Saucedo, a Marco Antonio “Poeta” Mayorga, Fausto “Fauces” Kubli y a Edgar “Castor” Domínguez, a todos ellos les agradezco su compañía, amistad y cariño todos estos años. Aunque



### *Agradecimientos*

nuestras vidas cambiaron, verlos siempre fue regresar a un momento en que fui muy feliz. Los quiero mucho mucho y les deseo todo lo mejor en sus vidas. Espero que festejemos como amerita la ocasión.

A Alicia Sevilla y a Maricarmen Ruiz les debo la edición de esta tesis, gracias por su trabajo y su paciencia, si este documento tiene calidad, estilo y ritmo, es gracias a su creatividad y esfuerzo. Por favor, cualquier error que usted identifique, remítase a cualquiera de ellas, yo no tuve nada que ver.

Finalmente, quiero agradecer a dos personitas maravillosas que me han enseñado grandes lecciones que ningún posgrado, experimento o investigación me pudo haber enseñado. A mis amigas queridas Fionita y Cas les agradezco haber llegado a mi vida hace casi 5 años y compartir conmigo las mañanas, tardes, noches, madrugadas y hasta noches sin dormir mientras trabajaba en la tesis. Gracias por su amor infinito e incondicional, por sus regalos, ocurrencias y juegos, por sus personalidades y su amistad. Por enseñarme el significado de la libertad en su más puro formato y del verdadero amor. Ellas alegraron mi vida en esta ciudad y me dieron motivos para volver siempre, me hicieron sentir acompañada y querida y suavemente me mostraron que el Universo es un espacio infinito con todo por descifrar, en el que sólo somos pasajeros de esta dimensión y lo más que podemos hacer es disfrutar y acompañarnos mientras dure el viaje. Queridas maestras, gracias.



# Índice

Resumen general	p. 21
<b>Capítulo I</b>	
Barreras que impiden la regeneración natural de bosques tropicales húmedos en pastizales ganaderos abandonados	29
<b>Capítulo II</b>	
Effect of isolated trees and grass on rainforest early regeneration in recently abandoned tropical pastures of southeast Mexico	61
<b>Capítulo III</b>	
Propagule sources and early succession in tropical pastures of southeast Mexico	97
<b>Capítulo IV</b>	
Isolated trees and grass removal improve performance of transplanted <i>Trema micrantha</i> (L.) Blume (Ulmaceae) saplings in tropical pastures	131
<b>Capítulo V</b>	
Seed dynamics of early and late successional tree species in tropical abandoned pastures: seed burial as a way of evading predation	159
<b>Capítulo VI</b>	
Discusión general	171
<b>Anexo</b>	
Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas	191

---





## *Resumen general*

---

A pesar de la relevancia que tienen los bosques tropicales húmedos como proveedores de numerosos servicios ambientales, estos ecosistemas han sido objeto de una degradación severa debido a prácticas de aprovechamiento no sustentables. La regeneración natural en los pastizales ganaderos abandonados es afectada principalmente por (a) el grado de disponibilidad de propágulos (i.e. banco y lluvia de semillas) y (b) el grado de calidad de sitio (i.e., condiciones bióticas y abióticas encontradas en el campo abierto). Las características de estos atributos al momento del abandono determinarán la trayectoria sucesional de la comunidad en regeneración, la tasa de recambio de especies y la comunidad resultante (ver el anexo final). Sin embargo, diversos procesos (o “barreras”) pueden impedir la regeneración natural (e.g. baja disponibilidad de propágulos, competencia entre las especies nativas y la vegetación forrajera y arvense, y alta depredación de semillas, entre otras; capítulo I). Los árboles aislados en campos abandonados son elementos clave del paisaje durante la sucesión secundaria, ya que diversas barreras pueden disminuir o ausentarse bajo la copa y en la vecindad de dichos árboles. Esta investigación estudió los mecanismos de regeneración natural del bosque tropical perennifolio bajo y fuera de la copa de cuatro árboles aislados en pastizales ganaderos abandonados en la región



de la Selva Lacandona, Chiapas, México.

En el capítulo II se estudia el efecto de los árboles aislados y la vegetación del pastizal sobre la regeneración natural en pastizales abandonados, a lo largo de 21 meses. Se definieron dos áreas de muestreo (bajo la copa y fuera de la copa del árbol focal) y se aplicaron cuatro tratamientos que alteraron la vegetación del pastizal: a) control, no se alteró la vegetación, b) eliminación de la biomasa aérea por corte con machete, c) eliminación de la biomasa aérea y subterránea por medio de la aplicación de un herbicida, y d) eliminación de la biomasa aérea y subterránea por medio de un azadón. El mayor reclutamiento de especies nativas se registró bajo la copa de los árboles aislados, en particular de los sitios con árboles del género *Ficus* sp. Los tratamientos del pasto no tuvieron un efecto sobre el reclutamiento, pero sí en el crecimiento de los reclutas. La comunidad en regeneración estuvo compuesta principalmente por especies de arbustos colonizadores.

En el capítulo III se describe la abundancia y composición de las fuentes de semillas y comunidades de sucesión temprana (i.e., lluvia de semillas, banco de semillas, plántulas de un año de edad y juveniles de dos años de edad) bajo la copa y en la vecindad de los árboles aislados, así como la abundancia y composición de los fragmentos de selva adyacentes a los campos ganaderos. La probabilidad de que una semilla llegue a encontrarse como juvenil de dos años de edad fue de menos de 3 en 1000. La abundancia y riqueza del banco y la lluvia de semillas en el pastizal abierto fueron altamente limitadas en cuanto a especies de árboles y arbustos nativos en comparación con el área bajo la copa de los árboles aislados. La composición de los fragmentos de selva adyacentes a los pastizales no se asemejó a la composición de la lluvia de semillas o a la comunidad de sucesión temprana. Las diferencias de abundancia y composición entre las comunidades de sucesión temprana y los fragmentos de selva adyacentes se deben a diversos filtros bióticos y abióticos que operan en los campos ganaderos. El limitado grupo de especies que se establece en el campo abierto indica que las comunidades sucesionales pueden mostrar trayectorias propiedades de composición y abundancia que difieran consistentemente de las fuentes de propágulos adyacentes y el bosque tropical original.

En el capítulo IV se evalúa el desempeño (sobrevivencia y crecimiento) de individuos juveniles de una especie pionera nativa (*Trema micrantha*, Ulmaceae) trasplantados al pastizal abandonado bajo la copa de árboles aislados y fuera de ésta, en combinación con los tratamientos del pasto descritos en el capítulo II. En este experimento también se midieron diversas variables microclimáticas bajo la copa de los árboles y fuera de ésta, y en cada uno de los tratamientos del pasto. La presencia de los árboles aislados no afectó la sobrevivencia

de los trasplantes (53% tanto para dentro como para fuera de la copa). Después de 1 año, la mayor supervivencia se observó en los trasplantes ubicados en el tratamiento del pasto de azadón, mientras que la presencia del árbol aislado afectó el crecimiento. Los trasplantes con mayor cobertura y cociente altura/cobertura se observaron bajo la copa del árbol aislado. Las condiciones microclimáticas fueron más estresantes fuera de la copa del árbol aislado, lo que pudo restringir el crecimiento de los trasplantes en esa zona.

En el capítulo V se examinó una importante barrera que impide la regeneración natural en campos abandonados: la remoción de semillas por vertebrados e invertebrados. Se exploró la remoción de especies pioneras (*Cecropia obtusifolia* y *Ochroma pyramidale*) y primarias (*Brosimum costaricanum* y *Dialium guianense*) en pastizales ganaderos. Se utilizaron exclusiones que impidieron a insectos y roedores acceder los diferentes grupos de semillas y se aplicó el enterramiento como posible estimulador de la germinación y reductor de la remoción. Las especies pioneras fueron removidas por insectos durante los primeros 8 días, únicamente *O. pyramidale* germinó en un 12%. Las especies primarias germinaron únicamente en el tratamiento de enterramiento (ca. 20%, a los 16 días) y sólo *D. guianense* presentó semillas no removidas después de 64 días. El enterramiento favoreció la supervivencia y germinación de las semillas.

Finalmente, en el capítulo VI se discuten las variables que permiten a los árboles aislados operar como núcleos de regeneración en los pastizales abandonados, de acuerdo con los resultados de este estudio. En conclusión, la regeneración natural en campos ganaderos abandonados está fuertemente afectada por (a) la presencia de árboles aislados, (b) las características fenológicas y morfológicas de los árboles, (c) la presencia de pastos forrajeros y (d) la composición de la comunidad de depredadores de semillas, entre otras. Cada una de las variables anteriores se combina de una manera particular para generar una condición que a su vez tiene mayor o menor potencial de regeneración en el campo abierto. En general, la abundancia y composición de las comunidades de sucesión temprana nos hablan de un limitado grupo de especies que logran establecerse en el campo abierto, y sugieren que es necesario considerar la implementación de prácticas de manejo que aumenten la diversidad disponible en los pastizales abandonados. Comprender los procesos e interacciones que afectan la regeneración natural en campos abandonados es fundamental para generar recomendaciones que permitan recuperar las diversas propiedades originales del ecosistema.



## *General summary*

---

Despite of the relevance of humid tropical forests as providers of several environmental services, these ecosystems have been reduced severely due to unsustainable management practices over the past decades. Natural regeneration in abandoned pastures is affected mainly by (a) propagule availability (i.e., seed rain and seed bank) and (b) site quality (i.e., biotic and environmental conditions found in the open field). The characteristics of these attributes at the moment of abandonment will determine the successional trajectory followed by the regenerative community, the rate of species replenishment, and the resulting community (see final annex). However, several processes or regeneration barriers can impede plant colonization (e.g., low propagule availability, competition with exotic species, and high seed removal, among others; chapter I). Isolated trees in pastures are key elements in the landscape during secondary succession, given that several regeneration barriers are diminished or absent under their canopy and in their vicinity. This research studied the natural regeneration mechanisms of the tropical forest under the canopy and in the vicinity of isolated trees in abandoned pastures of the Selva Lacandona region, Chiapas, Mexico.

In chapter II the effect of isolated trees and grass vegetation on natural regeneration is



studied, throughout a period of 21 months. Two sampling areas were defined: under the canopy of isolated trees and in the open pasture, and four grass treatments were applied with the aim to alter grass-native species interactions. Grass treatments were (a) control (no alteration whatsoever), (b) aerial biomass elimination through grass cut with a machete, (c) herbicide application, and (d) above- and belowground biomass removal with a gardening hoe. The highest recruitment was observed under the canopy of isolated trees, in particular in those sites with *Ficus* sp. trees. Grass treatments did not have an effect on recruitment, but they did have an effect on seedling growth. The regenerative community was mainly composed of colonizing shrub species.

Chapter III describes the abundance and composition of the seed sources and early succession communities (i.e., seed rain, seed bank, one-year-old seedlings, and two-year-old saplings) under the canopy and in the vicinity of isolated trees in pastures, as well as the abundance and composition of the adjacent forest fragments. The probability of one seed in the seed rain to be found as a two-year-old sapling is of less than 3 in 1000. Abundance and richness of the seed rain and seed bank is highly limited in the open pasture, when compared to the area under the canopy of isolated trees. The composition of the adjacent forest fragments did not resemble any of the regenerative communities. Differences in abundance and composition among regenerative communities and adjacent forest fragments are most likely due to strong barriers against regeneration in the open field. Such barriers act as filters on the propagules that reach the open field, possibly deviating the successional trajectories towards other communities which do not resemble the original forest.

Chapter IV addresses the performance (survival and growth) of saplings of a pioneer native species (*Trema micrantha*, Ulmaceae) which were transplanted to abandoned pastures under the canopy of isolated trees and in the open pasture, in combination with the grass treatments described in chapter II. In this experiment we also recorded several microclimatic variables in the canopy/open pasture and grass treatments. The presence of isolated trees did not affect sapling survival (53% for both areas). After 1 year, the highest survival was recorded in the hoe treatment, while the presence of isolated trees enhanced sapling growth. Microclimatic conditions were more stressful in the open pasture and possibly had a detrimental effect on sapling growth in areas far from the canopy shade.

Chapter V examined an important barrier against regeneration: seed removal by vertebrates and invertebrates. Seed removal of two pioneer (*Cecropia obtusifolia* y *Ochroma pyramidale*) and two tolerant (*Brosimum costaricanum* y *Dialium guianense*) species was explored in the open pasture. Seed exclusions were used to avoid predation by insects and rodents, and burial was applied as a possible stimulator of germination and protection against removal. Pioneer species were removed by insects in the first 8 days, only *O. pyramidale* germinated (12%). Tolerant species germinated only in the burial





treatment (ca. 20%, at 16 days) and only *D. guianense* showed remaining seeds after 64 days. Burial favored seed survival and germination.

Finally, the variables that allow isolated trees to operate as regeneration nuclei in the open field are discussed in chapter VI. In conclusion, natural regeneration in abandoned pastures is strongly affected by (a) the presence of isolated trees, (b) the phenology and morphologic characteristics of the trees, (c) the presence of forage grasses and (d) the composition of the community of seed removal vectors, among others. Each of the mentioned variables is combined in a particular way in order to result in a condition that in turn has high or low regeneration potential in the open field. In general, the abundance and composition of the early succession communities speaks of a limited group of species establishing in the open field, and suggest the necessity to implement management practices which aim to increase diversity in abandoned pastures. To understand the processes and interactions that affect natural regeneration in abandoned pasture fields is fundamental in order to generate recommendations which aim to recuperate several ecosystem original properties.





# Capítulo I

## **Barreras que impiden la regeneración natural de bosques tropicales húmedos en pastizales ganaderos abandonados**

Ximena García-Orth<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup>Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México





### *Resumen*

A pesar de la gran relevancia que tienen los bosques tropicales húmedos o selvas como proveedores de servicios ambientales, éstos han sido objeto de degradación severa debido al ejercicio de prácticas no sustentables de aprovechamiento. Por múltiples razones, los pastizales ganaderos establecidos en áreas que fueron selva pueden abandonarse, permitiendo que inicie un proceso de regeneración natural del ecosistema original. Sin embargo, los mecanismos que permiten la recuperación de la selva después de perturbaciones naturales (e.g., caída de árboles) pueden no operar en los pastizales abandonados. La regeneración natural en los pastizales abandonados estará determinada por dos propiedades generales que resultan de la historia de uso de suelo: (a) la disponibilidad de propágulos y (b) la calidad de sitio. Se han identificado barreras bióticas y abióticas que impiden la regeneración natural en campos abandonados y que pueden agruparse en categorías como referentes a (a) ó a (b). Una búsqueda bibliográfica extensa revela que las barreras más estudiadas son: (i) limitada dispersión de semillas, (ii) competencia de las especies nativas con la vegetación del pastizal, (iii) microclima estresante, (iv) baja fertilidad del suelo, (v) alta depredación de semillas, y (vi) baja germinación, entre otras. Se describen los procesos que permiten que dichas barreras ocurran en el pastizal abandonado. Además, se describe brevemente el papel de los árboles aislados en los pastizales ganaderos y cómo los primeros pueden modificar la intensidad y frecuencia de las barreras, durante la regeneración natural de selvas. Finalmente, se describe la relevancia de los árboles aislados durante los procesos de regeneración natural y se introducen las incógnitas que aborda el estudio presentado en esta tesis.

**Palabras clave:** banco de semillas, competencia con pastos, depredación de semillas, lluvia de semillas, microclima estresante, sucesión secundaria.

---





### *Summary*

Despite the major relevance of rainforests as service-providing ecosystems, these habitats have been object of severe degradation due to unsustainable land use practices widely spread throughout the tropics. After certain period of intense management, tropical lands may turn unproductive for agricultural practices and be abandoned, for multiple reasons. The mechanisms which allow rainforest natural regeneration after natural disturbances (e.g., treefall gaps) may not hold for anthropogenic open fields. Rainforest regeneration in abandoned agricultural lands will be determined by two broad main aspects which result of land-use history: (a) propagule availability and (b) site quality. Under each of these aspects, several barriers which impede natural regeneration in open fields can be grouped. An broad bibliographical search reveals 121 published papers which most commonly address the following barriers against natural regeneration: (i) low seed dispersal, (ii) competition with pasture vegetation, (iii) harsh open-field microclimatic conditions, (iv) low soil nutrients, (v) high seed predation, and (vi) low seed germination, among others. The processes that allow such barriers to exist in abandoned pastures are described. Also, the role of isolated trees is described briefly, since these modify the frequency and intensity of the barriers against natural regeneration. Finally, the relevance of isolated trees during successional processes is highlighted, as an insight to the questions addressed in this thesis document.

**Keywords:** competition with grasses, harsh microenvironment, secondary succession, seed predation, seed rain, seed bank.

---





## ***Introducción***

---

Los bosques tropicales húmedos o selvas han evolucionado y se han adaptado a condiciones climáticas cambiantes por más de 90 millones de años (Raven y Axelrod 1974). Sostienen cerca del 40% de la biodiversidad conocida en el planeta (Prance 1977), y participan en ciclos naturales fundamentales a escala local, regional y global (i.e., ciclos hidrológicos, de nutrientes y atmosféricos; Fearnside 1999). Los servicios ambientales provistos por estos ecosistemas a través de la captura de carbono, la conservación de cuerpos de agua, la conservación del suelo, y el ciclaje de nutrientes, entre otros, son fundamentales para el equilibrio ecológico mundial (ITTO 2002). Ahora aprovechamos las amplias ventajas económicas provenientes de las selvas: los productos forestales maderables y no-maderables, la obtención de combustibles, actividades relacionadas con el turismo y esparcimiento, e investigación (Leslie 1987, Whitmore 1993, Southgate 1998). Por lo tanto, el valor de estos ecosistemas para la sociedad es desconocido con exactitud, pero sin duda considerable.

El cambio gradual del uso de suelo a nivel mundial ha puesto a las selvas tropicales en estado de amenaza, cierto grado de degradación, o casi pérdida total (Achard et al. 2002), como fue previsto por estudios anteriores (Gómez-Pompa et al. 1972). Los estimados más recientes indican que ca. 60% de



las selvas del mundo sufre algún grado de degradación, debido al dinámico cambio de uso de suelo en los trópicos y a prácticas agropecuarias no sustentables (ITTO 2002). Amplias áreas alguna vez ocupadas por estos ecosistemas hoy están constituidas por matrices complejas y cambiantes donde el paisaje está compuesto por parches remanentes de bosque maduro, parches de bosque secundario de diversas edades, tierras agrícolas, y campos para la cría y pastoreo del ganado (de Jong et al. 2000, Grau et al. 2003). El abandono de tierras en los trópicos es común y gradualmente aumenta debido al cambio en las actividades socio-económicas a nivel mundial (Grau et al. 2003), permitiendo que se activen procesos de regeneración natural en los pastizales abandonados. Sin embargo, la trayectoria sucesional que resulta de este proceso de regeneración no necesariamente conduce a comunidades con características similares al bosque original (Chazdon 2003). Tales alteraciones sucesionales son el resultado de la historia de uso de suelo y los componentes remanentes del paisaje (Uhl 1987).

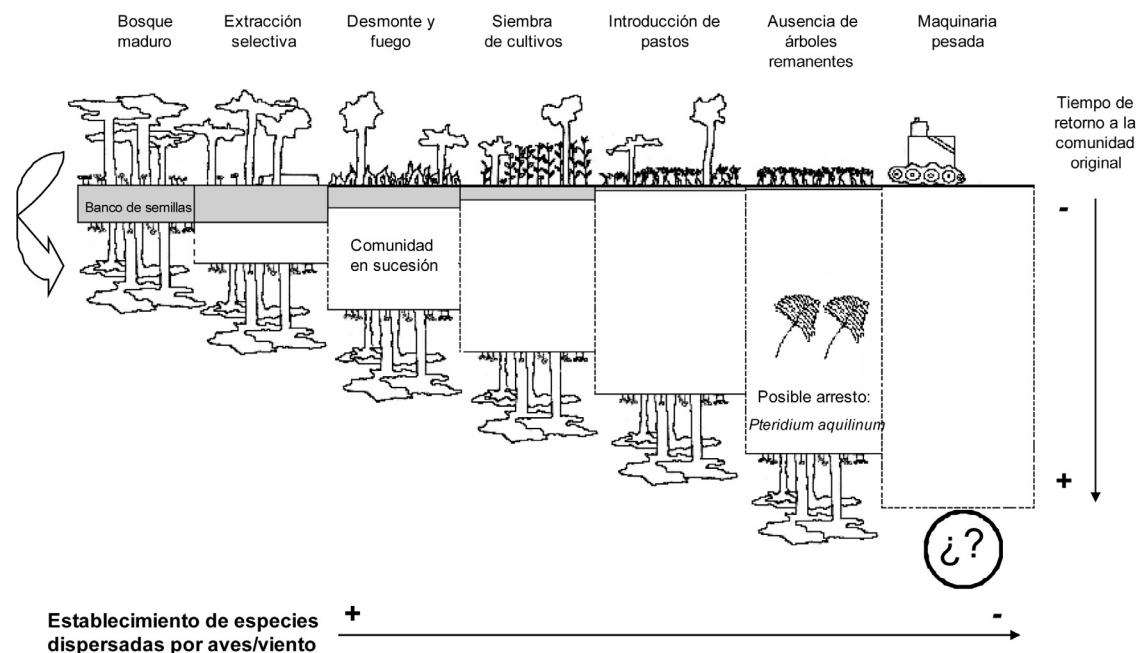
La regeneración en las comunidades de bosque maduro sucede como parte de un ciclo en donde las perturbaciones naturales (e.g., formación de claros debido a la caída de árboles) activan los subsecuentes procesos de regeneración. Tanto el concepto de perturbación como el proceso de regeneración están íntimamente relacionados y han sido definidos de múltiples maneras (Tabla 1). Estos dos procesos permiten la persistencia de los bosques tropicales a lo largo del tiempo y el espacio, con una estructura y composición vegetales relativamente estables

**Tabla 1.** Algunas definiciones de regeneración natural en selvas tropicales húmedas.

Autor y año	Definición de regeneración natural
Van Steenis (1957)	Sinónimo de rejuvenecimiento. Un proceso similar al crecimiento continuo de las células de un organismo que reemplazan células más viejas, cuando ya han terminado su ciclo de vida.
Grime (1977)	Un proceso que ocurre después de una perturbación la cual destruye total o parcialmente la biomasa vegetal. La perturbación puede tener un origen natural o antropogénico.
Grubb (1985)	Los procesos de regeneración se activan después de que ocurre una perturbación. La perturbación es una fuerza externa que modifica la dinámica de la comunidad (e.g., huracanes, erupciones, terremotos), excluyendo todos los procesos naturales que ocurren debido a fuerzas internas (e.g., herbivoría, patógenos, caída de árboles).
Gómez-Pompa y Ludlow (1983)	Una serie de procesos que activan la sucesión secundaria, permitiendo cambios posteriores en la composición de especies, y finalmente alcanzan una etapa de clímax cuando las especies primarias son dominantes.
Whitmore (1991)	Define a la regeneración en función de dos escalas espaciales diferentes: (a) la recuperación de biomasa y nutrientes disponibles para las plantas que están cerca de los claros y (b) un conjunto florístico y estructural similar a aquél del estado maduro.
Martínez-Ramos (1994)	Un reemplazamiento de especies a lo largo del tiempo, incluyendo fases inicial, intermedia y madura, a nivel individual y de comunidad.

(Van Steenis 1958, Webb et al. 1972, Horn 1974, Connell y Slatyer 1977, Bazzaz 1984, Guevara et al. 1986, Brokaw 1987, Pickett et al. 1987 y Whitmore 1991, entre otros). En el caso del conjunto de perturbaciones antropogénicas –también conocidas como *historia de uso de suelo*- las propiedades del disturbio generalmente superan en magnitud, intensidad y frecuencia a los “puntos críticos naturales” (en inglés, *natural thresholds*), donde las comunidades pueden regenerarse por sí mismas (Uhl 1987; Grau et al. 2003), posiblemente resultando en comunidades diferentes a las originales (Marcano-Vega et al. 2002, Mesquita et al. 2001; Fig. 1). Al momento del abandono, las especies presentes en la matriz de paisaje, ya sea en parches remanentes, en el borde de arroyos, o en grandes extensiones de bosque maduro cercanas a zonas de manejo, colonizan las áreas abiertas que han quedado disponibles. Este proceso de colonización –o regeneración natural- es diferente en los claros de las selvas y en los grandes pastizales abandonados (e.g., mayores a 1 ha). A continuación se describen las características de la regeneración natural en los pastizales abandonados extensivos.

En el caso de los pastizales ganaderos de grandes extensiones, la regeneración natural estará determinada por dos ejes o aspectos principales propios de cada localidad: a) **la disponibilidad de**



**Figura 1.** Diagrama que ejemplifica el efecto del uso del suelo en la recuperación de la vegetación original. A medida que el uso de suelo se intensifica, el establecimiento de especies nativas se reduce, y el tiempo necesario para recuperar la comunidad original aumenta. En casos de uso en extremo intensivo (e.g., con maquinaria pesada) es posible que la comunidad original sea irrecuperable, en cuyo caso la puede reemplazar una comunidad con atributos desconocidos.

**propágulos** (i.e., banco de semillas, lluvia de semillas, y banco de plántulas) y b) **la calidad del sitio** (i.e., condiciones bióticas y abióticas en el pastizal; Connell y Slatyer 1977, Martínez-Ramos y García-Orth 2007). El *status quo* de (a) y (b) se combina para resultar en determinada condición ambiental. La trayectoria sucesional que ocurre en el sitio estará directamente afectada por dicha condición. Por lo tanto, la(s) comunidad(es) sucesional(es) que existan durante las etapas de regeneración natural tendrán propiedades particulares estructurales y de composición de especies, así como cierta velocidad de recambio de especies, y finalmente resultarán en una comunidad final con características particulares (Fig. 1; Mesquita et al. 2001). Nótese que, aún cuando (a) y/o (b) sean relativamente favorables para la colonización por especies nativas, diversos mecanismos que operan *in situ* pueden impedir o modificar la regeneración natural. Es común referirse a estos procesos como “barreras” que impiden la regeneración natural en pastizales abandonados (Tabla 2).

Desde la publicación de la primera investigación sobre este tema en 1984, 121 artículos científicos abordan de diferente manera a las barreras que impiden la regeneración natural en tierras que fueron utilizadas para fines productivos en los trópicos (Figs. 2 y 3). Entre estos estudios, la baja disponibilidad de semillas es la barrera más frecuentemente estudiada (28%), seguida por la competencia de la vegetación nativa con la vegetación del pastizal (21%), las condiciones microclimáticas estresantes y la baja fertilidad del suelo (21 y 12%, respectivamente), la depredación de semillas (9%), y la baja germinación (3%), entre otras (Tabla 1). Estos procesos pueden ocurrir de forma simultánea y su relevancia particular y/o intensidad es variable en el tiempo y el espacio (e.g., depredación de semillas; Holl y Lulow 1997, Jones et al. 2003). En algunos casos, un elemento que puede impedir cierto proceso de regeneración en un sitio, puede encontrarse en otro sitio, pero no representar un obstáculo particular para la regeneración. Las características bióticas y abióticas de cada sitio interactúan de manera particular permitiendo o impidiendo el establecimiento de especies nativas. Es por ello que algunas barreras pueden no ser concebidas como tales en ciertas localidades (i.e., Aide y Cavelier 1994).

Con fundamento en la información publicada, a continuación se describen los mecanismos que contribuyen a crear las barreras más comunes que impiden la regeneración en pastizales abandonados, sus características y posibles variantes. De forma relacionada a uno de los temas centrales del presente documento de tesis, hacia el final del escrito se señala cómo la presencia y/o intensidad de algunas barreras disminuye en presencia de los árboles aislados en el campo abierto, resaltando el papel de éstos organismos durante los procesos de regeneración natural en los pastizales abandonados.

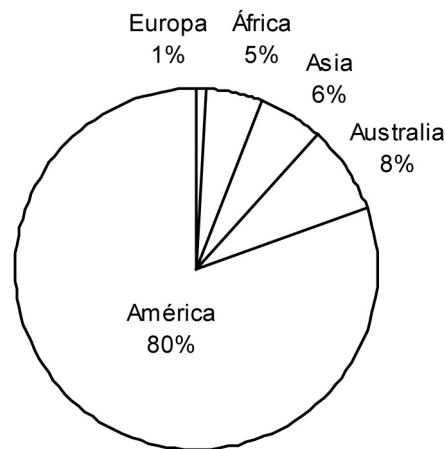
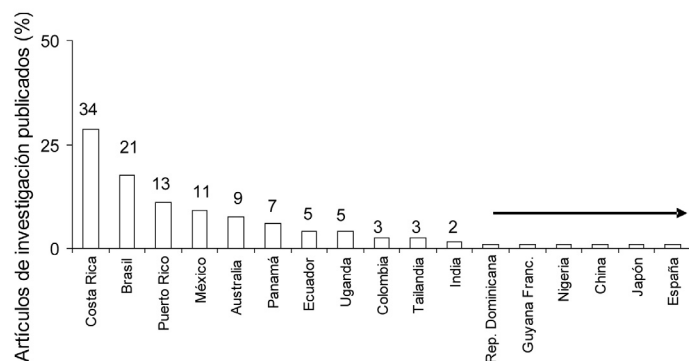
**Tabla 2.** Barreras que impiden la regeneración natural en campos abandonados de acuerdo a dos categorías principales: disponibilidad de propágulos y calidad de sitio. La intensidad del manejo afecta el tiempo de recuperación del ecosistema original, o puede desviar el proceso sucesional hacia trayectorias de sucesión arrestada o diferentes de la original.

Factor principal que afecta la regeneración	Barrera que impide la regeneración natural	Propiedades que se modifican en paisajes fragmentados	Características en el campo abierto	Ejemplos de estudios relacionados
<b>Disponibilidad de propágulos</b>				
	Banco de semillas pobre	Baja densidad, riqueza, diversidad y viabilidad	Si existe, compuesto por especies pioneras y arbustivas	Uhl et al. 1987, Orozco-Segovia & Vázquez-Yanes 1993, Quintana-Ascencio et al. 1999
	Lluvia de semillas pobre	Baja densidad, riqueza y diversidad	Semillas de <3mm de diámetro, dispersadas por aves y/o viento	Aide y Caveller 1994, Holl 1996, Slocum y Horvitz 2000, Guevara et al. 2004
	Banco de plántulas ausente	Si existe, de baja densidad debido al consumo por el ganado	Si existe, principalmente de especies colonizadoras no palatables	Vieira et al. 1994, Nepstad et al. 1996
	Escaso rebrote de raíces y tocones+	Si existe, de baja densidad debido a las prácticas de mantenimiento de pastizales	Si existen, de troncos remanentes de especies no palatables	Uhl et al. 1988, Sampaio et al. 1993
<b>Calidad de sitio</b>				
	Alta densidad de pastos/especies invasoras*	Presencia de pastos/especies invasoras	Posible arresto de sucesión debido a especies de hábito invasor	Toh et al. 1999, Baer y Groninger 2004
	Alta depredación de semillas y plántulas por animales	Comunidades faunísticas modificadas	Alta densidad de hormigas y roedores, composición diferente al bosque maduro	Holl y Quiroz-Nietzen 1999, Peña-Claros y de Boo 2002
	Compactación del suelo y baja fertilidad	Mayor compactación y fertilidad que en el bosque maduro	Alta compactación debido al pisoteo del ganado, alto contenido de N debido a quemaz frecuentes	Reiners et al. 1994, Holl 1999
	Microambiente estresante	Significativamente diferente que el bosque maduro	Alta radiación, baja humedad del aire y suelo, alta temperatura del aire y suelo	Williams-Linera et al. 1997, Holl 1999

+Falso para los bosques tropicales secos.

\*No siempre considerado una barrera que impide la regeneración (Chapman et al. 2002).

**Figura 2.** Proporción de estudios de investigación publicados que abordan las barreras que impiden la regeneración natural en hábitats tropicales después de perturbaciones antropogénicas.



**Figura 3.** Porcentaje de estudios publicados que abordan las barreras que impiden la regeneración natural en hábitats tropicales después de perturbaciones antropogénicas. El número de artículos publicados por país está indicado arriba de cada barra, la flecha indica aquellos países con un artículo publicado sobre el tema.

## ***Barreras que impiden la regeneración natural en los pastizales abandonados***

### ***Baja disponibilidad de semillas***

Se les conoce como propágulos a las estructuras vegetales necesarias para el desarrollo de una planta adulta (e.g., semillas, plántulas, tocones, o raíces). Las fuentes de propágulos pueden ser las comunidades vegetales maduras donde se producen las semillas, o la presencia de numerosos propágulos en el campo abierto que no han sido eliminados por las prácticas de manejo (e.g., banco de plántulas, presencia de tocones). Las fuentes de propágulos a partir de las cuales se regenera la selva tropical madura son la lluvia de semillas, el banco de semillas, el banco de plántulas, y el rebrote de raíces y tocones del suelo. En los pastizales ganaderos, los bancos de plántulas, tocones y raíces están generalmente ausentes o son inconspicuos, debido a aplicación de las prácticas de manejo relacionadas con el establecimiento de estos sistemas en los trópicos (e.g., uso del fuego previo al



establecimiento de pastos exóticos y pisoteo del ganado, entre otras; Uhl 1987). En los pastizales abandonados, la regeneración depende de las semillas que lleguen al sitio contenidas en la lluvia de semillas, o que se encuentren almacenadas en el banco de semillas. A continuación se describen las características de la lluvia y banco de semillas en los pastizales tropicales.

### ***Lluvia de semillas***

Numerosos estudios reportan que la abundancia de la lluvia de semillas disminuye a medida que la fuente de semillas se encuentra a mayor distancia del campo abierto (Cubiña y Aide 2001, Cardoso da Silva et al. 2002, Holl 2002, Camargo et al. 2002, entre otros; v 4). Así, el número de semillas contenidas en la lluvia disminuirá a medida que el bosque maduro o secundario se encuentre a mayor distancia del punto de muestreo (Aide y Cavellier 1994). La lluvia de semillas puede reducirse drásticamente a pocos metros (ca. 4 m) del borde de selva (Cubiña y Aide 1994) o alcanzar mayores distancias (>100 m) si existen estructuras que atraigan a dispersores hacia el campo abierto (Cardoso da Silva et al. 2002). La lluvia de semillas se considera “local” si proviene de árboles aislados en el pastizal o de remanentes de selva cercanos, y “foránea” si proviene de fuentes más lejanas, como remanentes de bosque o grandes extensiones de selva madura que no sean adyacentes al campo abierto (Pickett et al. 1987).

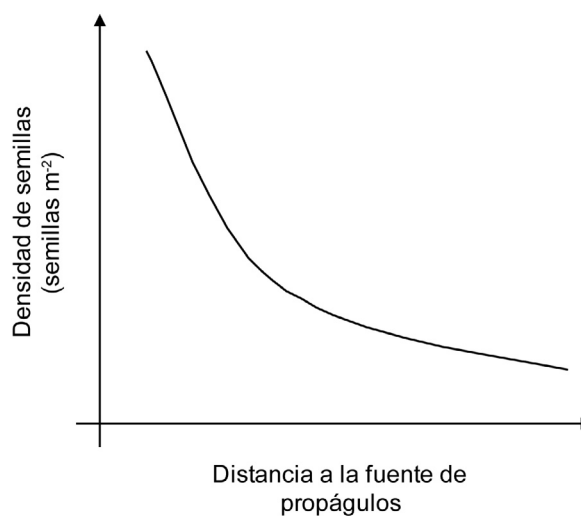
La fragmentación del continuo boscoso y la reducción en el área de bosque maduro se reflejan en la abundancia de la lluvia de semillas, debido a la disminución de árboles maduros que produzcan semillas y a la limitación de mecanismos de dispersión de las especies de la selva (Holl 1999). Mientras los árboles adultos se encuentren más lejos del área abierta, la llegada de semillas en la lluvia será menor que en el bosque maduro (Galindo-González et al. 2000). De forma similar, el movimiento de los dispersores se limitará a las áreas con disponibilidad de alimento y refugio, por lo que su presencia en áreas abiertas será menos probable que en la selva remanente (Cardoso da Silva et al. 2002). Por lo tanto, la abundancia de la lluvia de semillas es afectada principalmente por la magnitud del disturbio. Conforme la magnitud del disturbio sea mayor, es decir, la extensión de área desprovista de un dosel vegetal, menor será la probabilidad de que una semilla llegue al campo abierto.

La composición, diversidad y riqueza de la lluvia de semillas en el campo abierto puede ser reflejo de la comunidad adyacente de bosque maduro, a medida que las especies presentes en los remanentes cuenten con mecanismos para ser dispersadas a grandes distancias (Martínez-Garza y González-Montagut 1999). La lluvia de semillas en pastizales tropicales se caracteriza por ser considerablemente limitada en riqueza y diversidad, pues la mayoría de las especies de la selva, en especial las conocidas como *maduras*, *tolerantes*, *primarias* o *tardías*, pueden no estar adaptadas a dispersarse a

grandes distancias y menos aún hacia áreas abiertas (Martínez-Garza y González-Montagut 1999, Wijdeven y Kuzee 2000, Cubiña y Aide 2001). Las especies *pioneras*, *heliófilas*, *colonizadoras* o *tempranas* tendrán mayores probabilidades de llegar al campo abierto, gracias a los diversos mecanismos de dispersión que les permiten llegar a mayores distancias (Whitmore 1991). Aunado a lo anterior, la distancia a la que las semillas son dispersadas dependerá de varios componentes del paisaje, incluyendo la composición y abundancia de la comunidad de árboles aislados, y de la composición y abundancia de los remanentes de bosque de diferentes tamaños (Martínez-Garza y González-Montagut 1999, Guevara et al. 2004).

La fragmentación también afectará a las comunidades de animales que dispersan las semillas, tanto en abundancia, como en hábitos de vuelo (Cardoso da Silva et al. 2002). Como resultado, el grupo de especies vegetales que alcanzan el campo abierto estará limitado por las características de las especies de aves que las dispersan y se aventuren a las áreas abiertas (i.e., tamaño del ave, patrones de vuelo, capacidad y hábitos de alimentación, entre otros; Galindo-González et al. 2000, Cardoso da Silva et al. 2002). A pesar de que algunos estudios reportan la visita de aves y murciélagos a perchas establecidas en áreas abiertas (Cardoso da Silva et al. 2002, Holl 1998), la abundancia y riqueza de la lluvia de semillas es aún muy limitada en áreas abiertas extensas, ya sean pastizales u otro tipo de usos agropecuarios (Chapman y Chapman 1999, Duncan y Chapman 1999). Las corrientes de viento y topografía del área también pueden afectar la trayectoria que sufran las semillas dispersadas por viento (Janzen 2002). Debido a lo anterior, es fundamental considerar que las propiedades del disturbio afectarán las relaciones de los grupos de organismos entre sí y con el ambiente, modificando las características de los propágulos que se encontrarán en el campo abierto (Mesquita et al. 2001).

Se han realizado diversos esfuerzos para aumentar la lluvia de semillas en pastizales tropicales. El uso de perchas puede ser útil para aumentar la lluvia de semillas en el campo abierto, particularmente



**Figura 4.** Efecto de la distancia a la fuente de propágulos (e.g., bosque maduro o secundario, árboles aislados en pastizales) en la disponibilidad de semillas dispersadas al campo abierto.

si las perchas cuentan con algún atractor (e.g., frutos carnosos) para las aves (McClanahan y Wolfe 1993, Holl 1998). Otra alternativa es la siembra directa de semillas en el campo abierto. En programas de restauración de selvas de gran escala en la Amazonia, las semillas son encapsuladas en agar y diseminadas por avionetas que sobrevuelan las áreas degradadas. Sin embargo, hasta ahora este método es exclusivo de especies con semillas de  $\geq 3\text{mm}$  de diámetro (Governo do Stado de Sao Paulo 1990). Finalmente, aún cuando las semillas lleguen al campo abierto, otros factores subsecuentes pueden impedir la germinación y el establecimiento (Holl 1998), lo que nos lleva a otras barreras que impiden la regeneración en campos abandonados, como se explica más adelante.

### ***Banco de semillas***

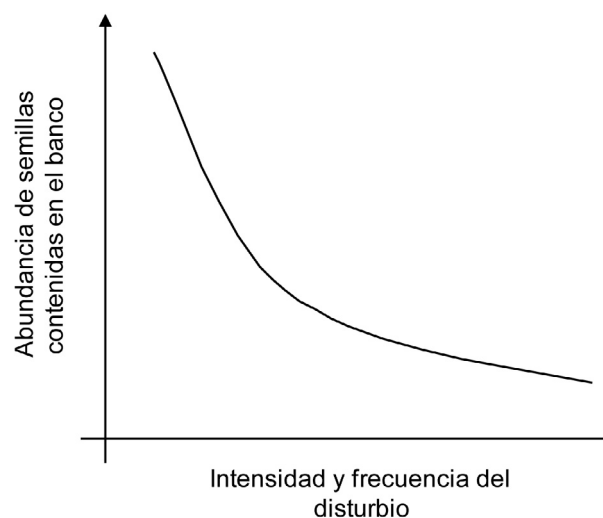
Las prácticas de manejo afectan en gran medida los mecanismos de regeneración natural *in situ*, como es la germinación del banco de semillas y el establecimiento de la comunidad de plántulas resultante (Uhl 1987). La abundancia, diversidad y viabilidad del banco de semillas son afectadas por la intensidad y frecuencia del disturbio, resultando en bancos de semillas considerablemente diferentes entre la selva madura y los lugares que han sido objeto de manejo a diferentes intensidades (Fig. 5; Quintana-Ascencio et al. 1996). El uso periódico del fuego y las prácticas de manejo de diversas intensidades (i.e., silvicultura, agricultura, pastoreo, etc.) tienden a cambiar la composición del banco de semillas de la selva por un nuevo conjunto de especies (Quintana-Ascencio et al. 1999, López-Toledo 2002), frecuentemente resultando en un banco de semillas pobre o muy limitado (Uhl 1987, Holl 1999, Benítez-Malvido et al. 2001). El uso del fuego puede eliminar a las semillas que se encuentran en el suelo, particularmente a aquellas de especies que no toleran choques de altas temperaturas (Holl 1999, Quintana-Ascencio et al. 1996), pero en cambio puede estimular la germinación de aquellas especies secundarias que se encuentran frecuentemente en campos que han sido quemados recientemente (e.g., *Trema micrantha*, *Occhrosia pyramidale*, y *Trichospermum mexicanum*, entre otras; Martínez-Ramos, en prep.) La alteración de los horizontes superficiales del suelo (e.g., por uso de maquinaria pesada) puede impedir la regeneración definitivamente (Nepstad et al. 1996; Parrotta et al. 1997). Algunos estudios sugieren que un período de 10 años puede ser necesario para recuperar el banco de semillas después de que un sitio es deforestado (Saulei y Swaine 1988). Sin embargo, si las prácticas de manejo son relativamente bajas en intensidad y frecuencia (i.e., no involucran el uso de fuego, la alteración de la estructura del suelo por uso de maquinaria pesada y/o la introducción de especies exóticas, entre otras), por un el banco de semillas puede permanecer relativamente viable, y por otro, la estructura y nutrientes del suelo pueden mantenerse de forma que la semillas entrantes en la lluvia de semillas puedan germinar (Uhl et al. 1988). Ambos escenarios contemplan la activación de procesos de sucesión

temprana, como la emergencia de plántulas de especies nativas, cuando las prácticas de manejo agropecuario son interrumpidas (Mesquita et al. 2001, Guevara et al. 2004).

Debido a que las semillas de algunas especies tropicales no permanecen en estado viable en el banco de semillas por períodos largos, la emergencia de plántulas provenientes de semillas del banco dependerá de las fuentes de semillas circundantes y la renovación periódica de las semillas del banco (Dalling et al. 1998). La cantidad de semillas viables contenidas en

el banco es el resultado de diversas interacciones biológicas y ambientales (Garwood 1989). Por ejemplo, las características morfológicas y fisiológicas de las especies (e.g., mecanismos de latencia y germinación), los factores bióticos encontrados en el campo abierto (e.g., presencia de consumidores potenciales de semillas), y el microclima (e.g., humedad del suelo y niveles de radiación necesarios para inhibir o activar la germinación), entre otros factores, determinarán cuánto tiempo pueden las semillas permanecer en el suelo antes de germinar o morir (Connel y Slatyer 1977, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993, Dalling et al. 1997, Wenny 2000). Los bancos de semillas de los pastizales tropicales están conformados principalmente por semillas con diámetro menor a tres milímetros, y de especies dispersadas por viento (Guevara y Laborde 1993). Las semillas de mayor tamaño son poco frecuentes debido a las limitaciones de dispersión. Ya sean semillas pequeñas o relativamente grandes, la estrategia de latencia de la especie puede determinar el tiempo que las semillas sobrevivan en el suelo (Camargo et al. 2002).

Dependiendo del contenido de humedad de las semillas, éstas pueden permanecer viables por cierto tiempo en el banco, antes de germinar (Ellis et al. 1990). Las semillas *recalcitrantes* –con mayor contenido de humedad, entre otras características- pueden permanecer por períodos cortos en el suelo antes de sufrir deshidratación o ser consumidas por hongos (Vieira y Scariot 2006). Por otro lado, las semillas *ortodoxas* –con testa dura y bajo contenido de humedad, entre otras propiedades-



**Figura 5.** Efecto de la intensidad y frecuencia del disturbio en la abundancia de semillas contenidas en el banco.

pueden permanecer viables en el banco por períodos relativamente más largos (Guevara y Laborde 1993, Quintana-Ascencio et al. 1996, Baskin y Baskin 1998, Corzo-Domínguez 2007). En cuanto al tamaño de la semilla, las semillas relativamente grandes pueden contar con recursos maternos tanto para defenderse de los depredadores (e.g., metabolitos secundarios), como para proveer a la plántula de energía. Por otro lado, las semillas pequeñas pueden permanecer latentes en el banco de semillas, o germinar rápidamente para escapar a la depredación por insectos, algunas veces sin necesidad de enterramiento (Peña-Claros 2001, Corzo-Domínguez 2007, García-Orth y Martínez-Ramos 2008).

Se trate de especies dispersadas por animales o por viento, una vez que las semillas se encuentran en el suelo son posibles diversos escenarios, como se ha explicado anteriormente. Ambos tipos de semillas enfrentarán en el pastizal condiciones diferentes a las que las especies están adaptadas cuando se encuentran en la selva madura, por lo que la abundancia y composición de las comunidades sucesionales no serán necesariamente similares a las de la selva madura (Zimmerman et al. 2001). Sin embargo, a medida que la semilla permanezca en el suelo por más tiempo, la probabilidad de que sea consumida por insectos, roedores u hongos aumenta (Peña-Claros y de Boo 2002, Woods y Elliot 2004, García-Orth y Martínez-Ramos 2008). Debido a las características ambientales del pastizal, los escenarios anteriores son frecuentes, mermando consistentemente la permanencia de semillas contenidas en el banco. Es por ello que la depredación de semillas es una barrera importante que impide la regeneración en pastizales, como se describe más adelante.

### ***Competencia con la vegetación del pastizal***

Al hablar de “calidad de sitio” me refiero a las condiciones bióticas y abióticas predominantes en el pastizal (*sensu* Martínez-Ramos y García-Orth 2007<sup>1</sup>). La comunidad de pastos y especies herbáceas que existan en el campo abierto, así como la comunidad de depredadores de semillas, son dos componentes importantes de las condiciones bióticas del campo abierto (Martínez-Ramos y García-Orth 2007). Así mismo, el microclima (e.g., humedad relativa y temperatura del suelo y del aire, y radiación lumínica) y las propiedades físicas y químicas del suelo son componentes de las condiciones abióticas del campo abierto. Como se mencionó anteriormente, la calidad de sitio y la disponibilidad de propágulos determinarán las características del proceso de regeneración natural en los pastizales abandonados.

El establecimiento de pastizales ganaderos frecuentemente involucra la introducción de pastos forrajeros exóticos para el pastoreo del ganado y la quema periódica del terreno para eliminar plagas y fortalecer el crecimiento del forraje (Uhl 1987, De Jong et al. 2000). Gracias a su efecto sobre

<sup>1</sup>Ver el anexo del presente documento de tesis: Sucesión secundaria y restauración de las selvas húmedas.

la estructura del suelo y el contenido de especies nativas en el banco de semillas, dichas prácticas permiten que se establezcan especies invasoras arvenses, posiblemente impidiendo usos agrícolas o la regeneración de la selva, aún en el largo plazo (e.g., *Pteridium aquilinum*; Aide et al. 1995, Den Ouden 2000). Las perturbaciones pueden alterar de tal modo las condiciones del sitio que su efecto sea visible cientos de años después de que ocurrieron (Gómez-Pompa et al. 1991). Por ello, es posible considerar que algunas prácticas de manejo modifican irreversiblemente las propiedades del sitio. Esto dependerá de la frecuencia e intensidad de las prácticas de manejo que se hayan aplicado en particular (Fig. 1). Algunas prácticas de manejo, en especial aquellas que alteran la estructura y fertilidad del suelo consistentemente, pueden favorecer el establecimiento de especies herbáceas exóticas con propiedades invasoras (e.g., pasto “cola de zorra”, *Echinochloa polystachia*, X. García-Orth, obs. per., Peñaloza-Guerrero 2008). Es importante considerar a las áreas de pastizal abandonadas como comunidades más diversas y heterogéneas que un pastizal activo, donde las especies herbáceas e invasoras son relativamente eliminadas por las prácticas de manejo. Sin embargo, al momento del abandono, las especies ruderales inician procesos de colonización, al igual que las especies nativas. Con el paso del tiempo, el pastizal cambia en estructura y composición, y es posible observar el establecimiento de diversos grupos de especies ruderales, con variaciones espacio-temporales.

La vegetación nativa interactúa con la vegetación del pastizal de formas diferentes. La presencia de especies exóticas o invasoras puede afectar la reproducción, crecimiento o sobrevivencia de las especies nativas, debido a relaciones de competencia interespecífica (Fig. 6; Connell y Slatyer 1977). Por otro lado, la presencia de especies exóticas puede facilitar el establecimiento de las especies nativas, en comparación con la ausencia total de las primeras (Connell y Slatyer 1977). El papel de la vegetación del pastizal es controvertido de acuerdo a lo observado por diversos estudios, lo cual indica que la presencia de los pastos puede favorecer el establecimiento de algunas especies nativas en ciertas etapas del establecimiento, pero impedir el desarrollo de los individuos en etapas donde la competencia se incrementa, como es el caso de las plántulas (González-Montagut 1996, Benítez-Malvido et al. 2001). La interacción entre las especies nativas de la selva y las especies exóticas del pastizal puede ser de diversa índole de acuerdo con la especie de la que se trate y con la etapa de vida en la que se encuentre un propágulo (e.g., semilla, plántula, juvenil o adulto; Benítez-Malvido et al. 2001).

En el caso de un propágulo que llega al campo abierto, los pastos pueden interactuar de diferente manera con éste. Por un lado, pueden facilitar a una semilla escapar de la depredación, ya que ésta puede ser menos evidente para los depredadores, al permanecer oculta entre la biomasa de los pastos (Blate et al. 1998). Por otro lado, los pastos pueden inhibir la colonización al cubrir densamente

el suelo, compitiendo por el espacio y haciendo que sea poco probable que la semilla atraviese su cobertura, llegue al suelo y germine (Benítez-Malvido et al. 2001), de manera similar al efecto de una capa gruesa de hojarasca en el suelo del bosque maduro (Facelli y Pickett 1991).

Una plántula puede beneficiarse de las condiciones microclimáticas que los pastos mantienen (e.g., humedad, temperatura y radiación) en etapas inmediatamente posteriores a la germinación (González-Montagut 1996, Zimmerman et al. 2001). Sin embargo, cuando la plántula se haya establecido y requiera niveles de radiación mayores, es posible que tenga que competir con los pastos para alcanzar la superficie de la cobertura vegetal (Holl 2002). En el caso de un individuo juvenil (mayor a 1 m de alto para especies tropicales, por ejemplo), los pastos pueden competir por el espacio, humedad y nutrientes a nivel subterráneo, impidiendo el desarrollo del sistema radicular del individuo (Hau y Corlett 2003). Por los efectos mencionados anteriormente, la vegetación del pastizal puede facilitar o impedir el establecimiento de las especies nativas, afectando la persistencia de los individuos adultos a través del tiempo y espacio. Esto dependerá tanto de las características de la comunidad de pastos como de las características de las especies nativas (ver, por ejemplo: Blate et al. 1998, Holl 1998, Benítez-Malvido et al. 2001, Holl 2002, Hau y Corlett 2003; pero ver Chapman et al. 2002).

### ***Condiciones microclimáticas estresantes y baja fertilidad del suelo***

Una vez que se ha eliminado la cobertura vegetal original, el microclima en el pastizal será consistentemente diferente a aquél que ocurre bajo el dosel de la selva madura o bosques secundarios (Reiners et al. 1994, Holl 2002). El microclima es un componente muy importante de la calidad de sitio, junto con las características del suelo, tanto originales, como las que son producto del manejo que se le da al sitio durante el uso agropecuario (Uhl 1987).

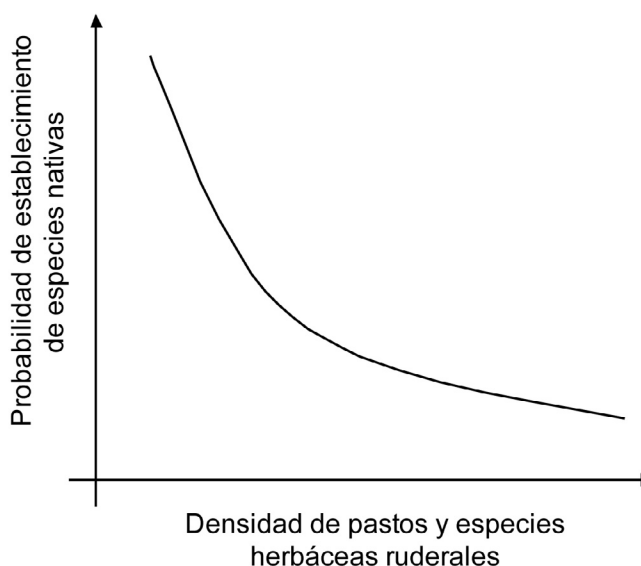
Comparados con otros ecosistemas, los bosques tropicales tienen suelos de baja fertilidad, con un ciclaje de nutrientes dinámico (Whitmore 1993). La biomasa del bosque (ya sea en pie o en la hojarasca) es el principal almacén de nutrientes, mientras que el contenido de nutrientes en el suelo es relativamente menor, debido a altos niveles de precipitación y lixiviación, aunados a otros procesos pedogenéticos (Vitousek y Sanford 1986).

El establecimiento de pastizales ganaderos involucra diversos cambios en las propiedades químicas y físicas del suelo del bosque, particularmente si el uso del fuego es recurrente (Reiners et al. 1994). Algunas propiedades del suelo como el contenido de materia orgánica, sin embargo, pueden ser mayores en el pastizal cuando se le compara con el bosque maduro, debido a la liberación de biomasa posterior al uso del fuego (Reiners et al. 1994, Nepstad et al. 1996). En general, la fertilidad del suelo puede ser mayor en los pastizales ganaderos cuando se le compara con el bosque maduro, debido

a un aumento en la acidez y en el contenido de bases intercambiables, pero bajo en concentración de nitratos (Reiners et al. 1994). Los ciclos de carbono y nitrógeno pueden estar afectados por las propiedades físicas del suelo como la capacidad de infiltración, percolación, aireación, y otras, que están directamente afectadas por el tránsito del ganado y la generación de desechos orgánicos por el mismo (Reiners et al. 1994).

Las variables microclimáticas como la radiación, temperatura y humedad son significativamente diferentes entre la selva y el pastizal (González-Montagut 1996, Holl 1999, Holl et al. 2000). Los niveles de radiación solar y de temperatura del aire y suelo en el pastizal pueden superar consistentemente (5°C) a los valores registrados bajo el dosel del bosque maduro (González-Montagut 1996, Holl 1999). La humedad relativa atmosférica y la humedad del suelo pueden ser menores en el pastizal que en el sotobosque, y más aún si la vegetación del pastizal es eliminada, especialmente en temporada de sequía (González-Montagut 1996, Holl 1999). Estas alteraciones de las condiciones microclimáticas afectan la comunidad regenerativa a diversos niveles.

Las condiciones microclimáticas a nivel del suelo afectan el período durante el cual las semillas permanecen viables en banco, así como la germinación y la sobrevivencia de las plántulas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993, Holl 1999). La etapa entre el estadio de plántula y juvenil también puede ser afectada por las propiedades químicas y físicas del suelo (Hau y Corlett 2003). La compactación del suelo puede ser un obstáculo consistente que impida el establecimiento de las plántulas, debido a la incapacidad de las raíces de penetrar los agregados de suelo (Nepstad et al. 1996). Por lo tanto, las propiedades del suelo y las condiciones microclimáticas en el campo abierto limitarán el conjunto de especies que alcanzarán la edad adulta, después de superar diversos filtros, resultando en baja regeneración natural en pastizales ganaderos (Aide y Cavelier 1994).



**Figura 6.** Efecto de la densidad de pastos/herbáceas ruderales en la probabilidad de establecimiento de especies nativas en pastizales ganaderos abandonados.



Si las plántulas llegan a establecerse, por ejemplo, bajo la protección de algún arbusto u árbol aislado que amortigüe el microclima en etapas tempranas (Vieira et al. 1994), éstas pueden superar la altura del árbol protector y encontrarse desprovistas de dosel. En ese caso, los juveniles pueden sufrir deshidratación y/o saturación lumínica que a su vez les impida sobrevivir en dichas condiciones (Du et al. 2008). Algunas especies pueden sufrir limitaciones fotosintéticas debido a condiciones ambientales estresantes (e.g., alta radiación y temperatura atmosférica, baja humedad del suelo y aire, y baja disponibilidad de agua y nutrientes), características de los pastizales ganaderos (Loik y Holl 1999). Aún en temporada de lluvias, es posible que las plantas que no se encuentren bajo el dosel sean incapaces de aprovechar el agua disponible en el suelo, debido a la alta radiación y cargas calóricas, que resultan en el aumento de la transpiración y la saturación de los aparatos fotosintéticos, limitando la actividad fotosintética (Loik y Holl 1999).

Como se menciona más adelante, en lugares donde las condiciones ambientales son amortiguadas por elementos como islas o parches de vegetación remanente o árboles y arbustos aislados, el microclima se modifica consistentemente y esto permite el establecimiento de otras especies nativas (Williams-Linera et al. 1998).

### ***Alta depredación de semillas***

Finalmente, menciono aquí a la depredación de semillas como uno de los componentes de la calidad de sitio y una importante barrera que impide la regeneración de selvas en pastizales abandonados (Howe et al. 1985, Schupp 1988, Chapman 1989). La remoción de semillas por animales puede impedir la germinación y el establecimiento de plántulas, por lo tanto afectando la densidad y composición de la comunidad sucesional (Guariguata y Pinard 1998). En los pastizales ganaderos, la remoción de semillas puede variar considerablemente dependiendo de múltiples variables, pero sin duda es una importante barrera que impide el establecimiento de especies nativas (Nepstad et al. 1990, Holl y Lulow 1997). De acuerdo con la hipótesis de escape de Janzen y Connell, los animales herbívoros se concentrarán en los lugares donde la disponibilidad de recursos sea mayor, es decir, cerca de los árboles que producen semillas y bajo cuyo dosel se forman los bancos de plántulas (Janzen 1970, Connell 1971). Los propágulos que se encuentren lejos del árbol parental tendrán entonces mayores probabilidades de escapar a la depredación. De acuerdo con esta hipótesis, es posible suponer que las semillas que sean dispersadas a los pastizales ganaderos tendrán mayores probabilidades de no ser depredadas comparadas con aquellas que se dispersan bajo los árboles madre. Sin embargo, numerosos estudios reportan que las tasas de depredación de semillas en pastizales abandonados y

sitios de sucesión temprana son incluso mayores que en el bosque maduro o cerca de éste (Camargo et al. 2002, Peña-Claros y de Boo 2002, Jones et al. 2003, Corzo-Domínguez 2007).

Lo anterior se explica si se describe la abundancia y composición de las comunidades de depredadores en el pastizal abandonado; éstas son distintas de las comunidades de depredadores del bosque maduro (Jones et al. 2003, Dunn 2004). La abundancia y composición de las comunidades de los consumidores de semillas son generalmente alteradas con la deforestación, y tal es el caso de las especies de hormigas y roedores, y con ello las correspondientes tasas de remoción (Peña-Claros y de Boo 2002, Fornara y Dalling 2005). Se ha reportado que la comunidad de hormigas es un vector importante en la remoción de semillas en el campo abierto (Woods y Elliot 2004, García-Orth y Martínez-Ramos 2007), en algunas ocasiones asociada a árboles aislados u otros elementos de la vegetación en el paisaje (Mull y MacMahon 1997). Tanto roedores como hormigas pueden modificar consistentemente las especies que llegan a establecerse en el campo abierto (Blate et al. 1998).

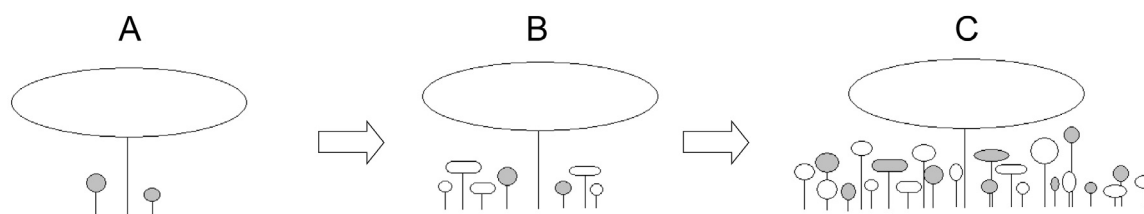
La depredación de semillas en pastizales es altamente variable a lo largo del paisaje (Jones et al. 2003), y no todas las especies son preferidas en igual grado por los depredadores (Holl y Lulow 1997, Peña-Claros y de Boo 2002). Algunas propiedades de las semillas como tamaño (o facilidad de transportación), color, presencia de pulpa, contenido de nutrientes, y/o presencia de metabolitos secundarios, entre otros, puede hacer que algunas especies parezcan más atractivas que otras para los depredadores (Blate et al. 1998). En algunos casos, las semillas pequeñas pueden sufrir mayor depredación que las semillas de mayor tamaño (Peña-Claros 2001, García-Orth y Martínez-Ramos 2008), sin embargo, no se han determinado patrones específicos relacionados con el tamaño de la semilla y la depredación post-dispersión (Moles et al. 2003). Pueden existir diferencias considerables en la depredación de semillas dependiendo del sitio (incluso a muy pequeña escala o micro-sitio), la distancia a los remanentes de selva, o la densidad de semillas encontradas en el campo abierto (Hulme 1994, Jones et al. 2003, Myster 2003). Sin embargo, en algunos sitios en particular, la remoción de semillas puede ser baja y no ser considerada una barrera contra la regeneración natural (Holl 2002, Aide y Cavelier 1994).

## ***Introducción al problema de estudio que aborda esta tesis:***

### ***¿Cómo se modifican las barreras que impiden la regeneración natural en presencia de los árboles aislados en pastizales?***

Las barreras que se han descrito anteriormente varían en intensidad y frecuencia de acuerdo al pasado y presente del pastizal abandonado. Las características de la historia de uso del suelo resultan en una condición particular para cada sitio, de acuerdo con las prácticas de manejo, períodos de abandono y otros usos que se le haya dado al sitio. A partir de que el pastizal es abandonado, los elementos que se encuentren presentes en el sitio serán determinantes en los patrones sucesionales que ocurran en el sitio, tanto a nivel de distribución en el espacio, como con respecto a la abundancia y composición de la comunidad sucesional.

En los trópicos es común observar árboles aislados en los campos abandonados, debido a múltiples motivos que pueden resultar en su conservación (Manning et al. 2006). Los árboles aislados en los pastizales ganaderos abandonados tienen un papel fundamental en los patrones de regeneración del bosque tropical, a diversas escalas (Guevara 1986, Harvey y Haber 1999, Toh et al. 1999, Slocum y Horvitz 2000, Carriere et al. 2002, Manning et al. 2006, entre otros). Definidos como *núcleos de regeneración*, los árboles aislados permiten que ocurran diversos procesos sucesionales bajo su copa y en la vecindad de ésta (Otero-Arnaiz et al. 1999, Slocum y Horvitz 2000, Guevara et al. 2004),



**Figura 7.** Esquema del proceso de sucesión secundaria siguiendo un modelo de sucesión nucleada (modificado de Yarranton & Morrison 1974). La sucesión nucleada se inicia gracias a la presencia de un árbol aislado que modifica las condiciones ambientales bajo su copa (A). Esto permite que se establezcan otros individuos de otras especies (B). La llegada de dichos individuos modifica el ambiente a su vez, lo que permite la colonización de otras especies. A medida que las condiciones ambientales son modificadas, el área que es colonizada por nuevos individuos aumenta (C).

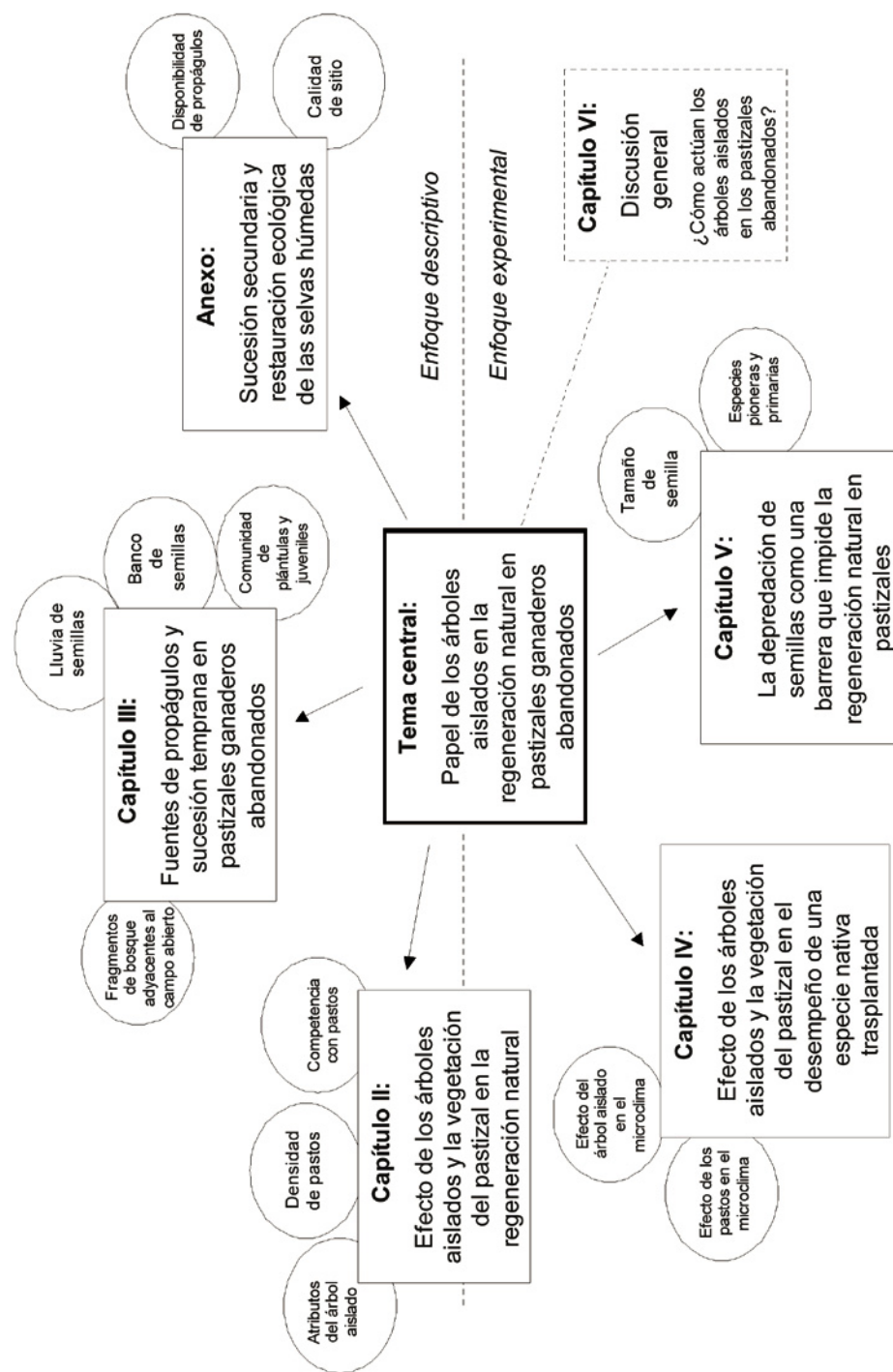
siguiendo un patrón de sucesión nucleada en el campo abierto (Fig. 7; *sensu* Yarranton y Morrisson 1974).

Los procesos descritos en los apartados anteriores como barreras que impiden la regeneración en pastizales abandonados se modifican en la presencia de los árboles aislados. Los árboles aislados interactúan tanto con factores biológicos como abióticos, modificando la disponibilidad de propágulos y la calidad de sitio en los pastizales abandonados. ¿Cómo se modifican las barreras que impiden la regeneración natural en presencia de los árboles aislados? ¿Cuál es el potencial regenerativo de los árboles aislados en cuanto a las fronteras espaciales de colonización a su alrededor, de acuerdo con las características del árbol así como con las características del sitio? ¿Cómo puede aplicarse la ecología de la regeneración natural, en particular la relacionada a los árboles aislados, para proponer técnicas de manejo de regeneración de selvas? Estas son algunas incógnitas que se mantienen presentes en la investigación sobre la ecología de regeneración de selvas y la restauración ecológica.

Dada la creciente fragmentación de los ecosistemas, el conocer los mecanismos que imperan en los paisajes fragmentados, respecto a las limitantes de la regeneración natural, así como a los posibles elementos catalizadores de la misma, resulta fundamental para comprender la dinámica sucesional de estos paisajes alterados. Dicha información enriquece nuestro conocimiento acerca del funcionamiento de los ecosistemas ante los escenarios actuales, además de ser fundamental para generar propuestas de manejo de estos paisajes compuestos de matrices dinámicas de uso de suelo. La importancia de los árboles aislados en los pastizales ganaderos abandonados se incrementa conforme la investigación científica aporta nueva información sobre cómo estas estructuras modifican consistentemente las trayectorias sucesionales que pueden ocurrir en su presencia.

La presente investigación pretende enriquecer el conocimiento acerca del papel de los árboles aislados en la regeneración natural de la selva tropical en los pastizales abandonados. En particular, este estudio aborda el efecto de los árboles aislados en la intensidad de las barreras que impiden la regeneración natural en los pastizales (e.g. dispersión de semillas, establecimiento de plántulas, competencia con pastos y depredación de semillas, entre otras; Fig. 8), así como las interacciones bióticas y abióticas que ocurren entre el árbol aislado, el pastizal abandonado, y otros componentes del paisaje. Finalmente, esta investigación propone técnicas y lineamientos para aprovechar la presencia de los árboles aislados durante el proceso de regeneración de selvas en pastizales abandonados.

**Figura 8.** Contenido del presente documento de tesis. Los temas de los capítulos se encuentran en los recuadros. Los círculos mencionan algunas barreras descritas en el Capítulo I que se abordan en los subsecuentes capítulos. Los temas y capítulos abordados se pueden dividir por la aproximación descriptiva o experimental, indicada por la línea punteada.



## Literatura citada

- Achard, F., H. D. Eva, H. J. Stibig, P. Mayaux, J. Gallego, T. Richards y J. P. Malingreau. 2002. Determination of deforestation rates of the World's humid tropical forests. *Science* 297:999-1002.
- Aide, T. M. y J. Cavelier, 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* 2:219-229.
- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, L. Herrera, M. Rosario y M. Serrano. 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 77:77-86.
- Baer, S. G. y J. W. Groninger. 2004. Herbicide and tillage effects on volunteer vegetation composition and diversity during reforestation. *Restoration Ecology* 12:258-267.
- Baskin, C. C. y J. M. Baskin. 1998. Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Academic Press, San Diego. 666 p.
- Bazzaz, F. A. 1984. Dynamics of wet tropical forests and their species' strategies. Pags. 233-243 en E. Medina, H. R. Mooney, y C. Vasquez (eds.). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Dr. W. Junk, La Haya, Holanda.
- Benítez-Malvido, J., M. Martínez-Ramos y E. Ceccon. 2001. Seed rain vs. Seed bank, and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation. In: *Life forms and Dynamics in tropical forests*. F. Gottsberger y S. Liede (eds.). J. Cramer in der Gebruder Bomtraeger Vertagsbuchhandlung, Berlin.
- Blate, G. M., D. R., Peart y M. Leighton. 1998. Post-dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a Southeast Asian rainforest. *Oikos* 82:522-538.
- Brokaw, N. L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology* 75:9-19.
- Camargo, J.L., I.D. Feraz y A.M. Imakawa. 2002. Rehabilitation of degraded areas of Central Amazonia using direct sowing of forest tree seeds. *Restoration Ecology* 10:636-644.
- Carriere, S. M. 2002. Effects of remnant trees in fallows on diversity and structure of forest regrowth in a slash-and-burn agricultural system in Southern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 18:375-396.
- Cardoso da Silva, C. J. M., C. Uhly G. Murray. 2002. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Conservation Biology* 10:491-503.
- Chapman, C. A. 1989. Primate seed dispersal—The fate of dispersed seeds. *Biotropica* 21:148-154.
- Chapman, C. A. y L. J. Chapman. 1999. Forest restoration in abandoned agricultural land: a case study from East Africa. *Conservation Biology* 13:1301-1311.
- Chapman, C. A., L. J. Chapman, A. Zanne y M. A. Burgess. 2002. Does weeding promote regeneration of an indigenous tree community in felled pine plantations in Uganda? *Restoration Ecology* 10:408-415.
- Chazdon, R. L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:51-71.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En P. J. Den Bour y P. R. Gradwell (eds.). *Dynamics of populations*, pp. 298-312. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, Holanda.
- Connell, J. H. y R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111:1119-1144.
- 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. Universidad Nacional Autónoma de México. México, 88 p.
- Cubiña, J. M. y T. M. Aide. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* 33:260-267.
- Dalling, J. W., M. D. Swaine y N. C. Garwood. 1997. Soil seed bank community dynamics in seasonally moist lowland tropical forest, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 13:659-680.
- Dalling, J. W., M. D. Swaine y N. C. Garwood. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology* 79:564-578.
- De Jong, B. H. J., S. Ochoa-Gaona, M. A. Castillo-Santiago, N. Ramírez-Marcial y M. A. Cáiros. 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio* 29:504-511.
- Den Ouden, J. 2000. The role of bracken (*Pteridium aquil-*

- linum) in forest succession. PhD. Thesis, Wageningen University, Wageningen, The Netherlands, 218 pp.
- Du, X., C. Liu, X. Yu y K. Ma. 2008. Effects of shading on early growth of *Cyclobalanopsis glauca* (Fagaceae) in subtropical abandoned fields: implications for vegetation restoration. *Acta Oecologica* 33:154-161.
- Duncan, R. S. y C. A. Chapman. 1999. Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa. *Ecological Applications* 9:998-1008.
- Dunn, R. R. 2000. Isolated trees as foci of diversity in active and fallow fields. *Biological Conservation* 95:317-321.
- Ellis, R. H., T. D. Hong, E. H. Roberts y K. L. Tao. 1990. Low moisture content limits to relations between seed longevity and moisture. *Annals of Botany* 65:493-504.
- Facelli, J. M. y S. T. A. Pickett. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review* 57:1-32.
- Fearnside, P. M. 1999. Biodiversity as an environmental service in Brazil's Amazonian forests: risks, value and conservation. *Environmental Conservation* 26:305-321.
- Fornara, D.A. y J. W. Dalling. 2005. Post-dispersal removal of seeds of pioneer species from five Panamanian forests. *Journal of Tropical Ecology* 21:79-84.
- Galindo-González, J., S. Guevara y V. J. Sosa. 2000. Bat and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* 14:1693-1703.
- García-Orth, X. y M. Martínez-Ramos. 2008. Seed dynamics of early and late successional tree species in tropical abandoned pastures: seed burial as a way of evading predation. *Restoration Ecology* 16:435-443.
- Garwood, N. C. 1989. Tropical soil seed banks: a review. In L.A.R. Leck, R.L. Simpson y V.T. Parker (eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*, 149-190. Academic Press, San Diego, California.
- Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes, y S. Guevara. 1972. The tropical rainforest: a nonrenewable resource. *Science* 177:762-765.
- Gómez-Pompa, A., T. C. Whitmore, y M. Hadley (eds.). 1991. *Rain Forest Regeneration and Management*. UNESCO, Paris and Parthenon, New Jersey. 457 p.
- González-Montagut, R. 1996. Establishment of three rain forest species along the riparian corridor-pasture gradient in Los Tuxtlas, Mexico. Ph.D. Dissertation. Harvard University, Cambridge.
- Governo do Estado de Sao Paulo. 1990. *A Serra do Mar: Degradacao e Recuperacao*. Secretaria do Meio Ambiente, Instituto de Botanica. Sao Paulo, Brasil. 53 p.
- Grau, H. R., T. M. Aide, J. K. Zimmerman, J. R. Thomlinson, y E. Helmer. 2003. The Ecological Consequences of Socioeconomic and Land-Use Changes in Postagriculture Puerto Rico. *BioScience* 53:1159-1168
- Guariguata, M. R., y M. A. Pinar. 1998. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: implications for natural forest management. *Forest Ecology and Management* 112:87-99.
- Guevara, S. y J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* 107/108:319-338.
- Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos. 2004. Rain forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 36:99-108.
- Guevara, S., S. E. Purata, y E. Van der Maarel. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66:77-84.
- Harvey, C. y W. Haber. 1999. Remnant trees and the conservation of biodiversity in Costa Rica pastures. *Agroforestry Systems* 44:37-68.
- Hau, B. C. H. y R. T. Corlett. 2003. Factors affecting the early survival and growth of native tree seedlings planted on a degraded hillside grassland in Hong Kong, China. *Restoration Ecology* 11:483-488.
- Holl, K. D. 1998. Do bird perching structures elevate seed rain and seedling establishment in abandoned tropical pasture? *Restoration Ecology* 6:253-261.
- Holl, K. D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31:229-242.
- Holl, K. D. 2002. Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *Journal of Ecology* 90:179-187.
- Holl, K. D., y M. E. Lulow. 1997. Effect of species, habitat and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica* 29:459-468.
- Holl, K. D., and E. Quiros-Nietzen. 1999. The effect of rabbit herbivory on reforestation of an abandoned pasture in southern Costa Rica. *Biological Conservation* 87:391-395.
- Holl, K. D., M. E. Loik, E. H. V. Lin, y I. A. Samuels. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* 8:339-349.
- Horn, H. S. 1974. The ecology of secondary succession.



- Annual Review of Ecology and Systematics 5:25-37.
- Howe, H. F., E. W. Schupp y L. C. Westley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a Neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66: 781-791.
- Hulme, P. E. 1994. Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. *Journal of Ecology* 82:645-652.
- ITTO (International Tropical Timber Organization). 2002. ITTO Guidelines for the restoration, management and rehabilitation of degraded and secondary tropical forests. ITTO Policy Development Series, No. 13.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *The American Naturalist* 105:97-112.
- Janzen, D. H. 2002. Tropical dry forest: Area de Conservación Guanacaste, northwestern Costa Rica. In *Handbook of ecological restoration*, Vol. 2l, ed. By A. J. Davy y M. Perrow, 559-83. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jones, F. A., C. J. Peternos, y B. L. Haines. 2003. Seed predation in Neotropical pre-montane pastures: site, distance, and species effect. *Biotropica* 35:219-225.
- Leslie, A. J. 1987. A second look at the economics of natural management systems in tropical mixed forests. *Unasylva* 155:46-58.
- Loik, M. E. y K. D. Holl. 2001. Growth and photosynthesis of tropical tree seedlings under grass and under shrubs in early-successional tropical old fields, Costa Rica. *Oecologia* 127:40-50.
- López-Toledo, L. 2002. Banco de semillas en pastizales ganaderos y en dos ambientes de selva húmeda en la región Lacandona, Chiapas. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Manning, A. D., J. Fischer, y D. B. Lindenmayer. 2006. Scattered trees are keystone structures – Implications for conservation. *Biological Conservation* 132:311-321.
- Marcano-Vega, H., T. M. Aide y D. Baez. 2002. Forest regeneration in abandoned coffee plantations and pastures in the Cordillera Central of Puerto Rico. *Plant Ecology* 161:75-87.
- Martínez-Garza, C. y R. González-Montagut. 1999. Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico. *Plant Ecology* 145:255-265.
- Martínez-Ramos, M. y X. García-Orth. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80(Suplemento):69-84.
- McClanahan, T. R. y R. W. Wolfe. 1993. Accelerating forest succession in a fragmented landscape: the role of birds and perches. *Conservation Biology* 7:279-288.
- Mesquita, R. C. G., K. Ickes, G. Ganade y G. B. Williamson. 2001. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology* 89:528-537.
- Moles, A. T., D. I. Warton y M. Westoby. 2003. Do small-seeded species have higher survival through seed predation than large-seeded species? *Ecology* 84:3148-3161.
- Mull, J. F. y J. A. MacMahon. 1997. Spatial variation in rates of seed removal by harvester ants (*Pogonomyrmex occidentalis*) in a shrub-steppe ecosystem. *American Midland Naturalist* 138:1-13.
- Myster, R.W. 2003. Effects of species, density, patch-type, and season on post-dispersal seed predation in a Puerto Rican pasture. *Biotropica* 35:542-546.
- Nepstad, D. C., C. Uhl y E. A. Serrao. 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: A case study from Paragominas, Para, Brazil. En A. B. Anderson (ed.). *Alternatives to deforestation: Steps toward sustainable use of the Amazon Rain Forest*, pp. 215-229. Columbia University Press, New York, New York.
- Nepstad, D. C., C. Uhl, C. A. Pereira y J. M. Cardoso da Silva. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76:25-39.
- Otero-Arnaiz, A., S. Castillo, J. Meave y G. Ibarra-Manríquez. 1999. Isolated pasture trees and the vegetation under their canopies in the Chiapas Coastal plain, México. *Biotropica* 31:243-254.
- Parrotta, J. A., O. H. Knowles y J. M. Wunderle Jr. 1997. Development of floristic diversity in 10-year-old restoration forests on a bauxite mined site in Amazonia. *Forest Ecology and Management* 99:21-42.
- Peña-Claros, M. 2001. Secondary forest succession: Processes affecting the regeneration of Bolivian tree species. PhD Dissertation. Universiteit Utrecht.
- Peña-Claros, M. y H. de Boo. 2002. The effect of forest successional stage on seed removal of tropical rain forest tree species. *Journal of Tropical Ecology* 18:261-274.
- Peñalosa-Guerrero, C. B. 2008. Efecto de sombra y estrés mecánico al rizoma de *Pteridium aquilinum*, un helecho invasor en los trópicos de México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 48 p.
- Pickett, S. T. A., S. L. Collins, y J. J. Armesto. 1987. A hi-

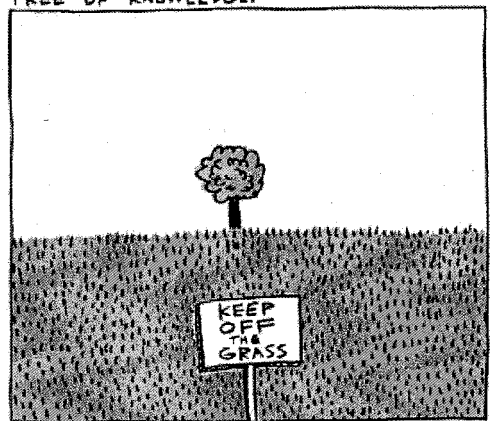


- erarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* 69:109-114.
- Prance, G.T. 1977. Floristic inventory of the tropics: where do we stand? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 64:659-684.
- Quintana-Ascencio, P., M. González-Espinoza, N. Ramírez-Marcial, G. Domínguez-Vázquez y M. Martínez-Icó. 1996. Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica* 28:192-209.
- Raven, P. H. y D. I. Axelrod. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61:539-673.
- Reiners, W. A., A. F. Bowman, W. F. J. Parsons, y M. Keller. 1994. Tropical rainforest conversion to pasture: changes in vegetation and soil properties. *Ecological Applications* 4:363-377.
- Sampaio, E., Salcedo, I. H. y Kauffman, J. B. 1993. Effect of different fire severities on coppicing of caatinga vegetation in Serra Talhada, Pe, Brazil. *Biotropica* 25:452-460.
- Saulei, S. M. y M. D. Swaine. 1988. Rain forest seed dynamics during succession at Gogol, Papua New Guinea. *Journal of Ecology* 76:1133-1152.
- Schupp, E. W. 1988. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos* 51:71-78.
- Slocum, M. G. y C. C. Horvitz. 2000. Seed arrival under different genera of trees in a neotropical pasture. *Plant Ecology* 149:51-62.
- Southgate, D. 1998. Tropical forest conservation. An economical assessment of the alternatives in Latin America. Oxford University Press, 175 p.
- Toh, I., M. Gillespie y D. Lamb. 1999. The role of isolated trees in facilitating tree seedling recruitment at a degraded sub-tropical rainforest site. *Restoration Ecology* 7:288-297.
- Uhl, C. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* 75:377-407.
- Uhl, C., R. Buschbacher y E. A. S. Serrao. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I: Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* 76:663-681.
- Van Steenis C. G. G. J. 1958. Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types: The biological nomad theory. *Proceedings of the Symposium on Humid Tropics Vegetation, Kandy. UNESCO, Paris, France.*
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:69-87.
- Vieira, D. L. M. y A. Scariot. 2006. Effects of jogging, liana tangles and pasture on seed fate of dry forest tree species in Central Brazil. *Forest Ecology and Management* 230:197-205.
- Vieira et al., 1994 I.C.G. Vieira, C. Uhl and D. Nepstad, The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. as a 'succession facilitator' in an abandoned pasture in Paragominas, Amazonia. *Vegetatio* 115:91-99.
- Vitousek, P. M. y R. L. Sanford. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:137-167.
- Webb, L. J., J. G. Tracey, y W. T. Williams. 1972. Regeneration and pattern in the subtropical rain forest. *Journal of Ecology* 60:675-695.
- Wenny, D. G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs* 70:331-351.
- Whitmore, T. C. 1991. Tropical rain forest dynamics and its implications for management. En: Gómez-Pompa, T.C. Whitmore y M. Hadley (eds). *Rainforest regeneration and management. Man and the Biosphere Series, UNESCO.*
- Whitmore, T. C. 1993. An introduction to tropical rain forests. Oxford University Press. USA. 225 pp.
- Wijdeven, S. M. J. y M. E. Kuzee. 2000. Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restoration Ecology* 8:414-424.
- Williams-Linera, G., V. Domínguez-Gastelú y M. E. García-Zurita. 1998. Microenvironment and floristics of different edges in a fragmented tropical rainforest. *Conservation Biology* 12:1091-1102.
- Woods, K. y S. Elliott. 2004. Direct seeding for forest restoration on abandoned agricultural land in Northern Thailand. *Journal of Tropical Forest Science* 16:248-259.
- Yarranton, G. A. y R. G. Morrison. 1974. Spatial Dynamics of a Primary Succession: Nucleation. *The Journal of Ecology* 62:417-428.
- Zimmerman, J. K., J. B. Pascarella y T. M. Aide. 2001. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8:350-360.

«Un pour tous,  
tous pour un. »

*-Alexandre Dumas, Les Trois Mousquetaires*

TREE OF KNOWLEDGE.



MR. FISH



# Capítulo II

## **Effect of isolated trees and grass on rainforest early regeneration in recently abandoned tropical pastures of southeast Mexico**

Ximena García-Orth<sup>1</sup> and Miguel Martínez-Ramos<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup> Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México

### *Abstract*

Isolated trees play a key role in favoring rainforest regeneration in abandoned pastures, therefore they have been considered as *recruitment foci*. Several intrinsic (e.g., height, phenology, architecture, and crown structure) and extrinsic (e.g., microenvironment) factors related to isolated trees may influence forest regeneration in pastures, but these effects are still to be understood. We studied the single and interactive effects of isolated tree identity, distance to isolated tree, and presence of exotic grasses on the structure (abundance, species diversity, and composition) and dynamics (recruitment, mortality, and growth) of regenerating woody (tree, shrub, and liana) communities during the first 21 months after pasture abandonment in Marqués de Comillas, southeast Mexico. The effect of two groups of ecologically contrasting isolated trees (*Ficus* sp. and *Inga* sp.), two distance categories ('canopy', 0 to 10 m, and 'open pasture', 15 to 48 m from the isolated tree's trunk), and four grass treatments on seedling recruitment was studied. Grass treatments were: (a) control (no alteration), (b) above ground biomass was cut with a machete, (c) herbicide application, and (d) removal of above- and below-ground biomass using a garden hoe. Density and diversity of the regeneration community was mainly affected by the identity of the isolated tree and distance to focal tree. *Ficus* sites showed significantly higher recruitment density and diversity when compared to *Inga* sites. Recruitment rate was higher under the canopy when compared to the open pasture in both types of trees. Grass removal treatments had a significant effect on growth, the tallest seedlings were observed in the hoe treatment. Overall, 21 tree, 21 shrub, and six liana species were recorded. The most abundant genera were *Inga*, *Solanum*, *Vernonia*, and *Cordia*. We conclude rainforest regeneration in abandoned pastures in Marqués de Comillas is affected by the presence and identity of isolated trees, and to grass presence to a lesser extent. The limited set of species that establishes in the vicinity of isolated trees suggests that methods for establishing a more varied array of species will be required during rainforest restoration practices.

**Keywords:** grass competition, land-use history, secondary succession, seedling recruitment, rainforest regeneration.

---

## Resumen

Los árboles aislados en pastizales ganaderos abandonados tienen un papel fundamental durante la regeneración de la selva, por lo que han sido definidos como núcleos de reclutamiento. Diversos factores intrínsecos (e.g., altura, fenología, arquitectura y estructura de la copa) y extrínsecos (e.g., microambiente) con relación al árbol pueden afectar la regeneración en los pastizales, pero estos efectos no han sido esclarecidos del todo. Estudiamos los efectos aislados e interactivos de la identidad de los árboles aislados, la distancia a éstos, y la presencia de los pastos exóticos en la estructura (abundancia, diversidad de especies y composición) y dinámica (reclutamiento, mortalidad y crecimiento) de la comunidad de plántulas de especies leñosas (arbustos, árboles y lianas) durante los primeros 21 meses después del abandono en cuatro pastizales en Marqués de Comillas, en el sureste de México. Estudiamos el efecto en el reclutamiento de plántulas de dos géneros contrastantes de árboles aislados (*Ficus* sp. e *Inga* sp.), dos distancias al árbol aislado (de 0 a 10 m y de 15 a 48 m del tronco), y cuatro tratamientos de aplicados a los pastos. Los tratamientos fueron: (a) control (sin alteración), (b) corte de la biomasa aérea con machete, (c) aplicación de un herbicida, y (d) eliminación de la biomasa superior y subterránea con un azadón. La densidad y diversidad de la comunidad regenerativa fue afectada principalmente por la identidad de los árboles aislados y la distancia a éstos. Los sitios con *Ficus* mostraron una densidad y diversidad de reclutamiento mayor que los sitios con *Inga*. La tasa de reclutamiento fue mayor bajo la copa que en el pastizal abierto para ambos géneros de árboles aislados. Los tratamientos del pasto tuvieron un efecto significativo en el crecimiento de las plántulas, los individuos más altos se observaron en el tratamiento de azadón. En total, 21 especies de árboles, 21 de arbustos y seis de lianas fueron reclutadas. Los géneros más abundantes fueron *Inga*, *Solanum*, *Vernonia* y *Cordia*. Concluimos que la regeneración de selvas en pastizales abandonados de Marqués de Comillas está afectada por la presencia e identidad de los árboles aislados, y en un menor grado por la presencia de los pastos. El conjunto limitado de especies reclutadas sugiere que será necesario desarrollar métodos para establecer un grupo de especies más variado durante las prácticas de restauración de selvas.

**Palabras clave:** sucesión secundaria, reclutamiento de plántulas, competencia con pastos, regeneración de la selva, historia de uso del suelo

---



## ***Introduction***

---

Rainforest area has decreased worldwide over the past decades under the pressure of agricultural activities (Laurance 2008), undergoing ca. 50% reduction of its original extent (FAO 2003). In the Neotropics, most of the deforested area is converted to livestock-raising pastures, and often abandoned after productivity decline (Grau et al. 2003). Abandoned lands may not undergo successional processes leading to secondary forests that resemble the original old-growth forest, but to plant communities that differ in structure, composition, and ecosystem properties (Ehrlich & Mooney 1983, Mesquita et al. 2001). Gradually, rainforest deforestation and land use change compromise biodiversity conservation, and affect the human societies that benefited from the environmental services provided by those ecosystems (Foley et al. 2005). Therefore, ways of enhancing rainforest recovery have been studied through active scientific research for the past decades (Chazdon 2003).

In tropical fragmented landscapes, isolated trees are an important vegetation element and have been addressed as “keystone ecological structures” during forest regeneration processes in abandoned fields (Guevara 1986, Manning et al. 2006). Isolated trees allow propagule exchange

**Table 1.** Some biotic and environmental barriers that impede rainforest regeneration in tropical pastures.

Main factor that affects regeneration in abandoned pastures	Barrier against rainforest regeneration	Modified properties in fragmented landscapes	Characteristics in the open field	Example studies
<b>Propagule availability</b>	Poor soil seed bank	Low density, richness, diversity, and viability	If any, composed by pioneer, shrub species	Uhl et al. 1987, Orozco-Segovia & Vazquez-Yanes 1993, Quintana-Ascencio et al. 1999
	Poor seed rain	Low density, richness, and diversity	Seeds of <3mm diameter, bird and/or wind- dispersed	Aide & Cavelier 1994, Holl 1998, Slocum & Horvitz 2000, Guevara et al. 2004b
	Absent seedling bank	If any, low density due to livestock consumption	If any, mainly colonizing non-palatable species	Vieira et al. 1994, Nepstad et al. 1996
	Scarce trunk resprouting+	If any, scarce due to pasture maintenance practices	If any, from remaining trunks of non-palatable species	Uhl et al. 1988, Sampaio et al. 1993
<b>Site quality</b>	High grass/invasive vegetation density*	Grass / invasive species presence	Possible succession arrest due to invasive habit	Toh et al. 1999, Baer & Groninger 2004
	High seed and seedling predation by animal vectors	Modified faunistic communities	High ant and rodent density, different composition from mature forest	Holl & Quiroz-Nietzen 1999, Peña-Claros & De Boo 2002
	Soil compaction and fertility	Higher compaction and fertility than in forest soil	High compaction due to livestock trampling, high fertility due to burning	Reiners et al. 1994, Holl 1999
	Stressful micro-environment	Significantly different microenvironment from mature forest	Higher radiation, low air and soil humidity, higher air and soil temperature	Williams-Linera et al. 1997, Holl 1999

+Not in the case of dry forests.

\*Not always considered a barrier against natural regeneration (e.g.,Chapman et al. 2002).

\*\*The listed study presents evidence to support both alternatives.

between forest fragments by serving as perches for dispersal vectors in between flights (Galindo-González et al. 2000, Guevara et al. 2004a). Native plant recruitment is higher under their canopies, where the microenvironment may reduce several regeneration barriers (Table 1), and dispersers provide a continuous seed input, even in dry fruit isolated tree species (Guevara 1986, Guevara & Laborde 1993). However, the abundance, diversity, dynamics, and composition of the regenerating community may change depending on intrinsic (related to the tree traits) and extrinsic (related to site quality) factors associated to isolated trees. For example, the microenvironment at ground level may vary with the height (e.g., Slocum & Horvitz 2000), foliage density, and canopy shape of the isolated tree (e.g., Slocum 2001). Seed rain under isolated trees with fleshy fruits (attractive for potential seed dispersal vectors) may be more abundant and diverse than under those producing dry fruits (Slocum & Horvitz 2000, but see Otero-Arnaiz et al. 1999). Soil quality under isolated trees may depend on mutualistic interactions between the trees and soil microbes, such as the case of some isolated legume trees with nitrogen-fixing bacteria (e.g., Rhoades et al. 1998). Furthermore, forest regeneration depends on extrinsic factors such as the competition with pasture grasses and the

seed predation pressures imposed by insects and small mammals (Blate et al. 1998, García-Orth & Martínez-Ramos 2008).

Most studies that assess the influence of isolated trees on rainforest regeneration in pastures have focused on the immediate influence of the tree's canopy (10 -12 m radius from the tree's trunk), whereas only a few studies (e.g., Slocum 2001) have explored the effect in areas beyond such influence. The boundary of this effect could depend on the interaction of the trees properties and site quality factors. Defining the spatial recruitment frontier of isolated trees, given the intrinsic and extrinsic factors associated to each tree is fundamental for estimating the facilitation role of isolated trees during successional processes in the open field, as described in Yarranton and Morrison's nucleated succession hypotheses (1974) for beach dunes.

In this paper we explored if isolated trees have an effect on the structure (abundance, diversity and composition) and dynamics (recruitment, survival, and growth rates) of the regenerating woody community (trees, shrubs, and lianas). We studied such effect under their canopy and in their vicinity (up to 48 m from the trunk of the tree). We also studied the interaction between the isolated tree and pasture grasses, one of the main regeneration barriers. Finally, we analyzed if nitrogen-fixing isolated trees (*Inga* sp.) would affect recruitment when compared to non nitrogen-fixing isolated trees (*Ficus* sp.). In particular, we approached the following questions: how do isolated tree traits (such as fruit type, and canopy structure) interact with dispersers to generate particular regeneration communities? What is the spatial frontier in which an isolated tree influences the natural regeneration processes? What are the single and combined effects of the identity of isolated trees and competition with exotic grasses on the structure and dynamics of the regeneration community?

## ***Materials and methods***

---

### ***Study site***

The study took place in tropical pastures of the Marqués de Comillas region, in Chiapas, southeast Mexico (lat 16°01' N, long 90°55' W). The region comprises an area of approximately 204,402 ha. Like many rainforest areas in the tropics, this region is considerably fragmented and degraded due to human colonization and later agricultural expansion, particularly in the past four decades (De Vos 2000). By 1996, *ca.* 31% of total forest area had been converted to pastures and 43% of the original rainforest area was left in a fragmented condition (De Jong et al. 2000). At present, the landscape in Marqués de Comillas consists of a dynamic matrix of rainforest fragments, secondary forests, extensive



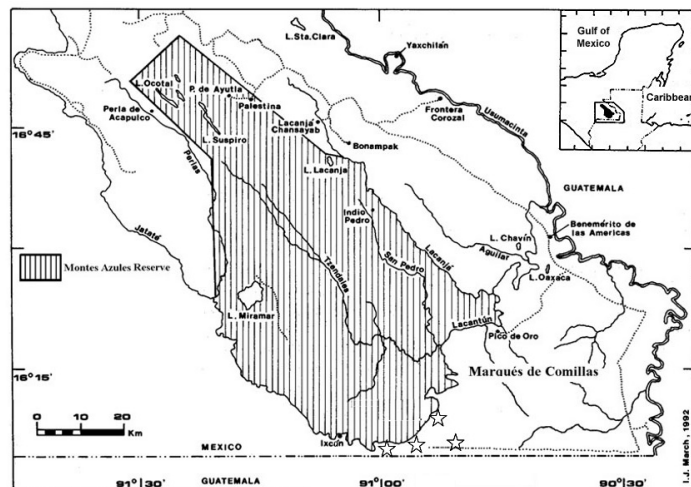


Figure 1. Study site. Stars indicate the location of the studied pastures.

pastures, and agricultural fields, temporarily left to fallow due to land rotation practices or permanently abandoned due to human migration, among other reasons (De Jong et al. 2000, Grau et al. 2003). The region is surrounded by the Lacantún River in the W, E and N sides, and by the Guatemalan border in the S (Fig. 1). The Montes Azules Biosphere Reserve (ca. 300,000 ha of mature rainforest) is located to the north of the study sites, across the Lacantún River.

The climate of the region is humid and warm, with minimal mean monthly temperatures during January-February (18°C), and maximum during April-May (31.8°C); the mean annual temperature is 25°C. Mean annual rainfall is 3,000 mm, with a dry season with less than 60 mm month<sup>-1</sup> during February-April, and a long rainy season between June and November (Siebe et al. 1995).

Vegetation varies across the region. Natural vegetation in the area is tropical rainforest, with different canopy height depending on soil characteristics. In alluvial soils canopy reaches up to 50 m, while in lutite hilly sites, sandy soils, and limestone-based soils canopy reaches up to 30 m in height (Siebe et al. 1995; Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos 2002). Productive activities include extensive livestock grazing, agriculture (maize, bean, and pepper, mainly), and, to a lesser extent, non-woody forest products (Zermeño-Hernández 2008).

### Pasture sites

Four trees isolated in pastures were located in the region. Sites were separated by at least 4 km. Due to limited isolated tree availability for the experiment, two trees were of the genus *Ficus* and two were from *Inga*. Land use history related to each of the sites differed in some aspects (Table 2). While both *Inga* sites had been actively used as herding pastures previous to the experiment, the *Ficus* sites were submitted to less intense management. The *Inga* sites were subject to intense fire use and livestock density. Resistant varieties of pasture grasses were sown for fodder. The *Ficus* sites had not been under intensive fire use or livestock density, and the assemblage of low vegetation found at the

Table 2. Focal tree and site properties.

	Ficus A	Ficus B	Inga A	Inga B
<b>Focal tree attributes:</b>				
Species	<i>Ficus maxima</i> (Moraceae)	<i>Ficus obtusifolia</i> (Moraceae)	<i>Inga pavoniana</i> (Fabaceae)	<i>Inga punctata</i> (Fabaceae)
Height (m)	15	10	8	10
Dbh (m)	0.96	0.45	0.22	0.28
Fruit type	Fleshy, drupe-like, indehiscent	Fleshy, drupe-like, indehiscent	True pod, indehiscent, fleshy aril	True pod, indehiscent, fleshy aril
Fruiting period	Year-round	Year-round	October-April	October-April
Dispersal vector	Bird and bat	Bird and bat	Bird and mammal	Bird and mammal
Distance to closest rainforest remnant (m)	150	250	150	140
Distance to living fence* (m)	50	100	50	50
<b>Site attributes:</b>				
Closest rainforest remnant properties	Selectively logged mature forest	Selectively logged mature forest	Secondary forest (17 y old)	Selectively logged mature forest
Closest rainforest canopy height (m)	< 30	< 25	< 20	< 40
Initial forest cut and first burn	1985	1983	1990	1989
Grass introduction	1991	1992	2000	1997
Pasture use prior to experiment (y)	2	12	7	11
Burns prior to experiment	2	10	4	14
Last burn prior to experiment	1991	2001	2003	2003
Livestock density	Livestock rarely introduced	1.25 LSU ha <sup>-1</sup>	2.5 LSU ha <sup>-1</sup>	1 LSU ha <sup>-1</sup>
Slope	0°	0°	0°	ca. 37°

\* Living fences in all sites made with *Gliricidia sepium* (Fabaceae).

beginning of the experiment resulted from relatively irregular management practices (i.e., absence of high density grass varieties, presence of weedy species commonly considered as “invasive” of pastures). The four isolated trees will be further addressed as “Ficus A”, “Ficus B”, “Inga A”, and “Inga B”. One hectare with the isolated tree in the center of the area was fenced off in each pasture in July 2004, in order to avoid livestock intervention and mimic pasture abandonment.

To evaluate the effect of “distance to focal tree” on regeneration, two distance categories were defined around each isolated tree: the first ranged from 0 to 10 m from the tree’s trunk (hereafter referred to as “canopy”), and the second ranged from 15 to 48 m from the tree’s trunk (hereafter referred to as “open pasture”). To evaluate the effect of pasture grasses on regeneration, four grass treatments, with eight replicates each, were randomly assigned to each distance category, and applied

to one 1 x 2 m plot: (a) *control* (no alteration), (b) *cut*, grass vegetation was cut with machete, (c) *herbicide*, a glyphosate-based herbicide (10%) was applied and dry biomass was left lying on the ground, and (d) *hoe*, vegetation was completely removed with a traditional gardening hoe, leaving the soil exposed. We assumed that each treatment altered the interaction between native vegetation and grasses as follows: the control treatment represented no alteration of the interaction, the cut treatment reduced aboveground interaction, the herbicide treatment reduced belowground interactions and –to a lesser extent– the aboveground interaction, and the hoe treatment reduced both above- and belowground interaction. All treatments were applied in October 2004 and re-applied every six months, except for the herbicide treatment, which was only applied in July 2004. Grass barely resprouted in the herbicide and hoe treatments throughout the experiment.

### ***Microclimate and grass biomass***

To characterize on-site microenvironment, we measured air temperature, photosynthetic active radiation (PAR), and soil relative humidity in each of the applied grass treatments, under the canopy and in the open pasture, in the four studied pasture sites. All measurements were made during the dry season, in April 2005, and conducted between 1300 and 1500 h. In each study site, readings of each variable were recorded at each of the four grass treatments (in the 2 x 1 plots) under the canopy and in the open pasture area. PAR measurements ( $n = 200$ ) were recorded with a photon flux density sensor (Campbell quantumeter LI 1905B, Campbell Scientific Inc., Cambridge, UK) held *ca.* 15 cm above the ground. We scaled PAR values in respect to the maximum value obtained in the grass removal treatments in the open pasture of each site. Air temperature ( $n = 160$ ) was recorded with a thermistor (Campbell thermistor T108 C\_2, Campbell Scientific Inc., Cambridge, UK) that registered temperature during one minute. Values were averaged to a single measurement per sampling point. Soil relative humidity ( $n = 160$ ) was recorded at a depth of 10 cm using a soil moisture meter (Aquaterr EC-200, Jae Sung International Co., South Korea). Further detail about the record of the microenvironment can be found in García-Orth and Martínez-Ramos (in press<sup>1</sup>).

Aboveground biomass of grass vegetation was determined as fresh plant weight ( $\text{kg m}^{-2}$ ) at the beginning of the experiment (July 2004) and after two years. To this end, we cut and collected the biomass enclosed in a 1  $\text{m}^2$  area delimited on the ground. Fresh biomass was tied up in bundles and weighted with a mechanic balance. Because other experimental treatments (see below) were established under the canopy of the isolated tree, the available area for sampling the grass biomass under the canopy ( $n = 10$ ) was less than in the open pasture ( $n = 15$ ).

<sup>1</sup> Ver el capítulo IV del presente documento de tesis: *Trema performance in pastures*.

### ***Sampling of the regenerating community***

Survival, height, and crown cover area of recruited seedlings were recorded every three months from October 2004 to July 2006 (21 mo). Ficus B was accidentally burned in March 2006, and therefore data from that site correspond to the last census made (15 mo after the start of the study). As non-native woody species accounted for negligible numbers, only native rainforest tree, shrub, and liana seedlings were recorded. For each plant we measured height (to the nearest millimeter, from the base of the stem to the tallest apex) and the major and minor two diameters of plant crown. The major diameter ( $D_M$ ) was determined as the distance from the tip of the longest branch towards the tip of the opposite longest branch. The minor diameter ( $D_m$ ) was determined as the distance from the tip of the shortest branch towards the tip of the opposite shortest branch. These diameters were used to estimate the crown cover area (CC) of each seedling, represented by an ellipse of the projected crown area:  $CC = \pi (D_M/2) (D_m/2)$ . A local parataxonomist helped with plant identification to species level when possible. Nomenclature followed the listing by Martínez et al. (1994).

### ***Data analyses***

To test the effect of identity of isolated tree, distance category, and grass treatments on the total number of recruited individuals, we used analysis of deviance (GLM models) considering a Poisson error and a logarithmic link function as indicated for count variables (Crawley 1993). Recruitment rate (R) was determined as the number of recruits recorded at a given period ( $R_t$ ) over the time elapsed since the start of the experiment (t). Recruitment rate was expressed as  $R = R_t / t$ . Mortality rate (M) was determined as the number of dead recruits recorded at a given period ( $M_t$ ) relative to the total of recorded recruits (TR) over the time elapsed since the start of the experiment (t). Mortality rate was expressed as  $M = (M_t/TR)^{1/t}$ . To test effects of isolated tree species, distance to isolated tree, and grass removal treatments we used analysis of deviance (GLM) with a normal error and an identity link function for R, and a binomial error and a logistic link function for M (Crawley 1993). To assess differences in seedling density and species richness according to isolated tree identity, distance to focal tree and grass treatments throughout the experiment we used repeated measures nested analyses of variance with seedling density and species richness as dependent variables. The repeated subjects (isolated tree identities, distance-to-focal tree categories, and grass treatments) were fixed. Seedling density and species richness values were log-transformed before statistical analyses to meet homoscedasticity criteria. Repeated measures analyses were carried out with the software Systat ver. 11 (Systat Software Inc., California).

Growth was analyzed through relative growth rates, both for height ( $RGR_{ht}$ ) and crown cover

area ( $RGR_{CC}$ ). Relative growth rate (RGR) was defined as  $RGR = ((\log G_t)/(\log G_0))/t$ , where  $G_t$  = seedling height or crown cover at time  $t$ ,  $G_0$  = average initial seedling height or crown cover, and  $t$  = period of time between  $G_0$  and  $G_t$  measurements. RGR was averaged for each grass treatment quadrant using all individual plant values. Differences in RGR between isolated tree identities, distances to focal tree, and grass treatments were identified with an F-test, considering a normal error and the identity link function (Crawley 1993).

To assess the contribution of tree, shrub, and liana species to the regenerating community abundance we applied contingency table analysis using GLM with a Poisson error and a logarithmic link function. In the binomial and Poisson errors the deviance explained by independent variables can be considered to be an approximated  $\chi^2$  value (Crawley 1993). We rescaled the model when overdispersion was detected (Crawley 1993). These analyses were made with the statistical program GLIM 3.77 (Royal Statistical Society, Nottingham, UK). Diversity parameters of the regeneration community were determined for isolated tree identity, distance category, and grass removal treatments after 21 mo of study. Average values and their corresponding standard errors were obtained for each parameter. Species richness indexes (i.e., Mao Tau), diversity indexes (i.e., Shannon (H'), and Simpson (S) were calculated with the software Estimates (Colwell 1997).

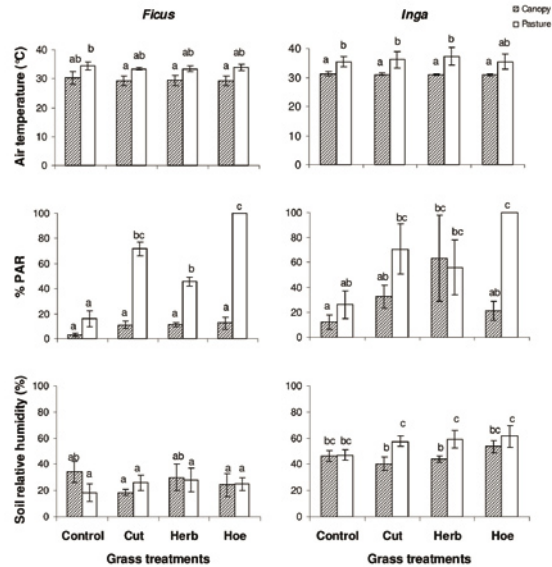
## Results

---

### *Microclimate*

Air temperature changed significantly ( $F_{15,16} = 2.43, p = 0.04$ ) between canopy and open pasture zones, particularly in the *Inga* sites (Fig. 2). Overall, under the canopy of isolated trees, air temperature (mean  $\pm$  SE:  $30.3 \pm 0.8^\circ\text{C}$ ) was almost five degrees lower than in the open pasture ( $34.9 \pm 1.2$ ). Percentage of PAR changed significantly ( $F_{15,16} = 15.6, p < 0.0001$ ) between canopy and open pasture zones, particularly in the *Ficus* sites where average light availability in the canopy zone was less than 15% of full radiation (Fig. 2). In the open pasture, grass presence (control treatment) filtered light in a similar way to the levels recorded under the canopies of the isolated trees. The effect of the canopy was less strong in the *Inga* sites, where light availability levels were not different amongst treatments in the canopy or open pasture (Fig. 2). Soil relative humidity differed significantly only between pasture zones in the *Inga* sites ( $F_{8,16} = 2.54, p = 0.05$ ). The canopy was less humid ( $33.8 \pm 0.8\%$ ) when compared to the open pasture ( $44.3 \pm 3.4\%$ ).

### *Grass density*



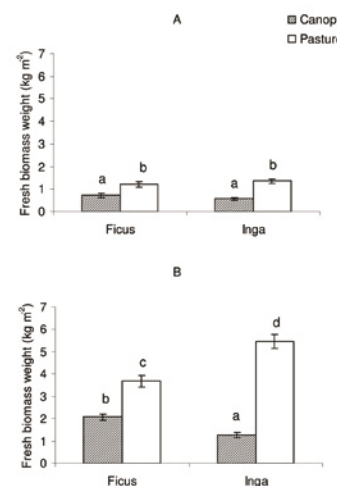
**Figure 2.** Prevailing micro-environmental conditions according to isolated tree identity, distance to focal tree, and grass treatment in four pasture fields of Marqués de Comillas, southeast Mexico. Legend as follows: PAR = photosynthetic active radiation, Control = control treatment, Cut = cut with machete treatment, Herb = herbicide treatment, and Hoe = hoe treatment. Different letters stand for significant differences ( $p < 0.05$ ).

(1.3 seedling  $m^{-2}$ ) after 21 mo in the four studied pastures. Sixty five percent of the recruits were recorded in the canopy and 35% in the open pasture. More recruits were recorded in *Ficus* sites when compared to the *Inga* sites (Fig. 4). Isolated tree identity ( $\chi^2 = 11.78$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.01$ ) and distance category ( $\chi^2 = 3.83$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.05$ ) significantly affected total recruitment density; no interaction effects were observed among these factors. Lumping isolated trees and distance categories, final recruitment was significantly different among grass treatments

Grass density changed significantly between the canopy and open pasture areas when sampled at the beginning of the experiment ( $F_{2,96} = 19.8$ ,  $p < 0.0001$ ) and two years later ( $F_{1,94} = 59.6$ ,  $p < 0.0001$ ). At the beginning of the experiment, grass density was ca. 50% lower under the canopy of the isolated trees when compared to the open pasture, for *Ficus* and *Inga* sites (Fig. 3). At the end of the experiment in the *Ficus* sites, grass density was 70% lower under the canopy when compared to the open pasture. In the case of *Inga* sites, grass density was approximately four times lower under the canopy than in the open pasture. Overall, grass density was ca. 2.5 times higher after two years under the canopy of isolated trees, and ca. 4 times higher in the open pasture when initial and final values were compared.

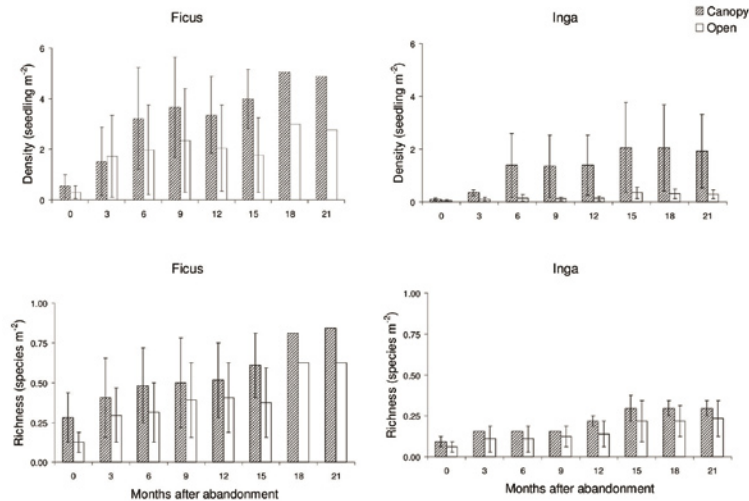
### Seedling recruitment

A total of 665 recruits were recorded in 512  $m^2$



**Figure 3.** Grass density expressed as fresh biomass weight ( $kg\ m^{-2}$ ) associated to isolated tree species and distance to focal tree at the beginning of the experiment (A), and two years later (B), in four pastures at Marqués de Comillas, southeast Mexico. Bars correspond to mean  $\pm$  SE. Different letters stand for significant differences ( $p < 0.001$ ).





**Figure 4.** Effect of focal tree identity and distance category on observed seedling and species density, along a 21 mo period in pastures of Marqués de Comillas, southeast Mexico. Bars correspond to mean  $\pm$  SE. See text for significant differences.

( $\chi^2 = 12.42$ ,  $df = 3$ ,  $p < 0.01$ ). The highest proportion of recruits was recorded in the cut with machete treatment (28.8%, 1.6 seedling  $m^{-2}$ ), while the lowest was observed in the herbicide treatment (19.6%, 1.3 seedling  $m^{-2}$ ). The control and hoe treatments accounted for 26.5 and 25% of the recruits, respectively (each, *ca.* 1.5 seedling  $m^{-2}$ ).

*Ficus* sites showed faster recruitment rate when compared to the *Inga* sites ( $F_{1,30} = 6.7$ ,  $p = 0.015$ ). Recruitment rate under the canopy of isolated trees (mean  $\pm$  SE;  $1.9 \pm 0.5$  seedling  $mo^{-1}$ ) was not different from the open pasture ( $1.2 \pm 0.9$ ;  $F_{1,30} = 2.53$ ,  $p = 0.12$ ). In the *Ficus* sites, recruitment rate did not differ between canopy ( $2.4 \pm 0.6$ ) and open pasture ( $2.1 \pm 0.7$ ). Though we found a trend of faster recruitment under the canopy of isolated trees, the *Inga* sites recruitment under the canopy ( $1.4 \pm 0.5$ ) was not different when compared to the open pasture ( $0.3 \pm 0.1$ ;  $F_{2,28} = 1.12$ ,  $p = 0.3$ ) (Fig. 5a, b). Grass treatments did not have a significant effect on recruitment rate ( $F_{3,27} = 0.27$ ,  $p = 0.84$ ).

### Seedling mortality

A total of 158 seedlings died after 15 mo of study (overall average mortality rate  $\pm$  SE;  $0.27 \pm 0.05$  seedling seedling<sup>-1</sup>  $mo^{-1}$ ). The factors that affected seedling mortality were tree identity ( $\chi^2 = 7.59$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.05$ ) and overall grass treatment ( $\chi^2 = 5.07$ ,  $df = 3$ ,  $p < 0.05$ ). When grass treatments were nested into category of distance to focal tree or focal tree identity, differences among grass treatments were not significant. In *Ficus* sites, 24% of the recorded recruits died during the study, while 22% died in *Inga* sites. Of the total of recorded dead seedlings, the cut treatment showed higher seedling mortality (45%). The lowest mortality was recorded in the herbicide treatment (12%). The control and hoe treatments showed mortality values of 19% and 23%, respectively. Mortality rate was not significantly affected by any of the experimental factors (Fig. 5c, d).

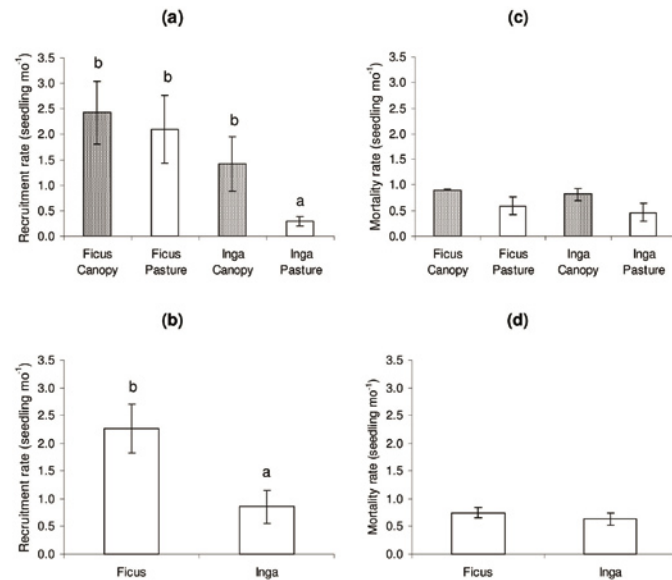
### Seedling density

After 21 mo, the average seedling density recorded across all sites and treatments was  $1.48 \pm 0.24$  seedling  $m^{-2}$ . Isolated tree identity ( $F_{1,30} = 5.4, p = 0.02$ ) and distance to focal trees ( $F_{1,29} = 7.4, p = 0.01$ ) affected seedling density. *Ficus* sites outnumbered approximately two times the values observed in *Inga* sites ( $2.9 \pm 1.0$  and  $1.2 \pm 0.9$ , respectively). Higher density was recorded under the canopy ( $2.1 \pm 0.3$ ), while less than half was recorded in the open pasture ( $0.9 \pm 0.3$ ). The interaction between isolated tree identity and distance category was not significant ( $p > 0.05$ ). The repeated measures analysis showed that seedling density was significantly different between *Ficus* and *Inga* sites ( $F_{7,161} = 4.92, p < 0.001$ ), and between the canopy and open pasture area ( $F_{7,161} = 4.44, p < 0.001$ ), but not within grass treatments nested within other factors ( $F_{42,161} = 0.34, p > 0.05$ ) throughout the experiment (Fig. 4). Same wise, grass treatments did not have a significant effect on final seedling density ( $p > 0.05$ ), when considered overall or nested within other factors. The highest density was recorded in the cut treatment ( $1.6 \pm 0.7$ ), closely followed by the control, hoe, and herbicide treatments.

### Seedling growth

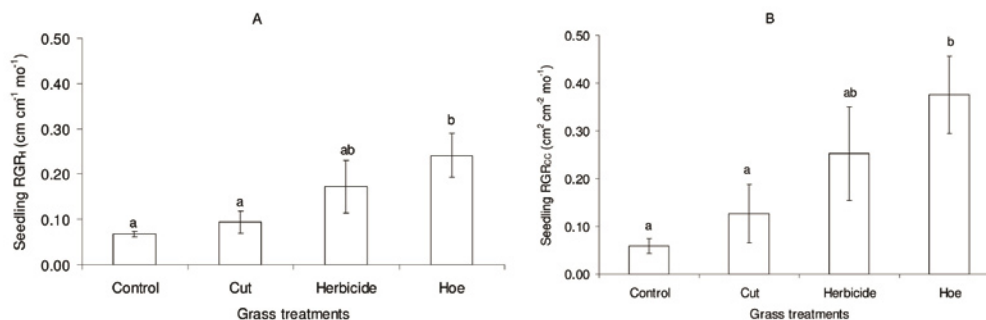
Grass treatment had a significant effect on  $RGR_H$  ( $F_{3,28} = 4, p = 0.017$ ; Fig. 6A). Recruits in the hoe treatment showed the fastest rate ( $0.24 \pm 0.05$   $cm\ cm^{-1}\ mo^{-1}$ ) followed by the herbicide treatment ( $0.17 \pm 0.06$ ). Recruits in the cut and control treatments showed the slowest rate ( $0.08 \pm 0.3$  and  $0.07 \pm 0.01$ , respectively).  $RGR_H$  was not affected by isolated tree identity or distance category.

Grass treatment had a significant effect on  $RGR_{CC}$  ( $F_{3,28} = 3.91, p = 0.018$ ; Fig. 6B). Recruits in the hoe treatment showed the fastest rate ( $0.38 \pm 0.08$   $cm^2\ cm^{-2}\ mo^{-1}$ ) followed by the herbicide



**Figure 5.** Recruitment rate (a, b) and mortality rate (c, d) observed in the one-year-old seedling community along a 21 mo period in four pastures of Marqués de Comillas, southeast Mexico. Bars correspond to mean  $\pm$  one SE. Different letters stand for significant differences ( $p < 0.05$ ).





**Figure 6.** Seedling relative growth rate in height (A) and ground cover area (B) according to applied grass treatments along a 21 mo period in pastures of Marques de Comillas, Mexico. Bars correspond to mean  $\pm$  1 SE. Different letters stand for significant differences ( $p < 0.05$ ).

treatment ( $0.25 \pm 0.10$ ). Recruits in the control and cut treatments showed the slowest rate ( $0.13 \pm 0.06$  and  $0.06 \pm 0.01$ , respectively).  $RGR_{CC}$  was not affected by isolated tree identity or distance category.

### Species density and diversity

In total, 48 woody species (21 tree, 21 shrub, and six liana species) were recorded during 21 mo of study. Overall, an average species density of  $0.10$  species  $m^{-2}$  was recorded in the regeneration community. Final species density in *Ficus* sites was of  $0.49 \pm 0.14$  and of  $0.26 \pm 0.06$  in *Inga* sites ( $\chi^2 = 3.43$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.10$ ; Table 3). Final species density did not differ ( $\chi^2 = 1.75$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.05$ ) between the canopy ( $0.07 \pm 0.02$ ) and the open pasture ( $0.05 \pm 0.02$ ). Species density was significantly higher under the canopy of *Ficus* ( $\chi^2 = 25$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.04$ ) when compared to *Inga*

**Table 3.** Diverse attributes of the seedling community recorded throughout a 21 mo study in four pastures of Marqués de Comillas, southeast Mexico. Legend as follows: C = canopy, P = open pasture. Values correspond to mean  $\pm$  SE.

Response variable	<i>Ficus</i>			<i>Inga</i>		
	C	P	Overall	C	P	Overall
Recorded individuals (seedlings)	128 $\pm$ 37	57 $\pm$ 47	92.5 $\pm$ 31.88	66 $\pm$ 55	11 $\pm$ 7	38.5 $\pm$ 27.65
Recruitment density (ind $m^{-2}$ )	4 $\pm$ 1.16	1.78 $\pm$ 1.47	2.89 $\pm$ 1	2.06 $\pm$ 1.72	0.34 $\pm$ 0.22	1.2 $\pm$ 0.86
Ground cover area ( $m^2$ )	0.08 $\pm$ 0.03	0.11 $\pm$ 0.03	0.1 $\pm$ 0.02	0.28 $\pm$ 0.26	0.38 $\pm$ 0.35	0.33 $\pm$ 0.18
Ground cover per seedling ( $cm^2$ )	6.1 $\pm$ 0.35	75.3 $\pm$ 67.1	40.7 $\pm$ 33.9	247.7 $\pm$ 245.8	244.9 $\pm$ 162.4	246.3 $\pm$ 120.3
Species density (spp $m^{-2}$ )	0.61 $\pm$ 0.2	0.38 $\pm$ 0.22	0.49 $\pm$ 0.14	0.3 $\pm$ 0.08	0.22 $\pm$ 0.13	0.26 $\pm$ 0.06
Species richness (Mao Tau)	19.5 $\pm$ 6.5	12 $\pm$ 7	15.75 $\pm$ 4.46	9.5 $\pm$ 2.5	7 $\pm$ 4	8.25 $\pm$ 2.06
Shannon Index (H')	2.35 $\pm$ 0.42	1.89 $\pm$ 0.66	2.12 $\pm$ 0.34	1.5 $\pm$ 0.35	1.61 $\pm$ 0.57	1.56 $\pm$ 0.27
Simpson Index (S)	9.22 $\pm$ 3.8	6.74 $\pm$ 3.74	7.98 $\pm$ 2.29	6.42 $\pm$ 4.59	8.47 $\pm$ 2.47	7.44 $\pm$ 2.21

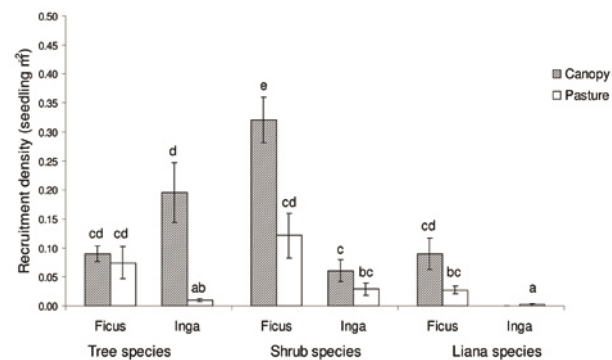
canopy. The repeated measures analysis showed that overall species density was significantly higher throughout the experiment in the *Ficus* sites when compared to the *Inga* sites ( $F_{5,120} = 8.5, p < 0.001$ ), but not between canopy and pasture within site or grass treatment within distance to focal tree (Fig. 4). Final species density in the pasture of *Ficus* sites was higher when compared to both the canopy and pasture areas of the *Inga* sites (Table 3). Grass removal treatments did not have a significant effect on species density throughout the experiment ( $F_{30, 120} = 0.68, p > 0.05$ ) or at the end of the study ( $\chi^2 = 1.82, df = 3, p > 0.05$ ).

Diversity values for each isolated tree and zone are shown in Table 3. From the total number of recruits recorded in the *Inga* sites, 81.4% belonged to seedlings produced by one isolated tree (*Inga punctata*). This site presented lower diversity in the canopy when compared to the open pasture (Table 3), unlike the other sites. Diversity ( $H'$ ) was higher below the canopy of *Ficus* sites when compared to the canopy in *Inga* sites. Diversity values for the pasture zone of *Ficus* sites were higher when compared to the canopy and pasture areas in *Inga* sites (Table 3).

### Plant growth forms

From the total number of recruited plants, 38% were trees, 53% were shrubs, and 9% were lianas. Isolated tree identity and distance category had significant effects on the proportion of total number of recruits classified by growth form ( $\chi^2 = 189, df = 11, p < 0.001$ ; Fig. 7). *Ficus* sites recruited significantly more lianas (11.5%) than *Inga* sites (0.3%;  $\chi^2 = 53.7, df = 5, p < 0.001$ ). Sixty five percent of the recruits in *Ficus* sites were from shrub species, while 23% were from tree species.

The highest density of shrub recruits was recorded in the canopy area of *Ficus* sites ( $0.32 \pm 0.04$  seedling  $m^{-2}$ ), followed by the open pasture in the same sites ( $0.12 \pm 0.04$ ). The canopy of *Inga* trees showed half the density of shrub recruits ( $0.06 \pm 0.02$ ) when compared to the open pasture of *Ficus* sites. The highest density of tree recruits occurred under the canopy of *Ficus* trees ( $0.09 \pm 0.01$ ), nine times higher when compared to the open pasture of *Inga* sites ( $0.01 \pm 0.002$ ). Grass treatments did not have a significant effect on density of recruits according to plant growth forms ( $p > 0.05$ ).



**Figure 7.** Final seedling density of tree, shrub, and liana species, after a 21 mo period, in four pastures of Marqués de Comillas, southeast Mexico. Bars correspond to mean  $\pm$  SE. Different letters stand for significant differences ( $p < 0.05$ ).

**Table 4.** Ten most abundant recruited species recorded after 21 mo under the canopy of isolated trees and in the open pasture of four study sites of Marqués de Comillas, southeast Mexico. Legend as follows: LF = life form, DS = dispersal syndrome, RS = number of recruited seedlings, SD = recruitment density (seedling m<sup>-2</sup>), PTR = percentage of total recruitment (%).

Species	Family	LF	DS	RS	RD	PTR	Relative abundance per site (%)					
							Ficus A	Ficus B	Inga A	Inga B		
<i>Inga punctata</i>	Fabaceae	Tree	Bird and mammal	151	0.29	18.9	0	0	0	100		
<i>Solanum rudepanum</i>	Solanaceae	Shrub	Bird and mammal	79	0.15	9.89	52	44	0	4		
<i>Cordia spinescens</i>	Boraginaceae	Shrub	Bird	75	0.15	9.39	56	37	3	4		
<i>Vernonia patens</i>	Asteraceae	Shrub	Wind	66	0.13	8.26	82	2	3	14		
<i>Solanum globiferum</i>	Solanaceae	Shrub	Bird and mammal	65	0.13	8.14	66	0	12	22		
<i>Vismia camparaguey</i>	Clusiaceae	Shrub	Bird and bat	54	0.11	6.76	100	0	0	0		
<i>Dalechampia heteromorpha</i>	Euphorbiaceae	Liana	Wind	34	0.07	4.26	97	0	3	0		
<i>Psidium guajava</i>	Myrtaceae	Tree	Bird and mammal	33	0.06	4.13	33	67	0	0		
<i>Piper hispidum</i>	Piperaceae	Shrub	Bird and bat	32	0.06	4.01	81	13	0	6		
<i>Tetracera aspera</i>	Dilleniaceae	Shrub	Bird	32	0.06	4.01	97	3	0	0		
Total				621	1.21	77.72						

## ***Community composition***

Thirty four (71%) of the 48 recorded species were animal-dispersed and the rest were wind-dispersed. Animal-dispersed species accounted for 558 (84%) recruits, while 120 (18%) were from wind-dispersed species. In *Ficus* sites the percentage of recruits from animal-dispersed species (79.2%) was significantly lower ( $\chi^2 = 11.92$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.01$ ) when compared to *Inga* sites (93.3%). From the total number of recruited seedlings, 62% were animal-dispersed and recruited under the canopy. Twenty two percent were animal-dispersed and recruited in the open pasture. The proportion of recruits from wind-dispersed species recruited under the canopy was of 9%, and the final 7% of the recruits consisted in wind-dispersed species recorded in the open pasture area. Overall, recruits from animal-dispersed species were significantly more abundant under the canopy when compared to the open pasture ( $\chi^2 = 6.4$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.03$ ). Grass treatments did not have an effect on the proportion of recruited species regarding different dispersal modes.

After 21 mo each studied isolated tree harbored a distinctive species composition with very little overlap between them. The most abundant genera were *Inga*, *Solanum*, *Vernonia*, and *Cordia*, although these were not evenly distributed across all sites (Table 4). Most species were encountered in less than four sites: only *Cordia spinescens* and *Vernonia patens* had at least one individual recorded in every site. A second group of relatively less abundant species was observed across three sites: *Bursera simaruba*, *Cecropia peltata*, *Piper auritum*, *Piper hispidum*, *Solanum globiferum*, *Solanum rudepanum*, *Thevetia abouai*, and *Tabernamontana alba*. Other species were represented in two sites: *Acacia* spp., *Byrsonima crassifolia*, *Ceiba pentandra*, *Conostegia xalapensis*, *Dalechampia heteromorpha*, *Neurolaena lobata*, *Psidium guajava*, *Senna* spp., *Tetracera aspera*, and *Vismia camparaguey*. The remaining 30 species were only recorded in one of the four sites, and 14 of them recruited one single individual throughout the 21 mo of study (Appendix I).

## ***Discussion***

---

Our study shows that the presence and properties of isolated trees in pastures have a determinant effect on the biotic and environmental factors that interact with or are a result of the presence of the trees. This effect is revealed in the abundance and composition of the seedling community that is related to the isolated tree, which varies according to the focal tree properties. Other studies have also identified differential effects of isolated trees on forest regeneration depending on differences in

their intrinsic attributes (Duncan & Chapman 1999, Slocum & Horvitz 2000, Slocum 2001). Overall, given the higher recruitment recorded under the canopies of isolated trees when compared to the open pasture, the colonization process related to isolated trees in open fields follows the nucleated succession concept described by Yarranton and Morrisson (1974).

Regarding distance to the isolated tree, our study shows that recruitment is concentrated under the canopy of the isolated tree, but the frontier of plant regeneration still operates beyond the area directly covered by the projected shadow of the canopy, enriching the information provided by previous studies which addressed the immediate area of the isolated tree (Guevara & Laborde 1993, Guevara et al. 2004a). The spatial frontier of such regenerative influence depends on the identity of the isolated tree. In the case of *Ficus* trees, recruitment of woody plants goes further than the area restricted to the tree canopy. In contrast, in the *Inga* trees recruitment was mostly restricted to the area below the canopy. These differences could be due to the frequency of bird and bat visits received by each type of isolated tree (Galindo-González et al. 2000). The seed rain under different species of isolated trees has been observed to vary according to the potential attraction of the tree to birds and bats, regarding fruit type, among other attributes (Carriere et al. 2002, Slocum & Horvitz 2001). In the case of the studied trees, seed rain was more abundant and diverse in *Ficus* sites when compared to the *Inga* sites. Such results are described in depth elsewhere<sup>2</sup>. This could also partially explain why abundance and diversity of regeneration in the open pasture of *Ficus* trees were higher than under the canopy of *Inga* trees.

*Ficus* trees have been recognized to be attractive to an abundant and diverse assemblage of bird and bat seed dispersal vectors, even outside fruiting periods (Guevara et al. 2004b, Eshiamwata et al. 2006). In the case of *Inga* trees, less frequent visits could translate into lower probabilities of seeds being deposited beyond the canopy of the isolated tree. Guevara and co-workers (1992) showed that recruitment sharply decreased beyond 25 m from the *Nectandra ambigens* (Lauraceae) isolated tree's trunk. *Nectandra* and *Inga* produce large seeds, which are consumed by specialized relatively large animals, and most seeds fall by gravity close to the mother tree (Córdova 1985). Furthermore, seeds of *Inga* have been recorded to be eaten by birds of the Psittacidae family (Galetti 1993; Norconk et al. 1998, Francisco et al. 2002), which usually triturate the seed while eating the pulp. However, some seeds are likely to escape predation and fall to the ground, germinate, and eventually establish, even more when seed predators are absent. This was possibly the cause of the high proportion of conspecific seedlings recorded in one *Inga* site.

---

<sup>2</sup> Ver el capítulo III del presente documento de tesis: *Seed sources and seedling recruitment*.

Other characteristics of the isolated tree like height (Duncan & Chapman 1999, Slocum & Horvitz 1999), and canopy shape (Slocum 2001) have an effect on the density, richness, and diversity of the regenerating community (Otero-Arnaiz et al. 1999). In the case of our studied trees, one of the *Ficus* individuals (*Ficus* A) was considerably taller and wider than the rest, and this could have influenced the regeneration community under its canopy, as taller trees have been observed to be stronger regeneration nuclei (Duncan & Chapman 1999). A tree with a taller and bigger crown will offer more perching spots for dispersal vectors, attract more birds and bats, and therefore receive higher seed rain under its canopy. The microenvironment may change as the shape of the canopy and foliage density varies (Slocum & Horvitz 2000). Under wide canopies with dense foliage, a consistent amount of light can be intercepted and the microenvironment may resemble the one prevailing in the understory of secondary forests (Williams-Linera et al. 1998), favoring shade-tolerant species establishment. In our *Ficus* sites, solar radiation under the canopy was significantly lower when compared to the open pasture, and possibly this buffered air and soil temperature, favoring seed germination and seedling establishment. In contrast, in the *Inga* sites, solar radiation levels between the canopy and the open pasture were not different in the dry season possibly resulting in stressful microenvironmental conditions under the tree canopy for recently established seedlings.

Though recruitment was higher under the canopy of *Ficus* trees, we did not find differences in mortality rate between *Ficus* and *Inga* sites, particularly under the canopy of the trees. Seed and seedling predators may concentrate under the canopy of isolated trees due to higher resource availability in those areas. Furthermore, due to the microclimatic conditions under the canopy of the trees, fungus and other pathogens may affect seedling establishment, hence the lower mortality rate observed in the open pasture. These issues have still to be explored in the case of isolated trees in pastures. Since no differences were observed between mortality rates for both types of focal trees, higher recruitment under *Ficus* trees is a result of a higher amount of incoming propagules when compared to the *Inga* sites.

In our experiment grass removal treatments did not have an effect on seedling recruitment or mortality when considered nested within distance to focal tree or focal tree identity. However, when grass treatments were considered overall, the highest seedling density was recorded in the hoe treatment, where the soil was free of grass biomass to a high extent, both above and below-ground. The lowest recruitment was observed in the herbicide treatment, possibly due to the presence of the herbicide in the soil superficial layers, due to the compound's poor lixiviation properties (Cicoplafest 1998). Our results suggest the removal of grasses with machete (cut treatment) eliminating the above-ground competition may enhance seedling recruitment but not survival, since grass quickly

recuperates from the cut treatment. Given that the effect of grass treatments on recruitment was only noticeable when the other factors were not considered, the effect of grass removal was less important than the effect of the tree *per se*. This may be explained by the lower grass density under the canopy of isolated trees, where competition with grasses is already diminished considerably due to the tree's projected shade.

On the other hand, in the open pasture, grasses thrived throughout the experiment and possibly outgrew the seedlings that may have established in the first months of monitoring. In the grass treatments where grass was present (control and cut), grass biomass may have been a strong filter against establishment (Holl 2002). In the grass treatments where both above- and belowground biomass was reduced, stressful microclimatic conditions may have limited seed germination and seedling establishment (González-Montagut 1996). Pasture grasses have been observed to influence seedling recruitment depending on the life history traits of the recruited species (see for example: Aide et al. 1995, Holl 1998, Benítez-Malvido et al. 2001, Holl 2002, Hau & Corlett 2003, but see Chapman et al. 2002).

Regarding seedling growth, pasture grasses did have an effect on seedling height and crown cover relative growth rates. Since the hoe treatment proved to have the fastest growing recruits, both in height and crown area, the absence of grasses may allow the seedlings that get to establish under the canopy or in the open pasture to increase their size faster. In the case of pioneer species, the absence of grasses may be beneficial for seedling development, given that such species can stand stressful microclimatic conditions (Duncan & Chapman 1999). For other species (e.g., non pioneer, shade-tolerant species), grass presence may not be detrimental in early stages of germination and establishment (Camargo et al. 2002, Benítez-Malvido et al. 2001). However, non pioneer species are less likely to reach open spaces, due to dispersal limitations (Duncan & Chapman 1999, Guevara et al. 2004a). If the seed provides the seedling with abundant maternal resources, the seedling may survive despite the competition with grass biomass. While small-seeded species may be negatively affected by grass presence, species with relatively larger seeds may establish successfully (Camargo et al. 2002), but this is not necessarily true for all studied species (Benítez-Malvido et al. 2001, Ganade & Brown 2002, Guevara et al. 2004b).

We hypothesized that—due to its nitrogen fixing properties- *Inga* sites would show a faster seedling growth than *Ficus* sites. However, we did not find differences in relative growth rates between *Ficus* and *Inga* sites. Seedling growth could be affected in greater proportion by the overall microenvironment generated by the focal tree canopy, instead of being determined by the nutrients available in the soil. Furthermore, *Ficus* sites had relatively less intense management than *Inga* sites, which were intensively



used for livestock herding just before the start of the experiment. Intense management can deplete soil nutrients and therefore counteract the possible effect of nitrogen fixation by the isolated *Inga* trees (Reiners et al. 1994). However, competition with grasses did have an effect on seedling growth, disregard of the isolated tree species or distance to focal tree. Grass vegetation competition may be more important for seedling establishment than other variables such as soil fertility or compaction. For instance, soil compaction in our sites was not significantly different from the adjacent rainforest remnants to each pasture (data shown in depth elsewhere<sup>3</sup>), and therefore we think soil structure was not a factor that particularly affected seedling recruitment or survival.

The composition of genera recruited in our studied sites had common elements with other studies in Neotropical pastures (Guevara et al. 1994, Duncan & Chapman 1999, Mesquita et al. 2001). Some of the frequently recorded genera are *Piper*, *Cecropia*, *Solanum*, and *Ficus* (Galindo-González et al. 2000, Slocum & Horvitz 2000), which usually include typical colonizers or species which are widely consumed by animal dispersers. Although several studies report thousands of seeds arriving under isolated trees, the proportion of seeds of tree species in the seed rain can be very low, close to 1% (Toh et al. 1999, Guevara et al. 2004). In the case of our sites, seed rain under *Ficus* trees (*ca.* 3500 seed m<sup>-2</sup>) is considerably higher than under *Inga* trees (*ca.* 280 seed m<sup>-2</sup>; data shown in depth elsewhere<sup>4</sup>). However, the proportion of those seeds that germinates and establishes is very low, and probably restricted to species with abundant seed rain and with high germination rates (i.e., pioneer species). Seed banks in pastures have been observed to be low in density and species (Quintana-Ascencio et al. 1996), most likely due to high seed removal by animals or seed death due to stressful microenvironment (e.g., Peña-Claros & De Boo 2002). Therefore, though seeds arrived abundantly to our sites, seedling emergence was restrained by other factors which operate between seed arrival and seedling establishment (Duncan & Chapman 1999).

Shrub species were particularly abundant under the canopy of *Ficus* trees, unlike *Inga* sites. However, we did not find differences between the canopy and open pasture or among grass treatments on the recruitment of a particular life form. This may be a result of the identity of the community dispersed to the open field (e.g., pioneer species with copious seed production, dispersed by birds and bats), which is characteristic of open field succession in tropical pastures (Guevara et al. 1994, Zimmerman et al. 2000), and therefore efficient in surmounting some barriers against establishment. The species that establish successfully in pastures may be restricted to genera with fast-growth and weedy habit (Pascarella et al. 2000, Howe & Miriti 2004).

<sup>3</sup> Ver capítulo IV del presente documento de tesis: *Trema performance in pastures*.

<sup>4</sup> Ver capítulo III del presente documento de tesis: *Seed sources and seedling recruitment*.



Land use history may also be considered as a variable which can affect rainforest regeneration in open areas, particularly due to the location of potential seed sources and the characteristics of the introduced exotic species (Uhl 1987, Mesquita et al. 2001). In sites where a more intense management is applied (i.e., large pasture extension, high fire use frequency, grass introduction, livestock density, among others), the possibility of propagules to establish may be reduced compared to sites with less intensive management (Uhl et al. 1988). In our *Ficus* sites, management had been less intense than in our *Inga* sites. At the latter, livestock had been intensively herded for years and just before the experiment. Both *Inga* sites had dense pasture grasses established for livestock herding, unlike the *Ficus* sites, where the grass community was more a result of lack of pasture maintenance. Such difference in land use history may translate into different recruitment capacity at each site. This was also confirmed when grass density was compared at the beginning and end of the experiment. After two years of fencing the sites for experimentation, the grass vegetation in the *Inga* sites increased in density significantly more than in the *Ficus* sites, possibly a result of a more robust grass community present before the start of the experiment. This factor may have influenced the low regeneration observed in the *Inga* sites, particularly for the pasture areas. Nevertheless, the recruitment potential of an isolated tree will be in greater proportion due to the tree attributes, and to a lesser extent due to site quality, which in turn is affected by land-use history.

## ***Concluding remarks***

---

Overall, our results show that isolated trees vary in their potential role as recruitment foci, as well as the physical frontier at which the tree has an effect on regeneration. This leads to the consideration of isolated trees as regeneration nuclei with differential recruitment capacity and effect on natural regeneration in abandoned pastures. Only if numerous trees are found in pastures and their attributes enhance attraction to seed dispersers and seedling establishment, rainforest regeneration will occur in vast open areas. Expanding such regeneration capacity is still a challenge to be met. Forage grasses may affect seedling growth, but not recruitment, which is basically related to the focal tree's attributes. Since grass removal may result in stressful radiation conditions, other ways to shade out grasses in order to reduce their density must be developed. The set of species that establishes under the canopy and in the vicinity of isolated trees can be limited in density and diversity. The species that do not arrive to the open field by natural mechanisms should be sown or transplanted, with the corresponding consideration of method feasibility and production costs.

## Acknowledgements

The authors wish to thank Gilberto and Hector Jamangapé for their highly valuable assistance in field work. This study is part of the MABOTRO Project (Tropical Forest Management Project) supported by Grant SEMARNAT-CONACyT 2002-C01-0597. X. García-Orth thanks CONACyT-Mexico and DGEP-UNAM for PhD fellowship grants.

## Literature cited

- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, L. Herrera, M. Rosario, and M. Serrano. 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* **77**:77-86.
- Benitez-Malvido, J., M. Martínez-Ramos, and E. Cecon. 2001. Seed rain vs. Seed bank, and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation. In: *Life forms and Dynamics in tropical forests*. F. Gottsberger and S. Liede (eds). J. Cramer in der Gebruder Bomtraeger Vertagsbuchhandlung, Berlin.
- Blate G. M., D. R. Peart, and M. Leighton. 1998. Post-dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a Southeast Asian rainforest. *Oikos* **82**:522-538.
- Camargo, J. L., I. D. Feraz and A. M. Imakawa. 2002. Rehabilitation of degraded areas of Central Amazonia using direct sowing of forest tree seeds. *Restoration Ecology* **10**:636-644.
- Carriere, S. M., M. André, P. Lerourmy, I. Olivier, and D. B. McKey. 2002. Seed rain beneath remnant trees in a slash-and-burn agricultural system in southern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* **18**:353-374.
- Castillo-Campos, G. and H. Narave. 1992. Contribución al conocimiento de la vegetación de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas, México. P. 51-85, in M. A. Vázquez-Sánchez y M. Ramos, eds. *Reserva de la Biosfera de Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación*. Publicaciones Especiales ECOSFERA, A. C. San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México.
- Chapman, C.A., L.J. Chapman, A. Zanne, and M.A. Burgess. 2002. Does weeding promote regeneration of an indigenous tree community in felled pine plantations in Uganda? *Restoration Ecology* **10**:408-415.
- Chazdon, R.L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **6**:51-71.
- Cicoplafest (Control del Proceso y Uso de Plaguicidas y Sustancias Tóxicas). 1998. *Catálogo oficial de plaguicidas*. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Gobierno de México.
- Colwell, R. K. 1997. *Estimates Program*. University of Connecticut, USA.
- Córdova, B. 1985. Demografía de árboles tropicales. In: Gómez-Pompa A., del Amo S., eds. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas en Veracruz, México, Vol. II*. Alhambra, México. 103-128 p.
- Crawley, M. J. 1993. *GLIM for Ecologists*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 379 p.
- De Jong, B. H. J., S. Ochoa-Gaona, M. A. Castillo-Santiago, N. Ramírez-Marcial, and M. A. Cairos. 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio* **29**:504-511.
- De Vos, J. 2000. Una tierra para sembrar sueños: historia reciente de la Selva Lacandona 1950-2000. Fondo de Cultura Económica, México City, 505 p.
- Duncan, R. S. and C. A. Chapman. 1999. Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa. *Ecological Applications* **9**:998-1008.
- Ehrlich, P. R., and H. A. Mooney. 1983. Extinction, Substitution, and Ecosystem Services. *BioScience* **33**:248-254.
- Eshiamwata, G. W., D. G. Berens, B. Bleher, W. R. J. Dean, and K. Böhning-Gaese. 2006. Bird assemblages in isolated Ficus trees in Kenyan farmland. *Journal of Tropical Ecology* **22**:723-726.
- FAO (Food and Agriculture Organization), 2003. *State of the World's Forests*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, 151 pp.
- Foley, J. A., R. DeFries, G. P. Asner, C. Barford, G. Bonan, S. R. Carpenter, F. S. Chapin, M. T. Coe, G. C. Daily, H.

- K. Gibbs, J. H. Helkowski, T. Holloway, E. A. Howard, C. J. Kucharik, C. Monfreda, J. A. Patz, I. C. Prentice, N. Ramankutty, and P. K. Snyder. 2005. Global Consequences of Land Use. *Science* **22**:570-574.
- Francisco, M. R., V. de Oliveira-Lunardi, and M. Galetti. 2002. Massive seed predation of *Pseudobombax grandiflorum* (Bombacaceae) by parakeets *Brotogeris versicolurus* (Psittacidae) in a forest fragment in Brazil. *Biotropica* **34**:613-615.
- Galetti, M. 1993. Diet of the Scaly-headed Parrot (*Pionus maximiliani*) in a semideciduous forest in Southeastern Brazil. *Biotropica* **25**:419-425.
- Galindo-González, J., S. Guevara, Andy V.J. Sosa. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology*, **14**:1693-1703.
- Ganade, G. and V.K. Brown. 2002. Succession in old pastures of central Amazonia: role of soil fertility and plant litter. *Ecology* **83**:743-754.
- García-Gil, J. G., and J. H. Lugo. 1992. Las formas del relieve y los tipos de vegetación en la Selva Lacandona. Pages 39-49 in M. A. Vásquez-Sánchez and M. A. Ramos, editors. Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. Publicación Especial Ecosfera. San Cristóbal de las Casas, Chiapas.
- García-Orth, X. and M. Martínez-Ramos. 2008. Seed bank dynamics of early and late successional tree species in abandoned pastures: burial as a way of evading predation. *Restoration Ecology* **16**:435-443.
- García-Orth, X. and M. Martínez-Ramos. In press. Isolated trees and grass removal improve performance of transplanted *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae) saplings in tropical pastures. *Restoration Ecology*.
- González-Montagut, R. 1996. Establishment of three rain forest species along the riparian corridor-pasture gradient in Los Tuxtlas, Mexico. PhD Dissertation. Harvard University, Cambridge.
- Grau, H. R., T. M. Aide, J. K. Zimmerman, J. R. Thomlinson, and E. Helmer. 2003. The ecological consequences of socioeconomic and land-use changes in postagriculture Puerto Rico. *BioScience* **53**:1159-1168.
- Guevara, S. 1986. Plant species availability and regeneration in Mexican tropical rain forest. PhD Thesis, Uppsala.
- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola, and J. Laborde. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science* **3**:655-664.
- Guevara, S. and Laborde, J. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* **107/108**:319-338.
- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola, J. Laborde, and S. Castillo. 1994. Vegetación y flora de potreros en la Sierra de Los Tuxtlas, México. *Acta Botánica Mexicana* **28**:1-27.
- Guevara, S., J. Laborde, and G. Sánchez-Ríos. (eds.) 2004a. Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra. Instituto de Ecología, A. C., Unión Europea. Xalapa, Ver., 288 pp. México.
- Guevara, S., J. Laborde, and G. Sánchez-Ríos. 2004b. Rain-forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* **36**:99-108.
- Hau, B.C.H. and R.T. Corlett. 2003. Factors affecting the early survival and growth of native tree seedlings planted on a degraded hillside grassland in Hong Kong, China. *Restoration Ecology* **11**(4):83-488.
- Holl, K. 1998. Do bird perching structures elevate seed rain and seedling establishment in abandoned tropical pasture? *Restoration Ecology* **6**:253-261.
- Holl, K. 2002. Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *Journal of Ecology* **90**:179-187.
- Howe, H.F. and M. N. Miriti. 2004. When seed dispersal matters. *Bioscience* **54**:651-660.
- Ibarra-Manríquez, G. and M. Martínez-Ramos. 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecology* **160**:91-112.
- Laurance, W. F. 2007. Have we overstated the tropical biodiversity crisis? *Trends in Ecology & Evolution* **22**:65-70.
- Manning, A. D., J. Fischer, and D.B. Lindenmayer. 2006. Scattered trees are keystone structures – Implications for conservation. *Biological Conservation* **132**:311-321.
- Martínez, E., C.H. Ramos, and F. Chiang. 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **54**:99-177.
- Mesquita, R.C.G., K. Ickes, G. Ganade, and G.B. Williamson. 2001. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology* **89**:528-537.
- Norconk, M. A., B. W. Grafton, N. L. Conklin-Brittain. 1998. Seed dispersal by Neotropical seed predators. *American Journal of Primatology* **45**:103-126.
- Otero-Arnaiz, A., S. Castillo, J. Meave, and G. Ibarra-Man-

- riquez. 1999. Isolated pasture trees and the vegetation under their canopies in the Chiapas Coastal plain, México. *Biotropica* **31**:243-254.
- Pascarella, J. B., T. M. Aide, M. I. Serrano, and J. K. Zimmerman. 2000. Land use history and forest regeneration in the Cayey Mountains, Puerto Rico. *Ecosystems* **3**:217-228.
- Peña-Claros, M. and H. de Boo. 2002. The effect of forest successional stage on seed removal of tropical rainforest tree species. *Journal of Tropical Ecology* **18**:261-274.
- Quintana-Ascencio, P., M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial, G. Domínguez-Velázquez, and M. Martínez-Icó. 1996. Soil seed Banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica* **28**:192-209.
- Reiners, W. A., A. F. Bowman, W. F. J. Parsons, and M. Keller. 1994. Tropical rainforest conversion to pasture: changes in vegetation and soil properties. *Ecological Applications* **4**:363-377.
- Rhoades, C. C., Eckert, G.E., Coleman, D. G., 1998. Effect of pasture trees on soil nitrogen and organic matter: implications of tropical montane forest restoration. *Restoration Ecology* **3**:262-270.
- Siebe, C., M. Martínez-Ramos, G. Segura Warnholtz, J. Rodríguez-Velázquez, and S. Sánchez-Bletrán. 1995. Soils and vegetation patterns in the tropical rain forest at Chajul, Southeast México. Pages 40-58 in J. Benítez-Malvido and D. Simorangkir, editors. Proceedings of the international congress on soils of tropical forest ecosystems. 3rd Conference on Forest Soils. Mulwarman University Press, Samarinda, Indonesia.
- Slocum, M. G. 2001. How tree species differ as recruitment foci in a tropical pasture. *Ecology* **82**: 2547-2559.
- Slocum, M. G. and C. C. Horvitz. 2000. Seed arrival under different genera of trees in a neotropical pasture. *Plant Ecology* **149**:51-62.
- Toh, I., M. Gillespie and D. Lamb. 1999. The role of isolated trees in facilitating tree seedling recruitment at a degraded sub-tropical rainforest site. *Restoration Ecology* **7**:288-297.
- Uhl, C. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* **75**:377-407.
- Uhl C, R. Buschbacher, and E. A. S. Serrao. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* **76**:663-681.
- Williams-Linera G., V. Domínguez-Gastelu, and M. E. García-Zurita. 1998. Microenvironment and floristics of different edges in a fragmented tropical rainforest. *Conservation Biology* **12**:1091-1102.
- Yarranton, G. A. and R. G. Morrison. 1974. Spatial Dynamics of a Primary Succession: Nucleation. *The Journal of Ecology* **62**:417-428.
- Zermeño-Hernández, I., 2008. Evaluación del disturbio por distintos usos agropecuarios del suelo sobre el potencial regenerativo de selvas. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Zimmerman, J. K., J. B. Pascarella and T. M. Aide. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* **8**:350-360.

**Appendix I.** Number of seedlings recorded during a 21-mo study in four pastures of Marqués de Comillas, southeast Mexico. Legend as follows: Cont. = control, Herb. = herbicide, Total = total number of recruited seedlings during the study.

Isolated tree: <i>Ficus</i>		Grass Treatments				
Distance category: Canopy		Cont.	Cut	Herb.	Hoe	Total
Species	Family					
<i>Acacia</i> spp.	Fabaceae	2				2
<i>Alchornea latifolia</i>	Euphorbiaceae	1		1		2
<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae		1	2		3
<i>Byrsonima crassifolia</i>	Malpighiaceae		6			6
<i>Casearia nitida</i>	Flacourtiaceae				1	1
<i>Cecropia</i> spp.	Cecropiaceae	6	2	1		9
<i>Clidemia hirta</i>	Melastomataceae		1	3		4
<i>Conostegia xalapensis</i>	Melastomataceae	5	1	1		7
<i>Cordia latifolia</i>	Boraginaceae	1				1
<i>Cordia spinescens</i>	Boraginaceae	17	5	8	20	50
<i>Cupania dentata</i>	Sapindaceae	2				2
<i>Dalechampia heteromorpha</i>	Euphorbiaceae	3	3	10	5	21
<i>Dolichopus dentatus</i>	Dilleniaceae				5	5
<i>Ficus maxima</i>	Moraceae			1		1
<i>Gouania mexicana</i>	Rhamnaceae	1	1			2
<i>Inga</i> spp.	Fabaceae	3	4	2	2	11
<i>Inga vera</i>	Fabaceae				1	1
<i>Justicia aromata</i>	Acanthaceae		1	1		2
<i>Lonchocarpus belizense</i>	Fabaceae	1				1
<i>Nectandra</i> spp.	Lauraceae		1			1
<i>Piper aduncum</i>	Piperaceae		1		1	2
<i>Piper auritum</i>	Piperaceae	1				1
<i>Piper hispidum</i>	Piperaceae	8	12	5	4	29
<i>Psidium guajava</i>	Myrtaceae	3	4	5	14	26
<i>Senna</i> spp.	Fabaceae	4	6	2	1	13
<i>Solanum globiferum</i>	Solanaceae	10	8	1	6	25
<i>Solanum rudepanum</i>	Solanaceae	3	2	24	10	39
<i>Solanum umbellatum</i>	Solanaceae	2		1	3	6
<i>Tabernamontana alba</i>	Apocynaceae		1	1		2
<i>Tetracera aspera</i>	Dilleniaceae	5	3	15	9	32
<i>Thevetia ahouai</i>	Apocynaceae	2	3			5
<i>Trema micrantha</i>	Ulmaceae	1	1		1	3
<i>Trichospermum galeottii</i>	Tiliaceae	3				3
<i>Vernonia patens</i>	Asteraceae	5	18	2	10	35
<i>Vismia camparaguey</i>	Clusiaceae		4	1	12	17
<i>Vochysia guatemalensis</i>	Vochysiaceae			3	1	4
<b>Total</b>		<b>89</b>	<b>89</b>	<b>90</b>	<b>106</b>	<b>374</b>

Isolated tree: *Ficus*  
Distance category: Open pasture

Species	Family	Grass Treatments				Total
		Cont.	Cut	Herb.	Hoe	
<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae				2	2
<i>Cecropia</i> spp.	Cecropiaceae	1		4		5
<i>Clidemia hirta</i>	Melastomataceae				2	2
<i>Conostegia xalapensis</i>	Melastomataceae			1		1
<i>Cordia spinescens</i>	Boraginaceae	6	11	1	2	20
<i>Cupania dentata</i>	Sapindaceae	10				10
<i>Dalechampia heteromorpha</i>	Euphorbiaceae	4	3	3	2	12
<i>Eugenia nigrita</i>	Mirtaceae			1		1
<i>Eupatorium pascuarensis</i>	Asteraceae		1	3	1	5
<i>Gouania estipitata</i>	Rhamnaceae		1			1
<i>Gouania mexicana</i>	Rhamnaceae	2	2			4
<i>Lonchocarpus belizense</i>	Fabaceae	2				2
<i>Oecopetalum greenmanii</i>	Icaciaceae		1			1
<i>Otopapus scaber</i>	Asteraceae				1	1
<i>Piper hispidum</i>	Piperaceae			1		1
<i>Psidium guajava</i>	Mirtaceae	3		1	3	7
<i>Senna</i> spp.	Fabaceae	1			1	2
<i>Solanum globiferum</i>	Solanaceae	1	11	1	5	18
<i>Solanum rudepanum</i>	Solanaceae	2	12	2	21	37
<i>Solanum umbellatum</i>	Solanaceae	1			4	5
<i>Thevetia ahouai</i>	Apocynaceae	1			2	3
<i>Trema micrantha</i>	Ulmaceae	2	1		1	4
<i>Trichospermum galeottii</i>	Tiliaceae	5	4		1	10
<i>Vernonia patens</i>	Asteraceae	6	7	2	5	20
<i>Vismia camparaguey</i>	Clusiaceae	13	24			37
<b>Total</b>		<b>60</b>	<b>78</b>	<b>20</b>	<b>53</b>	<b>211</b>

Isolated tree: *Inga*  
Distance category: Canopy

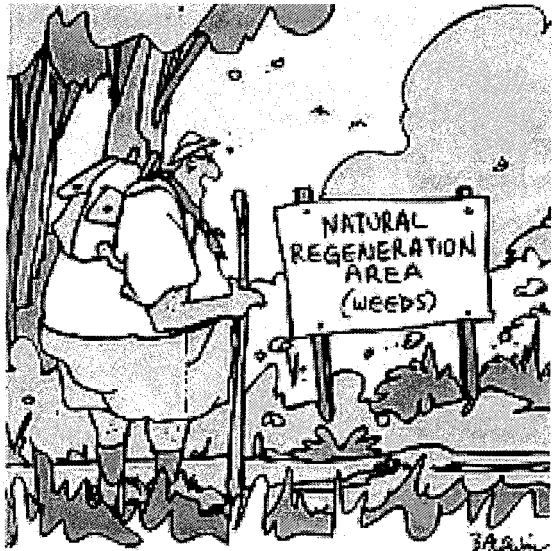
Species	Family	Grass Treatments				Total
		Cont.	Cut	Herb.	Hoe	
<i>Acacia</i> spp.	Fabaceae	1				1
<i>Castilla elastica</i>	Moraceae	1				1
<i>Cecropia</i> spp.	Cecropiaceae		5			5
<i>Clidemia hirta</i>	Melastomataceae		2		2	4
<i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae		1			1
<i>Cordia diversifolia</i>	Boraginaceae		1			1
<i>Cordia spinescens</i>	Boraginaceae	1		1	2	4
<i>Eugenia nigrata</i>	Mirtaceae		1	1		2
<i>Ficus</i> spp.	Moraceae			2		2
<i>Inga pavoniana</i>	Fabaceae	1	6	1	1	9
<i>Inga punctata</i>	Fabaceae	56	32	46	15	149
<i>Piper auritum</i>	Piperaceae				3	3
<i>Piper hispidum</i>	Piperaceae		2			2
<i>Senna</i> spp.	Fabaceae		1		1	2
<i>Solanum globiferum</i>	Solanaceae	1		4	8	13
<i>Solanum rudepanum</i>	Solanaceae		1			1
<i>Tabernamontana alba</i>	Apocynaceae	1		1	1	3
<i>Vernonia patens</i>	Asteraceae	1	1	1	1	4
<b>Total</b>		<b>63</b>	<b>54</b>	<b>57</b>	<b>34</b>	<b>208</b>

Isolated tree: *Inga*  
Distance category: Open pasture

Species	Family	Grass Treatments				Total
		Cont.	Cut	Herb.	Hoe	
<i>Acacia</i> spp.	Fabaceae		1			1
<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae				1	1
<i>Cecropia</i> spp.	Cecropiaceae			1		1
<i>Ceiba pentandra</i>	Bombacaceae		1		1	2
<i>Cordia spinescens</i>	Boraginaceae				1	1
<i>Dalechampia heteromorpha</i>	Euphorbiaceae			1		1
<i>Inga punctata</i>	Fabaceae	1			1	2
<i>Malpighiaceae</i>	Malpighiaceae				1	1
<i>Mikania</i> spp.	Asteraceae			1		1
<i>Piper auritum</i>	Piperaceae		2	1		3
<i>Solanum globiferum</i>	Solanaceae		1	4	4	9
<i>Solanum rudepanum</i>	Solanaceae			1	1	2
<i>Thevetia ahouai</i>	Apocynaceae	1				1
<i>Vernonia patens</i>	Asteraceae		2	4	1	7
<b>Total</b>		<b>2</b>	<b>7</b>	<b>13</b>	<b>11</b>	<b>33</b>

«Caminante, no hay  
camino. Se hace  
camino al andar.»

*-Joan Manuel Serrat*







# Capítulo III

## **Propagule sources and early succession in tropical pastures of southeast Mexico**

Ximena García-Orth<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup> Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México

### *Abstract*

The abundance and composition of seed communities (e.g., seed rain and seed bank) can determine the composition and structure of early successional communities (e.g., seedlings and saplings), thus influencing the path followed by a secondary forest. Isolated trees in abandoned pastures modify the plant communities that establish under their canopies and in their vicinity, according to their attraction to seed dispersers and effect on the microenvironment. This study describes the abundance and composition of native species (trees, shrubs, and lianas) found in the seed rain, seed bank, seedlings (1 y), and saplings (2 y) in four abandoned pastures of southeast Mexico. The pastures had one isolated tree each (two of *Ficus* sp. and two of *Inga* sp.), and communities were studied under the canopy and in the open pasture. On average, seed rain was *ca.* 34 times more abundant under the canopy of isolated trees than in open pasture. Seed rain in *Ficus* trees was 6.7 times more abundant and 10% more diverse when compared to *Inga* trees. The difference between canopy and open pasture seed rain was four times higher for *Ficus* sites compared to *Inga* sites. Overall, seed rain density (seed m<sup>-2</sup>) outnumbered at least 60 times seedlings emerged from the seed bank, at least 100 times seedling recruitment (1 y), and at least 353 times sapling recruitment (2 y). Seed rain in *Ficus* and *Inga* sites shared 8.3% and 5.8% species with their respective adjacent forest fragments. No species were observed across all communities, the most abundant genus was *Solanum* spp. Results show that seed sources and successional communities differ consistently in species abundance and composition. At early successional stages, regenerative communities do not resemble the array of species found in adjacent potential seed sources and therefore their future structure and composition may differ from the original community.

**Key words:** colonization, isolated trees, rainforest regeneration barriers, secondary succession, seedling recruitment, tropical pastures.

---

### Resumen

La abundancia y composición de las comunidades de semillas (e.g., lluvia y banco de semillas) pueden determinar la composición y la estructura de las comunidades de sucesión temprana (e.g., plántulas y juveniles), afectando así la trayectoria del bosque secundario. Los árboles aislados en los pastizales modifican las características de las comunidades de plantas que se establecen bajo la copa y en la vecindad de éstos, según su atracción a dispersores de semillas y efecto sobre el microambiente. Este estudio describe la abundancia y composición de las especies nativas (árboles, arbustos y lianas) en la lluvia de semillas, el banco de semillas, las plántulas (1 año) y los juveniles (2 años) en cuatro pastizales abandonados del sureste de México. Los pastizales tenían un árbol aislado (dos del género *Ficus* sp. y dos de *Inga* sp.), y las comunidades se estudiaron bajo la copa del árbol y fuera de ésta. En promedio, la lluvia de semillas fue ca. 34 veces más abundante bajo la copa de los árboles que en el pastizal abierto. La lluvia de semillas en los sitios de *Ficus* fue 6.7 veces más abundante y 10% más diversa que en los sitios de *Inga*. La densidad de la lluvia de semillas fue 60 veces mayor que la densidad de la comunidad de plántulas emergidas del banco, 100 veces mayor que las plántulas (1y), y 353 veces mayor que los juveniles (2y). La lluvia de semillas compartió 8.3% (*Ficus*) y 5.8% (*Inga*) de las especies con la selva adyacente. Ninguna especie se observó en todas las comunidades estudiadas; el género más abundantemente fue *Solanum* sp. Los resultados muestran que las fuentes de semillas y las comunidades de sucesión temprana son consistentemente diferentes en abundancia y composición. En etapas tempranas de sucesión, las comunidades no reflejan el grupo de especies que se encuentra en los parches adyacentes y por lo tanto la estructura y composición del bosque secundario puede ser diferente de la comunidad original.

**Palabras clave:** árboles aislados, barreras que impiden la regeneración, colonización, reclutamiento, sucesión secundaria, pastizal.

---





## ***Introduction***

---

The theories which explain species coexistence are still a controverted topic in tropical forest ecology (Hubbell 2001, Wright 2002). According to the niche-based theory, the attributes of some species allow them to establish under certain biotic and abiotic conditions which other species cannot take advantage of due to adaptative traits (Kraft et al. 2008). In corcondance with the above, rainforest tree communities maintain their composition and structure throughout space and time due to a continuous replacement of species through gap-phase regeneration (Brokaw 1987, Whitmore 1991). Some processes that allow this tree species replacement are seed production and dispersal, germination, seedling emergence, and seedling establishment, as well as sapling survival and growth (White & Pickett 1985). Each process involves a set of individuals or “regenerative communities” that may pass to the subsequent stage. These regenerative communities differ between each other in abundance, composition and the array of dominant species (Watt 1947, Martínez-Ramos & Soto-Castro 1997, Wenny 2000). The assemblage of species found in the mature tree community is, therefore, a result of shifts in the abundance, diversity, and composition as individuals pass from one

stage to the next in their life cycles (Brokaw & Scheiner 1989).

In areas where rainforest is dismantled and replaced by agricultural fields, seed dispersal, germination, and seedling establishment may be modified in intensity and frequency. Consequently, the abundance and composition of reproductive individuals (i.e., propagule sources), the species contained in the seed rain and seed bank, those that germinate, and those that eventually establish may differ from those that occur in natural tree-fall forest gaps (Zahawi & Augspurger 1999, Boucher et al. 2001). The resulting successional communities in open areas may be different from those occurring in building phases within the old-growth forest, such that new “successional trajectories” may be identified (Mesquita et al. 2001). These new trajectories could lead to assemblages of species that do not resemble the ones of the original community, regarding composition and/or structure (Marcano-Vega et al. 2002, De Walt et al. 2003).

Several factors modify the abundance and composition of the species present in each stage of succession in open areas. Such factors act as filters that operate differentially on the probability of different species to transit from one life stage to the next, and on the probability that a given species will be represented in the established successional community (Zimmerman et al. 2000, Hooper et al. 2005). For instance, the distance to which a propagule can be dispersed will limit the species that colonize open areas (Holl & Lulow 1997, Dalling et al. 1998). Seed predators may change the abundance and composition of the seed bank community, as different pioneer and non-pioneer species suffer different seed removal rates (Peña-Claros & de Boo 2002, Garcia-Orth & Martínez-Ramos 2008). Germination of surviving seeds and establishment of seedlings will depend on site quality, mainly determined by the conditions of the microenvironment (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993). The presence of exotic plant species (e.g., pasture grasses) can slow down or deplete germination, survival, and growth of seedlings (Benítez-Malvido et al. 2001, Chapman et al. 2002). Furthermore, seedling predators may halt their development, reducing the set of species that attained the sapling stage (Holl et al. 2000).

Isolated trees also have an effect on the regeneration patterns in open pastures (Guevara et al. 1986, Manning et al. 2006). Isolated trees allow germoplasm exchange between forest fragments, serving as perches for dispersal vectors in-between flights (Galindo-González et al. 2000, Guevara et al. 2004). Native plant recruitment is higher under their canopies, where the microenvironment may reduce several regeneration barriers (e.g., reduced grass density and/or height), and perching birds and bats provide continuous seed input (Guevara et al. 1986, Guevara & Laborde 1993). However, the abundance, diversity, and composition of the regenerating community may change depending on the ecological traits of isolated trees. For example, the microenvironment at ground level may vary

with the height, foliage density, and canopy shape of the isolated tree (Duncan & Chapman 1999, Slocum 2001). Seed rain under isolated trees that produce fleshy fruits is denser and diverse when compared to dry-fruited trees (Slocum & Horvitz 2000). Soil quality under isolated trees may depend on the mutualistic interactions of these trees with soil microbes, such as some legume tree species with nitrogen-fixing bacteria (Rhoades et al. 1998), as well as associated mycorrhiza (McGuire et al. 2008). The role of isolated trees in open landscapes is therefore fundamental for the attributes of open-field succession (Manning et al. 2006).

In this study, I assessed changes in abundance, diversity, species richness, and composition among the regenerative communities (seed rain, seed bank, one-year-old seedlings, and two-year-old saplings) in open pastures and the respective adjacent forest fragments to each pasture. I hypothesized the regenerative communities would be similar in diversity and composition to the adjacent forest fragments, which I considered as potential seed sources. I also hypothesized seed rain, seedling recruitment, and seedling establishment would be differential between both genus of isolated trees (*Ficus* sp. and *Inga* sp.), due to their attraction to seed dispersers and effect on microclimate. Finally, I explored the probability of a propagule from certain species to survive from one stage to the next in the early regeneration process in the open field.

## ***Materials and methods***

---

### ***Study site***

The study took place in tropical pastures of the Marqués de Comillas region southeast Mexico (lat 16°01' N, long 90°55' W). The region of Marqués de Comillas (204,402 ha of communal lands; De Jong et al. 2000) is delimited by the Lacantún River in the W and N sides, by the Guatemalan border in the S, and by the Usumacinta River in the E. The Montes Azules Biosphere Reserve (ca. 300,000 ha) is located across the Lacantún River to the N side of the region (map shown elsewhere<sup>1</sup>). The climate of the region is humid and warm, with minimal temperatures during January-February (18°C), and maximum temperatures during April-May (31.8°C); the mean annual temperature is 25°C. Mean annual rainfall is 3,000 mm, with a dry season having less than 60 mm mo<sup>-1</sup> during February-April, and a long rainy season between June and November (Siebe et al. 1995). Descriptions on the rainforest vegetation, soil, and geomorphology in the area can be found in Garcia-Gil & Lugo (1992),

---

<sup>1</sup> Para el mapa de la zona, ver la figura 1 de los capítulos II ó IV del presente documento de tesis.

Siebe et al. (1995), and Ibarra-Maríquez & Martínez-Ramos (2002). Productive activities in the region include extensive livestock herding, agriculture (maize, bean, and pepper), and to a lesser extent non-woody forest products (Zermeño-Hernández 2008).

### ***Experimental pastures***

The experiment was established in four pastures located at least 4 km apart. An area of 1-ha was fenced off in each site in July 2004, in order to avoid livestock damage and mimic abandonment. According to the isolated tree located in the center of the fenced area, sites were defined as Ficus A, Ficus B, Inga A, and Inga B. Throughout this paper, values corresponding to Ficus A and B are addressed as “*Ficus*” sites, and those corresponding to Inga A and B are addressed as “*Inga*” sites (see the Data Analyses section for details). In order to evaluate the effect of “distance to focal tree” as a factor on the sampled communities, two sampling areas were defined around each isolated tree: the first category ranged from 0 to 10 m from the tree’s trunk (henceforth referred to as “canopy”), and the second category ranged from 15 to 48 m from the tree’s trunk (henceforth referred to as “pasture”). A detailed description of the study sites is shown elsewhere<sup>2</sup>.

### ***Seed rain***

Seeds were collected with litter traps made with fine plastic mesh. Due to space availability, traps placed in the canopy area were 30 cm in diameter ( $n = 15$ ) and traps placed in the open pasture area were 70 cm in diameter ( $n = 30$ ). A total of 1.06 m<sup>2</sup> were sampled in the canopy area (1.35% of the canopy), and 11.5 m<sup>2</sup> were sampled in the pasture area (0.16% of the pasture). Seed collection was done considering a two month period for each sample of seed capture: July-August (2004), September-October (2004), December-January (2005) and April-May (2005). After collection, seeds were counted and separated by morpho-species. In all studied communities (see below) a local parataxonomist helped with seed and plant identification to species level when possible. Nomenclature followed the listing by Martínez et al. (1994).

### ***Seed bank***

Seed bank was recorded as the emerged seedlings from collected soil samples. Twenty four samples were collected from each study site: 12 samples in the canopy area and 12 samples in the pasture area. Soil samples were collected using a metal cylinder (6.9 cm-diameter x 8 cm-depth) which penetrated

<sup>2</sup> Ver la tabla 1 del capítulo II del presente documento de tesis: *Isolated trees as regeneration nuclei*.



the ground surface, and its content emptied into a plastic bag. Each sample consisted of 299.14 cm<sup>3</sup> of soil. Samples were taken to a nearby rustic nursery that consisted in a fine cloth tent (40% shading), to avoid interference from other seed sources while seedlings emerged from the samples. Samples were placed in round plastic containers (22 cm-diameter x 5 cm-depth) which allowed drainage, and watered regularly. Emerged seedlings were recorded throughout three months. Seedlings were identified to genus level when possible by a local taxonomist. After emerged and recorded, seedlings were removed by hand and discarded, in order to avoid redundant counting. Only tree, shrub, and liana species were considered.

### ***Seedling recruitment (1 y)***

To evaluate seedling recruitment after one year, eight 1 x 2 m sampling plots (area of 2 m<sup>2</sup> plot<sup>-1</sup>) were randomly defined in the canopy and pasture areas. Plots were established in October 2004. Seedlings were sampled every three months until October 2005. All individuals taller than 10 cm were recorded as recruits. Only tree and shrub species were considered. A local expert helped with identification to the species level whenever possible.

### ***Sapling recruitment (2 y)***

Sapling recruitment after 2 years was recorded in October 2006. Since all sites were relatively active pastures at the start of the experiment, I considered all individuals taller than 1.5 m had been recruited at the beginning of the experiment and could be considered as two-year-old recruited saplings. In *Inga* sites, all tree and shrub individuals  $\geq 1.5$  m in height were recorded throughout the fenced area (1 ha), including canopy and pasture areas. One of the *Ficus* sites was accidentally burned in April 2006, and therefore I was unable to record the sapling community. For the other *Ficus* site, since saplings were consistently abundant, a faster method for sampling the sapling community was applied. Due to space availability, in the canopy area one 5 x 5 m plot was established and all saplings inside it recorded as described above (total area sampled: 25 m<sup>2</sup>, 12% of total canopy area). Five 5 x 5 m plots (25 m<sup>2</sup> plot<sup>-1</sup>) were established in the open pasture area and all saplings inside them recorded as described above (total area sampled: 125 m<sup>2</sup>, 1.7% of total pasture area). Values were used to estimate the total canopy and pasture areas. Sapling stems were carefully observed in order to know whether they were recruits or resprouts. Resprouts were not considered as recruited individuals.

<sup>3</sup> Ver la tabla 2 del capítulo II del presente documento de tesis: *Isolated trees as recruitment nuclei*.

### ***Species composition of adjacent forest fragments***

The closest forest remnant to each studied pasture was identified. The land-use history, distance to focal trees, and other attributes of the sampled forest fragments are described elsewhere<sup>3</sup>. In each forest fragment (four fragments in total), five 2 x 50 m (total area sampled: 500 m<sup>2</sup> fragment<sup>-1</sup>) transects were established (following the Gentry transect method as described in Gentry 1974) and all individuals >10 cm dbh (potentially reproductive) of tree and shrub species were recorded and identified to species level when possible.

### ***Data analyses***

Density (individuals per unit area), Shannon-Wiener diversity index ( $H'$ ), Simpson diversity index, Sørensen similarity index ( $S$ ), and estimated species richness (Mao Tau) of all studied communities were obtained for each treatment (canopy and pasture). Canopy and pasture values were averaged to obtain values per site, and finally values for Ficus A and Ficus B sites were averaged for the *Ficus* value, while Inga A and Inga B sites were averaged for the *Inga* value. Values indicated as “overall” are the result of considering abundance and composition of the four sites as one single sample. Density and diversity values for each studied community were obtained with the software Estimates (Version 6.8.5), randomized to 100 samples. Shannon-Wiener index ( $H'$ ), Sørensen index, and Simpson mean for each community, with the corresponding standard error, were obtained with the program Ecosim, randomized to 100 samples. To assess the differences in density and richness between communities, contingency table analysis was applied using GLM, with a Poisson error and a logarithmic link function. In the binomial and Poisson errors the deviance explained by independent variables were approximated with a  $\chi^2$  value (Crawley 1993). These analyses were made with the statistical program GLIM 3.77 (Royal Statistical Society, Nottingham, UK). The probability of transition ( $P$ ) from one stage to latter stages was estimated through the relative abundance of a particular species in each of the studied communities. The probability was estimated with the number of individuals of a species found in the regenerative community in stage P (e.g., seed rain), and the number of individuals of that species found in further life stage C (e.g., one-year-old seedlings). The probability was obtained as follows  $P = (D_c/D_p)*100$  where  $D_c$  is the density of the species in the regenerative community in stage C and  $D_p$  is the density of the same species recorded in the community in stage P.

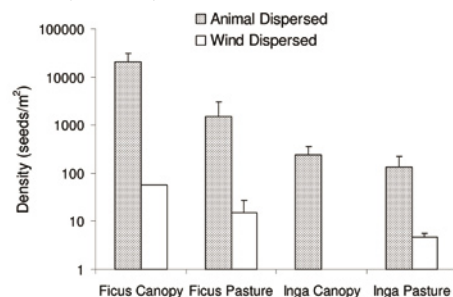
## Results

### Seed rain

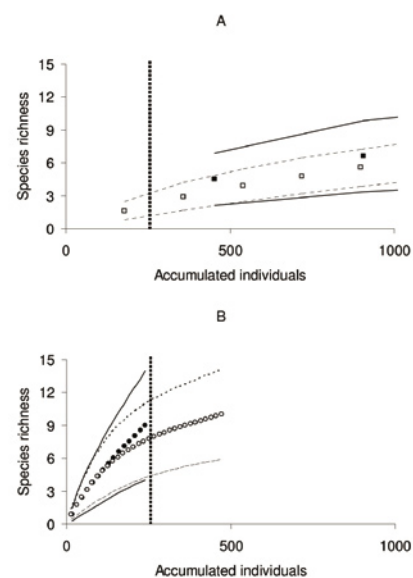
A total of 248,496 seeds were collected in all sites during 12 months, of which we could identify 90.7%. Almost half of all seeds collected corresponded to the liana genus *Mikania* spp. with a total of 114,991 collected seeds (46.3%). A total of 59,644 seeds (24%) were from the Poaceae family, representing mainly forage grasses grown at the sites. Herb species accounted for 20,793 seeds (0.4%). A total of 5,416 seeds (2.2%) were shrub species, while tree species accounted for 24,540 seeds (9.8%). Almost 97% of tree seeds were produced by the focal isolated trees (“local seed rain”; 23,678 seeds), particularly by *Ficus* trees (99.7%), while 0.2% was produced by *Inga* trees. The remaining seeds, from tree species “foreign seed rain”, were 862 seeds (3.5%).

The following results describe the foreign seed rain of tree and shrub species solely.

Regarding seed rain density (seed m<sup>-2</sup>), in the *Ficus* sites (406.6 seed m<sup>-2</sup>) we recorded 6.7 times more seeds than *Inga* sites (60.9 seed m<sup>-2</sup>). Seed rain under canopies of *Ficus* trees was 12 times more abundant than under canopies of *Inga* trees (Table 1). Seed rain under the canopy of *Ficus* and *Inga* sites was 30 and 7 times more abundant



**Figure 2.** Dispersal syndrome of recorded tree species in the seed rain community in pastures of Marqués de Comillas, southeast Mexico. Notice the y-axis is in logarithmic scale. Bars represent mean  $\pm$  SE.



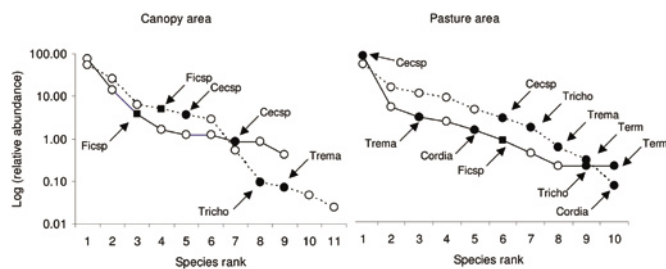
**Figure 1.** Species-individual-based accumulation curves (mean  $\pm$  2 SE) for seeds of tree and shrub species recorded in the seed rain of *Ficus* (A) and *Inga* (B) isolated trees, under the canopy (full symbols) and in the open pasture (open symbols). Confidence intervals (95%) are expressed as straight lines (for canopy values) and dotted lines (for open pasture values). The vertical dotted line represents species richness with similar number of individuals (*ca.* 250) within canopy and open pasture areas.

than in the open pasture area, respectively.

Seed rain in *Ficus* sites was less rich (*ca.* 2.5 species) than in *Inga* sites (*ca.* 9 species) considering the first 250 recorded seeds (Fig. 1). No significant differences in the cumulative species-individual relationship were recorded among canopy or pasture areas in both *Ficus* and *Inga* sites, however, canopy areas accounted for more species than pasture areas when considering the same amount of recorded seeds (Fig. 1).

Seed rain was dominated by animal dispersed seeds,

which outnumbered wind dispersed seeds in all treatments (Fig. 2). No seeds dispersed by wind were recorded under the canopy of *Inga* sites. The highest densities of both animal- and wind-dispersed seeds were recorded below the canopy of *Ficus* sites. All the recorded shrub species in the



**Figure 3.** Relative abundance of tree species recorded in the seed rain community. Legend as follows: *Inga* sp. trees (straight line), *Ficus* sp. trees (dotted line), shrub species (open circles), pioneer tree species (dark circles), mature tree species (dark squares). Species keys as follows: Cecsp (*Cecropia* sp.), Cordia (*Cordia alliodora*), Ficsp (*Ficus* sp.), Term (*Terminalia amazonia*), Trema (*Trema micrantha*), and Tricho (*Trichospermum galeottii*).

seed rain were dispersed by animals. Considering seeds from tree species, seeds dispersed by animals were 216 times more abundant than seeds dispersed by wind. Only three tree species dispersed by wind were recorded in the seed rain: *Cordia alliodora*, *Terminalia amazonia*, and *Trichospermum galeottii*. These species accounted for 42 seeds in total.

The most abundant species in *Ficus* sites was *Psychotria costivenia*, which dominated the seed rain community (55.1%). This species was recorded in the canopy and open pasture areas of *Ficus*, and in the open pasture of *Inga*. In the case of *Inga* sites, *Solanum* sp. dominated the seed rain in the canopy area (75.8% of the total seeds recorded), and *Cecropia* sp. in the open pasture with 405 seeds recorded in total (86% of the total seeds recorded). Wind dispersed species (e.g., *Trichospermum galeottii*) were more abundant in *Inga* sites when compared to *Ficus* sites, where animal-dispersed species were dominant (Appendix 1). Relative dominance of shrub and tree species is shown in Fig. 3.

### Seed bank

A total of 61 seedlings (ca. 8 seedling m<sup>-2</sup>) of tree and shrub species emerged from the sampled seed bank. Most seedlings (15.5 seedling m<sup>-2</sup>) were found under the canopy of *Ficus* trees (85%), while the rest were recorded in the canopy of the *Inga* trees (2.4 seedling m<sup>-2</sup>). One single seedling was recorded in the open pasture of the *Ficus* sites, while no seedlings were recorded in the open pasture of the *Inga* sites. Overall, seedling density was 6.62 times more abundant in *Ficus* sites than in *Inga* sites (Table 1). *Cecropia* sp. accounted for 40% of the total seedlings emerged from the seed bank for both *Ficus* and *Inga* sites. *Solanum* sp. accounted for 23% of the seedlings emerged from the bank. The rest of the seedlings belonged to other six species (Appendix 2).

### Seedling recruitment (1y)

A total of 124 seedlings (*ca.* 4 seedling m<sup>-2</sup>) from 24 species and 16 families were recorded after one year of study (Table 1). Sixteen *Inga* sp. seedlings were recorded under the canopies of *Inga* trees, presumably coming from local seed rain. Aside from those seedlings, *Inga* sites recruited three seedlings under the canopy (0.19 seedling m<sup>-2</sup>) and one in the open pasture area (0.06 seedling m<sup>-2</sup>). In *Ficus* sites we recorded 68 seedlings under the canopy (4.25 seedling m<sup>-2</sup>) and 52 seedlings in the open pasture (3.25 seedling m<sup>-2</sup>). *Ficus* sites showed 30% more seedlings under the canopy than in the open pasture, while in *Inga* sites the seedlings under the canopy were 3 times more abundant than in the open pasture. Overall, *Ficus* sites recruited *ca.* 30 times more seedlings than *Inga* sites (120 and four seedlings, respectively). The canopy recruited 16% more seedlings than the open pasture (Table 1). The most abundant species were *Cordia spinescens* and *Vismia camparaguey* (together accounting for *ca.* 40% of all recorded seedlings). Several species accounted for less than 5 seedlings each (Appendix 3).

**Table 1.** Abundance, richness, and diversity values for tree and shrub species recorded in the seed rain, seed bank, one-year-old seedlings, two-year-old saplings, and adjacent forest fragments to four pastures of Marqués de Comillas, southeast Mexico.

Isolated tree	Sampled area (m to tree's trunk)	Described community	Recorded individuals	Sampled area (m <sup>2</sup> )	Density (inds/m <sup>2</sup> )	Observed species (Mao Tau)	Species Density (sp/m <sup>2</sup> )	Shannon Index (H')	Simpson Mean	
<i>Ficus</i> sp.	Canopy (0-10m)	Seed rain	3748.00	1.06	3534.89	10.00	9.43	1.19	2.33	
		Seed bank	52.00	3.36	15.48	7.00	2.08	1.41	3.25	
		Recruitment (1y)	68.00	16.00	4.25	22.00	1.38	2.79	14.99	
		Recruitment (2y)	83.00	25.00	2.88	21.00	0.84	2.63	12.02	
	Pasture (12-48m)	Seed rain	1382.00	11.55	119.70	10.00	0.87	1.43	2.86	
		Seed bank	1.00	4.48	0.22	1.00	0.22	0.00	0.00	
		Recruitment (1y)	52.00	16.00	3.25	15.00	0.94	2.38	9.82	
		Recruitment (2y)	158.00	175.00	0.90	18.00	0.10	2.18	5.99	
	Overall	Seed rain	5130.00	12.61	406.96	12.00	0.95	1.37	3.05	
		Seed bank	53.00	7.84	6.76	7.00	0.89	1.42	3.34	
		Recruitment (1y)	120.00	32.00	3.75	23.00	0.72	2.85	15.78	
		Recruitment (2y)	241.00	200.00	1.21	31.00	0.16	2.72	10.27	
	<b>Adjacent forest fragment</b>			<b>198.00</b>	<b>500.00</b>	<b>0.40</b>	<b>27.00</b>	<b>0.054</b>	<b>2.52</b>	<b>8.34</b>
	<i>Inga</i> sp.	Canopy (0-10m)	Seed rain	297.00	1.06	280.11	10.00	9.43	1.21	2.35
Seed bank			8.00	3.36	2.38	3.00	0.89	0.90	2.55	
Recruitment (1y)			3.00	16.00	0.19	3.00	0.19	1.10	-	
Recruitment (2y)			15.00	78.54	0.10	9.00	0.11	1.35	5.50	
Pasture (12-48m)		Seed rain	471.00	11.55	40.80	10.00	0.87	0.64	1.35	
		Seed bank	0.00	4.48	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
		Recruitment (1y)	1.00	16.00	0.06	1.00	0.06	0.00	-	
		Recruitment (2y)	533.00	9921.46	0.03	52.00	0.01	2.71	7.97	
Overall		Seed rain	768.00	12.61	60.93	15.00	1.19	1.23	2.41	
		Seed bank	8.00	7.84	1.02	3.00	0.38	0.90	2.55	
		Recruitment (1y)	4.00	32.00	0.13	4.00	0.13	1.39	-	
		Recruitment (2y)	548.00	10000.00	0.05	53.00	0.01	2.74	8.14	
<b>Adjacent forest fragment</b>			<b>144.00</b>	<b>500.00</b>	<b>0.29</b>	<b>29.00</b>	<b>0.058</b>	<b>1.75</b>	<b>10.93</b>	

### Sapling recruitment (2y)

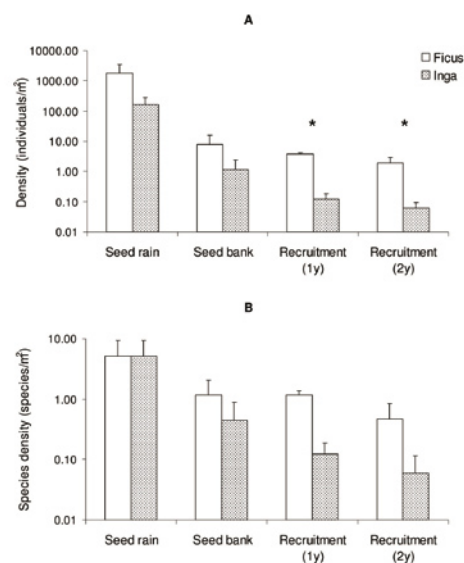
After two years of study, a total of 868 saplings ( $1.3 \text{ sapling m}^{-2}$ ) were recorded across the four sites. Overall, *Ficus* sites recruited a total of 241 individuals per hectare ( $1.2 \text{ sapling m}^{-2}$ ), while the *Inga* sites recorded 548 individuals per hectare ( $0.05 \text{ sapling m}^{-2}$ ). In *Ficus* sites, sapling density in the canopy was 3.2 times higher than in the open pasture, while in *Inga* sites it was 3 times higher (Table 1). A total of 66 species of 21 families were recorded. Shrub species accounted for 78% of the recorded individuals, while the rest were tree species. In the *Ficus* sites, shrubs were 6 times more abundant than trees, while in *Inga* sites they were 80% more abundant. The top three species were recorded in the open pasture of *Inga* sites (*Vernonia patens*, *Blepharidium mexicanum*, and *Acalypha* sp.). *Piper hispidium* was dominant in the canopy area for both *Ficus* and *Inga* sites (Appendix 4).

### Adjacent forest fragments

All forest fragments were similar regarding abundance ( $0.3\text{--}0.4 \text{ individual m}^{-2}$ ) and species richness ( $0.05\text{--}0.06 \text{ species m}^{-2}$ ) attributes (Table 1). A total of 36 species from 19 families were recorded. The most common species was *Trichospermum galeottii*, which accounted for ca. 20% of total individuals. *Cordia bicolor* and *Xylopia frutescens* followed in abundance, accounting for 12 and 11% of recorded individuals, respectively (Appendix 5).

### Comparison between regenerative communities

Density of individuals was highest in the seed rain, and decreased throughout the seed bank, the seedling, and the sapling communities (Fig. 4-A). Higher densities of propagules were recorded in the *Ficus* sites for all studied communities, than those observed in the *Inga* sites. Seed rain and seed bank densities were not significantly different between *Ficus* and *Inga* sites ( $p > 0.05$ ). Significant differences in density were recorded between sites for the seedling community after one year ( $\chi^2 = 38.07$ ,  $df = 1$ ,  $p =$



**Figure 4.** Recorded individual density (A) and species density (B) for the seed rain, seed bank, community of 1-year-old seedlings, and community of 2-year-old seedlings for *Ficus* and *Inga* sites, in pastures of Marqués de Comillas, southeast Mexico. Values correspond to the average of two sites  $\pm$  SE. Notice the y-axis is in logarithmic scales. Significant differences are indicated with an \*.



**Table 2.** Total observed species in the four studied pastures, percentage of shared species between *Ficus* and *Inga* sites, and Sørensen Index values comparing *Ficus* and *Inga* sites observed for the seed rain, seed bank, one-year-old seedling, and two-year-old sapling communities, and adjacent forest fragments to the studied sites.

	Total Observed Species	Shared Species (%)	Sorensen Index
Seed Rain	27	33.3	0.667
Seed Bank	9	22.2	0.444
Recruits (1y)	25	16.0	0.320
Recruits (2y)	80	22.5	0.450
Forest	54	37.0	0.741

**Table 3.** Percentage of shared species (above gray area) and Sørensen Index values (below gray area) observed when comparing the seed rain, seed bank, one-year-old seedling, and two-year-old sapling communities, and adjacent forest fragments to sites with *Ficus* (A), and *Inga* (B) focal trees.

<b>A</b>	Seed Rain	Seed Bank	Recruits (1y)	Recruits (2y)	Forest
Seed Rain		3.0	22.0	14.8	8.3
Seed Bank	0.061		7.7	14.6	14.0
Recruits (1y)	0.444	0.154		15.2	9.5
Recruits (2y)	0.296	0.292	0.303		29.4
Forest	0.167	0.281	0.190	0.588	

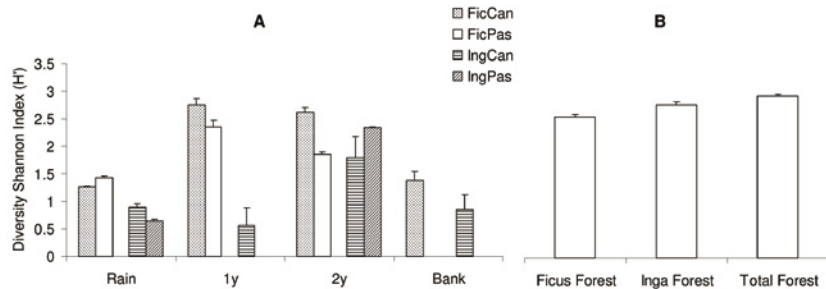
  

<b>B</b>	Seed Rain	Seed Bank	Recruits (1y)	Recruits (2y)	Forest
Seed Rain		3.3	16.7	0.0	5.8
Seed Bank	0.067		7.1	0.0	11.8
Recruits (1y)	0.333	0.143		0.0	6.3
Recruits (2y)	0.000	0.000	0.000		7.5
Forest	0.115	0.237	0.125	0.151	

0.0001), and after two years ( $\chi^2 = 17.42$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.0001$ ; Fig. 4-A).

Species density gradually decreased from the values observed in the seed rain through the seed bank, recruitment after one year, and recruitment after two years (Fig. 4-B). *Ficus* and *Inga* sites shared less than 40% of the observed species in all studied communities (Table 2). The one-year-old seedling community showed the least species in both *Ficus* and *Inga* sites (16%). Seed rain showed the highest number of species observed in both *Ficus* and *Inga* sites, with 33% of the recorded species shared by both.

In the case of *Ficus* sites, 3% of the observed species were shared by the seed rain and seed bank, the least similar communities. The two-year-old sapling community shared the most species with the mature forest (ca. 30%). In the case of *Inga* sites, no species were shared between the two-year-old recruits and the seed rain, seed bank, and one-year-old recruits. However, the two-year-old recruits shared 7.5% of the observed species with the adjacent mature forest (Table 3).

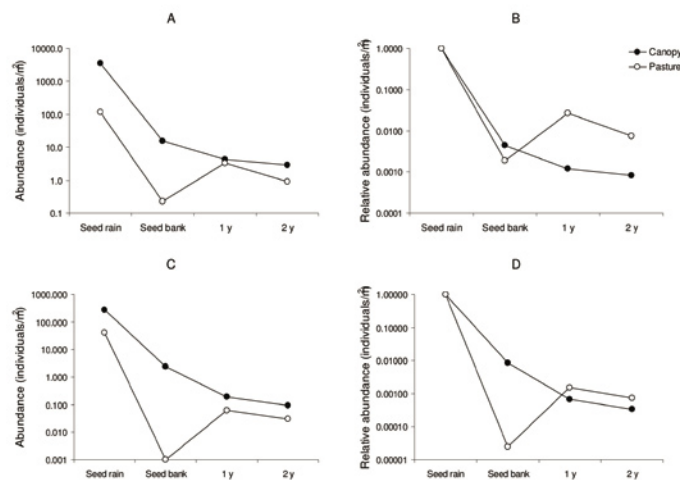


**Figure 5.** Shannon diversity Index values ( $H'$ ) for the studied communities in pastures (A) and adjacent forest fragments (B) in Marqués de Comillas, Chiapas. Values correspond to mean  $\pm$  one standard error. Legend as follows: in (A) Rain = seed rain, 1y = one-year-old seedlings, 2y = two-year-old seedlings, Bank = seed bank, FicCan = canopy area of *Ficus* sites, FicPas = pasture area of *Ficus* sites, IngCan = canopy area of *Inga* sites, and IngPas = pasture area of *Inga* sites, in (B) Ficus Forest = diversity values for adjacent forest fragments to *Ficus* sites, Inga Forest = diversity values for adjacent forest fragments to *Inga* sites, and Total Forest = diversity value for all forest fragments studied. Refer to text for significant differences.

Species diversity ( $H'$ ) was highest for the two-year-old seedlings (mean  $\pm$  SE:  $2.15 \pm 0.2$ ), followed by the adjacent forest fragments ( $2.89 \pm 0.3$ ). The other communities studied showed lower diversity values than the adjacent forest areas (Fig. 5). No significant differences were recorded among studied communities ( $\chi^2 = 2.81$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0.09$ ). For each studied community, *Ficus* sites showed higher values than *Inga* sites, although diversity varied across canopy and pasture areas (Fig. 5-A).

### Probability of an individual to be found in the subsequent community

In the case of *Ficus* sites, the probability of a seed of the pioneer species *Cecropia* sp. found in the seed rain to germinate and emerge as a seedling in the seed bank was of 12%. The probability for a seedling of this species to be found as a one-year-old recruited individual was of 16%. I did not record any two-year-old saplings of *Cecropia* in *Ficus* sites. In the case of the *Inga* sites, the



**Figure 6.** Total (A) and relative (B) abundance observed in each studied regenerative community in *Ficus* sites, and total (C) and relative (D) abundance observed in each studied regenerative community in *Inga* sites. Notice that the y axis is in logarithmic scale.



probability of a seed of *Cecropia* sp. to emerge from the seed bank was of 5%. There were no one-year-old recruits of this species. However, two-year-old saplings were three times more abundant than seedlings emerged from the seed bank.

In *Ficus* sites, the probability of a seed of the common colonizing shrub *Solanum* sp. to be found in the emerged seed bank was of 1%. The emerged seedling had a probability of 50% to be found as a one-year-old seedling, and this seedling had a probability of 20% to be found as a two-year-old sapling. In the case of *Inga* sites, a seed arriving in the seed rain had a probability of 5% to emerge from the seed bank. No one-year-old seedlings of *Solanum* sp. were recorded. Two-year-old saplings from this species were six times more abundant than seedlings emerged from the seed bank.

*Conostegia xalapensis* a colonizing species with invasive habit, was only recorded in *Ficus* sites, and had a 1% probability to emerge in the seed bank after seeds arrived through the seed rain. The emerged seedling had a probability of 100% to be found as a one-year-old seedling. Furthermore, the two-year-old saplings were almost nine times more abundant than the one-year-old seedlings for this species.

The total abundance of each studied community and the relative abundance in-between communities for all recorded species are shown in Fig. 6.

## ***Discussion***

---

The results of the study show that abundance and composition of regenerative communities change considerably throughout the life cycle stages of trees and shrubs, from the potential seed sources to the recruitment of saplings after two years of pasture abandonment. The amount of individuals recorded in the seed rain decreases throughout the seed bank community, the recruited seedling community after one year, and the recruited sapling community established after two years. According to the observed results, less than three individuals in 1000 seeds recorded in the seed rain will be found after two years as recruited saplings. It is important to consider, however, that seed rain varies in time and space, therefore not necessarily reflecting the composition of subsequent successional communities (Loiselle et al. 1996). Several barriers may impede that seeds contained in the seed rain attain adulthood, as indicated by other studies (Aide & Cavellier 1994, Chapman & Chapman 1999). Furthermore, the species found in the seed rain are a subset of the species found in the potential seed production communities (e.g., adjacent secondary or mature forest), as not all species found in nearby remnant forest disperse effectively to open areas (Martínez-Garza & González-Montagut 1999, Cubiña & Aide 2001), due to dispersal limitations (i.e., dispersal mechanisms and distance to

open areas) plus spatial and temporal variations in seed rain within forest canopy and open areas (Loiselle et al. 1996).

Once seeds have reached the open areas, their distribution will not be even in space, but higher concentrations of seeds will be found in places where animal dispersers perch (Dunn 2000, Manning et al. 2006). Hence the higher density and richness found below the canopy of isolated trees. The seeds dispersed into open areas can reach the soil and germinate, or such process be halted by invertebrate and vertebrate vectors that consume seeds (Holl & Lulow 1997). Seed removal in open pastures can be intense and drastically reduce the probability of establishment of deposited seeds (Camargo et al. 2002, Peña-Claros & De Boo 2002, García-Orth & Martínez-Ramos 2008). Even if seeds are buried or hidden among the low-stand vegetation or litter, seed removal agents can unbury seeds and predate or remove them (Corzo-Domínguez 2007). In such case, a small fraction of the seeds contained in the seed rain will be found in the seed bank. Results show that less than two seeds in every 100 seeds from the seed rain will be later found in the seed bank.

Once a seed is part of the seed bank, the probability of survival decreases as the seed remains in the open field. The seed may be removed or lose viability due to the microenvironment (i.e., predation by fungi, rot by excessive moisture, or drying up due to high radiation; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993), which all result in the loss of viability in the seed. On the other hand, if the seed is found in a favorable microenvironment, it may germinate and establish as a seedling. Environmental conditions under isolated trees are more similar to those of secondary or mature forest, unlike open spaces with no canopy, where radiation and temperatures are high and possibly stressing for seeds and seedlings (Guevara et al. 2004). In the studied *Ficus* sites, the probability of a seed in the seed bank to be found as a one-year-old seedling was higher in the open pasture than in the canopy area. This could be explained by the extremely poor or even absent seed bank recorded in open areas, as recorded by other studies (Quintana-Ascencio et al. 1996), and could indicate that seeds do not remain viable for considerable periods of time in the seed bank. Seedlings may be predated or germinate, and therefore be more likely to be found as seedlings than seeds. Due to the factors mentioned above (i.e., seed predators, harsh microenvironment), the seed bank may be considered poor in disturbed areas such as pastures (Benítez-Malvido et al. 2001).

Following the nucleation model (Yarranton & Morrison 1974), one-year-old seedlings in *Ficus* sites were more likely to prevail in time and grow into saplings below the canopy of isolated trees than in the open pasture. I would have expected that *Inga* trees enhanced survival of seedlings due to their nitrogen fixing properties (Rhoades et al. 1998). Nevertheless, land use history plays an important role in site quality, and therefore in the probability of seeds to be recruited and survive as

seedlings (Uhl 1987). Both *Inga* sites had more intense management (i.e., burning regime, livestock density, period under pasture use) than the *Ficus* sites, where livestock herding was done rarely (a detailed description of land use-history per site is available elsewhere<sup>4</sup>). The grasses in the *Inga* sites were denser and homogenous when compared to the *Ficus* sites. This may have affected the establishment of seedlings and their survival up to two years in more extent than the possible higher levels of nitrogen available in the soil. However, it is important to notice that *Ficus* sites received much higher densities of seeds in the seed rain than *Inga* sites, and therefore propagule availability was restricted in the *Inga* sites since early stages of the colonization process.

Several filters operate on seedling survival in the open field (DeSteven 1991, Benítez-Malvido et al. 2001). Seedlings can be predated by herbivorous insects and small mammals (Holl & Quiroz-Nietzen 1999, Hewitt & Kellman 2004). Competition with pasture grasses is another common barrier which halts survival and growth for some rainforest species, while others are able to compete and survive (Chapman et al. 2002). As the projected shade of isolated trees has a diminishing effect on grasses, this suggests competition between seedlings and grasses is less intense below the canopy of isolated trees. In the open pasture where grasses thrive, competition is higher and therefore seedling survival would be lower. The microenvironment can be stressful in the open pasture and decrease seedling survival. Other studies show that as full radiation reaches the emergent seedlings, several species thrive under parental shade (Bonfil & Soberón 1999). Furthermore, both *Ficus* and *Inga* sites showed higher density of two-year-old seedlings below the canopy of isolated trees than in the open pasture. This could be the beginning of a nucleated succession process, as described by other studies (Guevara et al. 1986). Once the vulnerable stages are surpassed under the buffered microenvironment of isolated trees, saplings may grow taller and stronger and tolerate more open conditions, as has been studied in plantations of pioneer and tolerant species which can be thinned when transplants are established saplings to enhance growth (Wishnie et al. 2007).

Given that no species was shared by all the studied communities, species replacement occurs dynamically throughout the dispersal and colonization processes. The potential seed sources in this study were the adjacent forest fragments to each of the studied pastures; however, other studies have demonstrated seed rain can be local or foreign, in the latter case when seeds come from further potential seed sources (Duncan & Chapman 1999, Martínez-Garza & González-Montagut 1999). Several factors affect the probability of a seed reaching an open area (e.g., topography, wind currents, dispersal vector routes), which may explain why the array of species found in the adjacent forest

<sup>4</sup> Ver el capítulo II del presente documento de tesis: *Isolated trees as regeneration nuclei*.

<sup>5</sup> Ver el capítulo II del presente documento de tesis: *Isolated trees as regeneration nuclei*.

fragments and in the recorded seed rain were not particularly similar. Distance between the isolated trees and forest fragments is described in detail elsewhere<sup>5</sup>.

The community that most closely resembled the adjacent forest fragments was the two-year-old seedling cohort. This appears to indicate that the array of species found in the seed rain, seed bank or one-year-old seedling cohort does not necessarily reflect the assemblage of species that will be found in further stages of succession, at least with the sampling effort made in this experiment and the year when communities were sampled. Species replacement throughout successional processes may lead to a different result than the original community, as has been showed by previous studies (Zahawi & Augspurger 1999). The species found in the adjacent forest fragments which were also recorded in the two-year-old seedling community are species which produce copious amounts of orthodox seeds, which can be dispersed to great distances by birds or wind (*Bursera simaruba*, *Casearia nitida*, *Cordia alliodora*, *Cordia spinescens*, *Lonchocarpus belizense*, *Piper hispidum*, and *Tabernamontana alba*). However, the mentioned species were not the most abundant in the two-year-old seedling community, where other species dominated, mainly pioneers. This may indicate that other filters operate between the potential seed producers (i.e., adjacent mature trees in fragments) and the sapling community after two years of abandonment (Ferguson et al. 2003).

The dominant species in the two-year-old sapling community are characteristic of arrested succession or deviated successional pathways (*Vismia camparaguey*, *Conostegia xalapensis*, and *Vernonia patens*, among others), where species from the mature forest are less likely to eventually establish (Marcano-Vega et al. 2002, Martínez-Garza & Howe 2003). Due to the absence of tolerant species recruited after two years both under the canopy and in the open pasture, it is important to consider these species may have to be actively transplanted to secondary forests in the future (Marcano-Vega et al. 2002). Otherwise, the resulting secondary forests may resemble the original ones in structure, but not in composition (Zahawi & Augspurger 1999, Boucher et al. 2001). In the long term, the lack of tolerant species in secondary forests may translate into gradual species loss, hence the need to actively introduce species that cannot disperse easily to secondary forest areas (Martínez-Garza & Howe 2003, van Breugel et al. 2007).

This study shows that propagule availability—as an attribute of a site—interacts with site quality—related to land use-history—and results in the establishment of a particular set of species, which may surpass establishment filters throughout successional stages. Given that rainforest species are adapted to certain variation in environmental and biological conditions, once such variation upper and lower limits are exceeded by disturbance, the set of species which will cope with the new conditions will be restricted (Martínez-Garza & Howe 2003). Due to the numerous mechanisms which operate

in the open field, the array of species which establishes successfully in late successional stages may not have the structural and composition attributes of the original forest. Even more if old-growth forest is distant and separated from the sites by a physical barrier, in this case the Lacantún River, which separates de Montes Azules Reserve and the study sites. This may lead to further stages where a new successional pathway is identified (Mesquita et al. 2001). The resulting community may lack the biodiversity characteristics of the original community, and therefore operate differently regarding environmental services provided by the original rainforest. Land use is continuously changing due to economical, political, social, and environmental drivers, resulting in modified ecosystems which have different properties from the original ones (Geist & Lambin 2002). It is a challenge still to be met by research to clarify if the services provided by the new successional communities will be similar to those once produced by the original ecosystems.

## ***Acknowledgements***

---

I am most grateful to Gilberto and Héctor Jamangapé for their extremely valuable assistance in field work. I thank Dr. Miguel Martínez Ramos for reviewing and commenting on earlier versions of this manuscript. This study was supported by Grant SEMARNAT-CONACyT 2002-C01-0597 to M. Martínez-Ramos. I am grateful to the received PhD fellowship grants from CONACyT-Mexico and DGEP-UNAM.

## ***Literature cited***

---

- Aide, T.M. and J. Cavelier, 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* **2**:219-229.
- Benítez-Malvido, J. 2006. Effect of low vegetation on the recruitment of plants in successional habitat types. *Biotropica* **38**:171-182.
- Benítez-Malvido, J., M. Martínez-Ramos, and E. Cecon. 2001. Seed rain vs. Seed bank, and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation. In: *Life forms and Dynamics in tropical forests*. F. Gottsberger and S. Liede (eds). J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagshandlung, Berlin.
- Bonfil, C. and J. Soberón. 1999. *Quercus rugosa* seedling dynamics as related to its re-introduction in a disturbed Mexican landscape. *Applied Vegetation Science* **2**:189-200.
- Boucher, D. H., J. H. Vandermeer, I. Granzow de la Cerda, M. A. Mallona, I. Perfecto, and N. Zamora. 2001. Post-agriculture versus post-hurricane succession in south-eastern Nicaraguan rain forest. *Plant Ecology* **156**:1573-5052.
- Brokaw, N.L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology* **75**:9-19.
- Brokaw, N.V.L. and S.M. Scheiner. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology* **70**:538-541.
- Camargo, J.L., I.D. Feraz and A.M. Imakawa. 2002. Rehabilitation of degraded areas of Central Amazonia using

- direct sowing of forest tree seeds. *Restoration Ecology* **10**:636-644.
- Chapman, C.A. and L.J. Chapman. 1999. Forest restoration in abandoned agricultural land: a case study from East Africa. *Conservation Biology* **13**:1301-1311.
- Chapman, C.A., L.J. Chapman, A. Zanne, and M.A. Burgess. 2002. Does weeding promote regeneration of an indigenous tree community in felled pine plantations in Uganda? *Restoration Ecology* **10**:408-415.
- 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. Universidad Nacional Autónoma de México. México, 88 p.
- Crawley, M. J. 1993. *GLIM for Ecologists*. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Cubiña, A. and T.M. Aide. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* **33**:260-267.
- Dalling, J. W., S. P. Hubbell, and K. Silveira. 1998. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology* **86**:674-689.
- De Jong, B. H. J., S. Ochoa-Gaona, M. A. Castillo-Santiago, N. Ramírez-Marcial, and M. A. Cairo. 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio* **29**:504-511.
- De Walt, S., S.K. Maliakala and J.S. Denslow. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management* **182**:139-151.
- DeSteven D. 1991 Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling emergence. *Ecology* **72**:1066-1066.
- Duncan, R. S. and C. A. Chapman. 1999. Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa. *Ecological Applications* **9**:998-1008.
- Dunn, R. R. 2000. Isolated trees as foci of diversity in active and fallow fields. *Biological Conservation* **95**:317-321.
- Ferguson, B. G., J. Vandermeer, H. Morales, and D. M. Griffith. 2003. Post-Agricultural Succession in El Petén, Guatemala. *Conservation Biology* **17**:818-828.
- Galindo-González, J., S.Guevara, and V.J. Sosa. 2000. Bat and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* **6**: 1693-1703.
- García-Gil, J. G., and J. H. Lugo. 1992. Las formas del relieve y los tipos de vegetación en la Selva Lacandona. Pages 39-49 in M. A Vásquez-Sánchez and M. A. Ramos, editors. Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. Publ. Esp. Ecosfera. San Cristobal de las Casas, Chiapas.
- García-Orth, X. and M. Martínez-Ramos. 2008. Seed bank dynamics of early and late successional tree species: burial as a way of evading predation. *Restoration Ecology* **16**:435-443.
- Geist H. J. and E. F. Lambin. 2002. Proximate Causes and Underlying Driving Forces of Tropical Deforestation. *BioScience* **52**:143-150.
- Gentry, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* **6**:64-68.
- Guevara, S. and J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* **107/108**:319-338.
- Guevara, S., J. Laborde, and G. Sánchez-Ríos. 2004. Rain forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* **36**:99-108.
- Guevara, S., S.E. Purata, and E. Van der Maarel. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* **66**:77-84.
- Hewitt, N. and M. Kellman. 2004. Factors influencing tree colonization in fragmented forests: and experimental study of introduced seeds and seedlings. *Forest Ecology and Management* **191**:39-59.
- Holl, K. D., and M. E. Lulow. 1997. Effect of species, habitat and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica* **29**:459-468.
- Holl, K., M. E. Loik, E. H. V. Lin, and I.A. Samuels. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* **8**:339-349.
- Holl, K.D. and E. Quiros-Nietzen. 1999. The effect of rabbit herbivory on reforestation of abandoned pasture in southern Costa Rica. *Biological Conservation* **87**:391-395.
- Hooper, E., P. Legendre, and R. Condit. 2005. Barriers to forest regeneration of deforested and abandoned land in Panama. *Journal of Applied Ecology* **42**:1165-1174.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press,

- Princeton, NJ.
- Ibarra-Manríquez, G. and M. Martínez-Ramos. 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecology* **160**:91-112.
- Kraft, J. B. N., R. Valencia, and D. D. Ackerly. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* **322**:580-582.
- Loiselle, B. A., E. Ribbens, and O. Vargas. 1996. Spatial and temporal variation of seed rain in a tropical lowland wet forest. *Biotropica* **28**:82-95.
- Manning, A. D., J. Fischer, and D.B. Lindenmayer. 2006. Scattered trees are keystone structures – Implications for conservation. *Biological Conservation* **132**:311-321.
- Marcano-Vega, H., T. M. Aide, and D. Baez. 2002. Forest regeneration in abandoned coffee plantations and pastures in the Cordillera Central of Puerto Rico. *Plant Ecology* **161**:75-87.
- Martínez, E., C.H. Ramos, and F. Chiang. 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **54**:99-177.
- Martínez-Garza, C. and R. González-Montagut. 1999. Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico. *Plant Ecology* **145**:255-265.
- Martínez-Garza, C. and H. F. Howe. 2003. Restoring tropical diversity: beating time tax on species loss. *Journal of Applied Ecology* **40**:423-429.
- McGuire, K. L., T. W. Henkel, I. Granzow de la Cerda, G. Villa, F. Edmund, and C. Andrew. 2008. Dual mycorrhizal colonization of forest-dominating tropical trees and the mycorrhizal status of non-dominant tree and liana species. *Mycorrhiza* **18**:217-222.
- Mesquita, R.C.G., K. Ickes, G. Ganade, and G.B. Williamson. 2001. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology* **89**:528-537.
- Peña-Claros, M. and H. de Boo. 2002. The effect of forest successional stage on seed removal of tropical rainforest tree species. *Journal of Tropical Ecology* **18**:261-274.
- Quintana-Ascencio, P., M. González-Espinoza, N. Ramírez-Marcial, G. Domínguez-Vázquez and M. Martínez-Icó. 1996. Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica* **28**:192-209.
- Rhoades, C. C., G. E. Eckert, and D. C. Coleman. 1998. Effect of pasture trees on soil nitrogen and organic matter: implications for tropical montane forest restoration. *Restoration Ecology* **6**:262-270.
- Siebe, C., M. Martínez-Ramos, G. Segura Warnholtz, J. Rodríguez-Velázquez, and S. Sánchez-Bletrán. 1995. Soils and vegetation patterns in the tropical rain forest at Chajul, Southeast México. Pages 40-58 in J. Benítez-Malvido and D. Simorangkir, editors. Proceedings of the international congress on soils of tropical forest ecosystems. 3rd Conference on Forest Soils. Mulwarman University Press, Samarinda, Indonesia.
- Slocum, M. G. 2001. How tree species differ as recruitment foci in a tropical pasture. *Ecology* **82**:2547-2559.
- Slocum, M. G. and C. C. Horvitz. 2000. Seed arrival under different genera of trees in a neotropical pasture. *Plant Ecology* **149**:51-62.
- Uhl, C. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* **75**:377-407.
- Van Breugel, M., F. Bongers, and M. Martínez-Ramos. 2007. Species Dynamics During Early Secondary Forest Succession: Recruitment, Mortality and Species Turnover. *Biotropica* **39**:610-619.
- Vázquez-Yanes, C. and A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**:69-87.
- Watt, A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* **35**: 1-22.
- Wenny, D. G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs* **70**:331-351.
- White, P. S. and S. T. A., Pickett, S. T. A. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. pp. 3–13. In: Pickett, S. T. A. & White, P. S. (eds), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York.
- Wishnie, M. H., D. H. Dent, E. Mariscal, J. Deago, N. Cedeno, D. Ibarra, R. Condit, and P. M. S. Ashton. 2007. Initial performance and reforestation potential of 24 tropical tree species planted across a precipitation gradient in the Republic of Panama. *Forest Ecology and Management* **243**:39-49.
- Whitmore, T.C. 1991. Tropical rain forest dynamics and its implications for management. In: Gómez-Pompa, T.C. Whitmore and M. Hadley (eds). *Rainforest regeneration and management*. Man and the Biosphere Series, UNESCO.
- Wright, J. S. 2002. Plant diversity in tropical forests: a re-





### *Capítulo III*

- view of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130:1–14.
- Zahawi, R. A. and C. K. Augspurger. 1999. Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador. *Biotropica* 31:540-552.
- Zermeño-Hernández, I., 2008. Evaluación del disturbio por distintos usos agropecuarios del suelo sobre el potencial regenerativo de selvas. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Zimmerman, J. K., J. B. Pascarella, and T. M. Aide. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8:350-360.





**Appendix 1.** Ten most abundant species observed in collected seed rain according to focal tree genus (*Ficus* or *Inga*) and distance to focal tree (canopy or open pasture). Proportions are relative to total observed individuals within total observed species.

**A. Ficus sites, canopy area.**

Species	Family	Abundance (ind)	Density (seed m <sup>-2</sup> )	Prop. of total (%)
<i>Psychotria veracruzensis</i>	Rubiaceae	2312	2181.13	55.07
<i>Solanum</i> sp.	Solanaceae	1106	1043.40	26.35
<i>Conostegia xalapensis</i>	Melastomataceae	261	246.23	6.22
<i>Cecropia</i> sp.	Cecropiaceae	153	144.34	3.64
<i>Hoffmania discolor</i>	Rubiaceae	122	115.09	2.91
<i>Psychotria costivenia</i>	Rubiaceae	22	20.75	0.52
<i>Trichospermum galeottii</i>	Tiliaceae	4	3.77	0.10
<i>Trema micrantha</i>	Ulmaceae	3	2.83	0.07
<i>Psychotria</i> sp.	Rubiaceae	2	1.89	0.05
Fabaceae	Fabaceae	1	0.94	0.02
<b>Total</b>		<b>3986</b>	<b>3760.38</b>	<b>94.95</b>

**B. Ficus sites, pasture area.**

Species	Family	Abundance (ind)	Density (seed m <sup>-2</sup> )	Prop. of total (%)
<i>Solanum</i> sp.	Solanaceae	762	65.97	55.14
<i>Psychotria veracruzensis</i>	Rubiaceae	209	18.10	15.12
<i>Conostegia xalapensis</i>	Melastomataceae	151	13.07	10.93
<i>Hoffmania discolor</i>	Rubiaceae	121	10.48	8.76
<i>Psychotria costivenia</i>	Rubiaceae	62	5.37	4.49
<i>Cecropia</i> sp.	Cecropiaceae	40	3.46	2.89
<i>Trichospermum galeottii</i>	Tiliaceae	24	2.08	1.74
<i>Trema micrantha</i>	Ulmaceae	8	0.69	0.58
<i>Terminalia amazonia</i>	Combretaceae	4	0.35	0.29
<i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae	1	0.09	0.07
<b>Total</b>		<b>1382</b>	<b>119.65</b>	<b>100.00</b>

**C. Inga sites, canopy area.**

Species	Family	Abundance (ind)	Density (seed m <sup>-2</sup> )	Prop. of total (%)
<i>Solanum</i> sp.	Solanaceae	182	171.70	75.83
<i>Psychotria veracruzensis</i>	Rubiaceae	34	32.08	14.17
<i>Ficus</i> sp.	Moraceae	9	8.49	3.75
Loranthaceae 1	Loranthaceae	4	3.77	1.67
Loranthaceae 2	Loranthaceae	3	2.83	1.25
<i>Psychotria garmierii</i>	Rubiaceae	3	2.83	1.25
<i>Cecropia</i> sp.	Cecropiaceae	2	1.89	0.83
Fabaceae 1	Fabaceae	2	1.89	0.83
Fabaceae 2	Fabaceae	1	0.94	0.42
<b>Total</b>		<b>240</b>	<b>226.42</b>	<b>100.00</b>

**D. Inga sites, pasture area.**

Species	Family	Abundance (ind)	Density (seed m <sup>-2</sup> )	Prop. of total (%)
<i>Cecropia</i> sp.	Cecropiaceae	405	35.06	85.99
<i>Solanum</i> sp.	Solanaceae	25	2.16	5.31
<i>Trema micrantha</i>	Ulmaceae	14	1.21	2.97
<i>Psychotria costivenia</i>	Rubiaceae	11	0.95	2.34
<i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae	7	0.61	1.49
<i>Ficus</i> sp.	Moraceae	4	0.35	0.85
Fabaceae	Fabaceae	2	0.17	0.42
<i>Posothena latifolia</i>	Rubiaceae	1	0.09	0.21
<i>Terminalia amazonia</i>	Combretaceae	1	0.09	0.21
<i>Trichospermum galeottii</i>	Tiliaceae	1	0.09	0.21
<b>Total</b>		<b>471</b>	<b>40.78</b>	<b>100.00</b>

**Appendix 2.** Ten most abundant species observed as emerged seedlings from the seed bank according to focal tree genus (*Ficus* or *Inga*) and distance to focal tree (canopy or open pasture). Proportions are relative to total observed individuals within total observed species. *Inga* sites recorded cero individuals in the pasture area.

**A. Ficus sites, canopy area.**

Species	Family	Abundance (ind)	Density (seedling m <sup>-2</sup> )	Prop. of total (%)
<i>Cecropia</i> sp.	Cecropiaceae	25	7.44	48.08
<i>Solanum</i> spp	Solanaceae	14	4.17	26.92
<i>Solanum rudepanum</i>	Solanaceae	5	1.49	9.62
<i>Conostegia xalapensis</i>	Melastomataceae	4	1.19	7.69
<i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae	2	0.60	3.85
<i>Neurolaena lobata</i>	Asteraceae	1	0.30	1.92
<i>Piper auritum</i>	Piperaceae	1	0.30	1.92
<b>Total</b>		<b>52</b>	<b>15.48</b>	<b>100.00</b>

**B. Ficus sites, pasture area.**

Species	Family	Abundance (ind)	Density (seedling m <sup>-2</sup> )	Prop. of total (%)
<i>Solanum rudepanum</i>	Solanaceae	1	0.22	100

**C. Inga sites, canopy area.**

Species	Family	Abundance (ind)	Density (seedling m <sup>-2</sup> )	Prop. of total (%)
<i>Trema micrantha</i>	Ulmaceae	5	1.49	62.50
<i>Cecropia</i> sp.	Cecropiaceae	2	0.60	25.00
<i>Solanum</i> sp.	Solanaceae	1	0.30	12.50
<b>Total</b>		<b>8</b>	<b>2.38</b>	<b>100.00</b>

**Appendix 3.** Ten most abundant species recorded in the one-year-old seedling community according to focal tree genus (*Ficus* or *Inga*) and sampled area (canopy or open pasture). Proportions are relative to total observed individuals within total observed species.

**A. Ficus sites, canopy area.**

Species	Family	Abundance (ind)	Density (sapling m <sup>-2</sup> )	Prop. of total (%)
<i>Piper hispidum</i>	Piperaceae	15	0.600	21.13
<i>Senna</i> sp.	Caesalpinioideae	11	0.440	15.49
<i>Tabernaemontana alba</i>	Apocynaceae	6	0.240	8.45
<i>Cordia spinescens</i>	Boraginaceae	5	0.200	7.04
<i>Tetracera aspera</i>	Dilleniaceae	4	0.160	5.63
<i>Vernonia patens</i>	Asteraceae	3	0.120	4.23
<i>Thevetia aouai</i>	Apocynaceae	3	0.120	4.23
<i>Conostegia xalapensis</i>	Melastomataceae	2	0.080	2.82
<i>Alibertia edulis</i>	Rubiaceae	2	0.080	2.82
<i>Casearia nitida</i>	Flacourtiaceae	2	0.080	2.82
Total		53	2.120	74.65

**B. Ficus sites, pasture area.**

Species	Family	Abundance (ind)	Density (sapling m <sup>-2</sup> )	Prop. of total (%)
<i>Vismia camparaguey</i>	Culsiaceae	50	0.286	31.65
<i>Conostegia xalapensis</i>	Melastomataceae	35	0.200	22.15
<i>Vernonia patens</i>	Asteraceae	13	0.074	8.23
<i>Psidium guajava</i>	Myrtaceae	12	0.069	7.59
<i>Senna</i> sp.	Caesalpinioideae	10	0.057	6.33
<i>Cordia spinescens</i>	Boraginaceae	7	0.040	4.43
<i>Lonchocarpus rugosus</i>	Papilionoideae	6	0.034	3.80
<i>Bixa orellana</i>	Bixaceae	5	0.029	3.16
<i>Byrsonima crassifolia</i>	Malpighiaceae	4	0.023	2.53
<i>Neurolaena lobata</i>	Asteraceae	3	0.017	1.90
Total		145	0.829	91.77

**C. Inga sites, canopy area.**

Species	Family	Abundance (ind)	Density (sapling m <sup>-2</sup> )	Prop. of total (%)
<i>Piper hispidum</i>	Piperaceae	4	0.051	26.67
<i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae	3	0.038	20.00
<i>Blepharidium mexicanum</i>	Rubiaceae	2	0.025	13.33
<i>Cordia spinescens</i>	Boraginaceae	1	0.013	6.67
<i>Rolfea</i> sp.	Annonaceae	1	0.013	6.67
<i>Solanum umbellatum</i>	Solanaceae	1	0.013	6.67
<i>Zuelania guidonia</i>	Flacourtiaceae	1	0.013	6.67
<i>Vernonia patens</i>	Compositae	1	0.013	6.67
<i>Zanthoxylum</i> sp.	Rutaceae	1	0.013	6.67
Total		15	0.191	100.00

**D. Inga sites, pasture area.**

Species	Family	Abundance (ind)	Density (sapling m <sup>-2</sup> )	Prop. of total (%)
<i>Vernonia patens</i>	Asteraceae	150	0.015	26.04
<i>Blepharidium mexicanum</i>	Rubiaceae	70	0.007	12.15
<i>Acalypha</i> sp.	Euphorbiaceae	63	0.006	10.94
<i>Cordia spinescens</i>	Boraginaceae	51	0.005	8.85
<i>Piper hispidum</i>	Piperaceae	50	0.005	8.68
<i>Zapoteca</i> sp.	Mimosoideae	23	0.002	3.99
<i>Acacia</i> sp.	Mimosoideae	17	0.002	2.95
<i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae	17	0.002	2.95
<i>Casearia nitida</i>	Flacourtiaceae	10	0.001	1.74
<i>Inga punctata</i>	Mimosoideae	8	0.001	1.39
Total		459	0.046	79.69

**Appendix 4.** Ten most abundant species recorded in the two-year-old sapling community according to isolated tree species (*Ficus* or *Inga*) and sampled area (canopy or open pasture). Proportions are relative to the total observed individuals within total observed species.

**A. Ficus sites, canopy area.**

Species	Family	Abundance (ind)	Density (sapling m <sup>-2</sup> )	Prop. of total (%)
<i>Piper hispidum</i>	Piperaceae	15	0.600	21.13
<i>Senna</i> sp.	Caesalpinioideae	11	0.440	15.49
<i>Tabernaemontana alba</i>	Apocynaceae	6	0.240	8.45
<i>Cordia spinescens</i>	Boraginaceae	5	0.200	7.04
<i>Tetracera aspera</i>	Dilleniaceae	4	0.160	5.63
<i>Vernonia patens</i>	Asteraceae	3	0.120	4.23
<i>Thevetia aouai</i>	Apocynaceae	3	0.120	4.23
<i>Conostegia xalapensis</i>	Melastomataceae	2	0.080	2.82
<i>Alibertia edulis</i>	Rubiaceae	2	0.080	2.82
<i>Casearia nitida</i>	Flacourtiaceae	2	0.080	2.82
<b>Total</b>		<b>53</b>	<b>2.120</b>	<b>74.65</b>

**B. Ficus sites, pasture area.**

Species	Family	Abundance (ind)	Density (sapling m <sup>-2</sup> )	Prop. of total (%)
<i>Vismia camparagueti</i>	Clusiaceae	50	0.286	31.65
<i>Conostegia xalapensis</i>	Melastomataceae	35	0.200	22.15
<i>Vernonia patens</i>	Asteraceae	13	0.074	8.23
<i>Psidium guajava</i>	Myrtaceae	12	0.069	7.59
<i>Senna</i> sp.	Caesalpinioideae	10	0.057	6.33
<i>Cordia spinescens</i>	Boraginaceae	7	0.040	4.43
<i>Lonchocarpus rugosus</i>	Papilionoideae	6	0.034	3.80
<i>Bixa orellana</i>	Bixaceae	5	0.029	3.16
<i>Byrsonima crassifolia</i>	Malpighiaceae	4	0.023	2.53
<i>Neurolaena lobata</i>	Asteraceae	3	0.017	1.90
<b>Total</b>		<b>145</b>	<b>0.829</b>	<b>91.77</b>

**C. Inga sites, canopy area.**

Species	Family	Abundance (ind)	Density (sapling m <sup>-2</sup> )	Prop. of total (%)
<i>Piper hispidum</i>	Piperaceae	4	0.051	26.67
<i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae	3	0.038	20.00
<i>Blepharidium mexicanum</i>	Rubiaceae	2	0.025	13.33
<i>Cordia spinescens</i>	Boraginaceae	1	0.013	6.67
<i>Rolilea</i> sp.	Annonaceae	1	0.013	6.67
<i>Solanum umbellatum</i>	Solanaceae	1	0.013	6.67
<i>Zuelania guidonia</i>	Flacourtiaceae	1	0.013	6.67
<i>Vernonia patens</i>	Compositae	1	0.013	6.67
<i>Zanthoxylum</i> sp.	Rutaceae	1	0.013	6.67
<b>Total</b>		<b>15</b>	<b>0.191</b>	<b>100.00</b>

**D. Inga sites, pasture area.**

Species	Family	Abundance (ind)	Density (sapling m <sup>-2</sup> )	Prop. of total (%)
<i>Vernonia patens</i>	Asteraceae	150	0.015	26.04
<i>Blepharidium mexicanum</i>	Rubiaceae	70	0.007	12.15
<i>Acalypha</i> sp.	Euphorbiaceae	63	0.006	10.94
<i>Cordia spinescens</i>	Boraginaceae	51	0.005	8.85
<i>Piper hispidum</i>	Piperaceae	50	0.005	8.68
<i>Zapoteca</i> sp.	Mimosoideae	23	0.002	3.99
<i>Acacia</i> sp.	Mimosoideae	17	0.002	2.95
<i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae	17	0.002	2.95
<i>Casearia nitida</i>	Flacourtiaceae	10	0.001	1.74
<i>Inga punctata</i>	Mimosoideae	8	0.001	1.39
<b>Total</b>		<b>459</b>	<b>0.046</b>	<b>79.69</b>



**Appendix 5.** Ten most abundant species recorded throughout the adjacent forest fragments to the four studied pastures. *Ficus* sites (A, B) are separated as *Ficus* A and *Ficus* B, while *Inga* sites (C, D) are indicated as *Inga* A and *Inga* B.

**A. Adjacent to *Ficus* A.**

Species	Family	Abundance (ind)	Density (ind m <sup>-2</sup> )	Prop. of total (%)
<i>Trichospermum galeottii</i>	Tiliaceae	37	0.07	19.68
<i>Piper aduncum</i>	Piperaceae	14	0.03	7.45
<i>Siparuna</i> sp.	Siparunaceae	10	0.02	5.32
<i>Tetracera aspera</i>	Dilleniaceae	10	0.02	5.32
<i>Cordia bicolor</i>	Boraginaceae	7	0.01	3.72
<i>Psychotria limon</i>	Rubiaceae	7	0.01	3.72
<i>Nectandra globosa</i>	Lauraceae	6	0.01	3.19
<i>Clethra</i> sp.	Clethraceae	4	0.01	2.13
<i>Mollinedia</i> sp.	Monimiaceae	4	0.01	2.13
<i>Piper hispidum</i>	Piperaceae	4	0.01	2.13
<b>Total</b>		<b>103</b>	<b>0.21</b>	<b>54.79</b>

**B. Adjacent to *Ficus* B.**

Species	Family	Abundance (ind)	Density (ind m <sup>-2</sup> )	Prop. of total (%)
<i>Xylopia frutescens</i>	Annonaceae	35	0.07	18.32
<i>Cordia bicolor</i>	Boraginaceae	28	0.06	14.66
<i>Miconia</i> sp.	Melastomataceae	9	0.02	4.71
<i>Schizolobium parahyba</i>	Caesalpinioideae	7	0.01	3.66
<i>Nectandra globosa</i>	Lauraceae	6	0.01	3.14
<i>Siparuna andina</i>	Siparunaceae	5	0.01	2.62
<i>Trichospermum galeottii</i>	Tiliaceae	5	0.01	2.62
Unidentified species	-	5	0.01	2.62
<i>Alchornea latifolia</i>	Euphorbiaceae	4	0.01	2.09
<i>Anona filioidea</i>	Annonaceae	4	0.01	2.09
<b>Total</b>		<b>108</b>	<b>0.22</b>	<b>56.54</b>

**C. Adjacent to *Inga* A.**

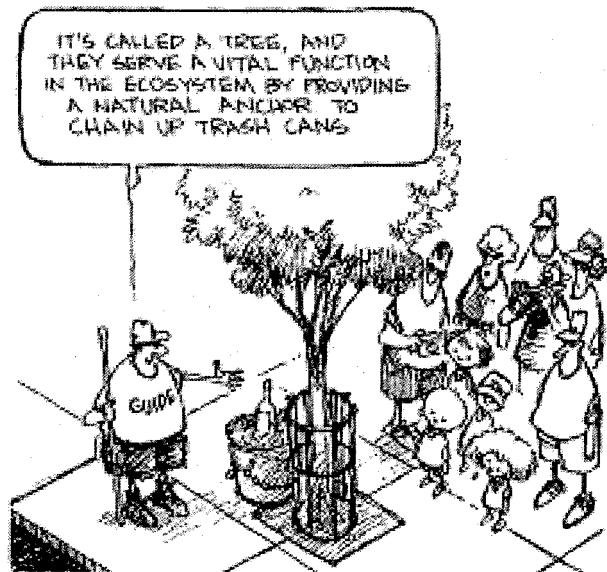
Species	Family	Abundance (ind)	Density (ind m <sup>-2</sup> )	Prop. of total (%)
<i>Trichospermum galeottii</i>	Tiliaceae	20	0.04	13.07
<i>Guarea glabra</i>	Meliaceae	12	0.02	7.84
<i>Psychotria limon</i>	Rubiaceae	6	0.01	3.92
<i>Licania platypus</i>	Chrysobalanaceae	5	0.01	3.27
<i>Pouteria zapota</i>	Sapotaceae	5	0.01	3.27
<i>Castilla elastica</i>	Moraceae	4	0.01	2.61
<i>Piper hispidum</i>	Piperaceae	4	0.01	2.61
<i>Schizolobium parahyba</i>	Caesalpinioideae	4	0.01	2.61
<i>Zanthoxylum</i> sp.	Rutaceae	4	0.01	2.61
<i>Dialium guianense</i>	Caesalpinioideae	3	0.01	1.96
<b>Total</b>		<b>67</b>	<b>0.13</b>	<b>43.79</b>

**D. Adjacent to *Inga* B.**

Species	Family	Abundance (ind)	Density (ind m <sup>-2</sup> )	Prop. of total (%)
<i>Schizolobium parahyba</i>	Caesalpinioideae	26	0.05	11.26
<i>Tetracera aspera</i>	Dilleniaceae	21	0.04	9.09
<i>Vochysia ferruginea</i>	Vochysiaceae	13	0.03	5.63
<i>Croton draco</i>	Euphorbiaceae	9	0.02	3.90
<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae	7	0.01	3.03
<i>Dalbergia glabra</i>	Papilionoideae	6	0.01	2.60
<i>Zanthoxylum</i> sp.	Rutaceae	6	0.01	2.60
<i>Miconia</i> sp.	Melastomataceae	5	0.01	2.16
<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae	4	0.01	1.73
<i>Castilla elastica</i>	Moraceae	4	0.01	1.73
<b>Total</b>		<b>101</b>	<b>0.20</b>	<b>43.72</b>

# «Al que a buen árbol se arrima, buena sombra le cobija »

*-Refrán popular*





*Seed sources and early succession*





# Capítulo IV

## **Isolated trees and grass removal improve performance of transplanted *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae) saplings in tropical pastures\***

Ximena García-Orth<sup>1</sup> and Miguel Martínez-Ramos<sup>1</sup>

---

\* Restoration Ecology (in press)

<sup>1</sup> Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México



### *Abstract*

Cattle pastures established in areas previously covered by tropical rainforest are frequently abandoned in unproductive and degraded conditions. Transplanting native tree species to pastures is one common practice among rainforest restoration techniques, but several environmental barriers compromise transplant success. We assessed whether the presence of isolated trees and the removal of pasture grasses affects survival, growth, and allometry of transplanted saplings of the pioneer tree *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae) into abandoned pastures in southeast Mexico. An isolated tree was found in the center of each of the four pasture sites of one hectare, and grass treatments were applied under the tree's canopy (0-10 m from the trunk) and in open pasture (15-48 m from the trunk). Grass removal treatments were control (grass present), cut with machete, herbicide application, and total grass removal with a gardening hoe. After one year, sapling survival was not different between the canopy and pasture areas (53%). Saplings showed higher survival probability ( $p < 0.05$ ) in the hoe treatment ( $63 \pm 9\%$ ) than in the control treatment ( $38 \pm 9\%$ ). Height and crown cover growth rates were faster under the canopy of isolated trees compared with the open pasture. Saplings showed significantly greater crown/height ratio under the canopy of isolated trees. Stressful environmental conditions restricted sapling growth in the open pasture. We conclude that complete removal of grasses and transplanting *T. micrantha* saplings in the vicinity of isolated trees can improve transplant success.

**Key words:** grass competition, Mexico, native species, rainforest restoration, sapling performance.

---

### *Resumen*

Los pastizales ganaderos establecidos en áreas que fueron selva tropical son frecuentemente abandonados en condiciones improductivas y degradadas. El trasplante de especies nativas a los pastizales es una práctica común entre las técnicas de restauración de selvas, pero diversas barreras pueden afectar negativamente el establecimiento del trasplante. Evaluamos si la presencia de árboles aislados y la eliminación de pastos afectó la supervivencia, crecimiento y alometría de trasplantes juveniles del árbol nativo pionero *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae), plantados en pastizales abandonados del sureste de México. Aplicamos los tratamientos de eliminación del pasto bajo el dosel (0-10 m del tronco) y en el pastizal abierto (15-48 m del tronco) de un árbol aislado que se encontraba en el centro de cada una de las cuatro hectáreas de pastizal donde se realizó el experimento. Los tratamientos del pasto fueron: control (no se alteró el pasto), corte de biomasa aérea con machete, aplicación de un herbicida, y eliminación del pasto por completo con un azadón. Después de un año, la supervivencia de los juveniles no fue diferente entre la zona de dosel y el pastizal abierto (53%). Los trasplantes mostraron mayor probabilidad de supervivencia ( $p < 0.05$ ) en el tratamiento de azadón ( $63 \pm 9\%$ ), comparado con el tratamiento control ( $38 \pm 9\%$ ). Las tasas de crecimiento en altura y cobertura fueron más rápidas bajo la copa del árbol aislado, comparadas con el pastizal abierto. Los trasplantes mostraron una relación alométrica copa/altura mayor bajo el dosel que en el pastizal abierto. El microambiente estresante restringió el crecimiento de los trasplantes en el pastizal abierto. Concluimos que la eliminación de los pastos y el trasplantar los juveniles de *T. micrantha* bajo el dosel de los árboles aislados en pastizales puede aumentar el éxito de los trasplantes.

**Palabras clave:** competencia con pastos, desempeño de trasplantes, especie nativa, México, restauración de selvas.

---



## ***Introduction***

---

Deforestation and land-use change have led to a severe reduction in rainforest area during the past several decades. Through the 1990s, 0.38% of rainforest area was deforested every year in Latin America ( $2.5 \pm 1.4$  million ha; Achard et al. 2002). In the Selva Lacandona region (southeast Mexico) rainforest was reduced 31% during the 1990s mainly because of land conversion to agriculture (De Jong et al. 2000). Frequent burning of pasture grass depletes soil nutrients and productivity, resulting in weed invasion and land abandonment (Grau et al. 2003). Under such conditions, natural regeneration of rainforest vegetation is poor or absent (García-Romero et al. 2005), due to several environmental barriers (e.g., scarce propagule availability and stressful environmental conditions) which affect survival, growth and/or reproduction of regenerating plants. These barriers may impede or lessen secondary forest succession (Zimmerman et al. 2000).

A promising practice for overcoming such barriers is the transplanting of saplings of native tree species to the open field. Sapling transplants avoid the high risk of mortality that seeds and seedlings of rainforest trees suffer in abandoned pastures (Nepstad et al. 1996, Parrotta & Knowles 1999;

Hooper et al. 2002, Martínez-Garza et al. 2005). Furthermore, transplants provide several ecological benefits such as: (i) perch availability for dispersal vectors, therefore increasing seed rain in the open field (Holl 2002), (ii) shade that can suppress exotic grasses and weeds, enhancing native seedling establishment, similar to the effect of isolated trees (Guevara et al. 1986), (iii) litter production, which can in turn activate soil nutrient cycles and create suitable microclimatic conditions (i.e., higher soil relative humidity, plus lower temperature and radiation at ground level) for seed bank establishment and seed germination (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993), and (iv) facilitation of successional processes (Aide et al. 1995, Nepstad et al. 1996; Parrotta & Knowles 1999).

However, transplants must cope with several obstacles to establish successfully. Forage grasses and weeds can negatively affect transplant fitness due to high above and belowground competition (Nepstad et al. 1996, Hooper et al. 2002; but see Chapman et al. 2002). Thus, removing grass around saplings can improve the performance of transplants (Hooper et al. 2002). However, species respond differently when they interact with low story vegetation (Wishnie et al. 2007, Benítez-Malvido et al. 2005, Martínez-Garza et al. 2005). Some species may suffer photosynthetic limitation due to stressful environmental conditions (e.g., high radiation and air temperature, low soil/air humidity, and low nutrient and water availability) which characterize pastures (Loik & Holl 1999). Moreover, rodents in open fields can consume leaves, stems, roots, and other parts of transplanted seedlings (Holl & Quiros-Nietzen 1999). Overall, such ecological factors can negatively affect transplant survival, growth, and/or reproduction (Reiners et al. 1994, Holl 1999; Loik & Holl 1999).

Frequently, isolated rainforest trees (which provide shade, shelter, or food to cattle) are found in tropical pastures (Guevara et al. 2004). Tree recruitment below isolated trees can be higher than in the open pasture, due to higher rate of seed arrival, higher rate of seedling survival, lower grass density, and a microclimate similar to that of young secondary forest understory (Otero-Arnaiz et al. 1999, Guevara et al. 2004).

Besides survival and growth, allometric patterns can be used as an indicator of the transplanted sapling success. Tree allometry is sensitive to changes in environmental factors such as amount of solar radiation, soil fertility, and density of neighboring plants (King 1990). Crown cover-height relationships express a tradeoff between resource investment in reaching higher vertical light levels and exposing wider leaf area surface (Kohyama & Motta 1990). Tree saplings with different allometric patterns undergo different survivorship and growth rates under contrasting light and soil environments (e.g., Davis et al. 1998, Sterck et al. 2003). From the rainforest restoration perspective, allometric designs which maximize crown cover-height ratios could be of particular interest, as trees with same height but bigger crowns could provide higher shading, litter production, and more perching spots for animal seed dispersers.

Although other studies have assessed seedling or sapling performance when transplanted to old-growth or secondary forest habitats (e.g., Benítez-Malvido et al. 2005), to the open field (e.g., Holl et al. 2000), and below shrub patches (Vieira et al. 1994), to our knowledge no previous studies have evaluated the effect of isolated trees on the performance of transplanted saplings in tropical pastures. In this paper, we evaluated performance (survival, growth, and allometry) of saplings of the pioneer tree *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae) transplanted into recently abandoned pasture fields in southeast Mexico. First, we assessed the performance of *T. micrantha* saplings under and outside the canopy of isolated trees after one year since planting date. Secondly, we assessed the effect of different grass removal treatments (which altered above and/or belowground transplant-grass interactions) on performance of transplanted saplings. Because *T. micrantha* is an early, short-lived, light-demanding tree species, we predicted that performance would be better in areas away from the canopies of isolated trees. We also predicted that sapling performance would be better in treatments which eliminated above and belowground pasture vegetation, as we expected this would reduce grass competition or interference.

## Materials and methods

### Study site

The study was done in the Marqués de Comillas region (200,970 ha), Chiapas, southeast Mexico (lat 16°01'N, long 90°55' W, 110-200 m.a.s.l.). Once completely covered by rainforest, the landscape of this region now consists of a matrix of forest remnants, secondary forests, and agricultural fields, adjacent to the Montes Azules Biosphere Reserve (Fig. 1). From 1976 to 1996, pasture fields in the region increased from 1,401 ha to 30,693 ha, with a reduction in mature forest cover from 95% to 56% (De Jong et al. 2000).

The climate in Marqués de Comillas is humid and warm, with a mean annual

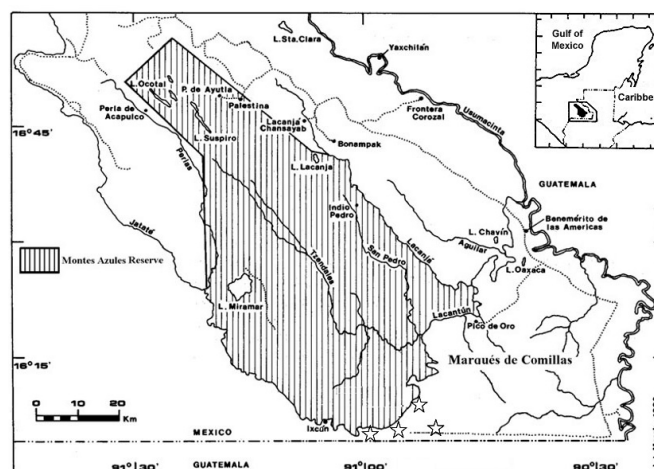


Figure 1. Study site. Stars indicate the location of studied pastures.

temperature of 24.8°C and an average annual rainfall of approximately 3,000 mm. A short dry season, with less than 60 mm rainfall per month, occurs from February to April (Siebe et al. 1995). Tropical rainforest is the predominant vegetation type. It varies in structure and composition across the geomorphologic landscape units, which differ in edaphic and topographic properties (Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos 2002). Economical activities include agriculture (e.g., maize, bean, and pepper) and extensive livestock herding.

### *Studied pasture fields*

Four pasture fields separated by at least 4 km were chosen for study (Table 1). At each study site, an area of one hectare was fenced in July 2004 to exclude cattle, and left undisturbed. One single isolated tree was located in the center of the fenced area (see below). All sites shared some broadly similar land-use history: original vegetation consisted in mature rainforest, which was cut and the

**Table 1.** Focal tree characteristics and land use-history per study site

	Site-1	Site-2	Site-3	Site-4
Focal tree species	<i>Ficus maxima</i> (Moraceae)	<i>Ficus obtusifolia</i> (Moraceae)	<i>Inga pavoniana</i> (Fabaceae)	<i>Inga punctata</i> (Fabaceae)
Focal tree height (m)	15	10	8	10
Focal tree dbh (cm)	96	45	22	28
Focal tree crown cover area (m <sup>2</sup> )	254.5	78.5	78.5	78.5
Nitrogen-fixing bacteria nodules†	Absent	Absent	Abundant	Abundant
Initial forest cut and first burn	1985	1983	1990	1989
Burning events while in pasture use	2	10	4	14
Last burn prior to experiment	1991	2001	2003	2003
Pasture use prior to experiment (y)	2	12	7	11
Livestock density (LSU ha <sup>-1</sup> )	Rarely introduced	1.25	2.5	1
Grass introduction	1991	1992	2000	1997
Dominant grass or herb species	<i>Scleria</i> spp., <i>Kyllinga monocephala</i> , <i>Sida rhombifolia</i>	<i>Echinochloa polystachya</i> , <i>Axonopus</i> spp., <i>Andropogon bicornis</i>	<i>Brachiaria decumbens</i> , <i>Desmodium</i> spp., <i>Axonopus</i> spp.	<i>Brachiaria decumbens</i> , <i>Axonopus</i> spp., <i>Desmodium</i> spp.
Herb species m <sup>-2</sup> at experiment beginning	10.7 ± 1.2	5 ± 0.6	5.5 ± 0.6	7.5 ± 0.8
Initial average pasture vegetation fresh biomass (kg m <sup>-2</sup> )	1.04 ± 0.12	0.88 ± 0.17	1.16 ± 0.10	0.76 ± 0.09
Slope	0°	0°	0°	ca. 37°

† Confirmed through direct observation of the focal tree roots and conspecific seedlings established below the canopy.

land burned for the first time between 1985 and 1990. Maize was grown for 2-3 years, after which livestock forage grasses were introduced, with the subsequent establishment of an array of weed species (Table 1).

### ***Experimental treatments***

Distance-to-focal tree was partitioned into two categories: “canopy”, which included an area of a circle projected around the isolated tree, with a 10 m radius, and the tree’s trunk as center, and “open pasture”, which included the area from 15 to 48 m radius from the tree’s trunk. Four different grass treatments were randomly established in the canopy and pasture areas, with four repetitions each, for a total of sixteen 2 X 1 m experimental plots in each area. Grass treatments were (1) *control*, grass vegetation received no alteration; (2) *cut*, grass was cut with a machete at a 10 cm height and the cut biomass was left lying on the ground; (3) *herbicide*, a broad spectrum glyphosate-based herbicide (Faena) was applied in commercial concentration (10%) and the dead biomass left on the ground, and (4) *hoe*, both above and belowground biomass was mechanically removed with a traditional gardening hoe and withdrawn from the plot, leaving the soil completely clear of vegetation and exposed. Grass treatments were applied initially in October 2004 (except for the herbicide treatment, which was applied in July 2004), and then re-applied as needed on two occasions during the next year. Herbicide was not re-applied. We assumed that the control treatment retained above and belowground grass competition effects on transplanted saplings, *cut* treatment altered mainly aboveground competition, and *herbicide* and *hoe* treatments affected both above and belowground competition. Throughout the experiment, we observed grass resprouting in the herbicide treatment, but null or little resprouts in the hoe treatment. One individual of *T. micrantha* was transplanted to each of the experimental plots in each pasture, for a total of 32 transplants per site and 128 transplants for all sites.

### ***Characteristics of Trema micrantha***

Abundant throughout tropical and subtropical regions, *Trema micrantha* is a colonizing pioneer species usually found in forest gaps (>375 m<sup>2</sup>; Brokaw 1987), forest edges, and open areas. After rainforest vegetation is cleared and the area is burned prior to maize planting, numerous seedlings of *T. micrantha* establish, due to an abundant seed bank and high tolerance to stressful conditions (Vázquez-Yanes et al. 1999). However, the abundance of this tree can be very low or null in abandoned pastures. In Marqués de Comillas, *T. micrantha* is among the three dominant species in secondary vegetation growing in abandoned maize fields (van Breugel et al. 2007) but it is considerably less abundant in secondary vegetation growing in abandoned livestock-raising fields (Martínez-Ramos, unpublished

data). Maximum height is usually 8 – 13 m, but may reach up to 30 m. Individuals have umbrella-shaped crowns, under which microclimatic conditions are less severe than in open areas, facilitating the establishment of other species (Slocum & Horvitz 2000). Fleshy fruits are produced as soon as 9 months after transplant (year-round) and seeds are dispersed by several bird species which increases local seed rain (Vázquez-Yanes et al. 1999). Based on these ecological attributes, this species has been considered a promising candidate in rainforest restoration efforts (Vázquez-Yanes 1998); furthermore, its potential economic uses include wood for furniture, fiber, medicine, and fodder. *T. micrantha* has been divided into two morphotypes based on several attributes. The types differ in their endocarp characteristics and local distribution, respond differently to light, show different water uptake efficiency, soil nutrient requirements, and have different seed size and dispersal characteristics (Silvera et al. 2003). Given the characteristics of our saplings, we presumably used the small-seeded morphotype, which is usually found in landslides and other open areas.

### ***Raising and transplanting of Trema micrantha saplings***

In April 2004, seedlings (*ca.* 20 cm high) of *Trema micrantha* were hand-plucked from a recently burned maize field and planted in pots (20-cm diameter and 15-cm height) using soil from the burned plot. Pots were placed below a 60% shade cloth, as recommended by Valio (2001). Seedlings were watered regularly until June 2004 (beginning of the rainy season), when they were placed in the open air. Individuals were transplanted to the open field in October 2004. Initial sapling height was  $32 \pm 1.03$  cm (mean  $\pm$  1 SE) at transplanting date. Each of the 32 experimental plots in each study site had one *T. micrantha* planted in a 20 cm diameter  $\times$  20 cm deep hole. Root damage was avoided during transplant. Ten milligrams of commercial solid fertilizer (NPK, 20-5-10), were supplied 20 cm away from the stem of each individual at the moment of transplanting, as recommended by Vázquez-Yanes (1998).

For each sapling, we measured height from the base of the stem to the tallest apex and the major and minor diameters of the sapling crown. The major diameter ( $D_M$ ) was determined as the distance from the tip of the longest branch towards the tip of the opposite longest branch. The minor diameter ( $D_m$ ) was determined as the distance from the tip of the shortest branch towards the tip of the opposite shortest branch. These diameters were used to calculate the crown cover area (CC) of each sapling, as an ellipse:  $CC = \pi (D_M/2) (D_m/2)$ . Survival and growth in height and crown cover area were measured every three months throughout the following year.



### ***Site microenvironment***

To characterize the treatment-level microenvironment, we measured photosynthetic active radiation (PAR), air and soil temperature, soil relative humidity, and soil compaction (bulk density) in each experimental sapling spot, within the four studied pasture sites (January 2005). Radiation measurements were measured with a photon flux density (PFD) sensor (Campbell quantumeter LI 1905B, Campbell Scientific Inc., Cambridge, UK) held at the sapling first pair of leaves (*ca.* 15 cm above the ground). All measurements were conducted between 1300 and 1500 h. We scaled PAR values in relation to the recorded value for the hoe treatment in the open pasture (100% PAR). Air temperature was measured at the same sampling points with a thermistor (Campbell thermistor T108 C\_2, Campbell Scientific Inc., Cambridge, UK). Air temperature was recorded during one minute and the recorded values were averaged per sampling point.

Between 1300 and 1500 h, soil temperature and relative humidity were measured at 10 cm soil depth using a moisture and temperature meter (Aquaterr EC-200, Jae Sung International Co., South Korea). Soil relative humidity was defined as the percentage of water content per soil volume. Two to five readings were taken at each of the four grass removal treatments (at the center of the 2 X 1 plots) under the canopy and in the pasture. Soil bulk density was measured as the dry soil weight in a fixed volume and expressed as grams per cubic centimeter. Soil samples were collected with the aid of a metallic cylinder (6.9 cm diameter X 8 cm depth). Three samples were collected at random points below and outside the canopy of the isolated trees in each of the four study sites. Additionally, as a reference, three soil samples were randomly collected in the nearby remnant forest fragment to each study site. Soil was dried in a stove at 105°C for 72 h and weighted to obtain dry weight values.

### ***Statistical analyses***

To assess differences in microenvironment among treatments, where applicable, we obtained a single average value per site for combinations of distance-to-focal tree categories and four grass treatments. We had four replicates for each of the eight combinations. In the case of soil bulk density, we included forest fragment as another treatment. Where needed, variables were angular (proportional variables) or log (continuous variables) transformed to meet homoscedasticity and normality criteria. We used ANOVA and post-hoc multiple Bonferroni comparisons to test differences among these treatments.

Our sapling transplanting experiment consisted of a nested design. The factor “grass treatment” was nested into the main factor “distance-to-focal tree”, with four repetitions of the whole design. To test the effect of the main and nested factor on survival probability, individuals were considered as a

binary variable (dead or alive after one year) in a nested analysis of deviance with binomial distribution error and a logistic link function. In this error type, the deviance explained by independent variables can be considered to be an approximated  $\chi^2$  value (Crawley 1993).

To assess differences in growth between distance-to-focal tree categories and grass treatments throughout the experiment we used repeated measures nested analysis of variance with height and crown cover as dependent variables. The repeated subjects (distance-to-focal tree categories and grass treatments) were fixed. Height and crown cover values of individual saplings were log-transformed before statistical analyses to meet homoscedasticity criteria. Mauchly's criterion test for the compound symmetry of the variance-covariance matrix was obtained automatically, together with corrected significance levels in case of the rejection of the symmetry assumption (Greenhouse-Geisser and Huynh-Feldt corrections). Relative growth rates in height ( $RGR_H$ ) and crown cover area ( $RGR_{CC}$ ) were obtained for each surviving sapling as  $RGR = [\ln(\text{initial size}) - \ln(\text{final size})]/12$  months. Mean and standard error values were calculated for the distance to focal tree and grass treatments. One year after planting, the crown cover/height ratio (CHR) was obtained for each surviving sapling and the effects of distance to focal tree and grass treatments on CHR were assessed using a nested analysis of variance. CHR inter-individual variation behaved as a normal distributed variable and variances were homogeneous among treatments.

## Results

---

### *Microenvironment*

Air temperature differed significantly ( $F_{15,16} = 2.43, p = 0.04$ ) between canopy and open pasture zones (Table 2). Overall, under the canopy of isolated trees, air temperature (mean  $\pm$  1 SE:  $30.3 \pm 0.8^\circ\text{C}$ ) was almost five degrees lower than in the open pasture ( $34.9 \pm 1.2^\circ\text{C}$ ).

Soil temperature was higher in the open pasture ( $35.4 \pm 1.1^\circ\text{C}$ ) in all grass treatments, when compared to the canopy of isolated trees ( $32.7 \pm 1.5^\circ\text{C}$ ). The herbicide and hoe treatments experienced significantly higher soil temperatures in the open pasture when compared to the canopy zone ( $F_{1,24} = 41.92, p > 0.001$ ). The highest soil temperature was recorded in the hoe treatment in the open pasture. Under the canopy of isolated trees soil temperature remained similar among grass removal treatments (Table 2).

Soil relative humidity was higher in the open pasture ( $44.5 \pm 2.9\%$ ) when compared to the canopy of isolated trees ( $38.5 \pm 2.3\%$ ), but not significantly ( $F_{1,21} = 0.86, p = 0.4$ ). Only the control treatment

**Table 2.** Prevailing microenvironment in the experimental system used to study the effects of distance to isolated trees and grass removal treatments on transplanted saplings of *Trema micrantha* into abandoned pasture fields at Marqués de Comillas, southeast Mexico.

	Canopy	± SE	Pasture	± SE	
<b>Air temperature (°C)</b>					
Control	30.76	0.99	34.97	0.95	*
Cut	30.14	0.84	34.78	1.41	*
Herbicide	30.23	0.85	35.33	1.67	*
Hoe	30.08	0.81	34.68	1.25	*
Overall	30.30	0.87	34.94	1.32	*
<b>Soil temperature (°C)</b>					
Control	32.80	1.64	35.06	0.94	
Cut	32.88	1.37	35.13	1.21	
Herbicide	32.63	1.46	35.61	1.53	*
Hoe	32.58	1.47	35.63	1.05	*
Overall	32.72	1.48	35.36	1.18	
<b>Soil relative humidity (%)</b>					
Control	40.88	4.35	37.47	4.91	
Cut	31.41	4.11	45.75	5.00	
Herbicide	38.86	4.13	49.46	6.63	
Hoe	43.80	5.50	45.79	7.09	
Overall	38.74	4.52	44.62	5.91	
<b>Photon flux density (%)</b>					
Control	7.62	3.09	21.09	5.92	*
Cut	21.77	6.93	71.25	8.52	*
Herbicide	37.36	18.07	50.75	9.61	
Hoe	16.88	3.95	100.00	0.00	*
Overall	20.91	8.01	60.77	6.01	*

\* significant differences between canopy and pasture values ( $p < 0.05$ ).

showed higher soil relative humidity under the canopy of isolated trees when compared to the open pasture (Table 2), though differences between grass removal treatments within distance-to-isolated tree categories were not significant ( $F_{6, 21} = 1.3, p = 0.31$ ).

Percentage of photosynthetic active radiation did change significantly ( $F_{15, 16} = 15.6, p < 0.0001$ ) between canopy and open pasture zones. With the exception of the herbicide grass treatment, all treatments resulted in significantly higher radiation levels in the open pasture when compared to the canopy of isolated trees. The hoe treatment showed the highest difference in light between the canopy and open pasture zones, as the ground in this

treatment remained exposed and barely any grass resprouted throughout the experiment (Table 2).

Soil bulk density did not change significantly between canopy and open pasture zones. Though mean soil bulk density in pasture sites ( $1.27 \pm 0.02 \text{ g cm}^{-3}$ ) was higher than at the forest remnant sites ( $1.11 \pm 0.10 \text{ g cm}^{-3}$ ), the difference was not significant.

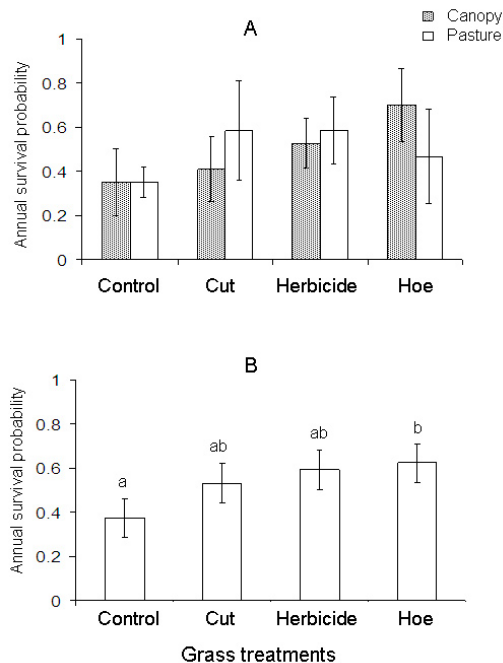
## Performance of transplanted saplings

**Survival.** Overall, 53% (SE = 4%) of all experimental saplings ( $n = 128$ ) survived one year after planting. No differences between distance-to-focal tree categories were observed on annual survival rate (53% for both categories). Grass treatments enhanced sapling survival compared to the control, particularly under the canopy of focal trees (Fig. 2a). Saplings in the cut and herbicide treatments tend to show higher survival in the open pasture when compared to the canopy, but these differences were not significant ( $\chi^2 = 1.07, df = 1, p > 0.05$ ). Overall, survival probability was higher ( $\chi^2 = 4.1,$

$df = 1, p < 0.05$ ) in the hoe treatment ( $62 \pm 8\%$ ) when compared to the control treatment ( $37 \pm 8\%$ ; Fig. 2b).

**Growth.** Category of distance-to-focal tree had an effect on sapling final height ( $F_{1,57} = 8.3, p = 0.006$ ) and crown cover area ( $F_{1,56} = 40.9, p < 0.001$ ) (Fig. 3a, b). Saplings under the canopy of isolated trees increased their height and crown cover faster than the ones in the open pasture (Table 3). After one year of study, saplings planted under the canopy of isolated trees were taller ( $1.28 \pm 0.09$  m) and had greater crown cover ( $1.34 \pm 0.22$  m<sup>2</sup>) than those planted in the open pasture ( $0.87 \pm 0.07$  m and  $0.30 \pm 0.08$  m<sup>2</sup>, respectively). At the end of the study, the biggest sapling was 2.2 m high and had 4.5 m<sup>2</sup> of crown cover and was found under the canopy of an isolated tree. Grass removal treatments did not affect final height or crown cover growth (Table 3). Relative growth rates were also faster under the canopy of isolated trees when compared to the open pasture (Fig. 3c, d). Overall,  $RGR_H$  was 40% faster ( $F_{1,17} = 5.2, p = 0.06$ ) under the canopies of isolated trees ( $0.14 \pm 0.01$  cm cm<sup>-1</sup> month<sup>-1</sup>) when compared to the open pasture ( $0.10 \pm 0.01$ ).  $RGR_{CC}$  was 50% faster ( $F_{1,17} = 8.2, p = 0.03$ ) under the tree canopy ( $0.42 \pm 0.03$  cm<sup>2</sup> cm<sup>-2</sup> month<sup>-1</sup>) than in the open pasture ( $0.28 \pm 0.02$ ). Grass treatments did not have an effect on  $RGR_H$  ( $F_{6,17} = 0.95, p = 0.5$ ) or  $RGR_{CC}$  ( $F_{6,17} = 1.5, p = 0.24$ ).

**Crown cover-height ratio.** CHR was significantly different between canopy and pasture areas ( $F_{1,17} = 8.88, p = 0.02$ ). Overall, CHR was three times higher under the canopies of isolated trees ( $83.6 \pm 14.3$ ) than in the open pasture ( $26.5 \pm 4.5$ ), meaning that saplings invested in higher foliage biomass when transplanted under the canopies of isolated trees, when compared to the open pasture (Fig. 4a). Considering the canopy and open pasture areas altogether, grass treatments did not have an effect on CHR of transplanted saplings ( $F_{3,12} = 0.088, p = 0.9$ ; Fig. 4b). However, grass treatments did have



**Figure 2.** Effects of grass removal treatments within distance to isolated trees (A), and overall effect of grass removal treatments (B) on annual survivorship probability of one-year-old transplanted saplings of *Trema micrantha* in pasture fields in Marqués de Comillas, southeast Mexico. In all cases vertical lines indicate one binomial standard error. Different letters stand for significant differences ( $p < 0.05$ ).

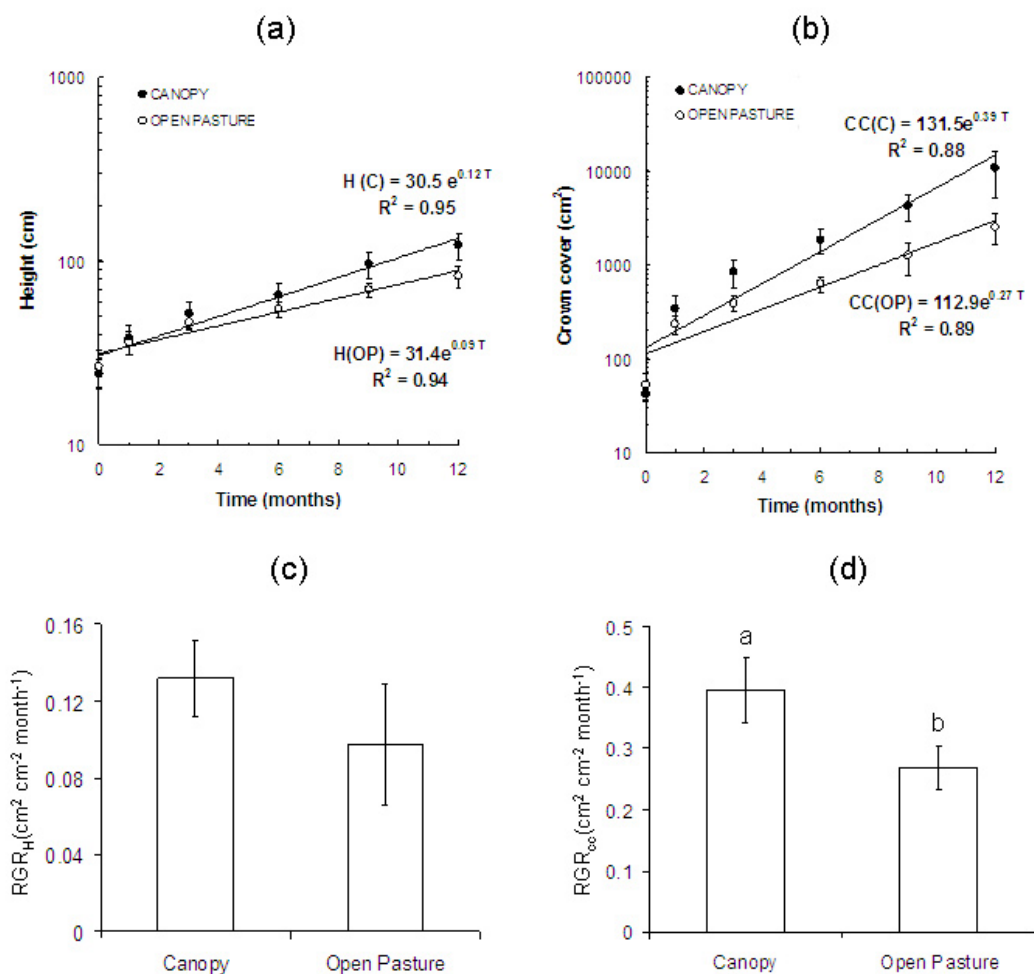
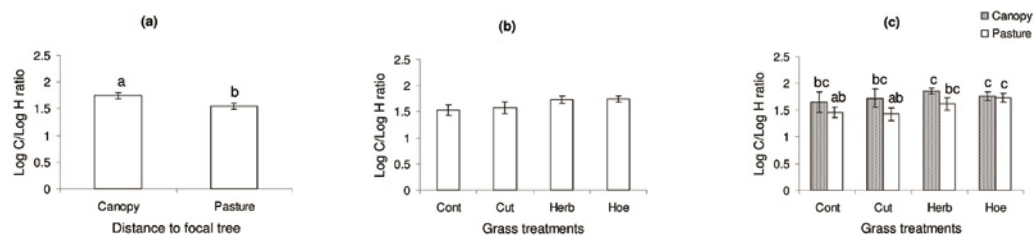


Figure 3. Effect of the presence of isolated trees on growth of one-year-old transplanted saplings of *Trema micrantha* in pasture fields in Marqués de Comillas, southeast Mexico. Legend as follows: (a) trajectories of growth of height (b) trajectories of growth of crown cover; (c) effect of isolated trees on relative growth rate of sapling height ( $RGR_H$ ), and (d) effect of isolated trees on relative growth rate of sapling crown cover ( $RGR_{CC}$ ). In (a) and (b) points represent mean values and vertical lines represent one standard error of four sites (sapling heights were averaged to have a single value per site); exponential fitted curves are indicated with corresponding model parameters ( $H$  = height,  $C$  = canopy,  $OP$  = open pasture, and  $T$  = time in months). In (c) and (d) bars represent mean values, vertical lines represent one standard error of four sites (sapling heights were averaged to have a single value per site). Different letters stand for significant differences ( $p < 0.05$ ).



**Figure 4.** Effect of focal trees (a), grass treatments (b), and grass treatments within distance to focal trees (c) on crown cover-height ratio of transplanted saplings (1y) in pastures of Marqués de Comillas, southeast Mexico. Grass treatments indicate: Cont = control, Cut = cut with machete, Herb = herbicide application, and Hoe = grass removal with hoe. Vertical lines indicate one SE. Different letters stand for significant differences ( $p < 0.05$ ).

an effect on CHR when separated by canopy and open pasture areas. Saplings under the canopy of isolated trees showed higher CHR in all grass treatments when compared to the open pasture ( $F_{6, 21} = 2.92, p = 0.04$ ), except in the hoe treatment, where CHR did not vary between distance-to-focal tree categories (Fig. 4c).

**Table 3.** Results of repeated measures nested analyses of variance to assess effects of distance to focal trees (DT: canopy and pasture) and grass treatments (Trat: control, cut, herbicide, and hoe) on height (A) and crown cover (B) growth of transplanted *Trema micrantha* saplings to four sites (S, blocked) along the first year since planting date. In the analyses, height and crown cover were log transformed. G-G = corrected P Greenhouse-Geisser, and H-H = corrected P Huynh-Feldt.

A. Height							
Between Subjects							
Source of variation	SS	df	MS	F	p		
S	19.204	3	6.401	9.938	0.000		
DT	5.306	1	5.306	8.237	0.006		
DT/Trat	4.298	6	0.716	1.112	0.367		
Error	36.716	57	0.644				
Within Subjects							
Source of variation	SS	df	MS	F	p	G-G	H-F
Time	67.392	4	16.848	164.082	0.000	0.000	0.000
Time*S	10.647	12	0.887	8.641	0.000	0.000	0.000
Time*DT	1.670	4	0.418	4.067	0.003	0.013	0.008
Time*(DT/Trat)	2.578	24	0.107	1.046	0.409	0.413	0.412
Error	23.411	228	0.103				
B. Ground Cover							
Between Subjects							
Source of variation	SS	df	MS	F	p		
S	107.536	3	35.845	10.046	0.000		
DT	145.888	1	145.888	40.888	0.000		
DT/Trat	40.166	6	6.694	1.876	0.101		
Error	199.807	56	3.568				
Within Subjects							
Source of variation	SS	df	MS	F	p	G-G	H-F
Time	537.649	4	134.412	181.822	0.000	0.000	0.000
Time*S	47.342	12	3.945	5.337	0.000	0.000	0.000
Time*DT	38.866	4	9.717	13.144	0.000	0.000	0.000
Time*(DT/Trat)	20.936	24	0.872	1.180	0.262	0.277	0.262
Error	165.592	224	0.739				

## Discussion

---

### *Isolated tree effects*

Overall, transplant performance was better under the canopy of isolated trees than in the open pasture. Similarly, in savannas, a study reported successful transplant performance under isolated trees and shrubs (Kellman 1985). The higher growth of transplanted saplings of *Trema micrantha* under the canopies was probably due to the lower solar radiation regime and less stressful conditions (lower air and soil temperature and better soil environment) produced by the tree's foliage and root biomass (Vieira et al. 1994). In natural rainforest canopy gaps, saplings of pioneer tree species (including *T. micrantha*) tend to orient their crowns to maximize capture of diffuse light rather than direct sun light, a mechanism that may enhance carbon gain and sapling survival, while reducing the risk of over passing photosynthetic saturating radiation levels and caloric loads (Chiarello et al. 1987, Ackerly & Bazzaz 1995). Soil relative humidity was higher in the open pasture, possibly due to less evaporative demand by pasture grasses compared to isolated trees. However, available water may not be fully usable by transplants under stress conditions (e.g., high solar irradiation and caloric loads) which may increase transpiration, limiting photosynthetic activity (Loik & Holl 1999).

Transplants were higher and showed bigger crowns under the canopy of isolated trees, enhanced by the combination with grass treatments. The reduced competition with grasses, plus the buffered microclimate, produced the best saplings growth-wise. As a consequence of the faster growth, larger dimensions, and higher crown cover/height ratio of *T. micrantha* saplings under the canopy of isolated trees, a stronger effect of transplants on future microclimatic conditions and litter production can be expected compared to the open pasture (Rhoades et al. 1998), possibly starting a nucleated successional process (Yarranton & Morrison 1974). Furthermore, because *T. micrantha* has been shown to attract birds and bats, seed rain is likely to be increased below the canopy of fruiting individuals with high crown cover-height ratios.

### *Grass removal effects*

In addition to the effects of isolated trees, pasture vegetation also influenced transplant performance. Removal of grasses was a major determinant in *T. micrantha* survival. In a similar way, at Los Tuxtlas tropical rainforest (Mexico), González-Montagut (1996) showed that the removal of pasture grasses strongly improved the survivorship of transplanted seedlings of pioneer tree species. The positive effect of grass removal on transplant survivorship has been also documented for non pioneer tree species in tropical pastures (Holl et al. 2000). The highest survival of transplanted *T. micrantha*



saplings was observed in the hoe grass removal treatment. In the hoe treatment, grass aerial biomass was completely eliminated and below ground structures damaged, presumably diminishing above- and below-ground competition. Grass resprouting was weak throughout the experiment in plots where hoe treatment was applied, unlike the other treatments. The herbicide also enhanced survival compared to control and cut treatments, but in lower proportion than the hoe treatment. When the terrain is completely free of vegetation, two important resources increase in availability: light and water. Light resources increase with the removal of vigorous grasses that normally intercept a high proportion of light at the transplanted sapling height level (less than 1 m aboveground, Reiners et al. 1994). In fact, six months after transplanting date, light availability was five-fold higher for saplings in the hoe treatment than for saplings in presence of grass. In addition, when grasses are removed, transpiration demand is decreased and soil water availability is increased, particularly during the dry season, which could result in increased sapling survival. Because the cut and control treatments showed no differences in survival, we believe below-ground competition had a stronger effect on sapling survival than above-ground competition, as has been observed for saplings and lianas competing in secondary forests (Schnitzer et al. 2005). However, because transplant growth was not affected by grass treatments, we conclude that grass competition operates as a strong filter for survival, but other factors, such as nutrient availability and solar radiation regime (see above), influence sapling growth. Some studies of transplanted seedlings indicate that grass removal by hand or herbicide may enhance seedling recruitment (Holl et al. 2000; Sweeney et al. 2002), which is consistent with our sapling survival results.

### *Other effects*

The species identity of the isolated tree may have also affected transplant performance. In a tropical mountain area, Rhoades et al. (1998) found that nitrification was five times higher under canopies of isolated *Inga* spp. trees than in open pastures; however, such nitrification did not occur under canopies of isolated non-nitrogen fixing *Psidium guajava* trees. In the case of our experiment, *T. micrantha* saplings grew 30% taller and showed 4.2 times bigger crowns when

#### Implications for Practice

- Using saplings for rainforest restoration in pastures can allow a shortcut past vulnerable plant life stages (i.e., seed germination and seedling establishment), improving probability of transplant survival
- *Trema micrantha* is an abundant pioneer rainforest species with ecological and physiological properties which make it a good candidate for transplanting to the open field, as a start for rainforest restoration practices
- Transplant survival and growth can be enhanced if:
  - Saplings are located below the canopy, or in the immediate vicinity of isolated trees, where microclimatic conditions are less stressful than in the open field
  - Competition with forage grasses is reduced as much as possible, ideally eliminating both above- and belowground biomass to avoid grass resprouting



transplanted under the canopies of the two *Inga* trees (which have abundant fixing-bacteria nodules) when compared to those under the canopy of *Ficus* trees (data not shown). Nichols and Carpenter (2006) found that *Terminalia amazonia* trees planted in eroded pastures grew significantly less in monoculture than when intermixed with *Inga edulis* trees. Similarly, *Eucalyptus globulus* in monoculture gained less biomass than in mixtures with the nitrogen-fixing legume *Acacia mearnsii* (Forrester et al. 2006). Whether the nitrogen fertilization possible effect is the cause of the bigger *T. micrantha* transplanted saplings observed under the canopy of *Inga* trees is unknown, but higher nitrogen levels may enable saplings to fix more carbon and produce more leaf biomass per unit in height (Letcher 2001). Furthermore, microclimate under isolated trees may have differential effect on transplant performance. In our experiment, photosynthetic light radiation under *Inga* trees was on average 3.4 times higher than under *Ficus* trees (data not shown), which could result more appropriate for a early pioneer tree species.

Finally, prior land use is an important factor that can affect transplant performance (Hewitt & Kellman 2004). Abiotic conditions -directly affected by the vegetation assemblage established after abandonment- can be detrimental for transplant fitness and may cause high mortality (95%) as documented with *Sapium discolor* individuals growing in degraded grasslands in Hong Kong (Hau & Corlett 2003). High livestock density might increase soil compression, reducing soil aeration and water retention capacity (Reiners et al. 1994). Also, fire frequency affects soil structure and fertility and may reduce mineral nutrient availability for survival and growth (Jordan 1985). Surprisingly, in our study, sites with higher livestock density and/or higher fire frequency (*cf.* Table 1) had the best sapling performance; however, these were also the sites in which the isolated trees were *Inga* species. It is therefore possible that the potential fertilizing role of nitrogen-fixing trees, discussed above, may ameliorate the negative effects of land use.

## ***Concluding remarks***

---

Our results show that *T. micrantha* performance in abandoned pasture fields is affected by a combination of factors including the presence and identity of isolated trees and competition with pasture grasses. The effects of isolated trees on transplant performance suggest that a nucleated succession process may be enhanced by transplanting saplings in the vicinity of isolated trees. Overall, competition with pasture grasses and weeds must be reduced as much as possible and stressful conditions at the microsite-level must be minimized for transplant success.

## Acknowledgments

We wish to thank Gilberto and Hector Jamangapé for their highly valuable assistance in field work, and Jorge Rodríguez-Velázquez for technical support. We are grateful to H. Paz, R. Bhaskar, and three anonymous reviewers for their help in improving the final manuscript. X. García-Orth wishes to thank CONACYT-Mexico and DGEP-UNAM for PhD fellowship grants. This study is part of MABOTRO Project (Tropical Forest Management Project) supported by Grant SEMARNAT-CONACYT 2002-C01-0597 and SEP-CONACYT CB-2005-01-51043 to M. Martínez-Ramos.

## Literature cited

- Ackerly, D. D., and F. A. Bazzaz. 1995. Seedling crown orientation and interception of diffuse radiation in tropical forest gaps. *Ecology* **76**:1134–1146.
- Achard, F., H. D. Eva, H. J. Stibig, P. Mayaux, and J. Gallego. 2002. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science* **297**:999–1002.
- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, L. Herrera, M. Rosario, and M. Serrano. 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* **77**:77–86.
- Benítez-Malvido, J., M. Martínez-Ramos, J. L. C. Camargo, and I. D. K. Ferraz. 2005. Responses of seedling transplants to environmental variations in contrasting habitats of Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* **21**:397–406.
- Brokaw, N. V. L. 1987. Gap-Phase Regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology* **75**:9–19.
- Crawley, M. J. 1993. *GLIM for Ecologists*. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Chapman, C. A., L. J. Chapman, A. Zanne, and M. A. Burgess. 2002. Does weeding promote regeneration of an indigenous tree community in felled pine plantations in Uganda? *Restoration Ecology* **10**:408–415.
- Chiarello, N. C. Field, and H. Mooney. 1987. Midday wilting in a tropical pioneer tree. *Functional Ecology* **1**:3–11.
- Davis, S. J., P. A. Palmiotto, P. S. Ashton, H. Lee, S. James, and V. Lafrankie. 1998. Comparative ecology of 11 sympatric species of *Macaranga* in Borneo: tree distribution in relation to horizontal and vertical resource heterogeneity. *Journal of Ecology* **86**:662–673.
- De Jong, B. H. J., S. Ochoa-Gaona, M. A. Castillo-Santiago, N. Ramírez-Marcial, and M. A. Cairos. 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio* **29**:504–511.
- Duncan, R. S. and C. A. Chapman. 1999. Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa. *Ecological Applications* **9**:998–1008.
- Forrester, D. I., J. Bauhus, and A. L. Cowie. 2006. Carbon allocation in a mixed-species plantation of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. *Forest Ecology and Management* **233**:275–284.
- García-Romero, A., O. Oropeza-Orozco, and L. Galicia-Sarmiento. 2005. Land-use systems and resilience of tropical rain forests in the Tehuantepec Isthmus, Mexico. *Environmental Management* **34**:768–785.
- González-Montagut, R. 1996. Establishment of three rain forest species along the riparian corridor–pasture gradient in Los Tuxtlas, Mexico. Ph.D. Dissertation. Harvard University, Cambridge.
- Grau, H. R., T. M. Aide, J. K. Zimmerman, J. R. Thomlinson, and E. Helmer. 2003. The ecological consequences of socioeconomic and land-use changes in postagriculture Puerto Rico. *BioScience* **53**:1159–1168.
- Guevara, S., S. E. Purata, and E. Van der Maarel. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* **66**:77–84.
- Guevara, S., J. Laborde, and G. Sánchez-Ríos. 2004. Rain forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* **36**:99–108.
- Hau, B. C. H., and R. T. Corlett. 2003. Factors affecting the early survival and growth of native tree seedlings planted on a degraded hillside grassland in Hong Kong, China. *Restoration Ecology* **11**:483–488.
- Hewitt, N., and M. Kellman. 2004. Factors influencing tree colonization in fragmented forests: and experimental

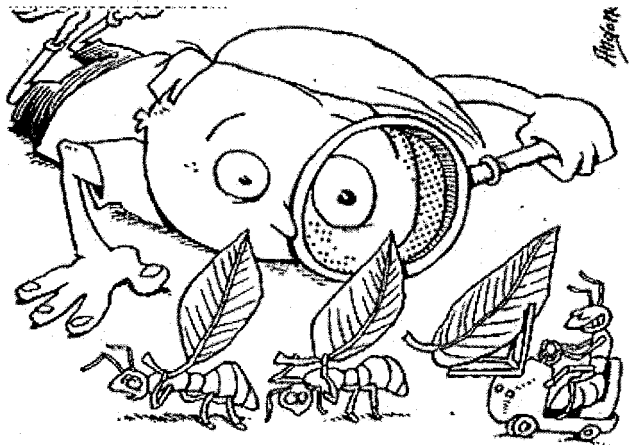
- study of introduced seeds and seedlings. *Forest Ecology and Management* **191**:39-59.
- Holl, K. D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* **31**:229-242.
- Holl, K. D. 2002. Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *Journal of Ecology* **90**:179-187.
- Holl, K. D., and E. Quiros-Nietzen. 1999. The effect of rabbit herbivory on reforestation of an abandoned pasture in southern Costa Rica. *Biological Conservation* **87**:391-395.
- Holl, K. D., M. E. Loik, E. H. V. Lin, and I. A. Samuels. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* **8**:339-349.
- Hooper, E., R. Condit, and P. Legendre. 2002. Responses of 20 native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in Panama. *Ecological Applications* **12**:1626-1641.
- Ibarra-Manríquez, G., and M. Martínez-Ramos. 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecology* **160**:91-22.
- Jordan, C.F., 1985. *Nutrient cycling in tropical forest ecosystems*. John Wiley and Sons, New York.
- Kellman, M., 1985. Forest seedling establishment in Neotropical savannas: transplant experiments with *Xylopia frutescens* and *Calophyllum brasiliense*. *Journal of Biogeography* **12**:373-379.
- King, D. A. 1990. Allometry of saplings and understory trees of a Panamanian forest. *Functional Ecology* **4**:27-32.
- Kohyama, T., and M. Hotta. 1990. Significance of allometry in tropical saplings. *Functional Ecology* **4**:515-521.
- Letcher, W. 2001. *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- Loik, M. E., and K. D. Holl. 1999. Photosynthetic responses to light for rain forest seedlings planted in abandoned pasture, Costa Rica. *Restoration Ecology* **7**:382-391.
- Martínez-Garza, C., V. Peña, M. Ricker, A. Campos, and H. F. Howe. 2005. Restoring tropical biodiversity: leaf traits predict growth and survival of late-successional trees in early-successional environments. *Forest Ecology and Management* **217**:365-379.
- Nepstad, D. C., C. Uhl, C. A. Pereira, and J. M. Cardoso da Silva. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* **76**:25-39.
- Nichols, J. J., and F. L. Carpenter. 2006. Interplanting *Inga edulis* yields nitrogen benefits to *Terminalia amazonia*. *Forest Ecology and Management* **233**:344-351.
- Otero-Arnaiz, A., S. Castillo, J. Meave, and G. Ibarra-Manríquez. 1999. Isolated pasture trees and the vegetation under their canopies in the Chiapas Coastal plain, Mexico. *Biotropica* **31**:243-254.
- Parrotta, J. A., and O. H. Knowles. 1999. Restoration of tropical moist forests on bauxite-mined lands in Brazilian Amazon. *Restoration Ecology* **7**:103-116.
- Reiners, W. A., A. F. Bowman, W. F. J. Parsons, and M. Keller. 1994. Tropical rainforest conversion to pasture: changes in vegetation and soil properties. *Ecological Applications* **4**:363-377.
- Rhoades, C.C., G. E. Eckert, and D. G. Coleman. 1998. Effect of pasture trees on soil nitrogen and organic matter: implications of tropical montane forest restoration. *Restoration Ecology* **3**:262-270.
- Siebe, C., M. Martínez-Ramos, M. Segura-Warnholtz, J. Rodríguez-Velázquez, and S. Sánchez-Bletrán. 1995. Soils and vegetation patterns in the tropical rain forest at Chajul, Southeast Mexico. In: Benítez-Malvido, J., Simorangkir, D., (Eds). *Proceedings of the International Congress of Soils of Tropical Forest Ecosystems, 3rd Conference on Forest Soils*, pp. 40-58. Mulwarman University Press, Samarinda, Indonesia.
- Schnitzer, S. A., M. E. Kuzee, and F. Bongers. 2005. Disentangling above- and below-ground competition between lianas and trees in a tropical forest. *Journal of Ecology* **93**:1115-1125.
- Silvera, K. J. B. Skillman, and J. W. Dalling. 2003. Seed germination, seedling growth and habitat partitioning in two morphotypes of the tropical pioneer tree *Trema micrantha* in a seasonal forest in Panama. *Journal of Tropical Ecology* **19**:27-34.
- Slocum, M. G., and C. C. Horvitz. 2000. Seed arrival under different genera of trees in a Neotropical pasture. *Plant Ecology* **149**:51-62.
- Sterck, F., M. Martínez-Ramos, G. Dyer-Leal, J. Rodríguez-Velázquez, and L. Poorter. 2003. The consequences of crown traits for the growth and survival of tree saplings in a Mexican lowland rainforest. *Functional Ecology* **17**:194-200.
- Sweeney, B., S. J. Czapka, T. Yerkes. 2002. Riparian forest restoration: increasing success by reducing plant competition and herbivory. *Restoration Ecology* **10**:392-400.

#### Capítulo IV

- Valio, I. F. M. 2001. Effects of shading and removal of plant parts on growth of *Trema micrantha* seedlings. *Tree Physiology* **21**:65-70.
- van Breugel, M., F. J. J. M. Bongers, and M. Martínez-Ramos. 2007. Species dynamics during early secondary forest succession: recruitment, mortality and species turnover. *Biotropica* **39**:610-619.
- Vázquez-Yanes, C. 1998. *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae): a promising neotropical tree for site amelioration of deforested land. *Agroforestry Systems* **40**:97-104.
- Vázquez-Yanes, C., and A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**:69-87.
- Vázquez-Yanes, C., A. I. Batis-Muñoz, M. I. Alcocer-Silva, M. Gual-Díaz, and C. Sánchez-Dirzo. 1999. Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. Reporte técnico del proyecto J084. CONABIO - Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de Mexico, Ciudad de Mexico, Mexico.
- Vieira, I. C. G., C. Uhl, D. Nepstad. 1994. The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. as a 'succession facilitator' in an abandoned pasture in Paragominas, Amazonia. *Vegetatio* **115**:91-99.
- Wishnie, M. H., D. H. Dent, E. Mariscal, J. Deago, N. Cedeno, D. Ibarra, R. Condit, and P. M. S. Ashton. 2007. Initial performance and reforestation potential of 24 tropical tree species planted across a precipitation gradient in the Republic of Panama. *Forest Ecology and Management* **243**:39-49.
- Yarranton, G. A., and R. G. Morrison. 1974. Spatial dynamics in primary succession: nucleation. *Journal of Ecology* **2**:417-428.
- Zimmerman, J. K., J. B. Pascarella, and T. M. Aide. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* **8**:350-360.

«In the twinkling of an eye.»

—William Shakespeare, *The Merchant of Venice*





# Capítulo V

## **Seed Dynamics of Early and Late Successional Tree Species in Tropical Abandoned Pastures: Seed Burial as a Way of Evading Predation**

Ximena Garcia-Orth<sup>1,2</sup> and Miguel Martínez-Ramos<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup> Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pa'tzcuaro 8701, Col. Ex-Hda de San José de la Huerta, CP 58195, Morelia, Michoacán, México

<sup>2</sup> Address correspondence to X. Garcia-Orth, email [xgarcia@oikos.unam.mx](mailto:xgarcia@oikos.unam.mx)



# Seed Dynamics of Early and Late Successional Tree Species in Tropical Abandoned Pastures: Seed Burial as a Way of Evading Predation

Ximena Garcia-Orth<sup>1,2</sup> and Miguel Martínez-Ramos<sup>1</sup>

## Abstract

We explored different treatments to enhance the probability of sowed seeds of two early successional (ES, *Cecropia obtusifolia* and *Ochroma pyramidale*) and two late successional (LS, *Brosimum costaricanum* and *Dialium guianense*) species to escape predation and germinate in abandoned cattle-raising pasture fields in Southeastern Mexico. ES species were sown in groups of 50 seeds under three treatments: invertebrate exclusion, burial, and exposition to seedeaters. LS species were sown in groups of 10 seeds under three treatments: vertebrate exclusion, burial, and exposition to seedeaters. We registered seed predation and germination 2, 4, 8, 16, 32, and 64 days after the initial sowing. Overall, ES showed higher predation rates (mean  $\pm$  SE =  $0.45 \pm 0.07$  seed  $\text{seed}^{-1} \text{day}^{-1}$ ;  $n = 3$ ) than LS species ( $0.09 \pm 0.02$  seed  $\text{seed}^{-1} \text{day}^{-1}$ ). *Cecropia obtusifolia* was completely predated in all treatments after 8 days. Burial and exclu-

sion treatments reduced final predation in circa 6% for *O. pyramidale*, relative to that of exposed seeds (85% after 8 days); most germination occurred in buried seeds (3.7%). In *B. costaricanum*, burial enabled germination by 10%; exposed and excluded seeds were removed 100%. *Dialium guianense* showed 12% germination in buried seeds and circa 20% of the seeds were not removed after 64 days. Direct sowing would be a recommended rainforest restoration practice for species with relatively large seeds if deposited in groups and buried. Studies which address variation across numerous sites are necessary in order to generate more consistent seed predation patterns and rainforest restoration principles in tropical pastures.

**Key words:** abandoned pasture fields, direct sowing, early and late successional species, germination, Mexico, rainforest restoration, seed predation.

## Introduction

Tropical rainforest regeneration can be delayed or impeded by ecological barriers related to propagule scarcity (i.e., seed dispersal limitation, depleted seed and seedlings banks, and the lack of resprouts), habitat degradation, or a combination of both (Holl 1999). In general, seed predation is a strong barrier against natural regeneration in abandoned tropical humid pastures (Nepstad et al. 1996; Notman & Gorchoy 2001; but see Aide & Cavelier 1994), as well as tropical dry (e.g., Hammond 1995) and temperate (e.g., Ostfeld et al. 1997) old-field systems. Protecting seeds against predation, permitting them to reach the seedling stage, is an important goal of tropical restoration programs (Camargo et al. 2002; Woods & Elliott 2004).

The probability of seed predation depends on seed characteristics, such as animal preferences, energetic and chemical content, seed mass, pulp presence, and color (Holl & Lulow 1997; Camargo et al. 2002; Peña-Claros &

De Boo 2002). Abundance and identity of potential seed-eaters, such as rodents, beetles, and ants (Nepstad et al. 1996; Vasconcelos 1999; Notman & Gorchoy 2001; Dunn 2004), also influence predation probabilities. Both suits of variables combine and generate particular seed-animal interactions that may strongly change in space and time (Janzen 1971; Holl & Lulow 1997; Guariguata & Pinard 1998).

Few studies have explored the potential implications of predator exclusion as a way of increasing seedling establishment. To our best knowledge, only a few studies have tested exclusion treatments to reduce seed predation in tropical cattle pastures. In these systems, Holl and Lulow (1997) observed significantly lower predation rates in excluded seeds (average  $0.006$  seeds  $\text{day}^{-1}$ ) than in exposed seeds ( $0.1529$  seeds  $\text{day}^{-1}$ ) for a variety of tropical tree and shrub species. Notman and Gorchoy (2001) registered 90% predation by rodents in exposed seeds and less than 10% predation in exclusion treatments, caused mainly by insects. Woods and Elliott (2004) observed no effect of exclusion against rodents, due to heavy predation by ants, but did observe germination enhancement due to seed burial. Thus, in two of three studies, exclusion seems to increase seed survival substantially.

<sup>1</sup> Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701, Col. Ex-Hda de San José de la Huerta, CP 58195, Morelia, Michoacán, México

<sup>2</sup> Address correspondence to X. Garcia-Orth, email [xgarcia@oikos.unam.mx](mailto:xgarcia@oikos.unam.mx)



With the aim of favoring new productive systems that maintain biodiversity and ecosystem services, the Mexican Government has recently launched programs that economically support alternative sustainable land uses. Local people are now interested in ways of establishing productive secondary forests, preferably at low costs and through simple technology methods (Comisión Nacional Forestal 2006; X. Garcia-Orth, personal observations). The purpose of this study is to provide useful knowledge for restoration practitioners working in degraded tropical ecosystems where seed predation may be a strong regeneration barrier. We studied the dynamics of sown seeds of four rainforest tree species with contrasting life histories (two pioneer and two mature forest species) in recently tropical abandoned pastures. We included exclusion and burial treatments for all species to enhance the probability of seed survival and germination, and test alternative restoration practices. Because small seeds of pioneer species are adapted to forest gap colonization, have low maternal resources and low secondary metabolite content (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993), we hypothesized that these seeds would suffer high removal by invertebrates, but faster germination rates in the exclusion and burial treatments. On the other hand, we hypothesized that the large-seeded mature forest species would suffer high removal rates when exposed (mainly due to vertebrate presence), but very low removal rates when excluded or buried, showing lower removal rates overall. The high energetic seed content of large-seeded species would mean high antiherbivore defenses (Janzen 1969), and therefore lower predation rates (Camargo et al. 2002; Moles et al. 2003).

## Methods

### Study Site

The study was carried out at the Marqués de Comillas region, Chiapas, Southeast Mexico (lat 16°01'N, long 90°55'W). The region covers an area of 200,970 ha, delimited by the Lacantún River in the West and North,

by the Guatemalan border in the South, and by the Salinas River in the East and North (Arreola 1996). Once completely covered with rainforest, now the landscape at this region is constituted by a matrix of forest remnants, secondary forests, and agricultural lands. The original rainforest cover area has been reduced to less than half in the past three decades (De Jong et al. 2000).

The climate of the region is humid and warm, with a mean annual temperature of 24.8°C, and a mean temperature of 18°C during the coldest month (February). Mean annual rainfall is circa 3,000 mm, with the highest precipitation occurring between June and September. A short dry season, with less than 60 mm per month, occurs between February and April (García 1987; Siebe et al. 1995). Different kinds of soils have been identified in the area according to the parent material where they have developed (i.e., recent alluvium from the Lacantún River, sandstone, luthite, and limestone; FAO 1988). Tropical rainforest is the predominant vegetation type and it varies in structure and composition across geomorphologic landscape units differing in soil and topography (García-Gil & Lugo 1992; Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos 2002). Land tenure is mainly communal, and economical activities include agriculture (such as maize, beans, and peppers) and extensive livestock herding, mainly cattle (Lazcano-Barrero et al. 1992; Arreola 1996).

### Studied Pasture Fields

Three active cattle pasture fields, circa 6 ha in extension each, were selected for this study. Hereafter, these will be addressed as site-1, site-2, and site-3. All sites were located in low-hill, poor sandy soil areas (Siebe et al. 1995) and separated by at least 4 km. Sites had similar land-use history: original vegetation consisted of rainforest, which was cut and burned for the first time between 1985 and 1990. Maize was grown for 2–3 years, after which forage grasses were established. The sites were burned every 1 or 2 years although used as cattle pasture (Table 1). In July 2004, an area of 1.4 ha in each pasture was fenced to exclude cattle and left undisturbed. The experiment was initiated in July 2005.

**Table 1.** Characteristics of the three pasture sites where the experiment took place at Marqués de Comillas, Southeast Mexico.

Site	Average Ground Cover (All Species) (%)	Dominant Herb and/or Grass Species	Family	Proportional Ground Cover per Species per m <sup>2</sup> (%)	Average Number of Herb Species per m <sup>2</sup>	Distance to Closest Forest Remnant (m)	Closest Remnant Age
Site-1	100	<i>Panicum</i> spp.	Poaceae	70–90	4.1	100	Mature (>80 yr)
		<i>Desmodium</i> spp.	Mimosaceae	70–80			
		<i>Axonopus</i> spp.	Poaceae	60–80			
Site-2	78	<i>Scleria</i> spp.	Cyperaceae	40–90	9	100	20 yr
		<i>Panicum</i> spp.	Poaceae	35–40			
		<i>Sida rhombifolia</i>	Malvaceae	10–30			
Site-3	82	<i>Andropogon</i> spp.	Poaceae	80–100	3.7	200	Mature (>80 yr)
		<i>Axonopus</i> spp.	Poaceae	70–100			
		<i>Echinochloa</i> spp.	Poaceae	40–60			



### Seed Collection and Treatments

In each study pasture, we established five plots of  $5 \times 5$  m which were cleared of grass with *machete* to set seed containers on the ground, and make seed finding and counting possible (see details below). The plots were separated by 5 m along a 50-m transect which was established 70 m from any isolated tree located inside the fenced area.

Seeds of four abundant forest tree species were used: two small-seeded, early successional species (ES, *Cecropia obtusifolia* and *Ochroma pyramidale*), and two large-seeded, late successional species (LS, *Brosimum costaricanum* and *Dialium guianense*) (Table 2). We will refer to species by genus name hereafter. Our species selection included species that would usually reach pastures by animal (*Cecropia*) and wind dispersal (*Ochroma*), and species with limited dispersal into pastures (*Brosimum* and *Dialium*). Except *Cecropia*, the rest of the species are useful for local resource management, that is, wood production and/or nutritional value for cattle and people (Table 2; Vázquez-Yanes et al. 1999).

Except *Ochroma* (collected in March 2005), all seeds were collected 2 days before the start of the experiment. *Cecropia* seeds were collected from two mature trees located less than 4 km from experimental sites. Seeds were rinsed with water to remove fruit tissue and dried with absorbent paper. *Ochroma* seeds were collected from naturally fallen fruits belonging to more than 10 roadside mature individuals, and the cotton-like tissue containing seeds was removed by hand. Seeds were stored in paper bags in the shade at the study area, until the start of the experiment. *Brosimum* and *Dialium* fruits were collected from 3 to 10 different individuals located in forest remnants close to the studied pastures. Fruits were picked up from the ground, rinsed with water to remove fruit tissue, and dried with absorbent paper.

For setting seeds of ES species, we used inverted cone-shaped containers (7 cm diameter, 10 cm depth) made with metal mesh (5-mm aperture), filled with commercial garden soil. We used commercial garden soil in order to facilitate finding the small seeds. Local soil was coarse and not homogenous, making it easy to lose ES species seeds. Fifty seeds were used per experimental container. Three treat-

ments were applied to the seeds: burial, exclusion from invertebrates, and complete exposition. Seeds in the burial treatment were sown and covered with garden soil up to 0.3 cm. Seed germination of photoblastic (*Cecropia*) or thermoblastic (*Ochroma*) seeds could be affected by the soil cover. However, it has been shown that the exposure of seeds of *C. obtusifolia* to direct sun light for short periods (>10 min) are enough to activate seed germination mechanisms (Vázquez-Yanes & Smith 1982). Other studies have registered quantifiable germination rates in *C. obtusifolia* seeds covered with soil (Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990). For *Ochroma*, soil temperature changes operating in the open field at 0.3 cm depth are enough to promote germination (Vázquez-Yanes et al. 1999).

Invertebrate exclusion was achieved by placing the seeds at the soil surface and a fine nylon cloth mesh (less than 0.1 mm aperture) was fixed over the containers. The cloth covered half of the container's height and was held tightly by rubber bands. Although seeds were accessible from belowground (if invertebrates dug across the section of the container without cloth), the seeds were unreachable from the surface level. Exposed seeds were placed on the surface of the garden soil without any protection. The surface of the ground barely surpassed the containers' height, making them not visible at ground level. During each census, one container from each plot was removed from the ground and placed inside a plastic bag for transportation to the laboratory, where seeds were separated from the commercial garden soil with the help of a thin painting brush under a stereoscopic microscope and registered as germinated (seeds with an emerged radicle), damaged (with evidence of invertebrate partial consumption or fungal tissue), or present. Censuses were made 2, 4, 8, 16, 32, and 64 days after the start of the experiment. Five containers were removed at each census per species per site.

For LS species, we used 10 seeds per deposition spot. The treatments applied to the seeds were burial, protection from vertebrates, and complete exposition. For the burial treatment, we made wire mesh (5-mm aperture) box-shaped containers ( $5 \times 5 \times 10$  cm), half-filled with local soil. The seeds were placed in the containers and

**Table 2.** General attributes of the four tree species studied at Marqués de Comillas, Southeast Mexico.

Species	Family	Successional Status	Dispersal Vector	Seed Dry Mass (g)	Species-Related Benefits
<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	Cecropiaceae	ES	Bird and mammal	0.0009	Ecological
<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. ex Lam.) Urb.	Malvaceae	ES	Wind	0.0068	Ecological, productive
<i>Brosimum costaricanum</i> Liebm.	Moraceae	LS	Bird and mammal	0.92	Ecological, productive
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith.	Fabaceae	LS	Bird and gravity	0.25	Ecological, productive, alimentary, medicinal

Mean dry seed mass is as reported from Ibarra-Manríquez et al. (2001).

covered with local soil. Containers were placed in hand-made holes ( $5 \times 5 \times 10$  cm) in the ground. To exclude seeds from vertebrate seedeaters, we made small cages ( $15 \times 15 \times 5$  cm) with wire mesh (5-mm aperture). Seeds were placed directly over the pasture floor and the cages were placed over them, firmly fixed to the ground with metal hooks. Invertebrates could remove the seeds through the wire mesh. Exposed seeds were placed directly on the pasture floor and kept in one spot with a circular metal ring (1 cm high), though seeds remained completely accessible to seedeaters. Censuses were made 2, 4, 8, 16, 32, and 64 days after the start of the experiment. Subsequently, we combed through the soil to find buried seeds of LS species. The remaining seeds were counted and placed back in the container as originally. During each census, seeds were registered as germinated, damaged, or present. Each plot had six containers for each treatment, for a total of 30 containers inspected at each census, per species, per site.

#### Data Analyses

Observations for each species within plots and sites were not independent from one another, so we added up the total of seeds per species per treatment per site. For ES species, the bundle of 50 seeds in each of the five plots was added up, resulting in an accumulated proportion of remaining or germinated seeds out of a total of 250 seeds per site per census date. For LS species, the six observations in each of the five plots (60 seeds per plot) were added up and resulted in a proportion of remaining seeds out of a total of 300 seeds per site for each census. Because seed predation was more than 90% after 8 days for ES species and after 16 days for one of the two LS species (see Results), we assessed the influence of treatments on initial seed predation rates restricting the analysis to the early census periods. We obtained initial predation rates as  $[(\log N_f) - (\log N_i)]/t$ , where  $N_f$  is the remaining number of seeds,  $N_i$  is the initial number of seeds, and  $t$  is the number of days from the sowing date to the final census (8 days for ES species, and 16 days for LS species). For each species and treatment, we report a mean ( $\pm$  SE) predation rate from three site values. We used survival analyses (Cox's proportional hazard model) to determine the effects of treatments on mean time of seed survival. Because sites could not be considered as replicates (due to variation regarding land-use history, surrounding forest matrix, and structural composition of pasture vegetation), we carried out survival analysis for each species at each site separately. Conclusions were derived from the results' regularity across sites. For *Cecropia*, a survival model with constant hazard, no censoring, and exponential error structure with reciprocal link function was defined (following criteria given by Crawley 1993). For the rest of the species (where a few seeds remained alive at the end of the study), a survival model with constant hazard, censored data, and Poisson error structure with log link function was defined (Crawley

1993). To evaluate effects of site and treatments on the final proportion of germination (64 days after sowing date), we used an Analysis of Deviance which considered a binomial error and a logistic link function, following criteria given by Crawley (1993). In these analyses the deviance explained by each factor can be considered to be an approximated  $\chi^2$  value (Crawley 1993).

## Results

### Seed Predation

**ES Species.** Lumping all treatments and sites, ES species were consumed faster (mean  $\pm$  SE =  $0.48 \pm 0.07$  seed seed<sup>-1</sup> day<sup>-1</sup>) than LS species ( $0.09 \pm 0.02$  seed seed<sup>-1</sup> day<sup>-1</sup>). In all species, rates of seed predation were very high during the first 16 days of observation and diminished after 32 days (Figs. 1 & 2). For ES species, 40% of all seeds were removed within the first 48 hours, and within the first 4 days we observed more than 50% predation.

Seeds of *Cecropia* were removed faster than any other species: 80% predation by day 4 and 100% predation after 8 days of observation (Fig. 1). Overall, the predation rate for *Cecropia* was the highest of all studied species ( $0.598 \pm 0.018$  seed seed<sup>-1</sup> day<sup>-1</sup>). Seed predation rate was not significantly different among treatments in any site for this species. *Ochroma* showed the second fastest predation rate ( $0.310 \pm 0.117$  seed seed<sup>-1</sup> day<sup>-1</sup>; Fig. 3) with more

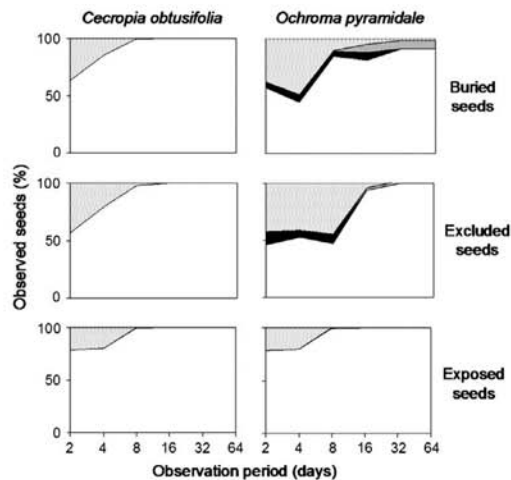


Figure 1. Dynamics (along a 64-day period) of seeds from two ES species (*Cecropia* and *Ochroma*) sown under different treatments in abandoned pasture fields at Marqués de Comillas, Southeast Mexico. Areas correspond as follows: percentage of remaining seeds (dotted), percentage of germinated seeds (gray), percentage of damaged seeds (black), and percentage of removed seeds (blank). Values correspond to averaged sites (see text for details).



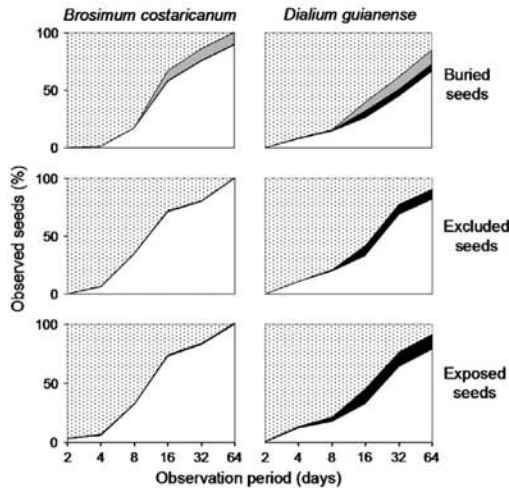


Figure 2. Dynamics (along a 64-day period) of seeds from two LS species (*Brosimum* and *Dialium*) sown under different treatments in abandoned pasture fields at Marqués de Comillas, Southeast Mexico. Areas correspond as follows: percentage of remaining seeds (shaded), percentage of germinated seeds (gray), percentage of damaged seeds (black), and percentage of removed seeds (blank). Values correspond to averaged sites (see text for details).

than 60% of seeds removed after 32 days, and 92–100% predation at the end of the experiment. Buried seeds were almost completely removed by day 32, excluded seeds were completely removed by day 16, and exposed seeds were completely removed by day 8 (Fig. 1). Significant differences between treatments in removal rates were recorded within each site ( $\chi^2 > 11.7$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.001$ ).

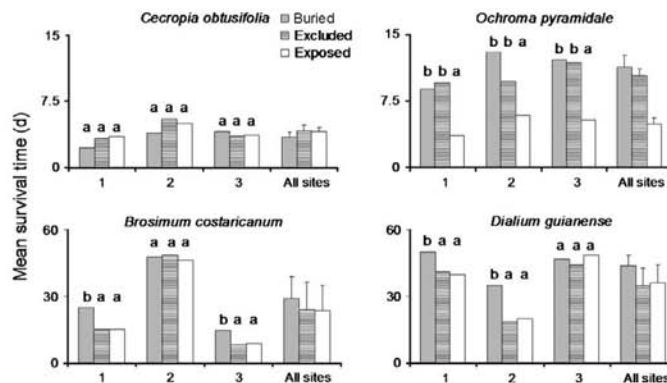


Figure 3. Mean seed survival time (d) estimated (Cox's proportional hazard survival analysis) for two ES and two LS species at Marqués de Comillas, Southeast Mexico. Numbers in the x-axis represent sites. Different letters indicate significant statistical differences among treatments within each species. Bars represent plus one SE.

**LS Species.** Lumping all treatments and sites, LS species showed 20% predation after 8 days, and 70% predation after 64 days of observation, except for *Dialium* when buried (66.6% predation, 64 days). *Brosimum* showed a strong increase in predation from circa 20 to 90% in most treatments, between 8 and 16 days of observation (Fig. 2). Differences in predation rates were observed between sites and treatments within some sites (Fig. 3). Overall predation rate for *Brosimum* was  $0.146 \pm 0.031$  seed seed<sup>-1</sup> day<sup>-1</sup>. Site-1 and site-3 exhibited significant differences in seed predation rates between treatments ( $\chi^2 > 19.4$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.001$ ). *Dialium* seeds showed the lowest predation rates of all studied species ( $0.028 \pm 0.002$  seed seed<sup>-1</sup> day<sup>-1</sup>). For this species, the main increase in predation occurred between 16 and 32 days of observation (Fig. 2). Predation of *Dialium* varied significantly between sites (Fig. 3), and more than 20% of the seeds remained at the end of the observation period. Exposed and excluded seeds exhibited higher predation percentages (circa 60%) after 32 days of observation, whereas buried species showed similar predation percentages until the end of the experiment (Fig. 2). Significant differences in predation rates were observed between treatments in site-1 and site-2 ( $\chi^2 > 16.4$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.001$ ). *Dialium* was the only species to show seeds that were not removed or germinated by the end of the experiment.

#### Germination

No germinated seeds of *Cecropia* were recorded throughout the experiment (Fig. 1). *Ochroma* showed germinated seeds 4 days after sowing and continued until 32 days of observation, when 7.4% germination was recorded (Fig. 1). Higher germination percentages were observed in the burial treatment, though some germination also occurred in the exposed seeds in some sites (Fig. 4A).

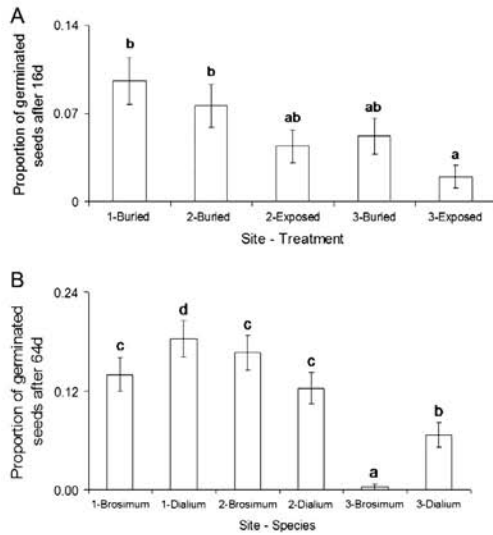


Figure 4. Final proportion of total observed germinated seeds after 64 days for (A) *Ochroma* and (B) *Bromimum* and *Dialium* in abandoned pasture fields at Marqués de Comillas, Southeast Mexico. Bars represent  $\pm$  SEs. Different letters indicate significant statistical differences.

Seeds of LS species only germinated in the burial treatment (Fig. 2). Germination was recorded initially at the 8-day census, and continued to occur throughout the experiment (Fig. 2). *Bromimum* showed 10.3% germination after 64 days; the rest of the seeds had been completely removed. Buried seeds of *Dialium* showed 12.4% germination after 64 days (Fig. 4B). Significant differences in final germination percentages were observed between sites (Fig. 4B).

## Discussion

Removed seeds may be secondarily dispersed and not always predated (Vander Wall et al. 2005). However, we are certain that most removed seeds in our study were predated because most of the experimental containers exhibited fragments of damaged seeds (except for *Cecropia* seeds, which were either present or removed, but not damaged). Both the small- and large-seeded species we studied suffered higher predation levels in open pasture fields. However, the small-seeded pioneer species were removed faster than primary species, as originally hypothesized. Other studies have recorded similar results in recently abandoned agricultural fields (Nepstad et al. 1996; Holl 2002; Peña-Claros & De Boo 2002; Fornara & Dalling 2005; but see Aide & Cavellier 1994) or nonaltered habitats (Moles et al. 2003). In our study sites, a parallel

experiment showed low seedling recruitment throughout 2 years of monitoring (X. Garcia-Orth, personal observations), possibly due to high seed predation. This study has also documented limited seed dispersal and a limited seed bank that could also explain the low recruitment rates. Similar results have been reported for tropical old fields elsewhere (e.g., Wijdeven & Kuzee 2000). The present study suggests that under conditions of high seed predation, exclusion may reduce predation rates in some sites and for some species, but burial will be necessary to attain germination (see also Woods & Elliott 2004). However, direct sowing in pastures is not always a guarantee of seedling emergence and establishment, presumably due to competition between seedlings and grass vegetation, especially in small-seeded species (Camargo et al. 2002).

Studies which address direct seed sowing show that seed removal tends to be lower as seed size increases (e.g., Nepstad et al. 1996; Holl 2002; Jones et al. 2003; but see Peña-Claros & De Boo 2002), at least within a particular habitat type (Moles et al. 2003). Furthermore, the probability of seedling emergence also increases with seed size in old fields (Holl 1999, 2002; Zimmerman et al. 2000; Camargo et al. 2002; Hooper et al. 2002; but see Holl & Lulow 1997) and natural forest habitats (e.g., Paz et al. 1999). Our results concur with these studies as small-seeded species were removed at faster rates and at higher levels than large-seeded species. Ease of transportation may influence the seed species chosen by different animals (Nepstad et al. 1996). In our pasture sites, small seeds were preferred by small invertebrates (e.g., ants of the genus *Solenopsis* and *Pheidole*), whereas larger seeds were preferred by leaf-cutter ants (*Atta* spp.) and rodents. Ants have observed to be stronger removal vectors than rodents in tropical agricultural lands (Woods & Elliott 2004).

Similar to our experiment, high seed predation rates have been observed in the genus *Cecropia* (>80%) only after few hours or days of deposition in open fields (Nepstad et al. 1996; Fornara & Dalling 2005). In fact, it has been shown that copious seed rain is needed to replenish the seed bank of *Cecropia obtusifolia*, exhausted by heavy seed predation rates (>95% in few days, Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990) in mature forest. Thus, seeds of *Cecropia* are generally labile to consumption by insect granivores. Matrix population models indicate that when seed rain is poor or null, regeneration is impeded (Alvarez-Buylla & García-Barrios 1991). At our study pasture fields, we recorded seed rain density of less than one seed per square meter (X. Garcia-Orth, unpublished data), which is three orders of magnitude lower than the one recorded in forest habitats (Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990). In order to insure regeneration under conditions of low seed rain, it may be necessary to manually sow seeds and protect them against granivores. Alternatively, to avoid the high risk of mortality at the seed stages, juveniles of *Cecropia* could be raised in greenhouses and transplanted to open fields (Kobe 1999).



For *Ochroma*, direct sowing may demand high energy input due to high predation rates and the low seed germination rates (Camargo et al. 2002), at least in pastures (Levy-Tacher & Duncan-Golicher 2004). In our study area, previous attempts to establish *Cecropia* and *Ochroma* in abandoned pastures through direct sowing have failed. Regardless of high seed sowing density (groups of 50–100 seeds sown every 3 × 3 m in 20 × 100-m plots, 36 plots distributed in six different pasture fields in total), no seedling recruitment was recorded possibly due to observed heavy seed predation by ants (Martínez-Ramos, unpublished data). The present study exhibited that exclusion decreased predation significantly, but seeds germinated mainly in the burial treatment. If seeds of *Ochroma* are introduced in open pastures, exclusion and burial will be needed. However, as with *Cecropia*, we recommend to transplant juveniles into pastures (Miyawaki 2004; but see Camargo et al. 2002).

Both LS species were heavily predated by vertebrate and invertebrate vectors, contrary to our hypothesis. Since our experimental design only tested seed predation by rodents, we could not quantify seed predation by invertebrates, particularly leaf-cutter ants that were observed to consume *Dialium*. Nevertheless, as excluded and exposed treatments showed no significant difference, we can infer seed predation by invertebrates is, if not higher, at least as strong as seed predation by vertebrates. Though overall seed predation rates were different among sites for *Brosimum*, we believe this species is generally attractive to rodents and has little probability of surviving in pastures if not excluded and buried. It is relevant to mention that *Brosimum* was also removed under exclusion cages, indicating predation by invertebrates. *Dialium* seeds contain secondary metabolites (i.e., protease inhibitors) potentially poisonous for some seedeaters (Calderón et al. 2001), possibly one of the reasons that allowed seeds of this species to remain after 64 days of observation. Similar to *Ochroma*, germination only occurred in large-seeded species when buried.

Our study shows that seed predation of large-seeded species is highly site specific and patchy, even within the apparently homogeneous pasture field landscapes. Other studies have also registered differences within pastures for some large-seeded species (Holl & Lulow 1997; Jones et al. 2003) and may indicate heterogeneous distribution of small vertebrate (e.g., Sánchez-Cordero & Martínez-Gallardo 1998) and invertebrate seedeaters (Mull & MacMahon 1997) among microsites. Therefore, it is important to emphasize that the efficacy of direct sowing of large seeds will depend on site characteristics. In contrast, small seeds were highly predated in all sites, indicating that insect seedeaters are abundant across all sites. Because insect seedeaters are highly active at several depths through soil layers, superficial protection would be insufficient for avoiding invertebrate access to the seeds. However, it is important to mention that our study is limited regarding the number of pastures in which we

explored seed predation. As the number of sites considered increases, patterns in seed predation may be more clearly understood (e.g., Moles et al. 2003).

In addition to directly sowing seeds, restoration attempts in tropical pastures must also consider monitoring and nurturing seedling development. In direct sowing attempts, high survival and germination are more likely if seeds are sown during the rainy season. On one hand, a more varied array of resources would be available for seedeaters, perhaps allowing satiation and reducing predator pressure over sown seeds. On the other hand, the pasture floor is moist, increasing germination probability (Blain & Kellman 1991). Furthermore, during the rainy season the emerging seedlings have better conditions to grow. During the dry season, we predict higher seed predation rates and lower germination levels. Finally, as pointed out before, considering the high predation and low germination levels suffered by sowed seeds of ES species (Camargo et al. 2002), we recommend the transplanting of juveniles over the sowing of seeds (Miyawaki 2004; Martínez-Garza et al. 2005). Nevertheless, the costs of raising and transplanting juveniles need to be considered (Martínez-Ramos & García-Orth in press).

#### Implications for Practice

- Seed removal by animals represents an important barrier to rainforest regeneration in abandoned pasture fields.
- Small-seeded, ES species are heavily predated (>90%) by invertebrates. Therefore, the transplant of seedlings/saplings may be a more effective way to establish pioneer species in abandoned pastures than direct seed sowing.
- Large-seeded, LS species may be sown directly in the open field if sown in groups, buried, and protected against invertebrate and vertebrate seedeaters.

#### Acknowledgments

We thank Gilberto and Héctor Jamangapé for their valuable assistance in fieldwork. D. Pérez-Saliciup, M. Guariguata, and three anonymous reviewers made valuable comments to an early version of this paper. We thank L. Lopez-Hoffman for proofreading the final version. This study was supported by Grant SEMARNAT-CONACyT 2002-C01-0597 to M.M.-R. X.G.-O. thanks Ph.D. fellowship grants from CONACyT-Mexico and DGEP-UNAM.

#### LITERATURE CITED

- Aide, T. M., and J. Cavelier. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* 2:219–229.

- Alvarez-Buylla, E., and R. Garcia-Barrios. 1991. Seed and forest dynamics: a theoretical framework and an example from the Neotropics. *American Naturalist* **137**:133–154.
- Alvarez-Buylla, E., and M. Martínez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* **84**:314–325.
- Arreola, M. A. 1996. Marginación y uso del suelo en Marqués de Comillas, Chiapas. Msc. MCDRR-UACH. San Cristóbal de las Casas, Chiapas, Mexico.
- Blain, D., and M. Kellman. 1991. The effect of water supply on tree seed germination and seedling survival in a tropical seasonal forest in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **7**:69–83.
- Calderón, L. A., R. C. L. Teles, J. R. S. A. Leite, C. Bloch Jr, S. Astolfi-Filho, and S. M. Freitas. 2001. Serine protease inhibitors from Amazon Leguminosae seeds: purification and preliminary characterization of two chymotrypsin inhibitors from *Inga umbratica*. *Protein and Peptide Letters* **8**:485–493.
- Camargo, J. L. C., I. D. K. Ferraz, and A. M. Imakawa. 2002. Rehabilitation of degraded areas of Central Amazonia using direct sowing of forest tree seeds. *Restoration Ecology* **10**:636–644.
- Comisión Nacional Forestal. 2006. Reglas de Operación de los Programas de Desarrollo Forestal de la Comisión Nacional Forestal. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Gobierno Federal Mexicano.
- Crawley, M. J. 1993. *GLIM for ecologists*. Blackwell Science, Oxford, United Kingdom.
- Da Silva, J. M. C., C. Uhl, and G. Murray. 1996. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Conservation Biology* **10**:491–503.
- De Jong, B. H. J., S. Ochoa-Gaona, M. A. Castillo-Santiago, N. Ramírez-Marcial, and M. A. Cairos. 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio* **29**:504–511.
- Dunn, R. R. 2004. Managing the tropical landscape: a comparison of the effects of logging and forest conversion to agriculture on ants, birds, and Lepidoptera. *Forest Ecology and Management* **191**:215–224.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). 1988. World reference base for soil resources. International Society of Soil Science and International Soil Reference and Information Centre (ISRIC), Rome, Italy.
- Fornara, D. A., and J. W. Dalling. 2005. Post-dispersal removal of seeds of pioneer species from five Panamanian forests. *Journal of Tropical Ecology* **21**:79–84.
- García, E. 1987. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- García-Gil, J. G., and J. H. Lugo. 1992. Las formas del relieve y los tipos de vegetación en la Selva Lacandona. Pages 39–49 in M. A. Vázquez-Sánchez and M. A. Ramos, editors. *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. Publ. Esp. Ecosfera, San Cristóbal de las Casas, Chiapas, Mexico.
- Guariguata, M. R., and M. A. Pinard. 1998. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: implications for natural forest management. *Forest Ecology and Management* **112**:87–99.
- Hammond, D. S. 1995. Post-dispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees after shifting agriculture, Chiapas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **11**:295–313.
- Holl, K. D. 1999. Factors limiting tropical moist forest regeneration in agricultural land: seed rain, seed germination, microclimate and soil. *Biotropica* **31**:229–242.
- Holl, K. D. 2002. Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *Journal of Ecology* **90**:179–187.
- Holl, K. D., M. E. Loik, E. H. V. Lin, and I. A. Samuels. 2000. Restoration of tropical rain forest in abandoned pastures in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* **8**:339–349.
- Holl, K. D., and M. E. Lulow. 1997. Effect of species, habitat and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica* **29**:459–468.
- Ibarra-Manríquez, G., and M. Martínez-Ramos. 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecology* **160**:91–112.
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos, and K. Oyama. 2001. Seedling functional types in a lowland rainforest in Mexico. *American Journal of Botany* **88**:1801–1812.
- Janzen, D. H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity, and dispersal. *International Journal of Organic Evolution* **23**:1–27.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* **2**:465–492.
- Jones, F. A., C. J. Peterson, and B. L. Haines. 2003. Seed predation in neotropical pre-montane pastures: site, distance, and species effects. *Biotropica* **35**:219–225.
- Kobe, R. K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology* **80**:187–201.
- Lazcano-Barrero, M. A., I. J. March, and M. A. Vázquez. 1992. Importancia, situación actual y perspectivas de conservación en la Selva Lacandona. Pages 393–436 in M. A. Vázquez and M. A. Ramos, editors. *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. Publ. Esp. Ecosfera, San Cristóbal de las Casas, Chiapas, Mexico.
- Levy-Tacher, S., and J. Duncan-Golicher. 2004. How predictive is traditional ecological knowledge? The case of the Lacandon Maya fallow enrichment system. *Interciencia* **29**:496–503.
- Martínez-Garza, C., V. Peña, M. Ricker, A. Campos, and H. F. Howe. 2005. Restoring tropical biodiversity: leaf traits predict growth and survival of late-successional trees in early-successional environments. *Forest Ecology and Management* **217**:365–379.
- Martínez-Ramos, M., and X. García-Orth. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* (in press).
- Miyawaki, A. 2004. Restoration of living environment based on vegetation ecology: theory and practice. *Ecological Research* **19**:83–90.
- Moles, A. T., D. I. Warton, and M. Westoby. 2003. Do small-seeded species have higher survival through seed predation than large-seeded species? *Ecology* **84**:3148–3161.
- Mull, J. F., and J. A. MacMahon. 1997. Spatial variation in rates of seed removal by harvester ants (*Pogonomyrmex occidentalis*) in a shrub-steppe ecosystem. *American Midland Naturalist* **138**:1–13.
- Nepstad D. C., C. Uhl, C. A. Pereira, and J. M. C. Da Silva. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pastures and mature forest of Eastern Amazonia. *Oikos* **76**:25–39.
- Notman, E. M., and D. L. Gorchov. 2001. Variation in post-dispersal seed predation in mature Peruvian lowland tropical forest and fallow agricultural sites. *Biotropica* **33**:621–636.
- Ostfeld, R. S., R. H. Manson, and C. D. Canham. 1997. Effects of rodents on survival of tree seeds and seedlings invading old fields. *Ecology* **78**:1531–1542.
- Paz, H., S. J. Mazer, and M. Martínez-Ramos. 1999. Seed mass, seedling emergence, and environmental factors in seven rain forest Psychotria (Rubiaceae). *Ecology* **80**:1594–1606.
- Peña-Claros, M., and H. De Boo. 2002. The effect of forest successional stage on seed removal of tropical rain forest tree species. *Journal of Tropical Ecology* **18**:261–274.



- Sánchez-Cordero, V., and R. Martínez-Gallardo. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in México. *Journal of Tropical Ecology* **14**:139–151.
- Siebe, C., M. Martínez-Ramos, G. Segura Warnholtz, J. Rodríguez-Velázquez, and S. Sánchez-Bletrán. 1995. Soils and vegetation patterns in the tropical rain forest at Chajul, Southeast México. Pages 40–58 in J. Benítez-Malvido and D. Simorangkir, editors. *Proceedings of the international congress on soils of tropical forest ecosystems*. 3rd Conference on Forest Soils. Mulwarman University Press, Samarinda, Indonesia.
- Vander Wall, S. B., K. M. Kuhn, and M. J. Beck. 2005. Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. *Ecology* **86**:801–806.
- Vasconcelos, H. L. 1999. Effects of forest disturbance on the structure of ground-foraging ant communities in central Amazonia. *Biodiversity and Conservation* **8**:409–420.
- Vázquez-Yanes, C., A. I. Batis-Muñoz, M. I. Alcocer-Silva, M. Gual-Díaz, and C. Sánchez-Dirzo. 1999. Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. Reporte técnico del proyecto J084-CONABIO. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Vázquez-Yanes, C., and A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**:69–87.
- Vázquez-Yanes, C., and H. Smith. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. *New Phytologist* **92**:477–485.
- Wijdeven, S. M. J., and M. E. Kuzee. 2000. Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restoration Ecology* **8**:414–424.
- Woods, K., and S. Elliott. 2004. Direct seeding for forest restoration on abandoned agricultural land in Northern Thailand. *Journal of Tropical Forest Science* **16**:248–259.
- Zimmerman, J. K., J. B. Pascarella, and T. M. Aide. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pastures in Puerto Rico. *Restoration Ecology* **8**:350–360.





# Capítulo VI

## Discusión general

Ximena García-Orth<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup>Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México









## ***¿Cómo actúan los árboles aislados como núcleos de regeneración en los pastizales abandonados?***

---

En los capítulos anteriores he abordado las diferentes barreras que impiden la regeneración natural en pastizales tropicales abandonados, y cuáles son los elementos que participan para reducir el efecto de dichas barreras. Algunos de estos elementos se pueden encontrar en el pastizal o pueden ser implementados activamente para reducir el efecto de las barreras que impiden la regeneración natural. Los capítulos de esta tesis tienen tanto características descriptivas como experimentales, y pretenden presentar un conjunto de consideraciones ecológicas relevantes para comprender los mecanismos por medio de los cuales los árboles aislados en los pastizales pueden hacer una diferencia considerable durante la sucesión secundaria. Numerosos estudios han ahondado en las características de los procesos sucesionales relacionados a los árboles aislados en diversos ecosistemas. Una búsqueda bibliográfica extensiva revela 36 artículos científicos, ya sean originales o de revisión del tema, donde los árboles aislados y su efecto sobre dichos procesos ecológicos son abordados (Tabla 1).

Recordemos los dos ejes principales que describí a fondo en el capítulo I y que son determinantes de las características de las comunidades sucesionales: la disponibilidad de propágulos y la calidad



**Tabla 1.** Artículos de investigación publicados que abordan el efecto de los árboles aislados en los procesos ecológicos en el campo abierto. Los temas de investigación corresponden a: aves y murciélagos perchando en árboles aislados (AM), vegetación asociada a los árboles aislados (VA), el papel de los árboles aislados en la conectividad de fragmentos (C), las comunidades de fauna asociadas a los árboles aislados (F), la depredación de semillas en la vecindad de árboles aislados (DS) y el efecto de los árboles aislados en las condiciones microclimáticas (M).

Autor y año	Tema de investigación					
	AM	VA	C	F	DS	M
Blate et al. (1998)					x	
Carriere et al. (2002a)	x					
Carriere et al. (2002b)		x				
Dick (2001)				x		
Dunan y Chapman (1999)	x					
Dunn (2000)				x		
Eshiamwata et al. (2006)				x		
Esquivel-Sheik y Calle-Díaz (2002)		x				
Galindo-González y Sosa (2003)				x		
Galindo-González et al. (2000)	x			x		
Gove y Majer (2006)				x		
Gove et al. (2008)				x		
Graham (2001)				x		
Guevara y Laborde (1993)	x	x				
Guevara et al. (1986)	x	x				
Guevara et al. (1992)	x	x				
Guevara et al. (2004a)	x	x				
Guevara et al. (2004b)	x	x				
Guevara et al. (2005)			x			
Harvey y Haber (1999)		x				
Harvey (2000)		x				
Heitz-Seifert et al. (1996)		x				
Hill y Curran (2003)			x			
Hooper et al. (2004)		x	x			
Hooper et al. (2005)		x				
Laborde-Dovali et al. (2008)		x	x			
Leigh et al. (1993)			x			
Manning et al. (2006)			x			
Ortiz-Pulido et al. (2000)		x		x		
Otero-Arnáiz et al. (1999)		x				
Rhoades et al. (1998)						x
Slocum y Horvitz (2000)	x					
Slocum (2001)		x				
Toh et al. (1999)	x	x				
Williams-Linera et al. (1998)						x
Zahawi y Augspurger (2006)	x		x			

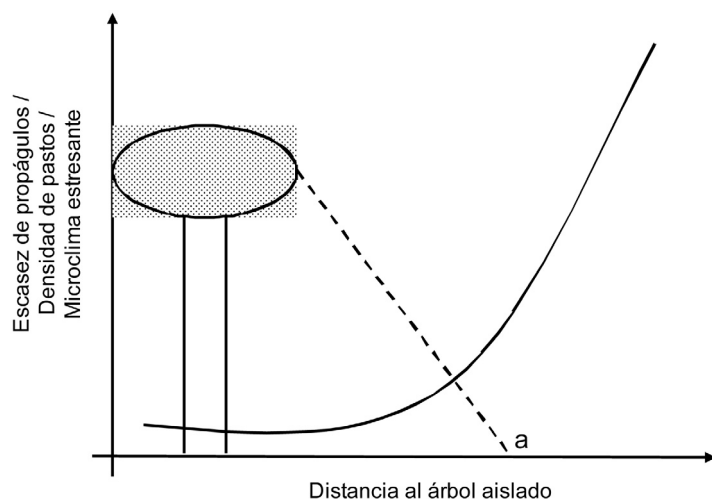
de sitio. La presencia de los árboles aislados modifica ambos ejes de manera considerable, aumentando la disponibilidad de propágulos y modificando la calidad de sitio gracias a la sombra proyectada por la copa. Las características particulares del árbol aislado del que se trate resultarán en variaciones en los dos ejes mencionados, así, el tipo de fruto del árbol aislado tendrá un efecto en la disponibilidad de propágulos bajo su copa, y la forma y densidad del follaje tendrán un efecto en la calidad de sitio bajo la influencia de éste, entre otras modificaciones producto de atributos del árbol. Entonces no se puede hablar de los árboles aislados como elementos que –por estar presentes en el campo abierto– tengan las mismas consecuencias para las comunidades en sucesión. Lo anterior se puede evaluar por medio de la intensidad de las barreras que impiden la regeneración natural y en qué medida éstas se modifican en presencia de los árboles aislados, con las variaciones correspondientes.

Con base en la búsqueda bibliográfica mencionada y los resultados de este estudio, a continuación describo y discuto cómo los árboles aislados modifican tanto la disponibilidad de propágulos como la calidad de sitio, y qué implicaciones pueden tener los resultados obtenidos en esta investigación para el manejo de comunidades sucesionales en pastizales abandonados.

### ***El efecto de los árboles aislados en la disponibilidad de propágulos***

No cabe duda de que los árboles aislados tienen un efecto sobre la disponibilidad de propágulos, tanto hablando de semillas, como de plántulas. Como sucede con otras barreras, a medida que nos alejamos del árbol aislado, la disponibilidad de propágulos disminuye (Fig. 1), lo cual se refleja en la lluvia de semillas, el banco de semillas y el banco de plántulas (capítulos II y III). Esto es resultado de las numerosas asociaciones ecológicas entre especies vegetales y animales que se mantienen hasta cierto punto, aún cuando el continuo boscoso haya sido fragmentado considerablemente (Cardoso da Silva et al. 2002). En particular, la atracción de los árboles aislados a las aves y murciélagos, que pueden perchar en sus ramas entre trayectorias de vuelo y alimentarse de sus frutos, es una de las variables determinantes en la abundancia y composición de semillas que llegarán bajo el árbol aislado (Slocum y Horvitz 2000).

Los resultados del capítulo II de este estudio muestran que la lluvia de semillas puede variar en abundancia y composición entre dos géneros de árboles aislados, y que es más diversa y abundante cuando se trata de un árbol con frutos carnosos que son consumidos por aves y murciélagos (i.e., *Ficus* sp.), que cuando se trata de un fruto con arilo carnoso, pero indehiscente, y que es consumido por un grupo más reducido de aves (i.e., *Inga* sp.). El tipo de fruto producido



**Figura 1.** Relación entre la distancia al árbol aislado y la intensidad de las barreras que impiden la regeneración. Las barreras se amortiguan bajo la copa del árbol y en la vecindad de éste. El límite espacial definido por 'a' hasta donde llega la influencia del árbol en la regeneración natural (línea punteada) estará determinado por diversos atributos del árbol y características del sitio.

(e.g., carnoso o seco), y la forma y estructura de la copa (e.g., forma de sombrilla o paleta, en inglés *umbrella* y *lollypop*, respectivamente) afectará la comunidad de dispersores que visitan al árbol, debido a la atracción como fuente de alimento y a la disponibilidad de sitios de percha en la copa (Slocum y Horvitz 2000). Como resultado, la composición y densidad de las especies reclutadas bajo la copa cambiará de acuerdo con

las propiedades del árbol (Slocum y Horvitz 2000, Otero-Arnáiz et al. 1999).

A pesar de lo anterior, la lluvia de semillas es más abundante bajo la copa de los árboles con frutos dispersados por viento que en el pastizal abierto, indicando que los árboles aislados son utilizados como perchas, aún cuando el fruto del árbol no sea lábil para el dispersor (Toh et al. 1999, Slocum y Horvitz 2000). Por lo tanto, los árboles aislados pueden ser puntos de visita usuales para los dispersores, aún fuera de las temporadas de fructificación. En efecto, los árboles aislados que estudié en esta investigación registraron mayores densidades de semillas bajo sus copas que en el campo abierto (capítulo III), pero las características del árbol tuvieron un efecto en la densidad y composición de la lluvia de semillas registrada.

Sin embargo, una lluvia de semillas abundante no se traduce en un alto contenido de especies nativas o en un reclutamiento abundante. A pesar de que varios estudios reportan miles de semillas llegando bajo la copa de los árboles aislados, la proporción de especies nativas puede ser cerca del 1% (Toh et al. 1999, Guevara et al. 2004b). Por lo tanto, existen fuertes filtros que limitan la dispersión de las especies nativas a las áreas abiertas, en ocasiones permitiendo que únicamente un conjunto reducido de especies se establezca bajo la copa de los árboles aislados (e.g., menos de 12 especies nativas contenidas en la lluvia de semillas, a pesar de la presencia de bosque secundario adyacente a los campos abiertos; Duncan y Chapman 1999). En este estudio el reclutamiento de las especies

nativas fue de menos de 3 individuos reclutados como juveniles después de dos años, de cada 1000 semillas registradas en la lluvia (capítulo III). En secciones posteriores se discuten los procesos que impiden que las semillas germinen y se establezcan con éxito. Es interesante mencionar que los árboles del género *Ficus* reclutaron un mayor número de plántulas fuera de la copa que los árboles de *Inga* bajo la copa (Fig. 2A). Esto puede ser resultado de la contrastante calidad de sitio entre ambos géneros de árboles, de acuerdo con la historia de uso de cada pastizal, como se discute a fondo en el capítulo III.

Sin embargo, cuando la lluvia de semillas entrante es considerada, la proporción de esas semillas que llegará a convertirse en plántula es mayor en el campo abierto que bajo la copa de los árboles aislados (Fig. 2B). Por lo tanto, proporcionalmente, un mayor número de semillas no germinan ni se establecen bajo la copa de los árboles de los árboles aislados cuando se le compara con el pastizal abierto (capítulo III), debido a diversas posibles razones. Si las especies son dispersadas desde un parche de selva cercano, y están adaptadas a las condiciones del bosque maduro (e.g., *Brosimum* sp.), es posible que bajo la copa del árbol aislado no encuentren las condiciones microclimáticas favorables para germinar, ya que éstas son considerablemente diferentes al bosque maduro, a pesar de ser menos estresantes que en ausencia total de un dosel. Las semillas pueden ser depredadas por herbívoros u hongos antes de que la plántula se establezca por completo (Corzo-Domínguez 2007), lo que también nos sugiere el inconspicuo banco de semillas que registramos en este estudio. Si se aplican los principios de la hipótesis de

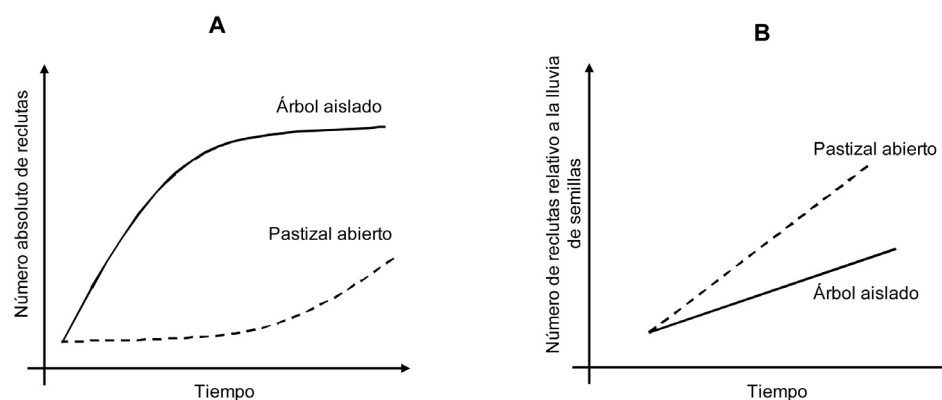


Figura 2. Reclutamiento de plántulas en términos absolutos y relativos a través del tiempo. En los valores absolutos, el reclutamiento es mayor bajo los árboles aislados durante la sucesión temprana (A). Cuando la cantidad de semillas entrantes (en la lluvia de semillas) es considerada, el reclutamiento es mayor en el pastizal (B). Diversos factores afectan el establecimiento de las plántulas, tanto bajo la copa de los árboles aislados como en el campo abierto (ver el texto general para detalles).

Janzen y Connell, es posible que los depredadores de semillas se concentren donde hay más recursos disponibles, que en el caso de un pastizal extenso puede ser bajo el árbol aislado (Janzen 1970, Connell 1971). Por otro lado, en el pastizal abierto, las semillas pueden ocultarse de los depredadores entre la biomasa de la vegetación del pastizal y esto reducir las probabilidades de que sean depredadas (Blate et al. 1998). Sin embargo, más tarde, las plántulas enfrentarán otras limitantes que quizá están ausentes bajo la copa de los árboles aislados. Entonces, ¿cómo es que el reclutamiento es mayor bajo la copa de los árboles aislados? Esto se debe a la abundancia de semillas que llegan en la lluvia. A pesar de que proporcionalmente se establecen menos semillas que en el campo abierto, el número absoluto de semillas siempre será mayor bajo la copa de los árboles aislados.

Algunos de los géneros que se establecen bajo la copa de los árboles aislados son *Piper*, *Cecropia*, *Solanum*, y *Ficus* (Galindo-González et al. 2000, Slocum y Horvitz 2000, capítulos II y III), especies que producen abundantes frutos consumidos ampliamente por aves y murciélagos. Nosotros registramos estos géneros bajo los árboles aislados también, además de un conjunto de especies altamente eficientes en cuanto a sus mecanismos de dispersión y hábito de crecimiento (e.g., *Vismia camparaguey* y *Conostegia xalapensis*, entre otras). Es evidente que el anterior es un conjunto reducido de especies, y muchas de éstas pueden desarrollar hábitos invasores, arrestando la sucesión. Por lo tanto, es importante considerar que aquellas especies que no se dispersen por sí solas al campo abierto deberán ser trasplantadas en el momento en que las condiciones microclimáticas permitan su supervivencia, si es que se desea incrementar la diversidad de las comunidades sucesionales que se establezcan a partir de árboles aislados, así como aumentar la visita de aves y murciélagos que sean atraídos por dichas especies.

Los párrafos anteriores sugieren que son diversos factores los que interactúan para resultar en el reclutamiento de ciertas especies. Las propiedades del árbol aislado afectarán a la comunidad de dispersores de semillas que lo visiten, así como el microclima que se forma bajo su copa. Posteriormente, los requerimientos de germinación de las especies que lleguen en la lluvia de semillas determinarán si éstas germinarán dadas las condiciones generadas por el dosel del árbol. No debemos olvidar que cada árbol aislado tendrá una comunidad faunística asociada a nivel del suelo que puede fungir como un importante vector de remoción de semillas (Dunn 2000, Gove et al. 2008), y que puede modificar la composición y abundancia de las especies que se establezcan. Finalmente, la calidad de sitio bajo la copa del árbol y en sus alrededores puede determinar el éxito de establecimiento de una especie, y esto estará directamente relacionado a la historia de uso del suelo del pastizal. Es entonces una suerte de interacciones lo que resulta en el reclutamiento de ciertas especies, y existen tantas posibilidades como combinaciones de atributos de los elementos presentes (Toh et al. 1999, Slocum y Horvitz

2000, Benítez-Malvido et al. 2001, Camargo et al. 2002, Hau y Corlett 2003).

### ***El efecto de los árboles aislados en la competencia con la vegetación del pastizal***

La competencia con la vegetación del pastizal es una de las barreras más importantes que se continúan estudiando (ver, por ejemplo: Aide et al. 1995, Holl 1998, Benítez-Malvido et al. 2001, Holl 2002, Hau y Corlett 2003; pero ver Chapman et al. 2002). La eliminación de los pastos podría considerarse una manera de reducir la competencia que se da entre las especies del pastizal y las especies nativas que se establezcan ahí, sin embargo, eliminar los pastos puede resultar en condiciones microclimáticas más extremas que las que ya resultan de la deforestación de la selva, y esto traducirse en el bajo establecimiento de las plántulas de especies nativas (e.g., altas temperaturas del aire y suelo, baja humedad del suelo y alta radiación a nivel del suelo, entre otras; González-Montagut 1996, Chapman et al. 2002).

Para algunas especies de la selva, la presencia de los pastos puede ser benéfica en etapas tempranas de germinación y establecimiento, y más tarde convertirse en un factor negativo que compite con la plántula por espacio y luz solar (Zimmerman et al. 2000, Benítez-Malvido et al. 2001). Se podría pensar que las especies de semillas pequeñas y numerosas serán las más aptas para colonizar los espacios abiertos, pero no se debe dejar de lado la posibilidad de que los pastos (a) impidan la llegada de la semilla al suelo por la densa capa que forman, o (b) impidan que la plántula emerja por encima del nivel de la biomasa aérea de éstos. Por otro lado, si la especie tiene un tamaño de semilla mayor, (a) puede contar con mayores recursos maternos para sobrevivir si no llega al suelo directamente y (b) puede tener mayores recursos para abastecerse de energía mientras adquiere una altura que le permita competir con la biomasa aérea de los pastos. Independientemente del tamaño de la semilla, si la especie no es de rápido crecimiento y heliófila es probable que no tenga éxito al competir con los pastos (Camargo et al. 2002), pero esto no es necesariamente cierto para todas las especies estudiadas (Benítez-Malvido et al. 2001, Ganade y Brown 2002, Guevara et al. 2004b).

Durante la investigación, los pastos tuvieron un efecto sobre la supervivencia de los trasplantes de *Trema micrantha* (capítulo IV) y en el crecimiento de las plántulas reclutadas (capítulo II), mientras que la copa del árbol tuvo un efecto en el crecimiento de los trasplantes y en el reclutamiento de las plántulas. Dependiendo del estadio de vida (plántula o juvenil), el árbol aislado y la vegetación del pastizal tienen un efecto diferencial en el desempeño del individuo. En el caso de las plántulas, el efecto de la remoción de los pastos no fue notorio en la supervivencia porque la presencia del árbol aislado tuvo un efecto mayor que la competencia con los pastos. La presencia del árbol aislado tiene



un efecto en los pastos per se, pues reduce su crecimiento gracias a la sombra proyectada por la copa. Cuando el efecto de la copa del árbol afecta el crecimiento de los pastos, las especies nativas no compiten con éstos en presencia del árbol aislado, por lo que el efecto de la competencia se reduce a la presencia del árbol, y no a la presencia de los pastos. En cambio, en el caso de los juveniles trasplantados, la vida del trasplante no está afectada por la protección del árbol, pero la competencia con los pastos sí puede acaparar los recursos que el trasplante necesita para desarrollarse con éxito. Una vez eliminada la competencia (en el tratamiento del azadón) y en conjunto con las condiciones microclimáticas bajo la copa de los árboles, los trasplantes mostraron mayor asignación de recursos al crecimiento y cociente cobertura/altura bajo la copa de los árboles aislados que en el pastizal abierto.

Bajo la copa de los árboles aislados, la densidad de los pastos suele ser menor que en el pastizal abierto (Guevara et al. 2004a), como también lo confirmó esta investigación (capítulo II). Gracias a la reducción en la densidad y altura de los pastos, mayor cantidad y calidad de recursos están disponibles bajo la influencia de la copa del árbol aislado. Es por ello que las plántulas y juveniles criados en invernaderos o casas de sombra muestran mejor desempeño si son trasplantados en la vecindad de las islas de vegetación o arbustos (Holl et al. 2000, Sweeney et al. 2002), asemejando un proceso de árbol nodriza. Esto indica, al igual que en el modelo de sucesión nucleada (Yarranton y Morrison 1974), que los individuos que están cerca de la influencia del árbol focal tienen mayor probabilidad de sobrevivir que aquellos que se encuentran lejos de la “protección” de éste.

Pero en el caso del pastizal abierto, ¿por qué no fue equivalente la supervivencia a la zona bajo el dosel del árbol cuando se eliminaron los pastos en los tratamientos de corte con machete, herbicida y azadón? Esto se debe a lo que mencioné anteriormente sobre el ligero amortiguamiento que tienen los pastos en el microclima; al retirar la vegetación del pastizal, también se elimina la poca protección que los pastos ofrecen a las semillas que llegan al campo abierto, quedando éstas expuestas a altas temperaturas, deshidratación y alta radiación. Es por ello que las semillas que llegaron al campo abierto en los tratamientos de ausencia de pastos no se establecieron con éxito. De igual manera, los trasplantes de *T. micrantha* que estuvieron trasplantados en tratamientos sin cobertura de pastos pudieron sufrir alta transpiración, estrés hídrico y saturación lumínica, al encontrarse fuera de la protección del árbol focal y con el suelo desprovisto de alguna cubierta vegetal que amortiguara el microclima, en particular en temporada de sequía.

Son numerosos los factores que resultan en lo anterior (i.e., la especie del trasplante, las condiciones microclimáticas, la presencia de micorrizas, la fertilidad del suelo, etc., Allen et al. 2003). El éxito de los trasplantes estará determinado por la interacción específica entre la especie del trasplante y

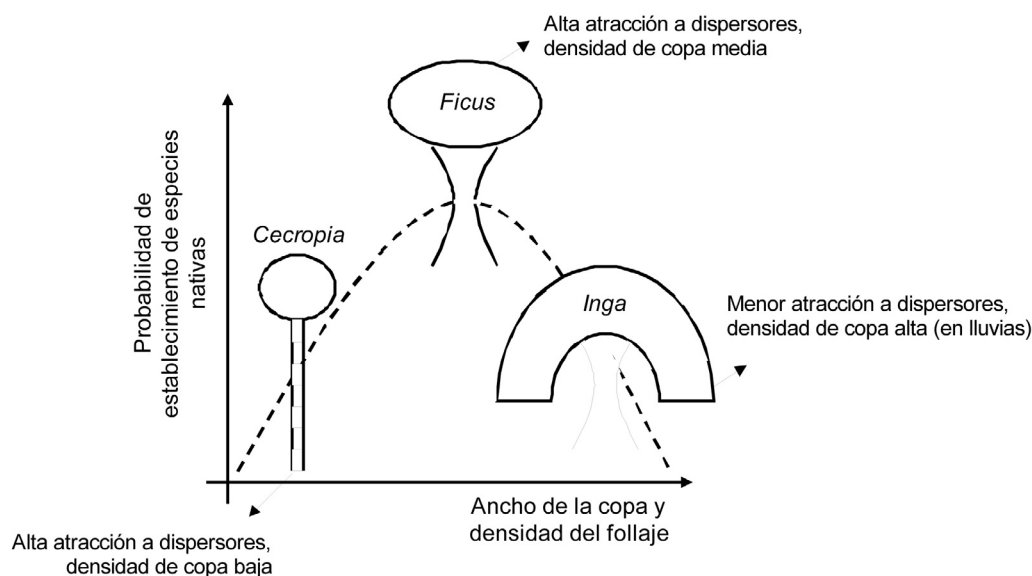
las condiciones microclimáticas producidas por la copa del árbol. Si éstas últimas son aquellas a las que la especie está adaptada (i.e., disponibilidad de nutrientes, humedad relativa, arquitectura de raíces y requerimientos de espacio, entre otras) tendrá un desempeño diferencial comparado con otras especies (Otsamo et al. 1997, Baer y Groninger 2004). Ante este escenario, no es posible homogeneizar el comportamiento tanto de los árboles aislados, como de las especies trasplantadas, a una recomendación particular. Las recomendaciones deberán considerar los elementos presentes en el paisaje, sin dejar de contemplar la historia de uso de suelo y la comunidad de pastos y arvenses presente.

### ***El efecto de los árboles aislados en el microclima y la fertilidad del suelo***

Como he mencionado antes, los procesos sucesionales que ocurren bajo los árboles aislados están fundamentalmente relacionados al cambio en las condiciones microclimáticas que produce la copa del árbol cuando proyecta su sombra, más la atracción a los dispersores de semillas (Vieira et al. 1994, Rhoades 1996, Galindo-González et al. 2000, Slocum 2001), como describieron en el modelo de sucesión nucleada Yarranton y Morrison (1974).

Bajo los árboles aislados, la radiación es menor que en el campo abierto, y por lo tanto la humedad del suelo y la temperatura son amortiguadas y esto puede permitir mayor establecimiento de plántulas (Otero-Arnáiz et al. 1999). Debido a la reducción en los niveles de radiación producida por la copa, los pastos muestran un crecimiento menor, liberando recursos aprovechables por las especies nativas que se establezcan (Guevara et al. 2004b). Además, si la especie del árbol aislado es fijadora de nitrógeno, los niveles de NO<sub>3</sub>, carbono, y materia orgánica en el suelo pueden ser significativamente mayores bajo la influencia del árbol que en el pastizal abierto (Rhoades et al. 1998), debido a la producción de hojarasca y su posterior descomposición (Rhoades 1996).

Las condiciones microclimáticas pueden cambiar conforme cambia la forma de la copa del árbol (Slocum y Horvitz 2000), pero si la especie tiene una copa amplia, una cantidad consistente de luz será interceptada y otras condiciones microclimáticas pueden ser alteradas, quizá alcanzando niveles tolerables por un conjunto más amplio de especies que aquellas que toleran las condiciones en ausencia total de un dosel (Rhoades et al. 1998, Guevara et al. 2004a). Es importante mencionar, sin embargo, que algunas especies de árboles aislados tienen un follaje denso, y el establecimiento de especies nativas puede estar limitado bajo sus copas. Las plántulas pueden experimentar altos niveles de humedad relativa y ser atacadas por hongos y microorganismos que proliferen en ese ambiente. Así mismo, debido a un exceso de radiación interceptado, los procesos fotosintéticos pueden estar



**Figura 3.** Relación entre el establecimiento de especies nativas y las propiedades estructurales del árbol aislado (i.e., forma de la copa y atracción a dispersores). Algunos géneros se indican como representativos de una forma determinada de copa. La línea punteada representa como la probabilidad de establecimiento cambia de acuerdo a las propiedades del árbol. Note que la alta densidad del follaje de la copa de *Inga* es en particular para la temporada de lluvias.

limitados en las plántulas y por ello crecer lentamente, lo que aumenta la posibilidad de ser atacadas por patógenos (Fig. 3; e.g., algunas especies del género *Inga*; J. Deago, comunicación personal). A partir de lo anterior, podemos estimar que la velocidad con la que se establezcan las especies nativas bajo la copa de los árboles aislados puede variar de acuerdo a las características estructurales del árbol y por lo tanto los diferentes árboles aislados tendrán diferente potencial como núcleos de regeneración (Slocum y Horvitz 2000).

El efecto de los árboles aislados como núcleos de regeneración puede reducirse si otras propiedades, por ejemplo, del suelo, han sido modificadas severamente por técnicas de manejo intensas (e.g., baja fertilidad del suelo, alta compactación del suelo y la proliferación de una comunidad rica y persistente de especies invasoras, entre otras; Uhl, 1987, Howe y Miriti 2004). En tal caso, el conjunto de especies que se podrán establecer bajo los árboles aislados puede estar reducido a arbustos y hierbas que en cambio pueden mostrar hábitos invasores y posiblemente reducir la velocidad de la sucesión, o inclusive arrestarla (Duncan y Chapman 1999, Mesquita et al. 2001). Por otro lado, si la calidad del sitio no sobrepasa los límites que toleran las especies nativas, en el largo plazo la estructura

y composición de la comunidad regenerativa puede asemejarse a aquella del bosque maduro original (Williams-Linera et al. 1997). Sin embargo, con el tiempo, una comunidad regenerativa relativamente poco diversa puede favorecer el establecimiento de un conjunto más variado de especies, siempre y cuando ocurra un reemplazamiento de especies en el tiempo y espacio (Guevara et al. 2004a, Howe y Miriti 2004). La eficiencia y eficacia del papel facilitador del árbol aislado dependerá entonces de la interacción entre las características fenológicas y morfológicas del árbol en conjunto con la historia de uso del sitio y su efecto en las propiedades físicas y químicas del suelo (Manning et al. 2006).

### ***Los árboles aislados y la depredación de semillas***

Diversos factores afectan las tasas de remoción de semillas en los pastizales abandonados (Moles y Drake 1999). Es de mi conocimiento únicamente un estudio que aborda la remoción de semillas en relación a la presencia de árboles aislados en pastizales abandonados (Blate et al. 1998). En dicho estudio, los autores describen tasas de remoción de semillas de 50% después de 30 días de observación, y reportan una relación negativa entre el tamaño de la semilla y la tasa de remoción observada. Estos resultados son similares a los que observé en el experimento de remoción de semillas que efectué en el pastizal abierto, aunque las tasas de remoción en el caso de mi estudio fueron mayores, sin embargo, la relación con el tamaño de la semilla fue similar. Dado el reclutamiento bajo los árboles aislados (capítulo II) y las altas tasas de remoción que observé en el pastizal abierto (capítulo V), puedo hipotetizar que la remoción de semillas es dependiente en mayor grado de la presencia y composición de la comunidad de depredadores de semillas que de la presencia de los árboles aislados per se. Los depredadores pueden estar asociados a los árboles aislados siempre que reciban algún beneficio de éstos, lo que a su vez modificaría la remoción de semillas bajo sus copas. Pero no debemos olvidar que las comunidades de animales se modifican al tiempo que se elimina la cobertura vegetal original, por lo que las especies y abundancias de hormigas y roedores del campo abierto no necesariamente se ven afectados negativamente por la ausencia de un dosel vegetal.

Los árboles aislados pueden tener una comunidad de animales asociada, que se beneficia de productos del árbol como néctar, frutos, semillas, sombra, etc. (Dunn 2000). Los insectos no voladores como las hormigas y escarabajos del suelo pueden construir madrigueras cerca del tronco del árbol (X. García-Orth, obs. pers.) y proteger a la fuente de recursos (el árbol) del ataque de otros animales. Además de las semillas que son consumidas por los depredadores, un subconjunto de éstas puede ser desplazado de un micrositio a otro, inclusive ser enterrado y germinar. Un estudio reporta que algunas semillas que no son depredadas en pastizales pueden ser desplazadas entre uno y cuatro metros del punto de deposición original, lo que significaría que la semilla aún tiene altas

probabilidades de encontrarse bajo la copa del árbol aislado, posiblemente germinar y establecerse (Corzo-Domínguez 2007).

Si consideramos que los árboles aislados son utilizados como perchas para aves y murciélagos, el conjunto de semillas que llegará bajo la copa del árbol es diferente del que se registra en el pastizal abierto (capítulo III). Si llegan al sitio semillas de mayor tamaño, éstas pueden tener mayores probabilidades de germinar (debido al microambiente particular bajo el árbol) y sobrevivir (debido a un mayor contenido de reservas maternas). Sin embargo, es también posible que los depredadores se concentren bajo el árbol debido a que justo en ese sitio la disponibilidad de recursos es mayor, de acuerdo con la hipótesis de Janzen y Connell (Janzen 1970, Connell 1971). El reclutamiento entonces dependerá de la interacción de la semilla con el microambiente y la presencia de depredadores en el micrositio.

La exclusión de depredadores vertebrados e invertebrados, el enterramiento, y otras prácticas similares han sido objeto de experimentación con el fin de aumentar la sobrevivencia de las semillas en los pastizales (Moles y Drake 1999, Notman y Gorchoy 2001). En sitios donde la remoción de semillas por invertebrados es intensa, las semillas deben de ser aisladas de los insectos, y preferentemente enterradas, para aumentar la probabilidad de germinación (Woods y Elliot 2004; capítulo V). De otra forma, las semillas pueden ser removidas en unas cuantas horas, o inclusive minutos después de ser depositadas (X. García-Orth, obs. pers.). Para aquellas especies con semillas de mayor tamaño, el enterramiento puede ser suficiente para asegurar que la semilla no sea depredada, y pueda germinar (Camargo et al. 2002). Sin embargo, se deben considerar los costos de proteger a las semillas (con el correspondiente riesgo de fracaso) versus los costos de criar juveniles en el invernadero y trasplantarlos al campo abierto (con el correspondiente riesgo de fracaso), ya que lo segundo puede ser una mejor opción en cuanto a presupuesto y/o posibilidad de éxito (Martínez-Ramos y García-Orth 2007). Esto dependerá de la probabilidad que tenga la especie de sobrevivir como semilla o como juvenil, que ampliamente puede relacionarse a mayor probabilidad de supervivencia para especies de semilla grande al ser enterradas (Blate et al. 1998) y mayor probabilidad de supervivencia para especies de semilla pequeña al ser trasplantados como juveniles (capítulos IV y V).

## ***Comentario final***

---

### ***El valor de los árboles aislados en pastizales abandonados en función de la regeneración de la selva***

A nivel local, por lo tanto, los árboles aislados provocan cambios en las condiciones microclimáticas y en el subsecuente reclutamiento de especies nativas, cambiando la estructura de la comunidad, siguiendo un modelo de sucesión nucleada. Más allá, los árboles aislados proveen cobijo y alimento a los dispersores de semillas potenciales (Manning et al. 2006). Por otro lado, a escalas de paisaje mayores, los árboles aislados pueden tener un papel fundamental como el mantener la conectividad de los remanentes de selva, mantener la biodiversidad, permitir el intercambio genético entre comunidades de árboles, y constituir potenciales núcleos de regeneración para la recuperación y restauración del bosque tropical (Guevara et al. 2004a, Gove et al. 2008).

Las interacciones mencionadas entre los factores biológicos y abióticos revelan cómo los árboles aislados en los pastizales tienen gran relevancia para la regeneración natural de la selva, pero actúan de manera diferencial de acuerdo con los atributos intrínsecos (relacionados al árbol) y extrínsecos (relacionados al sitio) de la especie. La presencia de estas estructuras ha demostrado ser un elemento de suma relevancia para la conservación y mantenimiento de diversas interacciones ecológicas, permitiendo la resiliencia del ecosistema en muchos aspectos (Guevara et al. 2004a). Sin embargo, la regeneración de la selva únicamente a partir del potencial de regeneración de los árboles aislados no será posible si las prácticas de manejo con efecto destructivo se mantienen o incrementan (e.g., uso del fuego en pastizales; Duncan y Chapman 1999), reduciendo continuamente la calidad de sitio y aumentando los filtros que impiden el establecimiento de un conjunto mayor de especies. En tal caso, algunas prácticas silvopastoriles pueden permitir concertar la crianza y pastoreo del ganado con la conservación de la biodiversidad.

Una alternativa es activamente criar en vivero a los juveniles de especies clave y trasplantarlos al campo abierto con la protección y espaciamiento necesarios para crear una matriz estratégica de individuos aislados, considerando la conectividad de fragmentos y la disponibilidad de alimento en dichos individuos. Estas especies podrían seleccionarse de acuerdo a su potencial de atracción para dispersores o porque difícilmente alcanzarán el pastizal abierto por sí solas, entre otras razones (Toh et al. 1999). El desarrollar modelos integrales de conservación y producción es esencial para conservar la biodiversidad y facilitar la recuperación de los ecosistemas en el futuro, al tiempo que las comunidades humanas de los trópicos pueden realizar actividades productivas.

Bajo un esquema que integra a los árboles aislados y a la crianza de ganado u otro uso agropecuario,

es importante considerar las propiedades morfológicas y fisiológicas de las especies seleccionadas como árboles aislados (i.e., altura máxima, forma de la copa, tasa de crecimiento, y tipo de fruto, entre otras), así como los costos de crianza en invernadero, trasplante y protección (Martínez-Ramos y García-Orth 2007). Los usos potenciales para forraje del ganado y otros servicios de interés para la producción agropecuaria deben también ser considerados. Estudios recientes revelan que es posible adaptar a un conjunto variado de especies al trasplante al campo abierto, aún cuando se trate de especies de selva madura (Wishnie et al. 2007). Algunas características harán a algunas especies más “deseables” que otras, sin embargo, debe contemplarse conservar la diversidad entre las especies seleccionadas. Como se ha discutido, todos los árboles aislados, con sus diversas variantes, tienen diferentes potenciales de atracción, regeneración, y modificación del micrositio a su alrededor, entre otras propiedades (Duncan y Chapman 1999, Slocum y Horvitz 2000).

Finalmente, imaginemos un pastizal abandonado donde no hay árboles aislados y los fragmentos de selva se encuentran a varios cientos de metros de distancia. Los procesos sucesionales en ese pastizal hipotético serán sumamente lentos, con posibilidad a encontrarse arrestados por especies arvenses de hábito invasor. Ahora imaginemos ese mismo pastizal con algunos árboles aislados, con frutos carnosos y copas amplias. Previo al abandono del pastizal, esos árboles aislados ya están modificando la conectividad entre los fragmentos que se encuentran separados por cientos de metros de distancia (Guevara et al. 2004a). Al momento del abandono, los árboles aislados modificarán por completo la comunidad de especies que llegue a establecerse en el campo abierto, posiblemente desviando la sucesión de un estado arrestado a un estado donde lentamente se reclutan especies nativas (Slocum 2001). Éste será un proceso gradual y puede resultar en comunidades con composición diferente a la original, pero no serían comunidades similares a las que ocurrirían en ausencia de los árboles aislados. Ahora, si se integran prácticas de manejo en torno a dichos árboles, es posible modificar la comunidad sucesional a una composición más diversa y rica en especies que difícilmente se dispersarán por sí solas al campo abierto. Bajo una perspectiva de largo plazo, y dadas las múltiples motivaciones de cambio de uso del suelo (Geist y Lambin 2002), la presencia de los árboles aislados en los pastizales es una herramienta con alto valor para la restauración de los ecosistemas, en especial a la luz de las fuerzas sociales, económicas y políticas que afectan las actividades productivas de las zonas rurales.

Entre muchas otras funciones, ya sea como núcleos de regeneración, árboles nodriza para trasplantes o conectores entre fragmentos de selva, los árboles aislados tienen un papel fundamental en la conservación de las relaciones ecológicas de la selva tropical (Guevara et al. 2004a) y su presencia en los pastizales ganaderos abandonados modifica por completo los procesos sucesionales que ocurren a partir de su efecto sobre la disponibilidad de propágulos y la calidad de sitio.



## Literatura citada

- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, L. Herrera, M. Rosario y M. Serrano. 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 77:77-86.
- Allen, E. B., M. F. Allen, L. Egerton-Warburton, L. Corkidi y A. Gómez-Pompa. 2003. Impacts of early- and later- mycorrhizae during restoration in seasonal tropical forest, Mexico. *Ecological Applications* 13:1701-1717.
- Baer, S. G. y J. W. Groninger. 2004. Herbicide and tillage effects on volunteer vegetation composition and diversity during reforestation. *Restoration Ecology* 12:258-267.
- Benitez-Malvido, J., M. Martínez-Ramos y E. Cecon. 2001. Seed rain vs. Seed bank y the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation. En: *Life forms and Dynamics in tropical forests*. F. Gottsberger and S. Liede (eds). J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagbuchhandlung, Berlin.
- Blate G. M., D. R. Peart y M. Leighton. 1998. Post-dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a Southeast Asian rainforest. *Oikos* 82:522-538.
- Camargo, J. L., I. D. Feraz y A. M. Imakawa. 2002. Rehabilitation of degraded areas of Central Amazonia using direct sowing of forest tree seeds. *Restoration Ecology* 10:636-644.
- Carriere, S. M., P. Letourmy y D. B. McKey. 2002a. Effects of remnant trees in fallows on diversity and structure of forest regrowth in a slash-and-burn agricultural system in southern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 18:375-396.
- Carriere, S. M., M. Andre, P. Letourmy, P. Olivier y D. B. McKey. 2002b. Seed rain beneath remnant trees in a slash-and-burn agricultural system in southern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 18:353-374.
- Chapman, C. A., L. J. Chapman, A. Zanne y M. A. Burgess. 2002. Does weeding promote regeneration of an indigenous tree community in felled pine plantations in Uganda? *Restoration Ecology* 10:408-415.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En: Den Boer, P. J. y G. Gradwell (eds), *Dynamics of populations*. PUDOC, 298-312.
- Corlett, R. T. y I. M. Turner. 1997. Long-term survival in tropical forest remnants in Singapore and Hong Kong. Pages 333-345. En: W. F. Laurance y R. O. Bierregaard Jr. (eds.) *Tropical forest Remnants: ecology, management y conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- 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. Universidad Nacional Autónoma de México. México, 88 p.
- Duncan, R. S. y C. A. Chapman. 1999. Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa. *Ecological Applications* 9:998-1008.
- Dick, C. W. 2001. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. *Proceedings of the Royal Society of London-B* 268:2391-2397.
- Dunn, R. R. 2000. Isolated trees as foci of diversity in active and fallow fields. *Biological Conservation* 95:317-321.
- Eshiamwata, G. W., D. G. Berens, B. Bleher, W. R. J. Dean y K. Böhning-Gaese. 2006. Bird assemblages in isolated *Ficus* trees in Kenyan farmland. *Journal of Tropical Ecology* 22:723-726.
- Esquivel-Sheik, J. y Z. Calle-Díaz. 2002. Árboles aislados en potreros como catalizadores de la sucesión en la Cordillera Occidental Colombiana. *Agroforestería en las Américas* 9:43-47.
- Galindo-González, J. y V. J. Sosa. 2003. Frugivorous bats in isolated trees and riparian vegetation associated with human made pastures in a fragmented tropical landscape. *Southwestern Naturalist* 48:579-589.
- Galindo-González, J., S. Guevara y V. J. Sosa. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* 14:1693-1703.
- Ganade, G. y V. K. Brown. 2002. Succession in old pastures of central Amazonia: role of soil fertility and plant litter. *Ecology* 83:743-754.
- García-Orth, X. y M. Martínez-Ramos. 2008. Seed dynamics of early and late successional tree species in tropical abandoned pastures: seed burial as a way of evading predation. *Restoration Ecology* 16:435-443.
- Geist H. J. y E. F. Lambin. 2002. Proximate causes and underlying driving forces of tropical deforestation. *BioScience* 52:143-150.

- González-Montagut, R. 1996. Establishment of three rain forest species along a riparian corridor-pasture gradient in Los Tuxtlas, México. PhD Dissertation, Harvard University.
- Gove, A. D. y J. D. Majer. 2006. Do isolated trees encourage arboreal ant foraging at ground-level? Quantification of ant activity and the influence of season in Veracruz Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 113: 272-276.
- Gove, A. D., J. D. Majer y V. Rico-Gray. 2008. Ant assemblages in isolated trees are more sensitive to species loss and replacement than their Woodland counterparts. *Basic and Applied Ecology*. Disponible en red a partir de junio de 2008 (BAAE-D-07-00125R2).
- Graham, C. H. 2001. Factors influencing movement patterns of keel-billed toucans in a fragmented tropical landscape in southern Mexico. *Conservation Biology* 15:1789-1798.
- Guevara, S. y J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* 107/108: 319-338.
- Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (eds.) 2004a. Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra. Instituto de Ecología, A. C., Unión Europea. Xalapa, Ver., 288 pp.
- Guevara, S., Laborde, J. y G. Sánchez-Ríos. 2004b. Rainforest regeneration beneath the canopy of trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 36:99-108.
- Guevara, S., S.E. Purata y E. Van der Maarel. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66:77-84.
- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola y J. Laborde. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science* 3:655-664.
- Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos. 2005. Los árboles que la selva dejó atrás. *Interciencia* 30:595-601.
- Harvey, C. A. 2000. Windbreaks enhance seed dispersal into agricultural landscapes in Monteverde, Costa Rica. *Ecological Applications* 10:155-173.
- Harvey, C. A. y Haber W. A. 1999. Remnant trees and the conservation of biodiversity in Costa Rican pastures. *Agroforestry Systems* 44:37-68.
- Hau, B. C. H. y R. T. Corlett. 2003. Factors affecting the early survival and growth of native tree seedlings planted on a degraded hillside grassland in Hong Kong, China. *Restoration Ecology* 11:483-488.
- Heitz-Seifert, U., P. Heitz y S. Guevara. 1996. Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 75:103-111.
- Hill, J. L. y P. J. Curran. 2003. Fragment shape and tree species composition in tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implications for conservation. *Journal of Biogeography* 30:1391-1403.
- Holl, K. D. 1998. Do bird perching structures elevate seed rain and seedling establishment in abandoned tropical pasture? *Restoration Ecology* 6:253-261.
- Holl, K. D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate y soil. *Biotropica* 31:229-242.
- Holl, K. D. 2002. Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *Journal of Ecology* 90:179-187.
- Holl, K. D., M. E. Loik, E. H. V. Lin e I. A. Samuels. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* 8:339-349.
- Hooper, E., R. Condit y P. Legendre. 2002. Responses of 20 native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in Panama. *Ecological Applications* 12:1626-1641.
- Hooper, E. R., P. Legendre y R. Condit. 2004. Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested, abandoned land in Panama. *Ecology* 85:3313-3326.
- Hooper, E. R., P. Legendre y R. Condit. 2005. Barriers to forest regeneration of deforested and abandoned land in Panama. *Journal of Applied Ecology* 42:1165-1174.
- Howe, H. F. y M. N. Miriti. 2004. When seed dispersal matters. *Bioscience* 54:651-660.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *The American Naturalist* 105:97-112.
- Laborde Dovali, F. J., S. Guevara, G. Sánchez Ríos. 2008. Tree and shrub seed dispersal in pastures: The importance of rainforest trees outside forest fragments. *Ecoscience* 15:6-16.
- Leigh, E. G. Jr., S. J. Wright, F. E. Putz y E. A. Herre EA. 1993. The decline of tree diversity on newly isolated tropical islands: a test of a null hypothesis and some implications. *Evolutionary Ecology* 7:76-102.
- Manning, A. D., J. Fischer y D.B. Lindenmayer. 2006. Scat-

- tered trees are keystone structures – Implications for conservation. *Biological Conservation* 132:311-321.
- Martínez-Garza, C. y R. González-Montagut. 1999. Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico. *Plant Ecology* 145:255-265.
- Martínez-Ramos, M. y X. García-Orth. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80(Suplemento):69-84.
- Mesquita, R.C.G., K. Ickes, G. Ganade y G.B. Williamson. 2001. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology* 89:528-537.
- Moles, A. T. y D. R. Drake. 1999. Post-dispersal seed predation on eleven large-seeded species from the New Zealand flora: a preliminary study in secondary forest. *New Zealand Journal of Botany* 37:679-685.
- Nepstad, D.C., C. Uhl, C.A. Pereira y J.M. Cardoso da Silva. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76:25-39.
- Notman, E. M. y D. L. Gorchov. 2001. Variation in post-dispersal seed predation in mature Peruvian lowland tropical forest and fallow agricultural sites. *Biotropica* 33:621-636.
- Ortiz-Pulido, R., J. Laborde y S. Guevara. 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotropica* 32:473-488.
- Otero-Arnáiz, A., S. Castillo, J. Meave del Castillo y G. Ibarra-Manríquez. 1999. Isolated pasture trees and the vegetation under their canopies in the Chiapas Coastal plain, México. *Biotropica* 31:243-254.
- Otsamo, A., G. Adjers, T.S. Hadi, J. Kuusipalo y R. Vuokko. 1997. Evaluation of reforestation potential of 83 species planted on *Imperata cylindrica* dominated grassland. *New Forests* 14:127-143.
- Rhoades, C. C. 1996. Single-tree influences on soil properties in agroforestry: lessons from natural forest and savanna ecosystems. *Journal Agroforestry Systems* 35:71-94.
- Rhoades, C. C., G. E. Eckert y D. C. Coleman. 1998. Effect of pasture trees on soil nitrogen and organic matter: implications for tropical montane forest restoration. *Restoration Ecology* 6:262-270.
- Slocum, M. G. 2001. How tree species differ as recruitment foci in a tropical pasture. *Ecology* 82:2547-2559.
- Slocum, M. G. y C. C. Horvitz. 2000. Seed arrival under different genera of trees in a neotropical pasture. *Plant Ecology* 149:51-62.
- Sweeney, B., S. J. Czapka y T. Yerkes. 2002. Riparian forest restoration: increasing success by reducing plant competition and herbivory. *Restoration Ecology* 10:392-400.
- Toh, I., M. Gillespie y D. Lamb. 1999. The role of isolated trees in facilitating tree seedling recruitment at a degraded sub-tropical rainforest site. *Restoration Ecology* 7:288-297.
- Uhl, C. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* 75:377-407.
- Vieira, I. C. G., C. Uhl y D. Nepstad. 1994. The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. as a 'succession facilitator' in an abandoned pasture, Paragominas, Amazonia. *Plant Ecology* 115:1573-5052.
- Wenny, D. G. 2000. Seed dispersal, seed predation y seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs* 70:331-351.
- Williams-Linera G., V. Domínguez-Gastelú y M. E. García-Zurita. 1998. Microenvironment and floristics of different edges in a fragmented tropical rainforest. *Conservation Biology* 12:1091-1102.
- Wishnie, M. H., D. H. Dent, E. Mariscal, J. Deago, N. Cedeño, D. Ibarra, R. Condit, y P. M. S. Ashton. 2007. Initial performance and reforestation potential of 24 tropical tree species planted across a precipitation gradient in the Republic of Panama. *Forest Ecology and Management* 243:39-49.
- Woods, K. y S. Elliott. 2004. Direct seeding for forest restoration on abandoned agricultural land in Northern Thailand. *Journal of Tropical Forest Science* 16:248-259.
- Zimmerman, J. K., J. B. Pascarella y T. M. Aide. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8:350-360.

# Anexo

## Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas

Miguel Martínez-Ramos<sup>1</sup> y Ximena García-Orth<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup> Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México  
Publicado en el Boletín de la Sociedad Botánica de México 80(Suplemento):69-84 (2007).

# SUCESIÓN ECOLÓGICA Y RESTAURACIÓN DE LAS SELVAS HÚMEDAS

MIGUEL MARTÍNEZ-RAMOS<sup>1</sup> Y XIMENA GARCÍA-ORTH

Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México.  
Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Col. San José de la Huerta, C.P. 58190, Morelia, Michoacán, México.

<sup>1</sup>Autor para la correspondencia; Correo-e: mmartine@oikos.unam.mx

**Resumen:** Las selvas húmedas han sufrido una intensa deforestación y degradación debido a las actividades antropogénicas. Grandes áreas antes cubiertas por estos bosques de elevada diversidad actualmente se encuentran transformadas en campos agropecuarios, bosques secundarios, campos degradados abandonados y, en menor proporción, remanentes aislados de selva. La teoría clásica de la regeneración natural en claros resulta insuficiente para el estudio de la sucesión y la restauración ecológica de selvas en los extensos campos deforestados. Se requieren nuevos principios ecológicos que permitan el desarrollo de tecnologías eficientes para la recuperación de selvas en campos degradados. El presente artículo desarrolla un esquema conceptual que considera el nivel de disponibilidad de propágulos de especies nativas y el grado de alteración ambiental (calidad de sitio) como dos ejes determinantes de la capacidad de regeneración de la vegetación de selva en campos degradados. La historia de uso del suelo es un promotor importante del estado de los ejes anteriores al modificar con un cierto nivel de intensidad, extensión y duración al ecosistema original. Nuestro marco conceptual identifica factores clave que es importante considerar en la restauración de campos degradados. Según nuestro modelo, la tasa y la magnitud de la regeneración natural (capacidad de regeneración) disminuyen con una reducción en la disponibilidad de propágulos (*i.e.* banco y lluvia de semillas, regeneración de avanzada, meristemos en raíces y tocones) y la disminución de la calidad sitio (por ejemplo, al aumentar la compactación y la fertilidad del suelo, y la abundancia de plantas exóticas). Diferentes tipos de uso de suelo reducen diferencialmente la capacidad de regeneración de la vegetación nativa. Por ejemplo, predecimos que la capacidad de regeneración en milpas abandonadas (las cuales reducen en mucho menor grado la disponibilidad de propágulos y la calidad de sitio) debería ser mayor que en pastizales ganaderos abandonados. Las predicciones se evalúan con información proveniente de la literatura y de un proyecto de investigación de largo plazo llevado a cabo en la región de La Selva Lacandona (Chiapas), México. Finalmente, se hace una reflexión sobre los costos asociados a la restauración y se ofrecen recomendaciones que pueden ayudar a promover la sucesión ecológica en campos degradados.

**Palabras clave:** Chiapas, degradación, regeneración natural, restauración, Selva Lacandona, selvas, sucesión secundaria.

**Abstract:** Tropical rain forests have suffered intense deforestation and degradation due to anthropogenic activities. Areas once occupied by these highly diverse forests are now conformed by mosaics of agricultural fields, secondary forests, and, to a lesser extent, primary forest remnants. To study tropical rain forest succession and restoration ecology in the extensive abandoned deforested fields, the classic gap regeneration theory proves to be insufficient. These scenarios demand ecological principles that allow the development of efficient technologies for rainforest restoration in highly disturbed abandoned fields. The present paper develops a conceptual framework which considers the level of propagule availability of native species and the degree of environmental alteration (site quality) as two major determinants of the regeneration capacity of rain forest vegetation in abandoned fields. Land use history is a major promoter of the status of these two axes as it inflicts disturbances of certain intensity, extent, and duration on propagule availability and environmental conditions. We identify key ecological factors which should be considered in the restoration of degraded fields. According to our model, the rate and magnitude of natural regeneration (regeneration capacity) decrease as propagule (*i.e.* seed bank and seed rain, advanced regeneration, meristems in roots and stems) availability and site quality (*i.e.* soil compaction and fertility, exotic vegetation abundance) decline. Different land use types have varying negative effects on the regeneration capacity of native vegetation. For example, we predict that regeneration capacity should be higher in abandoned milpas (which alter in a much lesser degree propagule availability and site quality) than at abandoned cattle raising pastures. Predictions are evaluated through a literature review, and from a long-term research project which took place in the Selva Lacandona region (Chiapas), México. Finally, restoration costs and possible recommendations that could promote ecological succession in degraded fields are presented and discussed.

**Key words:** Chiapas, degradation, natural regeneration, restoration, secondary succession, Selva Lacandona, tropical rainforest.

Las selvas húmedas (selvas altas perennifolias *sensu* Miranda y Hernández-X., 1963; bosques tropicales perennifolios *sensu* Rzedowski, 1978; o *tropical rain forest sensu* Richards, 1996) albergan más de la mitad del número de especies conocidas a nivel mundial, a pesar de que hasta

principios del siglo XX cubrían menos de 7% de la superficie terrestre del planeta (Wilson, 1988). Estos ecosistemas desempeñan un papel fundamental en la regulación de la atmósfera a nivel global (*e.g.* Laurance *et al.*, 2004) y de las propiedades del suelo y de sistemas hidrológicos a niveles

locales y regionales (*e.g.* Jordan, 1985). Por su carácter megadiverso, las selvas húmedas brindan una cuantiosa cantidad y diversidad de recursos naturales de beneficio actual o potencial para las sociedades humanas (Toledo, 1988; Peters *et al.*, 1989; Godoy *et al.*, 2000).

Las selvas húmedas sufrieron un proceso de deforestación extenso y acelerado durante el siglo pasado. Actualmente y a nivel mundial, la tasa promedio anual de deforestación de selvas se estima cercana a 2%, equivalente a 22, 392 km<sup>2</sup> (CIFOR, 2005). En el caso de la región La Selva Lacandona (Chiapas), el área con mayor cobertura de selvas húmedas en México, se estima que 31% de la superficie boscosa se perdió durante la década de los noventa, principalmente debido al avance de actividades agropecuarias (De Jong *et al.*, 2000). La fuerte deforestación de selvas está provocando lo que podría ser la mayor pérdida de diversidad biológica en la historia del planeta (*e.g.* Turner y Corlett, 1996). Asimismo, con la deforestación se ocasiona la pérdida de funciones del ecosistema y de servicios ambientales, así como la desaparición de recursos naturales con inestimables consecuencias económicas y sociales (Chazdon, 2003; Bawa *et al.*, 2004). En la actualidad, muchos paisajes en regiones tropicales cálidas-húmedas se caracterizan por la presencia de fragmentos de selva esparcidos en una matriz de pastizales ganaderos, tierras agrícolas, plantaciones forestales, huertos frutícolas y bosques secundarios. El tamaño de los fragmentos es con frecuencia menor que 100 ha y es común que el grado de alteración del ecosistema en el entorno de los fragmentos sea severo (Turner y Corlett, 1996; Guevara *et al.*, 2004a; Laurance, 2004). Los sitios deforestados y usados por varios años para actividades agropecuarias son, a menudo, abandonados en condiciones de degradación (Uhl, 1987; Turner y Corlett, 1996).

El futuro de la selva húmeda depende cada vez más de la distribución, extensión, dinámica y conservación de los fragmentos remanentes de selva (*e.g.* Daily y Ehrlich, 1995; Daily *et al.*, 2001; Guevara *et al.*, 2004a). Por ello, es necesario evaluar la permanencia de estos fragmentos y el papel que juegan en los procesos de sucesión y restauración ecológica en campos degradados (Brown y Lugo, 1994; Laurance y Bierregaard, 1997; Chazdon, 2003). Esta tarea es urgente dado que los fragmentos pequeños y aislados parecen ser vulnerables a la degradación, es decir, a la pérdida de atributos estructurales, funcionales y de la viabilidad demográfica (Benítez-Malvido, 1998; Benítez-Malvido y Martínez Ramos, 2003). Asimismo, la lenta o nula regeneración natural de la comunidad nativa en sitios degradados demanda la adquisición de conocimientos y el desarrollo de tecnologías que permitan restaurar dichos sitios con el uso de la diversidad biológica nativa (Hobbs y Harris, 2001).

En parte, las selvas húmedas son producto de procesos ecológicos y evolutivos asociados con eventos naturales de

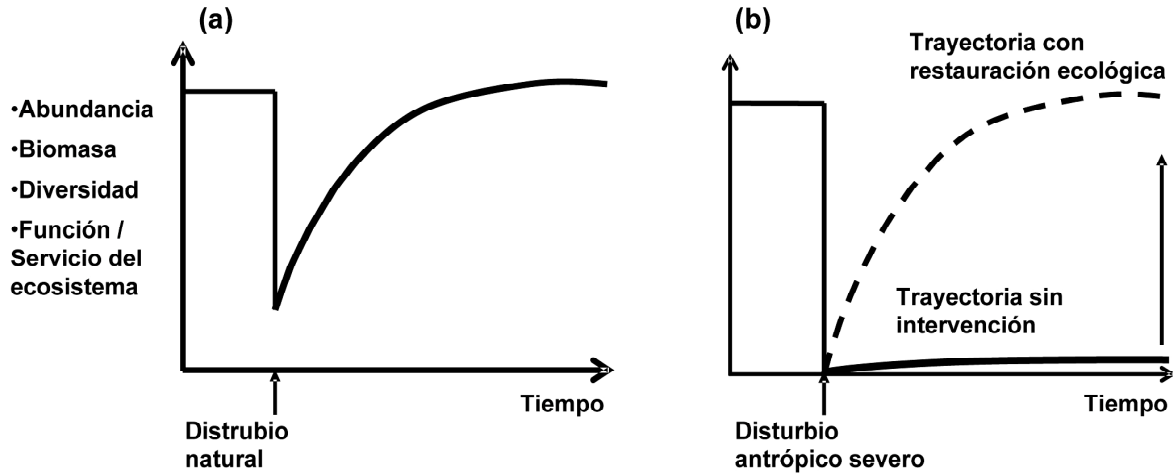
disturbio de pequeña escala, los cuales han operado a lo largo de millones de años (Martínez-Ramos, 1985, 1994; Denslow, 1987). La caída natural de ramas grandes y árboles completos crean claros de unas cuantas decenas o centenas de metros cuadrados y, en áreas sujetas a huracanes, de algunas hectáreas de extensión (Brokaw, 1985; Clark, 1990). La formación crónica de claros juega un papel crítico en el desarrollo de nuevas generaciones de plantas y animales; los claros forman parte de un ciclo de regeneración natural a través del cual la estructura y la composición de la comunidad vegetal se renuevan a través del espacio y el tiempo (Whitmore, 1984; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1986; Brokaw, 1987; Martínez-Ramos *et al.*, 1988).

En contraste, la deforestación y el cambio en el uso del suelo hacia fines agropecuarios son, por lo general, disturbios de gran extensión (en órdenes de decenas, centenas y, en ocasiones, hasta de millares de hectáreas), de intensidad elevada y de larga duración. Estos disturbios son nuevos en la historia evolutiva de plantas y animales de la selva, para los cuales la mayoría de estos organismos no tienen respuestas adaptativas (Gómez-Pompa *et al.*, 1972). Las actividades agropecuarias producen la eliminación prácticamente total del ecosistema original y disminuyen severamente la capacidad de regeneración natural del bosque (Nepstad *et al.*, 1991; Parrot y Knowles, 1999; Hooper *et al.*, 2002). Cuando ocurre la degradación y la regeneración natural deja de operar, se requiere de acciones que permitan la recuperación de algunas propiedades deseables del ecosistema original (figura 1). Éste es un objetivo de la restauración ecológica y del aprovechamiento de recursos naturales. En contraparte, es fundamental determinar los límites de perturbación antropogénica que el ecosistema puede soportar, puesto que estos niveles determinan la capacidad de regeneración natural de la selva (Hobbs y Harris, 2001).

El presente trabajo aborda el problema de la sucesión y la restauración ecológica en campos degradados que originalmente estuvieron cubiertos por selvas húmedas. En primer lugar, presentamos un marco conceptual sobre el problema de la regeneración natural de selvas en campos abandonados. En segundo lugar, revisamos este marco con estudios de caso existentes en la literatura y con información de un proyecto de investigación que se lleva a cabo en la región de La Selva Lacandona (Chiapas), sur de México. Finalmente, presentamos algunas consideraciones económicas y recomendaciones importantes para la restauración ecológica de selvas que surgen de nuestra contribución.

### **Modelo conceptual sobre regeneración de selvas en campos abandonados**

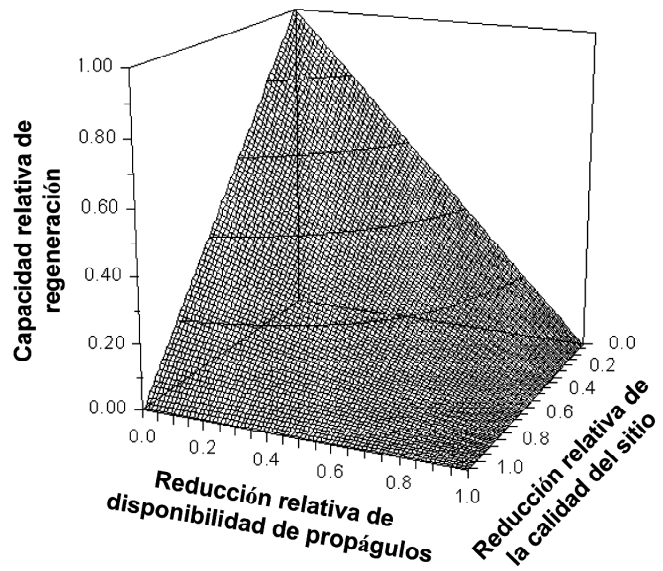
“Sucesión ecológica” es un término aceptado por la mayoría de los ecólogos para identificar a los cambios temporales



**Figura 1.** Trayectorias hipotéticas de un proceso de sucesión secundaria y restauración ecológica. (a) Después de que el ecosistema sufre un disturbio de magnitud relativamente leve, los mecanismos regenerativos y de sucesión secundaria conducen con el tiempo a la recuperación de la estructura, la composición de especies y el funcionamiento del ecosistema original (curva continua), (b) bajo un disturbio de magnitud severa, como los ocasionados por la deforestación y un uso extensivo e intensivo del suelo, la sucesión secundaria es desviada o detenida en un estado diferente del original. En este caso, se requiere de actividad de restauración (flecha vertical) con el fin de reestablecer con el tiempo propiedades del ecosistema original (trayectoria en línea discontinua).

que se presentan en la estructura, la composición taxonómica y las funciones de un ecosistema después de que éste es perturbado (Whitmore, 1978; Pickett y White, 1985; Bazzaz, 1996; Morin, 1999; Laska, 2001; figura 1a). Los cambios ecológicos que sufre el ecosistema en sucesión, así como la velocidad con la que ocurren estos cambios, dependen de las características del disturbio (*e.g.* extensión, intensidad y frecuencia), la disponibilidad de propágulos regenerativos (como semillas y plántulas, de origen local y foráneo), del ambiente biótico (*i.e.* depredadores, granívoros, herbívoros, patógenos y parásitos, entre otros) y de las condiciones abióticas prevaletes en el sitio perturbado (Grubb, 1985; Pickett y White, 1985, Pickett *et al.*, 1987).

En las regiones tropicales cálido-húmedas, la disponibilidad de propágulos regenerativos y la disponibilidad de microhábitats propicios para el desarrollo de estos propágulos son dos factores que actúan como controladores de la sucesión vegetal en un campo agropecuario abandonado (Uhl, 1987). En caso de una alteración ambiental extrema, el proceso de sucesión puede detenerse, dar lugar a un ecosistema totalmente distinto del original, o bien puede no ocurrir (Aide y Cavellier, 1994; Holl, 1999; figura 1b). Así, la teoría de la regeneración natural en claros y de la sucesión cíclica desarrollada para las selvas húmedas, donde no ha ocurrido una perturbación antropogénica, debe modificarse con el fin de incorporar la dinámica de la sucesión ecológica en extensas áreas abiertas, producto de disturbios de origen humano que ocurren a la escala espacial de paisaje.



**Figura 2.** Modelo conceptual de recuperación de un ecosistema de selva húmeda, a través de mecanismos de regeneración natural y sucesión secundaria, en campos abandonados con diferente calidad de sitio y disponibilidad de propágulos regenerativos. Cualquier punto de la superficie de respuesta hipotética representa el nivel relativo de recuperación del ecosistema perturbado (eje z), después de un tiempo dado, bajo cierta calidad de sitio (eje y) y de disponibilidad de propágulos (eje x; ver texto para más detalles).



La figura 2 muestra una representación hipotética de la magnitud y tasa de regeneración natural de la vegetación de selva (eje  $z$ , llamado de aquí en adelante capacidad de regeneración), en un campo agropecuario abandonado, en función de dos grandes ejes ( $x$ ,  $y$ ) que definen el grado de alteración del ecosistema original. Después del abandono, la velocidad y la magnitud de regeneración pueden evaluarse por medio de atributos tales como la diversidad y la composición de especies, o la biomasa de la comunidad vegetal. El eje  $z$  expresa el valor relativo de estos atributos respecto al que habría en un claro natural de selva no perturbada vecina al campo abandonado (usado como sitio de referencia).

El eje  $x$  define la reducción relativa que produce un disturbio sobre la disponibilidad de propágulos (en abundancia y/o diversidad de especies) y el eje  $y$  la reducción relativa sobre la calidad ambiental del sitio. La evaluación de la calidad de sitio puede incluir variables de suelo (*e.g.* compactación, contenido de materia orgánica y fertilidad, entre otros), microclima (*e.g.* humedad relativa, temperatura ambiental y radiación, entre otros) y factores bióticos (*e.g.* biomasa de plantas exóticas y niveles de depredación y enfermedades en plantas nativas). Ambos ejes deben ser relativizados, considerando la disponibilidad de propágulos y la calidad encontrados en el sitio usado como referencia.

La disponibilidad de propágulos depende de la extensión, la intensidad y la duración del uso del suelo. Por ejemplo, entre mayor es la extensión del campo abandonado mayor es la distancia media a la fuente de propágulos (que se encuentran en los remanentes de selva aledaños) y menor es la cantidad de los propágulos que pueden arribar al campo por dispersión de animales o por el viento (*e.g.* Cubiña y Aide, 2001). Asimismo, entre mayor es la intensidad de las prácticas agropecuarias, mayor es el grado de eliminación de propágulos en el sitio. Por ejemplo, si en el campo se aplicó únicamente arado manual, el nivel de disponibilidad de propágulos es mayor que si se aplicó maquinaria pesada, fuego y agroquímicos (*e.g.* Uhl *et al.*, 1982). El tamaño del banco de propágulos puede disminuir con un barbecho sostenido, con el uso repetitivo de fuego, con el ramoneo y pisoteo prolongado del ganado, así como con la cantidad y la periodicidad de las cosechas. La calidad de sitio depende, primordialmente, de la intensidad y duración del disturbio. Por ejemplo, al aumentar el uso de arado mecánico y fuego el suelo tiende a perder más rápidamente su estructura y fertilidad originales (Jordan, 1985).

De acuerdo con nuestro modelo, es esperable que cuando el nivel de disponibilidad de propágulos y el nivel de calidad de sitio en el campo abandonado sean equivalentes a los encontrados en un claro natural de la selva, la magnitud y la velocidad de regeneración deberían ser máximas. Éste podría ser el caso de campos con decenas a centenas de metros cuadrados de extensión, rodeados de bosque, abiertos para extracción forestal selectiva (*e.g.* Hartshon, 1989). En la

figura 2 se propone hipotéticamente que este nivel máximo de regeneración disminuye de manera proporcional al disminuir la calidad de sitio y la disponibilidad de propágulos. Sin embargo, las especies vegetales de selva húmeda varían ampliamente en sus requerimientos de condiciones y recursos mínimos a lo largo de su ciclo de vida, en sus capacidades de dispersión de semillas y en la producción de propágulos vegetativos (Brokaw, 1987; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995; Lugo y Zimmerman, 2003). Por ello, es posible que la disminución en la capacidad de regeneración no sea estrictamente proporcional.

Un mensaje emergente del modelo conceptual es que, con el fin de no alterar al ecosistema más allá de su capacidad de regeneración natural, resulta crucial investigar los umbrales críticos de perturbación por encima de los cuáles los mecanismos de regeneración natural dejan de operar. Como se mencionó anteriormente, en ausencia de regeneración natural se vuelve necesaria la intervención humana con el fin de restaurar las propiedades originales del ecosistema, lo cual puede involucrar grandes costos económicos (ver más adelante).

### Historia de uso de suelo y capacidad regenerativa

La historia de uso es un determinante de la velocidad de regeneración, la biomasa y la composición de la comunidad vegetal sucesional en un campo abandonado. Así, variables tales como la fecha de desmonte, la frecuencia de cosecha, el régimen de fuego, la biomasa y la identidad de especies exóticas, y la densidad de cabezas de ganado, entre otras, pueden afectar la "trayectoria" sucesional de la vegetación en términos de su estructura y composición (Uhl *et al.*, 1988; Chazdon *et al.*, en prensa). Como ya se mencionó, el papel que tienen las fuentes de regeneración posterior a la perturbación es fundamental en la definición de dicha trayectoria. Las fuentes de regeneración que pueden resultar afectadas debido a las actividades agropecuarias son: (a) el banco de semillas, (b) la lluvia de semillas, (c) los meristematos en tocones, raíces y ramas, y (d) el banco de plántulas y juveniles (Bazzaz, 1984, 1991).

Los estudios sobre el banco de semillas muestran que la abundancia del mismo se reduce y su composición cambia a medida que las actividades agropecuarias se intensifican (Quintana-Ascencio *et al.*, 1996). Con un uso intenso del suelo, los mecanismos de regeneración natural de las especies enfrentan diversas barreras que alteran, desvían o detienen la trayectoria de la sucesión secundaria hacia un ecosistema semejante al original (Méndez-Bahena, 1999; Zimmermann *et al.*, 2000). Conocer la historia de uso de suelo es indispensable para proponer estrategias apropiadas de restauración, que aprovechen el estado de los bancos de regeneración disponibles y estimulen la creación y conservación de diferentes fuentes de propágulos (Parrota y Knowles, 1999). A continuación se describe con detalle el

efecto del uso de suelo sobre cada una de las fuentes de propágulos.

### Efectos del uso del suelo sobre la disponibilidad de propágulos

*Banco de semillas.* El banco de semillas es una fuente importante de regeneración y es fuertemente afectado por la intensidad y la duración del uso del suelo (e.g. Uhl y Clark, 1983; Wijdeven y Kuzee, 2000). Los sitios que han sido quemados periódicamente suelen tener un banco de semillas pobre o sumamente limitado. En campos ganaderos recién abandonados la densidad de semillas viables en el suelo es equivalente a sólo 30% o menos de la encontrada en el suelo de selvas no perturbadas (figura 3). Un caso extremo ocurrió en la región de Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia, extensamente deforestada y usada para fines agropecuarios, donde el banco de semillas en el suelo de campos ganaderos llegó a ser prácticamente inexistente (Aide y Cavellier, 1994). En contraste, los campos agrícolas tradicionales (e.g. milpas), en los que no se usa fuego ni se introduce ganado, pueden conservar un banco relativamente abundante de semillas viables que, una vez terminadas las prácticas productivas, puede germinar y permitir el desarrollo de una comunidad vegetal con un lote rico de especies nativas (e.g. Quintana-Ascencio *et al.*, 1996).

La densidad de semillas viables en el suelo depende de muchos aspectos como las propiedades fisiológicas que regulan la latencia y la germinación de las semillas, las condiciones ambientales del suelo y la actividad de depredadores y patógenos (Garwood, 1989; Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Wijdeven y Kuzee, 2000). La mayoría de las especies con dispersión zoócora producen semillas recalcitrantes que germinan rápidamente, en tanto que la mayoría de las especies anemócoras suelen tener semillas ortodoxas que permanecen viables en el suelo por tiempos más prolongados (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993). Asimismo, los depredadores de semillas son selectivos y depredan semillas en función de su tamaño corporal y de la densidad de semillas disponibles (e.g. Peña-Claros y de Boo, 2002). Además, debido a que las aves y mamíferos dispersores de semillas no suelen aventurarse a espacios abiertos (Cardoso da Silva *et al.*, 1996), se ha observado que el banco de semillas encontrado en el suelo de los pastizales está compuesto, principalmente, por semillas pequeñas de especies anemócoras (< 3 mm de diámetro, Zimmerman *et al.*, 2000; Guevara *et al.*, 2004b).

Como se discutirá más adelante, la limitación dispersiva de las semillas grandes también puede explicar la preponderancia de las semillas pequeñas en el suelo de los campos abandonados. Esta composición determina un potencial florístico inicial, disponible para la sucesión, que es diferente del que existe en los claros naturales de la selva (Guevara y

Gómez-Pompa, 1972; López-Toledo, 2000). La excepción se presenta en pastizales con árboles remanentes de selva. Bajo la cobertura de estos árboles se acumulan semillas zoócoras de mayor tamaño que son transportadas desde los fragmentos de selva por aves y murciélagos frugívoros que perchán, se alimentan, o habitan en estos árboles (Guevara y Laborde, 1993; Martínez-Garza y González-Montagut, 1999).

Se han llevado a cabo trabajos de enriquecimiento del banco de semillas de especies nativas de selva en pastizales abandonados con resultados poco alentadores. En la región de Marqués de Comillas (Chiapas, México), por ejemplo, se sembraron semillas de dos especies arbóreas pioneras nativas (*Cecropia peltata* y *Ochroma pyramidale*) en parcelas de 100 × 20 m, en cada uno de seis diferentes pastizales ganaderos abandonados (~ 2 ha de extensión por pastizal). En tres parcelas de cada pastizal, se sembraron grupos de 100 semillas (volumen promedio por semilla = 0.4 mm<sup>3</sup>) de *C. obtusifolia* en cada uno de 222 puntos, espaciados 3 m entre sí; en las restantes tres parcelas, siguiendo este mismo arreglo espacial, se sembraron grupos de 50 semillas (volumen promedio por semilla = 30 mm<sup>3</sup>) de *O. pyramidale*. Después de dos semanas, casi todas las semillas habían sido consumidas por insectos (principalmente hormigas) y muy contadas plántulas (principalmente de *O. pyramidale*) llegaron a emerger después de un mes (Martínez-Ramos y colaboradores, datos no publicados). Coincidentemente, en otras localidades, otros estudios han reportado tasas elevadas de depredación de semillas de especies pioneras en pastizales ganaderos recién abandonados (e.g. Hulme, 1994; Holl *et al.*, 2000; Zimmerman *et al.*, 2000; Jones *et al.*, 2003). Sin embargo, existe evidencia de que las especies nativas con semillas grandes tienen mayores probabilidades de producir plántulas que las especies con semillas pequeñas en ambientes degradados (Camargo *et al.*, 2002).

*Lluvia de semillas.* El término “lluvia de semillas” se usa para referirse a la cantidad y diversidad de especies de semillas que cae por unidad de tiempo y superficie en una localidad determinada. En general, la lluvia de semillas es mayor en la selva que en los campos con uso agropecuario (e.g. Holl, 1998; Wijdeven y Kuzee, 2000; Benítez-Malvido *et al.*, 2001; Cubiña y Aide, 2001; Chapman *et al.*, 2002). En sitios de selva madura de Los Tuxtlas (Veracruz, México), empleando colectores de hojarasca suspendidos a 1 m sobre el suelo, se registró en un periodo anual (promedio ± e.e., n = 60) 1,347 ± 151 semillas por metro cuadrado que representaron 27 ± 1 especies de plantas (Martínez-Ramos y Soto-Castro, 1993). En contraste, en pastizales ganaderos adenaños a los bordes de esta selva, estos valores se redujeron a menos de un tercio en términos de abundancia y en un orden de treinta veces en términos de número de especies (González-Montagut, 1996). Esta reducción de la lluvia de semillas representa un gran filtro para la rege-

neración natural de la selva en campos abandonados (Duncan y Chapman, 1999; Holl *et al.*, 2000).

Las semillas dispersadas por aves tienen menos posibilidades de llegar a campos abiertos lejanos de los remanentes de selva que las que son dispersadas por el viento (Augsburger y Franson, 1988; Cubiña y Aide, 2001). Así, mientras que las semillas de especies zoócoras son predominantes en la lluvia de semillas que se deposita en selvas maduras, las de especies anemócoras predominan en la lluvia de semillas que cae en los pastizales ganaderos (Zahawi y Auspurger, 1999; Zimmerman *et al.*, 2000). El vuelo de las aves frugívoras en los campos abiertos está condicionado por la presencia de fuentes de alimento y perchas, y por sus hábitos de desplazamiento y forrajeo (Guevara y Laborde, 1993; Duncan y Chapman, 1999; Daily *et al.*, 2001). En ausencia de perchas y fuentes de alimento, las aves no se aventuran a volar hacia los espacios abiertos (Cardoso da Silva *et al.*, 1996). Por ejemplo, Wunderle (1997) encontró que la mayor actividad de vuelo de aves se registró entre 1 y 80 m desde los bordes de una selva secundaria hacia el campo abierto, aunque algunas aves se alejaron a distancias mayores de 200 m. Así, la presencia de árboles y arbustos en campos abiertos juega un papel crítico en la conectividad entre fragmentos de bosque y en la conservación de la capacidad regenerativa de las plantas de selva en sitios abiertos (Uhl *et al.*, 1982; Guevara y Laborde, 1993; Wunderle, 1997; Duncan y Chapman, 1999; Otero-Arnáiz *et al.*, 1999; Holl *et al.*, 2000; Guevara *et al.*, 2004b).

En general, conforme el campo abierto es de mayor extensión, la probabilidad de ingreso de semillas diseminadas es menor (Wunderle, 1997; Holl *et al.*, 2000). Por ello, la distancia a la fuente de propágulos determina en parte la disponibilidad de semillas en el campo abierto. Si las semillas no llegan a los sitios abiertos, el proceso de sucesión está limitado a la abundancia y diversidad de semillas viables encontradas en el suelo (Holl, 1999), las cuales, como ya se discutió, dependen de la intensidad de uso del suelo.

El tamaño de la semilla afecta también la distancia de dispersión. Las semillas grandes generalmente se dispersan por gravedad y sólo a algunos metros de la planta madre (*e.g.* Primack y Miao, 1992; González-Méndez, 1993). Aun cuando las semillas sean dispersadas primaria o secundariamente por mamíferos (por ejemplo, por roedores y primates), estos animales tienden a mantenerse en el interior de los remanentes de selva primaria y los bosques secundarios, sin aventurarse al campo abierto (*e.g.* Aparecida-López y Ferrari, 2000, pero ver Medellín *et al.*, 2000). Por lo tanto, las semillas de mayor tamaño tienen probabilidades bajas de ser dispersadas al campo abierto (Holl *et al.*, 2000).

En la región de Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia, se documentó un caso extremo de lluvia de semillas reducida en pastizales ganaderos. Aide y Cavalier

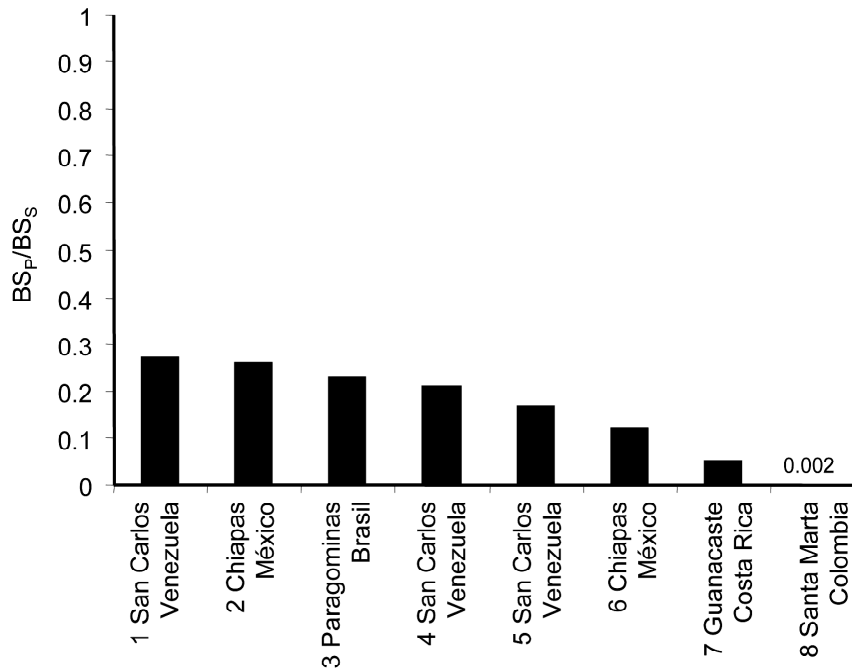
(1994) mostraron que el desarrollo de una comunidad vegetal en estos pastizales, similar en abundancia y composición al bosque original, estuvo estrictamente limitado a menos de 10 m de los bordes de selva. Aún más, en este caso, el banco de semillas no contenía especies arbóreas en sitios encontrados a sólo 8 m del borde. Entre las especies zoócoras sólo las semillas de *Solanum* sp. se encontraron dispersadas a más de 5 m del borde.

Otro caso de regeneración limitada por la distancia a la fuente de propágulos, menos severo que el anterior, fue estudiado también en la región de Marqués de Comillas (Martínez-Ramos y colaboradores, datos no publicados). La densidad de árboles y arbustos (con alturas > 1.5 m) que crecieron en pastizales ganaderos después de dos años de abandono disminuyó hasta ser prácticamente nula en campos situados a una distancia de 2 km de los bordes de selva (figura 3). Las diferencias encontradas entre los casos de Sierra Nevada de Santa Marta y de Marqués de Comillas residen en que mientras en el primer sitio prácticamente ya no existe una matriz de selva, en el segundo caso aún se conserva más de 50% de área cubierta por selva madura y bosques secundarios (Suazo, 1998; De Jong *et al.*, 2000). Al parecer, entonces, la distancia máxima de dispersión depende, en parte, del grado de conservación de la matriz de selva.

Se han probado varios métodos para aumentar el número de semillas de especies vegetales de selva en pastizales ganaderos abandonados con resultados diversos. Como ya se describió anteriormente, la siembra directa de semillas suele resultar en altos índices de depredación, por lo que no es una estrategia recomendable (Nepstad *et al.*, 1996; Peña-Claros, 2001). Con el fin de atraer animales dispersores de semillas y promover la lluvia de semillas, se ha experimentado el uso de perchas artificiales, las cuales aumentan significativamente la abundancia de la lluvia de semillas en los campos abandonados (McClanahan y Wolfe, 1993; Holl, 1998). El tipo de percha también afecta la cantidad de semillas que depositan los animales frugívoros. Por ejemplo, Holl (1998) encontró que bajo ramas de árboles usadas como perchas la lluvia de semillas fue 10 veces más abundante que bajo perchas artificiales en forma de poste.

Como alternativa a las perchas artificiales, se ha probado el trasplante de plántulas e individuos jóvenes de especies arbóreas nativas. Sin embargo, el establecimiento de las plántulas generalmente resulta pobre debido a las condiciones estresantes del suelo y a la competencia con pastos exóticos, como discutiremos más adelante (McClanahan y Wolfe, 1993; Holl, 1998). A pesar de ello, las plantas sobrevivientes pueden desarrollarse y modificar el curso de la sucesión, actuando como perchas efectivas y modificando el ambiente local (Holl, 2002; Hau y Corlett, 2003).

Por último, se ha usado con éxito la lluvia artificial de semillas en sitios degradados por contaminación atmosférica



**Figura 3.** Efecto del uso de suelo para actividades ganaderas en áreas originalmente cubiertas con selvas húmedas en diferentes localidades neotropicales. BS<sub>P</sub> y BS<sub>S</sub> definen la densidad de semillas de especies nativas en el pastizal ganadero y en el suelo de la selva en cada localidad, respectivamente. El cociente BS<sub>P</sub>/BS<sub>S</sub> define la proporción con la que el uso del suelo disminuye el banco de semillas presente en la selva. Fuentes: 1. Uhl *et al.* (1982) y Uhl y Clark (1983); 2. Quintana-Ascencio *et al.* (1996); 3. Nepstad *et al.* (1996); 4 y 5.

ca (debido a actividades industriales) en la región atlántica del estado de São Paulo, Brasil (Governo do Estado de São Paulo, 1990). Esta lluvia se conforma de un diverso conjunto de semillas de varias especies pioneras, contenidas en múltiples esferas pequeñas de agar. Las esferas mimetizan las excretas de aves y mamíferos frugívoros que suelen dispersar semillas de especies pioneras en cargas mixtas (Loisselle, 1990). Las esferas son dispersadas por aire (por medio de avionetas o helicópteros) o por tierra (con la ayuda de aspersores) en grandes cantidades. El agar proporciona la protección y la humedad requeridas para la germinación, permitiendo el desarrollo vigoroso de una comunidad secundaria que resiste la contaminación atmosférica. Sin embargo, el desarrollo de especies tolerantes a la sombra es afectado negativamente por dicha contaminación (S. L. Pompéia, comunicación personal). La técnica de lluvia de semillas en esferas aún no se ha probado en campos degradados por otros agentes.

En resumen, la disponibilidad de semillas en un campo abierto depende de la historia de uso del suelo y del grado de aislamiento del campo respecto a la matriz de remanentes de selva. Sin embargo, la presencia natural o inducida de estos propágulos, aun con niveles altos de abundancia y diversidad, no garantiza el desarrollo de la comunidad vegetal. Bajo condiciones de degradación, otras prácticas de manejo pueden ser necesarias para asegurar el éxito de

establecimiento de las semillas entrantes. A continuación se describen los efectos del disturbio en la calidad de sitio, y cómo ésta puede impedir el exitoso desarrollo de la comunidad regenerativa, ya sea a partir del banco de semillas, la lluvia de semillas y/o el banco de plántulas y rebrotos.

### Efectos del uso del suelo en la calidad de sitio

*Competencia con especies exóticas.* Un factor que puede impedir el establecimiento de especies nativas en campos ganaderos es la vegetación de pastos forrajeros exóticos introducidos (Sarmiento, 1997; Ganade y Brown, 2002). Sin embargo, este tema es controvertido. Por un lado, se ha encontrado que los pastos conservan relativamente la humedad del suelo y con su presencia establecen un microambiente que puede permitir la germinación de especies arbóreas pioneras (*e.g.* González-Montagut, 1996; Zimmerman *et al.*, 2000) y ser menos agresivo a las plántulas de dichas especies (Chapman *et al.*, 2002). La remoción manual de pastos, que deja el suelo desprovisto de la biomasa vegetal, produce condiciones microambientales estresantes para las semillas y plántulas, lo cual puede resultar en baja germinación e índices de mortalidad elevados (Chapman *et al.*, 2002).

Otros estudios, por el contrario, han mostrado que los

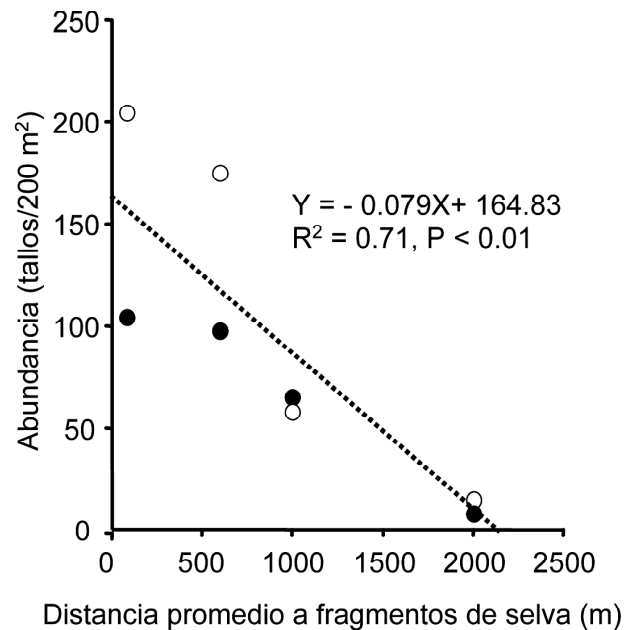
pastos afectan negativamente el desempeño de las plántulas de las especies nativas de selva (Holl *et al.*, 2000). El establecimiento, el crecimiento y la abundancia de las plántulas aumentaron significativamente cuando los pastos fueron eliminados (Benítez-Malvido *et al.*, 2001; Ganade y Brown, 2002), lo que indica un efecto importante de competencia por recursos entre las plántulas y los pastos. En Marqués de Comillas, la remoción de pastos aumentó significativamente la densidad de tallos ( $DAP \geq 1$  cm) de especies nativas de árboles y arbustos en pastizales ganaderos situados a 500 m o menos de los bordes de remanentes de selva madura (figura 4). En la misma región, en cuatro pastizales ganaderos abandonados se trasplantaron plántulas, criadas en un vivero rústico, representativas de cinco especies pioneras tempranas (*Cecropia peltata*, *Ochroma pyramidale*, *Trichospermum mexicanum*, *Carica papaya* y *Solanum* sp.) y una especie de larga vida y demandante de luz (*Cedrela odorata*, con un tamaño de semilla de al menos un orden de magnitud mayor que las pioneras), en combinación con tratamientos de presencia y ausencia de pastos (por especie, se plantaron al menos 300 plántulas por tratamiento). Con excepción de *C. papaya*, cuyas plántulas murieron antes de los primeros 10 meses después del trasplante, la remoción de los pastos aumentó significativamente la supervivencia, el crecimiento, o incluso ambas respuestas de las plántulas de las especies pioneras. No obstante, aun con la remoción de los pastos, la supervivencia de las plántulas trasplantadas fue 30% menor después de 2.5 años (Rodríguez-Velázquez, 2005). Las plántulas de *C. odorata* presentaron un mejor rendimiento en presencia de pastos, probablemente debido a que su mayor nivel de tolerancia a la sombra (es una especie que puede crecer en el sotobosque de bosques maduros) les confiere mayor habilidad para competir exitosamente con los pastos. Otros estudios han mostrado que las plántulas de especies tolerantes a la sombra de semillas grandes tienen un mejor rendimiento en ambientes degradados que las plántulas de especies con semillas pequeñas (Camargo *et al.*, 2002).

En zonas templadas, la aplicación de herbicidas no dañinos a las plántulas de especies leñosas ha probado ser una práctica que aumenta la abundancia y la diversidad en el reclutamiento de especies nativas en campos abandonados (Baer y Groninger, 2004). Para el caso de los trópicos, existen contados ejemplos de la aplicación de dicha práctica. En un estudio reciente realizado en pastizales ganaderos de Marqués de Comillas, el reclutamiento de plántulas de especies leñosas de selva fue mayor en los tratamientos donde el pasto fue tratado con herbicida o eliminado por completo con un azadón común. Sin embargo, es importante mencionar que tanto la historia de uso, como la especie de pasto forrajero presente en el pastizal, es decir, la calidad de sitio, pueden producir resultados contrastantes en diferentes campos ganaderos abandonados (X. García-

Orth y M. Martínez-Ramos, en preparación).

En términos generales, de acuerdo con la discusión anterior, los pastos exóticos afectan de manera importante el establecimiento y el desempeño de las plántulas de especies nativas. En los campos ganaderos, la vegetación de pastos es un determinante importante de la calidad de sitio, afectando de manera variable el desempeño de los propágulos de especies nativas, dependiendo del estado del propágulo (semilla, plántula o brinjal) y los atributos de historia de vida (*e.g.* tamaño de semilla, nivel de tolerancia a la sombra) de las especies nativas.

**Condiciones abióticas.** La disponibilidad de propágulos en el campo abierto no asegura el desarrollo de la vegetación de selva si las condiciones microambientales son adversas para la germinación de las semillas, o para la supervivencia y el crecimiento de las plántulas (Holl, 1999). La deforestación causa cambios drásticos en las propiedades ambientales del sitio tales como la incidencia de radiación solar directa a nivel del suelo, un aumento en la fluctuación de



**Figura 4.** Relación entre el nivel de regeneración natural de árboles y arbustos de selva (abundancia de tallos) en pastizales ganaderos dos años después del abandono y la distancia promedio a los bordes de selva más cercanos en Marqués de Comillas (Chiapas), México. Los puntos en blanco indican sitios en los que se removió la cobertura de pastos y los puntos en negros sitios con cobertura. La diferencia en densidad de tallos entre los sitios con remoción y presencia de pastos disminuye con la distancia a los bordes de selva, presumiblemente porque la lluvia de semillas fue abundante cerca de los bordes y baja o nula lejos de los remanentes de selva (M. Martínez-Ramos y colaboradores, en proceso).

temperaturas extremas diarias y la modificación del régimen de humedad en el suelo (Bazzaz y Pickett, 1980; Reiners *et al.*, 1994). Además, el uso del suelo para el desarrollo de actividades pecuarias reduce aún más la calidad del sitio (Jordan, 1985; Reiners *et al.*, 1994), debido al constante pisoteo del ganado, provocando la compactación del suelo y haciendo difícil la penetración de raíces adaptadas a suelos con mayor porosidad. En la Amazonia, Asner *et al.* (2004) mostraron que la textura del suelo y el tiempo de uso ganadero tienen un efecto interactivo sobre la velocidad de decaimiento de la fertilidad del suelo; en suelos arenosos la fertilidad disminuyó a mayor velocidad que en suelos arcillosos. Además, el uso recurrente de fuego reduce aún más la capacidad productiva (medida con variables tales como la capacidad de intercambio catiónico y el contenido de bases intercambiables) y la concentración de nutrientes en el suelo (Jordan, 1985; Reiners *et al.*, 1994). En Marqués de Comillas, Méndez-Bahena (1999) encontró que la densidad de tallos y el área basal de bosques secundarios disminuyó con un aumento en la frecuencia de rotación de ganado, el número de cabezas de ganado, y el uso de fuego y agroquímicos.

Las actividades agrícolas generalmente se desarrollan en sitios con suelos relativamente fértiles y las actividades pecuarias se llevan a cabo en sitios con suelos relativamente pobres (Méndez-Bahena, 1999; Denslow, 2000). El uso agrícola tradicional tiene menor impacto que el uso ganadero sobre la fertilidad del suelo, y a su vez esto tiene efectos diferenciales sobre el desarrollo de la vegetación secundaria de selva en los campos abandonados (Méndez-Bahena, 1999). En Marqués de Comillas, se encontró que en pastizales ganaderos la abundancia (promedio  $\pm$  1 e.e.,  $n = 4$ ;  $2,000 \pm 250$  tallos  $ha^{-1}$ ) y el área basal ( $1 \pm 0.5$   $m^2$   $ha^{-1}$ ) de arbustos y árboles secundarios ( $DAP \geq 1$  cm) fueron seis veces menores que en milpas localizadas en el mismo tipo de suelo y con la misma edad de abandono (dos años). La riqueza de especies de la comunidad secundaria en las milpas (36 especies en 800  $m^2$ ) fue, sin embargo, inferior que la encontrada en pastizales abandonados (47 especies). La buena calidad de sitio en las milpas permitió un crecimiento robusto y la dominancia de contadas especies pioneras, lo cual redujo el reclutamiento de otras especies. En contraste, la baja calidad de sitio de los pastizales limitó el crecimiento y la dominancia de las especies colonizadoras, existiendo recursos disponibles para el establecimiento de una comunidad más diversa (M. Martínez-Ramos y colaboradores, datos no publicados).

Las actividades mineras perturban el suelo de una manera intensa. En el estado de Pará, Brasil, el bosque es deforestado y los horizontes superficiales del suelo son eliminados totalmente en búsqueda de bauxita (Parrota y Knowles, 1999). La restauración del suelo y del bosque en este caso se ha realizado por medio de la nivelación de la capa profunda de arcilla, la reposición de una capa superficial de

suelo (proveniente de nuevas áreas de selva sujetas a explotación) y de restos de corteza y ramas (apiladas previamente por seis meses), de aproximadamente 15 cm de profundidad, además de la siembra de semillas y plántulas en diferentes arreglos de especies comerciales y nativas. La sola incorporación de suelo de la selva (que suele contener un banco de semillas consistente) produjo una comunidad arbórea densa y diversa a los 9-13 años de sucesión a través de regeneración natural. Pero la mayor diversidad de especies se observó en los bloques en los cuales se sembraron directamente semillas de diferentes especies nativas (Parrota y Knowles, 1999). Este resultado contrasta con la elevada remoción de semillas y el bajo reclutamiento de plántulas en campos ganaderos abandonados (ver secciones anteriores). Queda por explorarse si la actividad minera y de restauración del suelo en las minas abandonadas reducen o eliminan a los depredadores de semillas que funcionan como una fuerte barrera que impide la regeneración natural en los campos ganaderos abandonados.

En conclusión, diferentes prácticas de uso de suelo modifican de manera diferente la calidad de sitio. En un extremo, la actividad agrícola de pequeña escala, duración e intensidad, tal como el de la agricultura tradicional trashumante (e.g. milpas) afecta en menor grado la calidad de sitio. En el otro extremo, las actividades minera y ganadera intensas, extensas y de larga duración reducen severamente la calidad de sitio. Entre estos extremos se ubican diversos usos del suelo tales como los cultivos monoespecíficos anuales y perennes, las plantaciones forestales y los sistemas agroforestales, entre otros, con impactos intermedios sobre la calidad de sitio.

### **Regeneración bajo diferentes escenarios de calidad de sitio y disponibilidad de propágulos**

Las diferentes situaciones de calidad de sitio y de disponibilidad de propágulos determinan diferentes capacidades de recuperación del ecosistema original (figura 2). Por un lado, es posible que los filtros de regeneración en campos degradados sean severos, resultando en la invasión de malezas y el dominio de unas cuantas especies arbóreas pioneras que inhiben el proceso de la sucesión (Suazo, 1998; Mesquita *et al.*, 2001). Por ejemplo, el uso recurrente de fuego en pastizales ganaderos en suelos ácidos y pobres en nutrientes favorece el desarrollo de alfombras densas del helecho cosmopolita, tóxico para el ganado, *Pteridium aquilinum*; este helecho causa enormes pérdidas económicas e inhibe el desarrollo de la vegetación nativa (Suazo, 1998). La erradicación de esta maleza no es fácil, ya que se requiere de manipulación mecánica intensa para destruir los rizomas, pues aun el uso de fuego estimula su crecimiento (Suazo, 1998). En otros casos, como el mencionado para la Sierra Nevada de Santa Marta en Colombia, la sucesión puede quedar detenida simplemente debido a la ausen-

cia de fuentes de propágulos y de animales dispersores de semillas (Aide y Cavalier, 1994). En ese caso, plántulas y juveniles de especies nativas de rápido crecimiento podrían ser trasplantados directamente a los sitios en sucesión o bajo restauración. Sin embargo, como se discute más adelante, esta acción de enriquecimiento puede ser costosa. Por ello, es fundamental promover la conservación y la conectividad de fragmentos de selva como medios para promover la dispersión de una alta diversidad de especies hacia los campos abiertos (Slocum y Horvitz, 2000).

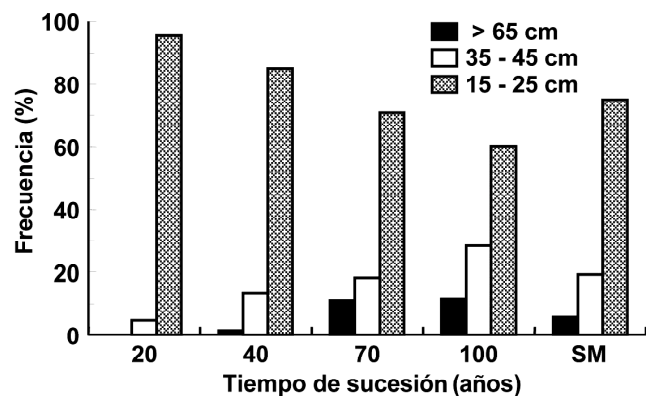
En general, e n t r e menor es la calidad del suelo, menor es el nivel de recuperación de la biomasa original. En un área que fue desmontada y posteriormente sembrada con el pasto *Axonopus compressus* (Poaceae), Aide *et al.* (1995) registraron el establecimiento de especies arbóreas hasta después de 10 años del abandono del campo; durante los primeros siete años se establecieron únicamente algunas especies de plantas herbáceas y helechos. La riqueza de especies alcanzó un valor máximo después de 60 años (Aide *et al.*, 1995). En Río Negro, Venezuela, en un área con suelos arenosos y pobres en nutrientes, los bosques secundarios pueden establecerse durante períodos de más de 190 años, sin cambiar a una comunidad madura (Denslow, 2000). En cambio, en campos abandonados con suelos fértiles, los bosques secundarios se desarrollan rápidamente. En Los Tuxtlas, México, en suelos de origen volcánico, profundos, ricos en nitrógeno y fósforo, las comunidades secundarias que crecen en campos que tuvieron diferentes usos agropecuarios tardan 70 años en adquirir atributos estructurales similares a la selva madura (Purata, 1986). De manera similar, en las montañas de Cayey, Puerto Rico, en sitios con suelos de origen volcánico, bosques secundarios de 50-80 años de edad que se han desarrollado en pastizales abandonados presentaron valores de área basal y de riqueza de especies similares a los encontrados en bosques maduros (Pascarella *et al.*, 2000). En una revisión amplia, Johnson *et al.* (2000) encontraron que la biomasa total y la tasa de ganancia de biomasa de bosques secundarios tropicales y no tropicales fueron varias veces menores en suelos arenosos que no arenosos.

Algunos atributos que pueden ser utilizados como referencia para evaluar la semejanza entre los bosques en sucesión y la selva madura son los siguientes (De Walt *et al.*, 2003): área basal total, altura máxima promedio del dosel, producción de hojarasca, densidad de lianas, densidad de árboles vivos y densidad de árboles muertos. Por ejemplo, la figura 5 ilustra el desarrollo sucesional de la estructura del bosque en términos de la frecuencia de árboles en diferentes categorías diamétricas en la isla de Barro Colorado, Panamá (De Walt *et al.*, 2003). Después de 100 años de sucesión, el bosque aún difiere estructuralmente de la selva madura no perturbada. Asimismo, a pesar de que la biomasa aérea y la producción de hojarasca pueden indicar semejanzas entre bosques de etapas sucesionales tardías y selva madura, la composición de especies suele ser muy diferente

entre ambos (De Walt *et al.*, 2003).

Por otro lado, las características del suelo pueden determinar la composición de la comunidad vegetal en sucesión. Esto fue evidente para el caso de Marqués de Comillas, donde la composición de especies arbóreas que se desarrolló después de dos años de sucesión fue muy diferente entre pastizales y milpas abandonadas. En las milpas, las especies dominantes fueron árboles pioneros (*sensu* Whitmore, 1989) que juegan un papel importante en el proceso de regeneración en los claros naturales de selva: *Trema laxiflora*, *Schizolobium parahybum*, *Cecropia* sp., *Ochroma pyramidale* y *Trichosperum mexicanum*. A estas cinco especies correspondió 83% del área basal total de la comunidad. En los pastizales ganaderos, las especies dominantes correspondieron a árboles que no suelen ser dominantes en la selva: *Inga punctata*, *Luehea speciosa*, *Cordia alliodora*, *Miconia argentea* y *Psidium guajava*, las cuales representaron 62% del área basal total de la comunidad (M. Martínez-Ramos y colaboradores, no publicado).

Cambios en las relaciones sociales y económicas debidos a la globalización (incluyendo un cambio de la actividad económica de agrícola a la de manufacturas, la migración humana de zonas rurales a urbanas, y el subsiguiente abandono de las tierras agropecuarias) han dado lugar a un importante proceso de recuperación (regeneración natural y sucesión secundaria) de selvas en algunas regiones tropicales húmedas (Babier, 2000; De Jong *et al.*, 2000). Por ejemplo, en zonas montañosas de Puerto Rico, este tipo de factores socio-económicos produjeron que la cobertura de bosques secundarios aumentase de 10% a finales de 1940 a 40% en 2003 (Grau *et al.*, 2003). En esta región, los bosques secundarios de 40 años de edad han alcanzado valores de biomasa y riqueza de especies arbóreas semejantes a los



**Figura 5.** Cambio sucesional en la frecuencia relativa de árboles con diferente diámetro a la altura del pecho (DAP) en la Isla de Barro Colorado, Panamá. Las diferentes tramas indican tres categorías de DAP. En el eje x se indica la edad sucesional en años de diferentes comunidades secundarias de árboles; SM = selva madura. Modificado de De Walt *et al.* (2003).



de selvas maduras, pero la composición de especies aún es muy diferente. En estos bosques, la huella de la historia de uso del suelo ha quedado grabada en la presencia de un conjunto importante de especies exóticas y una notable homogeneidad florística a nivel de paisaje (Grau *et al.*, 2003).

Las estrategias de restauración de bosques tropicales estarán determinadas, en gran medida, por el estado de alteración (medido en términos de calidad de sitio y disponibilidad de propágulos) y el objetivo de la restauración. De acuerdo con nuestro modelo, se puede esperar que la capacidad de recuperación de la vegetación de selva a través de la regeneración natural en una milpa abandonada sea mayor que en campos extensos de actividad ganadera o minera. Por lo tanto, los recursos naturales, humanos, de infraestructura y económicos disponibles para la recuperación serán condicionantes importantes de las medidas a implementar. A continuación se desarrolla un sencillo modelo que permite considerar la pertinencia de implementar acciones de restauración, de acuerdo con los costos y beneficios asociados.

### Costos asociados a la restauración ecológica

Toda actividad de restauración tiene un costo asociado. En esta sección ilustraremos, basados en dos ejemplos, posibles decisiones de rentabilidad que habría que considerar al llevar a cabo acciones de restauración ecológica.

*Trasplante de plantas nativas a campos degradados.* Para este caso, consideremos que una buena práctica que favorece el desarrollo de la sucesión secundaria en campos degradados es el trasplante de plántulas de especies nativas. Sin cuidado adicional, la supervivencia de estas plántulas dependería de los atributos de la especie y de las condiciones de sitio. En general, dicha supervivencia tiende a ser baja (ver secciones anteriores). La decisión a tomar es la conveniencia o no de proporcionar cuidados posteriores que permitan la máxima probabilidad de supervivencia ( $S_{max}$ ) de las plántulas hasta un estado de mínima mortalidad. Supongamos que deseamos una densidad de trasplante de  $N$  plántulas (por ejemplo, en un arreglo reticular de una planta cada 3 m). Para calcular los costos de este cuidado debemos considerar: (1) el costo de crianza por plántula en el vivero ( $CC$ ), incluyendo mano de obra, infraestructura, transporte y materiales empleados, (2) el costo de cuidado por plántula trasplantada ( $CT$ ), incluyendo mejoría de las condiciones del suelo, protección contra herbívoros y patógenos, remoción de malezas y posibles plantas competidoras, (3) el número de plántulas trasplantadas ( $N$ ), y (4) la probabilidad de supervivencia de las plántulas trasplantadas sin cuidados ( $S_{tras}$ ) después de un lapso de tiempo (por ejemplo, un año después del trasplante). Con esta información se puede construir un Índice de Costos ( $IC$ ) de

la siguiente forma:

$$IC = (N * S_{max} / N * S_{tras}) * [N * CC / N * (CC + CT)] \dots \dots (1)$$

expresión que se reduce a:

$$IC = (S_{max} / S_{tras}) * [CC / (CC + CT)] \dots \dots \dots (2)$$

El cociente  $S_{max} / S_{tras}$  establece en qué proporción el cuidado aumenta la supervivencia de las plántulas. Este proporción está acotada por el aumento en los costos que implica dicho cuidado y que es medido por el cociente  $CC / (CC + CT)$ . Cuando el valor de  $IC$  es mayor que 1 se recomienda llevar a cabo el cuidado de las plántulas, sobre todo cuando  $S_{max} / S_{tras}$  es mucho mayor que 1 y los costos de cuidado son bajos, es decir cuando  $CC / (CC + CT) \sim 1$ . Por el contrario, si  $CT$  es muy grande, a menos que el cociente  $S_{max} / S_{tras}$  sea muy elevado puede recomendarse la inversión en el cuidado.

El estudio de Holl y Quiroz-Nietzen (1999) brinda información que permite ejemplificar la aplicación del índice  $IC$ . En ese estudio se encontró que las plántulas de cuatro especies arbóreas nativas (*Ocotea glaucosericea*, *Ocotea whitei*, *Sideroxylon portoricense* y *Vochysia allenii*) trasplantadas a pastizales abandonados sufrieron herbivoría por conejos, lo cual redujo en promedio un 60% la supervivencia de las plántulas después de un año. Los valores de  $S_{tras}$  (con herbivoría) y  $S_{max}$  (en ausencia de herbivoría) para cada especie fueron: *O. glaucosericea* ( $S_{tras} = 0.47$ ;  $S_{max} = 0.94$ ) *O. whitei* ( $S_{tras} = 0.80$ ;  $S_{max} = 0.89$ ), *S. portoricense* ( $S_{tras} = 0.65$ ;  $S_{max} = 0.94$ ), *V. allenii* ( $S_{tras} = 0.17$ ;  $S_{max} = 0.75$ ). Holl y Quiroz-Nietzen (1999) mencionan que el costo de crianza por plántula fue, en promedio, de USD\$ 0.125 y que el costo de protección por plántulas contra la herbivoría (malla metálica más mano de obra) fue de USD\$ 0.40. Utilizando la fórmula para  $IC$ , sólo es rentable aplicar la protección en *V. allenii* ( $IC = 1.05$ ), ya que en el resto de las especies el  $IC$  fue menor que 0.48.

Para reducir los costos y aumentar el éxito de trasplante es recomendable buscar especies cuyas plántulas tengan tasas de supervivencia elevadas bajo condiciones de alteración ambiental. Sin embargo, es posible que las especies con plántulas que tienen un alto rendimiento en sitios degradados no sean eficientes para aportar el beneficio esperado con el trasplante (por ejemplo, para la restauración del suelo, en la creación de un ambiente favorable para el desarrollo de otras plantas y animales, y en ganancia en servicios ambientales). En ese caso, para obtener estos beneficios habría que invertir en el cuidado de las plantas trasplantadas, considerando las especies, sus beneficios, y los costos implicados.

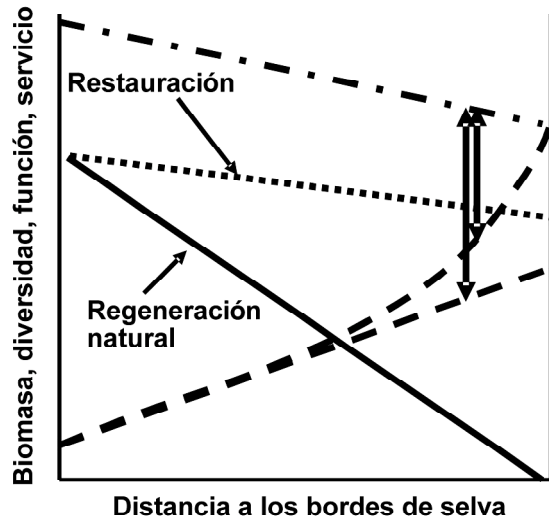
Como corolario de esta discusión, se desprende que: (1) es necesario tener un buen conocimiento biológico de las especies nativas, potencialmente útiles en acciones de trasplante, así como de su comportamiento ecológico en ambientes degradados (e.g. relaciones simbióticas, ámbitos

de tolerancia fisiológica, eficiencia en uso de recursos, habilidad competitiva, mejoramiento en propiedades del suelo, manto freático y ambiente en general, atractivas a dispersores y polinizadores, entre otros atributos), y (2) elaborar técnicas y protocolos de crianza, trasplante y cuidado en campo de las plántulas que eleven la supervivencia y el vigor de las plántulas y disminuyan los costos asociados.

*Restauración en función de la distancia a fragmentos de selva.* La figura 6 ilustra de manera idealizada la relación entre la capacidad de regeneración natural del bosque y la distancia a los bordes de selva. La figura también incluye los beneficios globales (e.g. ganancia en servicios ambientales y recursos naturales) del ecosistema natural o restaurado. Asimismo, se indican los costos y la ganancia neta de llevar a cabo la restauración a una distancia dada del ecosistema nativo. Como se discutió anteriormente, la capacidad de regeneración natural de la selva disminuye con la distancia a los bordes de selva (ver figura 3). Por tal razón, puede esperarse que para lograr un beneficio global que sea semejante al original, los costos de restauración deberían aumentar con dicha distancia. De aquí se desprende que la ganancia neta de la restauración (los beneficios menos los costos) disminuya con la distancia a los bordes de selva. Si los costos de restauración aumentan exponencialmente con la distancia a la fuente de propágulos, entonces la ganancia neta se reduce aún más, al grado que los costos podrían superar los beneficios (figura 6). Este ejercicio conceptual sugiere que es mucho más rentable llevar a cabo una estrategia de conservación de bosques y fragmentos de selva que la deforestación extensa y la posterior restauración de campos degradados. Una estrategia que consista en promover la regeneración natural a lo largo de los bordes de remanentes selva y árboles aislados en los campos abandonados puede ayudar a disminuir los costos de restauración.

### Perspectivas y recomendaciones

El trasplante de especies arbóreas nativas es hasta ahora la mejor alternativa para estimular el desarrollo de la sucesión secundaria en campos degradados por las razones siguientes (Aide y Cavelier, 1994; Nepstad *et al.*, 1996; Haggard *et al.*, 1997; Otsamo *et al.*, 1997; Holl *et al.*, 2000; Carnevale y Montagnini, 2002; Holl, 2002): las plantas trasplantadas funcionan como perchas y/o fuente de alimento para animales dispersores de semillas, lo cual aumenta la abundancia y la diversidad de propágulos de especies propias de la comunidad original. Debido a la sombra producida por estas plantas, la densidad de pastos y otras especies invasoras se ve afectada negativamente, lo cual favorece el establecimiento de especies propias de la comunidad original. Asimismo, la producción de hojarasca de las plantas trasplantadas contribuye al aumento del contenido de materia orgánica y la fertilidad del suelo. Las plantas



**Figura 6.** Representación hipotética de los beneficios (línea discontinua con puntos) y costos (línea discontinua) de llevar a cabo la restauración (línea punteada) de campos alterados como función de la distancia a la fuente de propágulos (bordes de remanentes de selva). La línea continua, que disminuye con la distancia, indica el nivel de recuperación del ecosistema a través de la regeneración natural. La diferencia entre los beneficios y los costos (indicada por las flechas de dos puntas) determina la ganancia neta de la restauración. Se presentan dos escenarios de costos (ver texto para más detalles).

trasplantadas modifican el microambiente, facilitando el establecimiento de plántulas de especies nativas tolerantes a la sombra y, finalmente, el trasplante de especies nativas ofrece ventajas sobre el trasplante de especies exóticas; ya que las primeras pueden catalizar la sucesión hacia un bosque similar al original, mientras que las segundas pueden desviar o detener este proceso (Vázquez-Yanes y Batis, 1996).

Las prácticas de restauración de sitios degradados deben entonces considerar las propiedades que se pretenden recuperar (biodiversidad/funciones del ecosistema/servicios ambientales) de acuerdo con las necesidades de los grupos humanos relacionados. También se deberá determinar la distancia a la que se encuentra la fuente de propágulos del sitio degradado y la calidad de sitio del mismo, generalmente relacionado con la historia de uso o propiedades del disturbio. Será importante considerar también la posibilidad de trasplantar plántulas y/o estacas a campos degradados, de eliminar especies invasoras y/o exóticas, y de proporcionar un cuidado posterior a los propágulos trasplantados para asegurar su supervivencia. No se debe olvidar la evaluación de costos y beneficios de las prácticas de restauración.

Finalmente, las siguientes recomendaciones colaterales, que surgen del análisis desarrollado en el presente trabajo, pueden evitar un estado de degradación tan grande que los

costos de restauración de un campo superen los beneficios. Estas recomendaciones deben considerarse con el fin de proponer estrategias de manejo y/o restauración viables y eficientes a largo plazo:

(1) El aprovechamiento del ecosistema debe efectuarse respetando la resiliencia natural del mismo, con el fin de no traspasar los límites ecológicos que permiten la pronta recuperación de la estructura y función originales del ecosistema (Whitmore, 1991).

(2) El manejo sustentable de selvas tropicales debe estar conformado por una "triada" de reservas ecológicas, plantaciones forestales de manejo intensivo, y una matriz de manejo forestal ecológico.

(3) Mantener las selvas como ecosistemas requiere de un manejo a macro y micro escala, con el fin de conservar los diversos hábitats con composición, estructura y funciones propias.

### Agradecimientos

Este trabajo fue posible gracias al apoyo brindado por las siguientes instituciones CONACYT (financiamiento No. L0046-N), PAPIIT (financiamiento No. IN229601) y Fondo Sectorial Ambiental SEMARNAT-CONACYT (financiamiento No. 2002-CO1-0597). Ximena García- Orth agradece al CONACYT el apoyo recibido a través de una beca doctoral. Agradecemos ampliamente el apoyo técnico de Jorge Rodríguez-Velázquez y de los Sres. Gilberto Jamangapé, Santiago Sinaca y Praxedis Sinaca. Agradecemos a Michiel van Breugel y Frans Bongers, de la Universidad de Wageningen, Holanda, la posibilidad de usar parte de información no publicada sobre sucesión en milpas abandonadas en la región de Marqués de Comillas. Un agradecimiento especial a Sergio Guevara-Sada, Jorge A. Meave y un revisor anónimo, quienes con sus comentarios mejoraron substancialmente el texto final de la presente contribución. Finalmente, agradecemos ampliamente a los organizadores del simposio Procesos Ecológicos y Restauración de Comunidades Vegetales del XVI Congreso Mexicano de Botánica la posibilidad de contribuir en este número especial del *Boletín de la Sociedad Botánica de México*.

### Literatura citada

- Aide T.M. y Cavelier J. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* **2**:219-229.
- Aide T.M., Zimmerman J.K., Herrera L., Rosario M. y Serrano M. 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* **77**:77-86.
- Álvarez-Buylla E. y Martínez-Ramos M. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* **84**:314-325.
- Aparecida-López M. y Ferrari S.F. 2000. Effects of human colonization on the abundance and diversity of mammals in Eastern Brazilian Amazonia. *Conservation Biology* **14**:1658-1665.
- Asner G.P., Townsend A.R., Bustamante M.M.C., Nardoto G.B. y Olander L.P. 2004. Pasture degradation in the central Amazon: linking changes in carbon and nutrient cycling with remote sensing. *Global Change Biology* **10**:844-862.
- Augsburger C.K. y Franson S.E. 1988. Input of wind-dispersed seeds into light gaps and forest sites in a Neotropical forest. *Journal of Ecology* **72**:777-795.
- Baer S.G. y Groninger J.W. 2004. Herbicide and tillage effects on volunteer vegetation composition and diversity during reforestation. *Restoration Ecology* **12**:258-267.
- Barbier E.B. 2000. Links between economic liberalization and rural resource degradation in the developing regions. *Agricultural Economics* **23**:299-310.
- Bawa K.S., Kress W.J., Nadkarni N.M. y Lele S. 2004. Beyond paradise – meeting the challenges in tropical biology in the 21st century. *Biotropica* **36**:437-446.
- Bazzaz F.A. 1984. Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. En: Medina E., Money H.A. y Vázquez-Yanes C. Eds. *Physiological Ecology of Plants in the Wet Tropics*, pp. 233-243, Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Holanda.
- Bazzaz F.A. 1991. Regeneration of tropical forest: physiological responses of pioneer and secondary species. En: Gómez-Pompa A., Whitmore T.C. y Hadley M. Eds. *Rain Forest Regeneration and Management, Man and the Biosphere Series, Vol. 6*, pp. 91-118, Unesco Press y Parthenon Publishing Group, París.
- Bazzaz F.A. 1996. *Plants in Changing Environments. Linking Physiological, Population, and Community Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bazzaz F.A. y Pickett S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**:287-310.
- Benítez-Malvido J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* **12**:380-389.
- Benítez-Malvido J. y Martínez-Ramos M. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology* **17**:389-400.
- Benítez-Malvido J., Martínez-Ramos M. y Ceccon E. 2001. Seed rain vs. seed bank, and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation. *Dissertation Botanicae* **346**:185-203.
- Brokaw N.V.L. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. En: Pickett S.T.A. y White P.S. Eds. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, pp. 53-69, Academic Press, Nueva York.
- Brokaw N.V.L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology* **75**:9-19.
- Brown S. y Lugo A.E. 1994. Rehabilitation of tropical land: a key to sustaining development. *Restoration Ecology* **2**:97-111.
- Camargo J.L.C., Fez 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.
- Cardoso da Silva J.M., Uhl C. y Murray C.G. 1996. Plant successional, landscape management and the ecology of frugivorous birds and abandoned Amazonian pastures. *Conservation*

- Biology* **10**:491-503.
- Carnevale N.J. y Montagnini F. 2002. Facilitating regeneration of secondary forest with the use of mixed and pure plantations of indigenous tree species. *Forest Ecology and Management* **163**:217-227.
- Chapman C.A., Chapman L.J., Zanne A. y Burgess M.A. 2002. Does weeding promote regeneration of an indigenous tree community in felled pine plantations in Uganda? *Restoration Ecology* **10**:408-415.
- Chazdon R.L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **6**:51-71.
- Chazdon R.L., Letcher S.G., van Breugel M., Martínez-Ramos M., Bongers F. y Finegan B. En prensa. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*.
- CIFOR [Center for International Forestry Research]. 2005. *State of the World's Forests*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma.
- Clark D.B. 1990. The role of disturbance in the regeneration of Neotropical moist forest. En: Bawa K. y Hadley M. Eds. *Reproductive Ecology of Tropical Rain Forest Plants*, pp. 291-315, Parthenon Publishing, Park Ridge, Nueva Jersey.
- Cubiña A. y Aide T.M. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* **33**:260-267.
- Daily G.C. y Ehrlich P.R. 1995. Preservation of biodiversity in small rainforest patches: rapid evaluation using butterfly trapping. *Biodiversity and Conservation* **4**:35-55.
- Daily G.C., Ehrlich P.R. y Sánchez-Azofeifa G.A. 2001. Countryside biogeography: use of human-dominated habitats by the avifauna of Southern Costa Rica. *Ecological Applications* **11**:1-13.
- De Jong B.H.J., Ochoa-Gaona 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 Walt S., Maliakala S.K. y Denslow J.S. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management* **182**:139-151.
- Denslow J.S. 1987. Tropical treefall gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**:431-451.
- Denslow J.S. 2000. Patterns of structure and diversity across a tropical moist forest chronosequence. En: White P.S., Mucina L. y Lepai J. Eds. *Vegetation Science in Retrospect and Perspective*, pp. 238-242, Proceedings of the IAVS Symposium, Opulus Press, Uppsala.
- Duncan R.S. y Chapman C.A. 1999. Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa. *Ecological Applications* **9**:998-1008.
- Ganade G. y Brown V.K. 2002. Succession in old pastures of Central Amazonia: role of soil fertility and plant litter. *Ecology* **83**:743-754.
- Garwood N.C. 1989. Tropical soil seed banks: a review. En: Leck L.A.R., Simpson R.L. y Parker V.T. Eds. *Ecology of Soil Seed Banks*, pp. 149-190, Academic Press, San Diego.
- Godoy R., Wilkie D., Overman H., Cubas A., Cubas G., Demmer J., McSweeney K. y Brokaw N.V.L. 2000. Valuation of consumption and sale of forest goods from a Central American rain forest. *Nature* **406**:62-63.
- Gómez-Pompa A., Vázquez-Yanes C. y Guevara S. 1972. The tropical rain forest: a non renewable resource. *Science* **177**:762-765.
- González-Méndez M.A. 1993. Consecuencias ecológicas de la variación interespecífica en las curvas de dispersión de semillas en una selva alta perennifolia. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 80 pp.
- González-Montagut R. 1996. Establishment of tree rain forest species along a riparian corridor-pasture gradient in Los Tuxtlas, México. Tesis doctoral, Harvard University, Cambridge, 503 pp.
- Governo do Estado de São Paulo. 1990. *A Serra do Mar: Degradação e Recuperação*. Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo.
- Grau H.R., Aide T.M., Zimmerman J.K., Thomlinson J.R., Helmer E. y Zou X. 2003. The ecological consequences of socioeconomic and land-use changes in postagriculture Puerto Rico. *Bioscience* **53**:1159-1168.
- Grubb P.J. 1985. Plant population and vegetation in relation to habitat, disturbance and competition: problems of generalization. En: White J. Ed. *The Population Structure of Vegetation*, pp. 595-621, Dr W. Junk, Dordrecht, Holanda.
- Guevara S. y Gómez-Pompa A. 1972. Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, Mexico. *Journal of the Arnold Arboretum* **53**:312-335.
- Guevara S. y Laborde J. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* **108**:319-338.
- Guevara S., Laborde J. y Sánchez-Ríos G. 2004a. La fragmentación. En: Guevara S., Laborde J. y Sánchez-Ríos G. Eds. *Los Tuxtlas: el Paisaje de la Sierra*, pp. 111-134, Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea, Xalapa, Veracruz.
- Guevara S., Laborde J. y Sánchez-Ríos G. 2004b. Rain forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* **36**:99-108.
- Haggard J., Wightman K. y Fisher R. 1997. The potential of plantations to foster woody regeneration within a deforested landscape in lowland Costa Rica. *Forest Ecology and Management* **99**:55-64.
- Hartshorn G. 1989. Application of gap theory to tropical forest management: natural regeneration on strip clear-cuts in the Peruvian Amazon. *Ecology* **70**:567-569.
- Hau B.C.H. y Corlett R.T. 2003. Factors affecting the early survival and growth of native tree seedlings planted on a degraded hillside grassland in Hong Kong, China. *Restoration Ecology* **11**:483-488.
- Hobbs R.J. y Harris J.A. 2001. Restoration ecology: repairing the Earth's ecosystems in the new millennium. *Restoration Ecology* **9**:239-246.
- Holl K.D. 1998. Do bird perching structures elevate seed rain and seedling establishment in abandoned tropical pasture? *Restoration Ecology* **6**:253-261.
- Holl K.D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* **31**:229-242.
- Holl K.D. 2002. Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *Journal of Ecology* **90**:179-187.

- Holl K.D., Loik M.E., Lin E.H.V. y Samuels I.A. 2000. Tropical mountain forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* **8**:339-349.
- Holl K.D. y Quiroz-Nietzen E. 1999. The effects of rabbit herbivory on reforestation of abandoned pasture in southern Costa Rica. *Biological Conservation* **87**:391-395.
- 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.
- Hulme P.E. 1994. Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. *Journal of Ecology* **82**:645-652.
- Johnson C.M., Zarin D.J. y Johnson A.H. 2000. Post-disturbance aboveground biomass accumulation in global secondary forests: climate, soil texture, and forest type effects. *Ecology* **81**:1395-1401.
- Jones F.A., Peternos C.J. y Hines B.L. 2003. Seed predation in Neotropical pre-montane pastures: site, distance, and species effect. *Biotropica* **35**:219-225.
- Jordan C.F. 1985. *Nutrient Cycling in Tropical Forest Ecosystems*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Laska G. 2001. The disturbance and vegetation dynamics: a review and an alternative framework. *Plant Ecology* **157**:77-99.
- Laurance W.F. 2004. Forest-climate interactions in fragmented tropical landscapes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **359**:345-352.
- Laurance W.F. y Bierregaard R.O. Jr. 1997. *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- Laurance W.F., Oliveira A.A., Laurance S.G., Condit R., Nascimento H.E.M., Sanchez-Thorin A.C., Lovejoy T.E., Andrade E., D'Angelo S., Ribeiro J.E. y Dick C.W. 2004. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. *Nature* **428**:471-475.
- Loisselle B.A. 1990. Seed in droppings of tropical fruit eating birds: importance of considering seed composition. *Oecologia* **82**:494-500.
- López-Toledo L.A. 2000. Banco de semillas en pastizales ganaderos y en dos ambientes de selva húmeda en la región Lacandona, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 72 pp.
- Lugo A.E. y Zimmerman J.K. 2003. Ecological life histories with emphasis on disturbance effects. En: Vosso J. Ed. *Tropical Tree Seed Manual*, pp. 191-213, USDA Forest Service, Washington, DC.
- Malcolm H.L. 1999. *Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems*. Cambridge University Press, Nueva York.
- Martínez-Garza C. y González-Montagut R. 1999. Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico. *Plant Ecology* **145**:255-265.
- Martínez-Ramos M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa A. y del Amo S. Eds. *Investigaciones sobre la Regeneración de las Selvas Altas en Veracruz, México*, pp. 191-239, Editorial Alhambra, México, D.F.
- Martínez-Ramos M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **54**:179-224.
- Martínez-Ramos M. y Álvarez-Buylla E. 1986. Seed dispersal, gap dynamics and tree recruitment: the case of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, Mexico. En: Estrada A. y Fleming T.H. Eds. *Frugivory and Seed Dispersal*, pp. 333-346, Dr. W. Junk Publishers, The Hague, Holanda.
- Martínez-Ramos M. y Álvarez-Buylla E. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en selvas húmedas de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **56**:121-153.
- Martínez-Ramos M., Álvarez-Buylla E., Sarukhán J. y Piñero D. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology* **76**:700-716.
- Martínez-Ramos M. y Soto-Castro A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* **108**:299-318.
- McClanahan T.R. y Wolfe R.W. 1993. Accelerating forest succession in a fragmented landscape: the role of birds and perches. *Conservation Biology* **7**:279-288.
- Medellín R., Equihua M. y Amin M.A. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* **14**:1666-1676.
- Méndez-Bahena A. 1999. Sucesión secundaria de la selva húmeda y conservación de recursos naturales en Marqués de Comillas, Chiapas. Tesis de Maestría. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, 98 pp.
- Mesquita R.C.G., Ickes K., Ganade G. y Williamson G.B. 2001. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology* **89**:528-537.
- Miranda F. y Hernández-X. E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **29**:20-179.
- Morin P.J. 1999. *Community Ecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Nepstad D., Pereira C.A. y Cardoso da Silva J.M. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* **76**:25-39.
- Nepstad D., Uhl C. y Serrão E.A.S. 1991. Recuperation of a degraded Amazonian landscape: forest recovery and agricultural restoration. *Ambio* **20**:248-255.
- Otero-Arnáiz A., Castillo S., Meave J. e Ibarra-Manríquez G. 1999. Isolated pasture trees and the vegetation under their canopies in the Chiapas coastal plain, México. *Biotropica* **31**:243-254.
- Otsamo A., Adjers G., Hadi T.S., Kuusipalo J. y Vuokko R. 1997. Evaluation of reforestation potential of eighty three species planted on *Imperata cylindrical* dominated grassland. *New Forests* **14**:127-143.
- Parrota J.A. y Knowles O.H. 1999. Restoration of tropical moist forest on bauxite-mine lands in the Brazilian Amazon. *Restoration Ecology* **7**:103-116.
- Pascarella J.B., Aide T.M., Serrano M.I. y Zimmerman J.K. 2000. Land use history and forest regeneration in the Cayey Mountains, Puerto Rico. *Ecosystems* **3**:217-228.
- Peña-Claros M. 2001. Secondary forest succession: processes affecting the regeneration of Bolivian tree species. Tesis doctoral. Universidad de Utrecht, Utrecht, 170 pp.
- Peña-Claros M. y de Boo H. 2002. The effect of successional stage on seed removal of tropical rain forest tree species. *Journal of Tropical Ecology* **18**:261-274.
- Peters C.M., Gentry A.H. y Mendelsohn R.O. 1989. Valuation of

- an Amazonian rain forest. *Nature* **339**:655-656.
- Pickett S.T.A., Collins S.L. y Armesto J.J. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* **69**:109-114.
- Pickett S.T.A. y White P.S. 1985. Patch dynamics: a synthesis. En: Pickett S.T.A. y White P.S. Eds. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, pp. 371-383, Academic Press, Nueva York.
- Primack R.B. y Miao S.L. 1992. Dispersal can limit local plant distribution. *Conservation Biology* **6**:513-519.
- Purata S. 1986. Floristical and structural changes during old-field succession in the Mexican tropics in relation to site history and species availability. *Journal of Tropical Ecology* **2**:257-276.
- Quintana-Ascencio P., González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Domínguez-Vázquez G. y Martínez-Icó M. 1996. Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica* **28**:192-209.
- Reiners W.A., Bowman A.F., Parsons W.F.J. y Keller M. 1994. Tropical rain forest conversion to pasture: changes in vegetation and soil properties. *Ecological Applications* **4**:363-377.
- Richards P.W. 1996. *The Tropical Rain Forest*. 2a ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rodríguez-Velázquez J.E. 2005. Desempeño de plántulas transplantadas a praderas ganaderas abandonadas en la región de Marqués de Comillas, Chiapas. Tesis (Maestría en Ciencias Biológicas), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 100 pp.
- Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, D.F.
- Sarmiento F.O. 1997. Arrested succession in pastures hinders regeneration of Tropicane forest and shreds mountain landscapes. *Environmental Conservation* **24**:14-23.
- SER [Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group]. 2004. The SER International Primer on Ecological Restoration.  
<[www.ser.org/content/ecological\\_restoration\\_primer.asp](http://www.ser.org/content/ecological_restoration_primer.asp)>
- Slocum M.G. y Horvitz C.C. 2000. Seed arrival under different genera of trees in a Neotropical pasture. *Plant Ecology* **149**:51-62.
- Suazo I. 1998. Aspectos ecológicos de *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (Polypodiaceae) en la región de Chajul, Chiapas. Tesis de Maestría, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, 114 pp.
- Toledo V.M. 1988. La diversidad biológica de México. *Ciencia y Desarrollo* **81**:17-30.
- Turner I.M. y Corlett R.T. 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology and Evolution* **11**:330-333.
- Uhl C. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* **75**:377-407.
- Uhl C., Buschbacher R. y Serrão E.A.S. 1988. Abandoned pastures in Eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* **76**:663-681.
- Uhl C. y Clark K. 1983. Seed ecology of selected Amazon basin successional species. *Botanical Gazette* **144**:419-425.
- Uhl C., Clark K., Clark H. y Murphy P. 1981. Early plant succession after cutting and burning in the Upper Rio Negro Region of the Amazonian Basin. *Journal of Ecology* **69**:631-649.
- Uhl C., Jordan C., Clark K., Clark H. y Herrera R. 1982. Ecosystem recovery in Amazonia caatinga forest after cutting and burning and bulldozer clearcut treatments. *Oikos* **38**:313-320.
- Vázquez-Yanes C. y Batis A.I. 1996. La restauración de la vegetación, árboles exóticos vs. árboles nativos. *Ciencias* **43**:16-23.
- Vázquez-Yanes C. y Orozco-Segovia A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in a tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**:69-87.
- Whitmore T.C. 1978. Gaps in the forest canopy. En: Tomlinson P.B. y Zimmerman M.H. Eds. *Tropical Trees as Living Systems*, pp. 639-655, Cambridge University Press, Nueva York.
- Whitmore T.C. 1984. *Tropical Rain Forest of the Far East*. 2a. ed. Oxford University Press, Oxford.
- Whitmore T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* **70**:536-538.
- Whitmore T.C. 1991. Tropical rain forest dynamics and its implications for management. En: Gómez-Pompa A., Whitmore T.C. y Hadley M. Eds. *Rain Forest Regeneration and Management. Man and the Biosphere Series, Vol. 6*, pp. 67-86, Unesco Press, París.
- Wijdeven S.M.J. y Kuzee M.E.E. 2000. Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restoration Ecology* **8**:414-424.
- Wilson E.O. 1988. The current state of biological diversity. En: Wilson E.O. Ed. *Biodiversity*, pp. 3-18, National Academic Press, Washington, D.C.
- Wunderle J.M. Jr. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forestry Ecology and Management* **99**:223-235.
- Zahawi R.A. y Auspurger C.K. 1999. Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador. *Biotropica* **31**:540-552.
- 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.

Fecha de recepción: 18 de agosto de 2005  
 Versión corregida: 22 de noviembre de 2006  
 Aceptado: 25 de noviembre de 2006