



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

Reclutamiento de plántulas en plantaciones  
jóvenes de especies arbóreas con diferente  
síndrome de dispersión

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

Marínés de la Peña Domene

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. CRISTINA MARTÍNEZ GARZA

COMITÉ TUTORAL: Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Dr. Miguel Martínez Ramos

MÉXICO, D.F.

ABRIL, 2010



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/119/10

ASUNTO: Oficio de Jurado

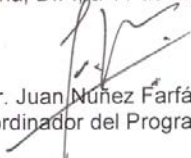
Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 18 de enero de 2010, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del (la) alumno (a) **DE LA PEÑA DOMENE MARINES** con número de cuenta **508019483** con la tesis titulada "Reclutamiento de plántulas en plantaciones jóvenes de especies arbóreas con diferente síndrome de dispersión", realizada bajo la dirección del (la) **DRA. CRISTINA MARTINEZ GARZA**:

Presidente: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO  
Vocal: DR. BRUCE GORDON FERGUSON  
Secretario: DRA. CRISTINA MARTINEZ GARZA  
Suplente: DRA. JULIETA BENITEZ MALVIDO  
Suplente: DR. MIGUEL MARTINEZ RAMOS

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

**Atentamente**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 11 de marzo de 2010.

  
Dr. Juan Núñez Farfán  
Coordinador del Programa

JNF/DCRV/ASR/grf\*

Agradezco a:

El Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM por darme la oportunidad de llevar a cabo mis estudios de maestría.

La beca que me otorgó el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)

El financiamiento de la NSF-U.S. (DEB # 0516259) para llevar a cabo este proyecto

El apoyo del programa PAEP con el cual pude ir a congresos y estancias que enriquecieron mi formación.

Y a mi comité académico, Dra. Cristina Martínez Garza, Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo y Dr. Miguel Martínez Ramos, por todas las aportaciones que hicieron a mi trabajo, y de mi jurado Dra. Julieta Benítez y Dr. Bruce Ferguson

## Agradecimientos personales

Primero que nadie, a Cristina, porque este trabajo fue de las dos. Gracias por abrirme las puertas al mundo de la ciencia, por escucharme y enseñarme a ser colega y trabajar en equipo. Gracias por enseñarme a aprender de la crítica y a buscar las preguntas que están al fondo de las cosas. Un buen tutor no es el que hace las cosas por ti, sino el que te enseña a caminar, aunque te cueste, el que trabaja parejo contigo y el que te incita a dar lo mejor de ti. Gracias por ser ese tutor para mí.

Cada una de las palabras, puntos y comas de esta tesis fueron cuidadosamente revisados por Jorge Meave, cada una de sus correcciones y observaciones fueron de altísimo valor para el buen desarrollo de este trabajo. Gracias por tu disposición, por el tiempo que te tomaste para enseñarme y por bailar conmigo el caballo dorado.

Miguel, gracias por ser el mediador en mi comité, el término medio de esta tesis que ya se coció. Tus ideas me ayudaron a llevar este trabajo un paso más adelante.

Julieta y Bruce, les agradezco sus valiosísimas aportaciones, fue muy enriquecedor entender sus puntos de vista e integrarlos en mi trabajo.

Un día fui a la selva y me enamoré de sus paisajes, de sus inmensos árboles y de la diversidad de formas y colores. Después, bajó de un árbol un Hobbit del que también me enamoré... y luego seguimos juntos, compartiendo vidas, descubriendo nuevos caminos y caminándolos despacito. Ahora sabemos que somos diferentes, pero que juntos somos mejores que sueltos porque ese Hobbit de la selva complementa mi persona y mí caminar.

Gracias al sombrero de mi abuelo que me protegió del sol y a la permanente sonrisa de mi abuela

A mis padres por sus abrazos, su apoyo constante y su confianza. Ustedes han sido el firme cimiento sobre el cual he podido crecer y ser.

A mis queridas hermanas Marcela, Paloma y Ale Zapién, por hacerse siempre presentes. A mis sobrinos adorados que con una sola sonrisa me llenan de alegría el día.

A toda mi gran familia por todo su gran cariño y sus fuertes porras

Lupita y Raúl que rico compartir con ustedes la vista desde su casa, el tequila, las nueces, el asado y mi nula habilidad en el dominó.

Gracias Antonio papá por tu los ricos abrazos llenos de cariño y cuidado.

Mela y Nacho, gracias por abrirme las puertas de su casa y recibirme en su familia.

A Eladio, Isauro, Lázaro, Erli, Domingo, Juan, Jorge, Misael, Lorenzo, Isaac e Inocencio, a quienes pertenece una buena rebanada de esta tesis. A Mary por sus tortillas y succulentos camarones

Muchas gracias Hank por la mitad de tus pláticas que entiendo, la otra mitad tendré que entrenar mi oído para comprenderlas. Gracias por darle valor a mi trabajo y escuchar mis ideas. Por tu gran apoyo y por los grandes planes que tienes para mí.

Rosy, siempre es un placer ir a la estación cuando tú estás, muchas gracias por toda tu ayuda y por las buenas pláticas.

Al M. en C. Álvaro Campos Villanueva por ayudarme a identificar mis plántulas y las semillas. Te agradezco tu apoyo para este trabajo.

A Doña Chica, Mila, Artemia, Lucha, Sancary y todas las cocineras de la estación por sus pláticas, chiqueos y deliciosa comida calentita después de un largo día de trabajo.

A todo el personal de la Estación por hacer mi estancia tan agradable.

A Romi por jugar conmigo en las salidas de campo. A Raúl por su compañía y por dejar estas páginas bien empastadas. A Aldo por poner una sonrisa en la boca de tu mamá.

A mi escuela SIGNOS por enseñarme el gusto por el conocimiento y a nunca dejar de aprender. En SIGNOS aprendí lo rico que es ser comprometida.

Al CIByC, en particular a David Valenzuela, Alejandro Flores, Marcela Osorio y Nestor Mariano, por ser mi hogar de tesis. Y al CIECO por ser mi segundo hogar.

A Ellen Andresen, Memo Ibarra y Lupita por darme un espacio en sus laboratorios

Vale, Angy, Lupis, Luzma, René y el Chino salud con margaritas de fresa por las plática, el sushi, las y el cinito.

Mis amigas ñoñas Flor, Tania, Laura y Amaranta

A mi compañera en el campo, Yuliana, quien siempre chambeó parejo y nunca se cansó.

René, Jessica, Alondra, Miriam, Leslie por su ayuda y su compañía

A Lilia Jiménez, Marichu y Armando por ayudarme a superar los papeles que vienen y van.

A la ventanilla de Facultad de Ciencias por enseñarme lo complejo que pueden ser los trámites sencillos ¡Viva México!

A mis maestros: Memo Ibarra, Ek del Val, Ellen Andresen, Alejandro Casas, Omar Masera, Alicia Castillo, Andrés Chamoy, Horacio Paz, Miguel Martínez, Francisco Espinoza, Cristina Siebe y Lorenzo Vázquez Selem.

A todos mis hermanos de maestría: Jorge, Yasuri, Molletes, Claus, Jocelyn, Erika, Adris, Pachi, Susana, Pavka y sus empanadas, Hilda, Brauliño y Eeva, Dr. Pachuli, Naú, Nuria, Fifi, Leo, Alfredo, Cynthia y sus maravillosos masajes, Rojo, Lucy, Adrianita, Tor, Maya, Margarita ...y todos los demás.

## INDICE

INTRODUCCIÓN .....	2
1. Presentación del estudio .....	2
2. Marco teórico .....	4
2.1. <i>Importancia y problemática de la selva tropical</i> .....	4
2.2 <i>Actividades ganaderas e historia de uso</i> .....	5
2.3 <i>Sucesión vegetal</i> .....	8
2.4 <i>Barreras a la sucesión vegetal</i> .....	11
2.4.1 <i>Dispersión de semillas y depredación de semillas y plántulas</i> .....	12
2.4.2 <i>Competencia con pastos</i> .....	15
2.4.3 <i>Intolerancia a la sequía y condiciones microambientales</i> .....	17
2.5 <i>Manejo y facilitación de la sucesión</i> .....	18
2.6 <i>Comunidad resultante del proceso de sucesión</i> .....	21
MÉTODOS.....	25
1. Sitio de estudio .....	25
2. Historia de uso del suelo .....	25
3. Diseño experimental.....	28
4. Análisis de datos .....	32
RESULTADOS.....	33
5. Riqueza de reclutas.....	33
6. Densidad de reclutas .....	40
7. Supervivencia y crecimiento.....	45
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	48
LITERATURA CITADA.....	67
ANEXO.....	80



## RECLUTAMIENTO DE PLÁNTULAS EN PLANTACIONES JÓVENES DE ESPECIES ARBÓREAS CON DIFERENTE SÍNDROME DE DISPERSIÓN

### RESUMEN

La deforestación y la fragmentación debido a las actividades agropecuarias son causas principales de la pérdida de una considerable parte de las selvas tropicales. Para acelerar los procesos de regeneración, se ha intentado atraer a animales frugívoros hacia los sitios desprovistos de vegetación para aumentar la intensidad de la lluvia de semillas. Las plantaciones que atraen a los animales generan un intercambio de semillas entre los remanentes de selva cercanos y las parcelas plantadas en sitios abiertos. Las plantaciones mixtas de especies nativas pueden ser una mejor opción para acelerar la sucesión natural que la sucesión pasiva o el uso de monocultivos exóticos o nativos. En este contexto, se lleva a cabo un experimento de restauración ecológica en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. En esta región muchos terrenos son desmontados para ser utilizados en actividades agropecuarias, una vez que son abandonados, la regeneración natural se lleva a cabo muy lentamente. En pastizales de esta región se establecieron plantaciones de especies con diferente síndrome de dispersión (animales y viento) con el fin de evaluar diferentes maneras de acelerar la regeneración. Las plantaciones fueron establecidas en junio del 2006 en un pastizal activo aledaño a la Reserva de la Universidad Nacional Autónoma de México. En este estudio se evaluó la influencia de dichas plantaciones en el reclutamiento de especies leñosas en los primeros tres años del experimento. La riqueza y la densidad de reclutas fueron extremadamente bajas en el pastizal, dando evidencia de que bajo sucesión natural, los pastizales tienen un bajo potencial de regeneración. Se encontraron 37 especies de plántulas leñosas con una densidad de  $0.03 \pm 0.01$  individuos /  $m^2$ . No existieron diferencias en la riqueza y la abundancia de reclutamiento de plántulas bajo plantaciones jóvenes sin frutos después de 36 meses de exclusión del ganado ( $F_{(5,420)} = 2.57$  y  $1.93$ ,  $P < 0.08$  y  $0.15$ , respectivamente). Esto indica que, anterior a su madurez reproductiva, las plantaciones no influyen en la regeneración del sitio. Sin embargo, el reclutamiento ha aumentado significativamente en las plantaciones en los últimos meses y se espera que continúe aumentando, en comparación con los controles. Aunado a esto, se encontraron significativamente más plántulas de especies pioneras que de sucesionales tardías ( $F_{(1, 84)} = 20.31$ ,  $P = 0.00002$ ) lo cual hace que la sucesión natural en pastizales sea lenta y que la estructura vegetal de la selva tropical difícilmente será alcanzada. Se registró una mayor densidad de especies dispersadas por animales que de especies dispersadas por viento o gravedad ( $F_{(1, 84)} = 6.98$ ,  $P = 0.01$ ), aún cuando la llegada de semillas dispersadas por viento es significativamente mayor que las dispersadas por animales. En pastizales, la supervivencia de los reclutas está correlacionada con el rápido crecimiento, esto podría ser por el efecto de competencia de los pastos. En este sentido, los individuos que logren crecer suficientemente rápido y sobrepasar la altura de los pastos para así alcanzar la luz, tiene mayor probabilidad de sobrevivir. Las especies reclutadas bajo plantaciones jóvenes son pocas especies de sucesión temprana dispersadas por animales.

## SEEDLING RECRUITMENT UNDER YOUNG PLANTINGS OF SPECIES WITH DIFFERENT DISPERSAL SYNDROM

### ABSTRACT

Deforestation and fragmentation caused by agricultural activities are the main causes of a great part of the world's tropical forests. In order to accelerate the regeneration processes in these deforested lands, attempts have been made to attract frugivorous animals to increase the seed rain intensity. Plantings that can attract animals generate a seed exchange between the near forest remnants and plantings in open fields. Mixed plantings of native species may be a better option to accelerate regeneration than passive succession or exotic or native monocultures. Under this context we developed a restoration ecology experiment in the region of Los Tuxtlas, Veracruz. In this region many sites have been deforested to establish cattle pasture ranches, once these ranches are abandoned, succession proceeds at a very slow pace. We established plantings of species with different dispersal syndrome (animal-dispersed and wind-dispersed) in pasturelands to evaluate their effect on accelerating regeneration. Plantings were established on June 2006 in an active pasture next to the National University of Mexico biological reserve. In this study I evaluated the influence of the plantings on the recruitment of woody species in the first three years of the experimental plantings. Recruitment richness and density were extremely low in the, which gives evidence that under natural succession pastures with a long history of intensive management have a low regeneration potential. Thirty-seven woody species were found in a density of  $0.03 \pm 0.01$  recruits / m<sup>2</sup>. After 36 months of cattle exclusions, no differences were found in the richness or abundance of recruited seedlings under young plantings that hadn't produced fruits ( $F_{(5,420)} = 2.57$  y  $1.93$ ,  $P < 0.08$  y  $0.15$ , respectively). This points out that before reproductive stages of the plantings, they may not have influence on site regeneration. However, recruitment has significantly increased over time in the planted plots and we expect it to continue to do so, which would not be expected in the control plots. We found a significantly higher number of seedlings of pioneer species than of non-pioneer species ( $F_{(1, 84)} = 20.31$ ,  $P = 0.00002$ ), this makes it harder to regain the structural composition of the tropical forest. We found a greater density of animal-dispersed species than those dispersed by wind or gravity ( $F_{(1, 84)} = 6.98$ ,  $P = 0.01$ ), even though seed rain of wind dispersed species was significantly higher than seed rain of animal-dispersed species. In pasturelands, seedling survival is correlated with fast growth rates; this might be due to grass competition. In this sense, seedlings that manage to grow fast enough and over pass grass height have a better probability of surviving. The recruited community under young plantings is limited to a few animal-dispersed early successional species.

# INTRODUCCIÓN

## **1. Presentación del estudio**

La deforestación y la fragmentación causadas por las actividades agropecuarias ocasionan la pérdida de una considerable parte de las selvas tropicales (Houghton 1994; Ojima *et al.* 1994; Montagnini y Jordan 2005). Las actividades agropecuarias impiden que la sucesión natural de un sitio, definido como el recambio de especies a través del tiempo, opere a su ritmo natural. Para facilitar y acelerar los procesos de sucesión, se intentó atraer a animales frugívoros hacia los sitios desprovistos de vegetación con el fin de aumentar la intensidad de la lluvia de semillas mediante la colocación de perchas (McClanahan y Wolfe 1993; Wunderle 1997; Holl *et al.* 2000; Shiels y Walker 2003; Zanini y Ganade 2005) pero esto no aumentó el establecimiento de plántulas. También se probó la plantación de monocultivos o cultivos mixtos de especies exóticas o nativas que, además de aumentar la llegada de semillas, favorecen el establecimiento de plántulas leñosas (Zamora y Montagnini 2007; Berens *et al.* 2008). Las plantaciones que atraen animales generan un intercambio de semillas entre los remanentes de selva cercanos y las plantaciones en sitios abiertos (Slocum y Horvitz 2000b; Carnevale y Montagnini 2002; Zamora y Montagnini 2007). Las plantaciones mixtas de especies nativas pueden ser una mejor opción para acelerar la sucesión natural que la sucesión pasiva o el uso de monocultivos exóticos o nativos (Martínez-Garza y Howe 2003) ya que, por una parte disminuyen las barreras de dispersión

y establecimiento a las que se enfrentan las plantas en su etapa inicial. Por otra parte las plantaciones mixtas pueden proveer una mayor diversidad de servicios ambientales.

En este contexto, se lleva a cabo un experimento de restauración ecológica en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. En esta región, muchos terrenos fueron desmontados para uso agropecuario (Guevara *et al.* 1997). Una vez que estos terrenos son abandonados, la regeneración natural se lleva a cabo muy lentamente (Uhl *et al.* 1988; Guevara *et al.* 1997; Shono *et al.* 2007), en especial cuando la intensidad de uso ganadero fue alta y por un largo tiempo (Chazdon 2003; Ferguson *et al.* 2003). En un pastizal con 35 años de intensivo manejo ganadero, se establecieron plantaciones de especies con diferente síndrome de dispersión (animales y viento) con el fin de evaluar diferentes maneras de acelerar la regeneración. Las plantaciones fueron establecidas en junio de 2006 en un pastizal activo aledaño a la Reserva de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. En este estudio se evaluó la influencia de dichas plantaciones en el reclutamiento de especies leñosas en los primeros tres años del experimento (2006-2009).

## **2. Marco teórico**

### **2.1. *Importancia y problemática de la selva tropical***

Las selvas tropicales albergan la mayor biodiversidad de los ecosistemas terrestres (Gentry 1995; Turner 1996; Dirzo 2001). Por lo tanto, la pérdida de la biodiversidad a nivel mundial está estrechamente relacionada con la pérdida de este ecosistema (Turner 1996; Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003; Wright 2005). La fragmentación del hábitat es una de las principales causas de la pérdida de una parte considerable de las selvas tropicales (Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003; Fahrig 2003; Dupuy y Chazdon 2006; Galetti *et al.* 2006; Aguirre y Dirzo 2008), resultando en una pérdida de biodiversidad extremadamente alta.

La deforestación de las selvas tropicales se debe en gran medida a las actividades agropecuarias (Aide *et al.* 1996; Fearnside 1999). Tres cuartas partes de las pérdidas anuales de las selvas tropicales del mundo están asociadas a su conversión a pastizales ganaderos y tierras de cultivo (Uhl *et al.* 1988; Myers 1991; Rhoades *et al.* 1998). La transformación de áreas extensas de selva a pastizales ha resultado en selvas muy fragmentadas (Dirzo 2001; Mendoza *et al.* 2005 ). La fragmentación del paisaje ocasionada por las actividades agropecuarias afecta directamente los procesos ecológicos. Los fragmentos pequeños o muy aislados no permiten el mantenimiento de funciones ecológicas como la polinización, la dispersión de semillas, la herbivoría y la depredación (Holl 1999; Dirzo 2001). Por ejemplo, en un la selva tropical montano al este de Usambara, Tanzania, se demostró que a medida que disminuye el tamaño del fragmento de selva, el reclutamiento de árboles

dispersados por animales es al menos tres veces menor (Cordeiro y Howe 2001). En la selva seca del valle Caroní, Venezuela, se encontró que en fragmentos de selva pequeños (< 10 ha), donde los depredadores de herbívoros son muy escasos o están ausentes, la herbivoría aumenta de 10 a 100 veces y la densidad de plántulas es baja (Terborgh *et al.* 2001). La deforestación va formando un paisaje fragmentado donde los procesos ecosistémicos se ven afectados.

## **2.2 Actividades ganaderas e historia de uso**

La conversión de selvas a pastizales ganaderos es un proceso común en regiones tropicales. En Latinoamérica, la deforestación ocasionada por actividades agropecuarias se ha incrementado de manera muy acelerada en los últimos años (Hecht 1993). Los terrenos son desmontados y utilizados para la agricultura hasta que la productividad disminuye por la reducción de nutrientes en el suelo; entonces los terrenos son convertidos a pastizales ganaderos mediante el cultivo de pastos exóticos. O bien, los terrenos son desmontados y sembrados inmediatamente con pastos, sin pasar por actividades agrícolas (Scatena *et al.* 1996). En pastizales ganaderos, el proceso inicial de recuperación de la selva tropical suele ser más lento que el que se lleva a cabo después de otras actividades antropogénicas (i.e. agricultura de baja intensidad; Aide *et al.* 1995). Las actividades ganaderas disminuyen severamente la capacidad de regeneración de los ecosistemas (Nepstad *et al.* 1991), en especial cuando el manejo es muy intensivo (Uhl *et al.* 1988). La regeneración de la selva en los pastizales

depende de la capacidad de rebrote de los individuos, la presencia de un banco de semillas y la dispersión de semillas. Sin embargo, estos tres factores se ven afectados por diversas características del manejo de terrenos para su uso ganadero como la duración, el número de veces que se limpió el terreno, la cobertura de pastos presentes, la frecuencia de uso de fuego, la intensidad del pastoreo y el uso de maquinaria pesada (Uhl *et al.* 1988; Nepstad *et al.* 1991). Por esta razón, pocas áreas de selvas tropicales deforestadas para uso ganadero prolongado son capaces de regenerarse por sí solas (Lamb 1998). La lenta regeneración en los pastizales de uso intensivo y prolongado, hace necesarias prácticas de manejo que aceleren la sucesión de las selvas tropicales.

Para crear un pastizal, prácticamente toda la vegetación de un sitio es removida y posteriormente se introducen pastos exóticos que se mantienen por periodos prolongados. El uso del fuego y el corte periódico de la vegetación (chapeo) forman parte del mantenimiento de los pastizales (Myser y Pickett 1994). La quema recurrente provoca la muerte de una gran cantidad de semillas contenidas en el suelo y de la mayoría de los rebrotes (Hecht 1993). Además, las quemaduras continuas favorecen el crecimiento de especies con capacidad de rebrote, tales como los pastos y las lianas. En terrenos deforestados de la selva tropical, la capacidad de rebrote de las especies representa un fuerte potencial de regeneración (Kammesheidt 1998). Sin embargo, muy pocas especies leñosas de selvas tropicales húmedas conservan su capacidad de rebrote después del uso recurrente de fuego y otras prácticas ganaderas (Nepstad *et al.* 1991; Hecht 1993; Kammesheidt 1999). Se ha reportado que el uso del fuego de forma frecuente y

extensiva tiene un efecto negativo mayor sobre el establecimiento de leñosas (Aide y Cavelier 1994). Los herbicidas y los fertilizantes, también utilizados para mantener los pastizales, pueden afectar la composición química (niveles anormales de fósforo y nitrógeno) y biológica (cambio en la abundancia de microorganismos e insectos del suelo; Myster 2004). En la selva seca de Los Santos, Panamá se ha visto que el uso de estos químicos reduce las densidades de árboles, arbustos, bejucos y hierbas que se establecen en un pastizal, debido a que matan sus sistemas radiculares (Griscom *et al.* 2009). Las prácticas comunes de manejo de pastizales en los trópicos reducen la capacidad de regeneración de la selva.

Los procesos ecológicos, la productividad y los servicios ecosistémicos son extremadamente difíciles de rehabilitar en pastizales ganaderos (Hecht 1993). Los efectos del manejo en estos pastizales pueden prolongarse más allá del tiempo de uso del sitio (Myster y Pickett 1994). En estudios de regeneración natural en la región de Los Tuxtlas, se encontró que las prácticas de manejo están relacionadas con la riqueza en el reclutamiento de plántulas, mientras que no se encontró una relación de la riqueza reclutada con la edad de abandono de los sitios (Purata 1986). Además, el ramoneo constante del ganado mata a los rebrotes, y a las plántulas que emergen del banco de semillas (Uhl *et al.* 1988; Rhoades *et al.* 1998). El ganado también compacta el suelo, lo cual aumenta la resistencia a las penetración de agua y de raíces (Rhoades *et al.* 1998). En áreas de exclusión de ganado en la selva húmeda de Cariari, Costa Rica, se observaron casi el doble del número de especies e individuos de plántulas leñosas reclutados comparados con los encontrados en pastizales activos (Slocum 2001). Las



actividades ganaderas convencionales no sólo reducen la fertilidad de los suelos, sino que poco a poco empobrecen el banco de semillas (Myser 2004). Los pastizales sometidos a un uso del suelo prolongado y de alta intensidad presentan un potencial bajo de establecimiento de especies leñosas a partir de sistemas radiculares y/o por banco de semillas, lo cual deja como única fuente de regeneración a la lluvia de semillas (Nepstad *et al.* 1990a). Mientras más tiempo pase el ganado en el pastizal, mayores serán sus efectos (Hecht 1993). El manejo ganadero dificulta aún más los procesos de regeneración natural de manera directa (compactación del suelo y ramoneo de plántulas) e indirecta (uso de fuego y herbicidas).

### **2.3 Sucesión vegetal**

La sucesión ecológica se define como el desarrollo espontáneo de la vegetación una vez que los disturbios en un ecosistema cesan (Laska 2001). Este proceso depende de diversos factores, como por ejemplo la extensión, la intensidad y la frecuencia del disturbio, la disponibilidad de propágulos, el ambiente biótico - depredadores, granívoros, parásitos, la competencia entre especies - y las condiciones abióticas existentes, entre otros (Uhl 1987; Martínez-Ramos y García-Orth 2007). La sucesión temprana en campos abandonados está determinada por las especies que fueron cultivadas previamente. Después del abandono se pueden establecer arbustos y bejucos que crean parches de vegetación. En la selva tropical montana de la reserva de Maquipucuna, Ecuador, las especies y la cobertura de los arbustos establecidos en pastizales

determinaron en gran medida las condiciones ambientales y por ende, los mecanismos de regeneración del pastizal (Zahawi y Augspurger 1999). En la estación biológica de La Selva, Costa Rica, se ha visto que los arbustos que se establecen en claros de la selva tropical proporcionan alimento para aves y murciélagos frugívoros cuando el alimento se vuelve escaso dentro de la selva (Levey 1988), dispersando, con ello más semillas hacia el claro. En ecosistemas templados los arbustos que se establecen en sitios perturbados van creando lentamente condiciones aptas para el establecimiento de árboles, pero también pueden competir fuertemente por nutrientes con los árboles establecidos (Putz y Canham 1992). Para las regiones tropicales se ha reportado que bajo el dosel de árboles en el pastizal se crean condiciones microambientales menos adversas para el establecimiento de plántulas que las registradas en sitios desprovistos de vegetación (Myster 2004). Bajo las copas de árboles presentes en pastizales en Maquipucuna, Ecuador, la sombra favoreció el establecimiento de plántulas al atenuar las condiciones abióticas adversas y provocar un crecimiento menor de los pastos (Rhoades *et al.* 1998). De esta manera, en los pastizales que son abandonados, las selvas podrían potencialmente regenerarse por sí solas, pero los suelos degradados, los disturbios recurrentes y el aislamiento de los remanentes de selva hacen que la sucesión natural en áreas sujetas a ganadería intensa sea muy lenta (Chazdon 2003; Shono *et al.* 2007). Para la regeneración de las selvas tropicales en áreas con historia de uso ganadero convencional no podemos depender de la sucesión natural por sí sola, ya que mientras más tiempo tarde un sitio en regenerarse, más difícil será que lo haga.

La sucesión natural en pastizales ganaderos puede resultar en una comunidad vegetal distinta de las selvas originales. Durante las primeras etapas de la sucesión en pastizales, la composición de especies estará determinada por las condiciones microambientales y por los efectos inmediatos posteriores al cambio del uso del suelo (Grau *et al.* 2003). Con el uso ganadero no sólo se pierde cobertura vegetal y funciones del ecosistema, sino que también se afecta el banco de semillas con el que se podrían potencialmente recolonizar los pastizales una vez que son abandonados (Howe y Miriti 2000). En pastizales activos, la germinación de las semillas y la supervivencia de las plántulas suelen ser afectadas por el ganado, lo que hace que el único potencial de regeneración esté dado por las semillas que son dispersadas hacia el pastizal. No obstante, los pastizales reciben una lluvia de semillas poco intensa (Wijdeven y Kuzee 2000; Slocum 2001; Martínez-Garza *et al.* 2009) tienen condiciones abióticas extremas (Molofsky y Augspurger 1992; Hecht 1993; Engelbrecht *et al.* 2002; Holl *et al.* 2003; Fine *et al.* 2004) y además en ellos la depredación de semillas (Jones *et al.* 2003; Myster 2003; Hecht 1993) y plántulas es alta (Myster 2004; Benítez-Malvido y Lemus-Albor 2005). Todo esto hace que las tasas de colonización de especies leñosas sean bajas (Rhoades *et al.* 1998). En síntesis, el tamaño del terreno deforestado, la intensidad y la duración del manejo, la escasa llegada de semillas de la selva y el establecimiento infrecuente de plántulas hacen que la regeneración sea extremadamente lenta.

Después del abandono de los terrenos perturbados, las semillas de especies pioneras dispersadas por viento o animales serán las primeras que logren llegar a los sitios abandonados y establecerse (Whitmore

1989). Si solamente logran establecerse especies pioneras en un sitio, es posible que se desarrolle una comunidad vegetal donde difícilmente se reclutarán individuos de sucesión tardía o no pioneras (Martínez-Garza y Howe 2003); de ser así, la sucesión estará detenida por tiempo indefinido. Las especies pioneras son sólo una pequeña fracción de la diversidad total de plantas de las selvas tropicales, mientras que las especies sucesionales tardías son la gran mayoría de las plantas en la selva conservada o madura (Howe y Smallwood 1982; Martínez-Ramos 1985). Aunado a esto, en áreas abiertas dominadas por pastos, en la isla de Barro Colorado, Panamá, se encontró que las especies pioneras sembradas en pastizales presentaron una supervivencia baja (Hooper *et al.* 2002). Por otra parte, para algunas especies de sucesión tardía se han observado tasas de crecimiento mayores en sitios con incidencia de luz alta que dentro de la selva (Ricker *et al.* 2000). Esto sugiere que la ausencia de especies sucesionales tardías en sitios abiertos se relaciona con la falta de dispersión, con una tasa de germinación baja o una supervivencia baja, y no particularmente con las condiciones de luz del sitio (Ricker *et al.* 2000). Por ello, las plantaciones de especies sucesionales tardías nativas podrían favorecer el establecimiento de una comunidad de especies más parecidas a la de la selva madura.

#### **2.4 Barreras a la sucesión vegetal**

La presencia de una especie en un sitio depende, entre otras cosas, de la llegada de sus semillas, pero el hecho de que sus semillas lleguen no garantiza su establecimiento (Nepstad *et al.* 1996; Nathan y

Muller-Landau 2000; Norden *et al.* 2009, entre otros). A escala local, hay dos barreras ecológicas importantes para el establecimiento de plántulas: la limitación de semillas y la falta de microambientes adecuados para su establecimiento (Uhl *et al.* 1988; Holl 1999; Wijdeven y Kuzee 2000; Muller-Landau *et al.* 2002). Por ejemplo, en la selva húmeda de la estación biológica de Nouragues, Guayana Francesa, se mostró que tanto la escasez de semillas como la falta de sitios adecuados para el establecimiento explicaban en gran medida la abundancia y la distribución de las poblaciones de especies leñosas en el pastizal (Norden *et al.* 2009). En general, la presencia de especies leñosas en pastizales generalmente está limitada por los siguientes factores: (1) la dispersión de semillas y la depredación de semillas y plántulas, (2) la intolerancia a la sequía, y (3) la competencia con las raíces de los pastos y las hierbas (Nepstad *et al.* 1991; Myster 2004). Finalmente, las condiciones microambientales en el pastizal (i.e. temperaturas altas, humedad baja, suelos compactos) también dificultan el establecimiento de plántulas y su supervivencia (Hecht 1993). El reclutamiento de especies leñosas en los pastizales es un evento muy esporádico ya que está limitado por diversos factores.

#### 2.4.1 *Dispersión de semillas y depredación de semillas y plántulas*

La lluvia de semillas representa el potencial de regeneración en los pastizales. La regeneración de la selva tropical húmeda en pastizales a partir del banco de semillas o del rebrote de árboles tolerantes a la sombra es poco probable debido a que el banco de semillas es efímero (Garwood 1989); además, el uso de fuego y herbicidas para el

mantenimiento de pastizales mata a los rebrotes (Aide y Cavelier 1994). La llegada de semillas de especies leñosas a pastizales es infrecuente (Slocum 2001), por lo que la velocidad de regeneración de pastizales ganaderos también dependerá de la cercanía a la fuente de propágulos (Cubina y Aide 2001). En pastizales degradados por las actividades ganaderas, la regeneración puede ser lenta o nula (Hobbs y Harris 2001), puesto que depende casi exclusivamente de la llegada de semillas.

Las especies que tienen semillas pequeñas normalmente tienen la posibilidad de llegar a los pastizales, ya sea dispersándose por viento o por animales. No obstante, estas semillas experimentan tasas de depredación altas (Nepstad *et al.* 1990a; Nepstad *et al.* 1991; Jones *et al.* 2003; Myster 2003; García-Orth y Martínez-Ramos 2008), en especial por hormigas y pequeños roedores (Hecht 1993). Diversos estudios han reportado tasas de depredación de semillas de especies leñosas que varían entre 21 y 100% (Uhl 1987; Aide y Cavelier 1994; Hammond 1995; Nepstad *et al.* 1996; Wijdeven y Kuzee 2000), aunque estas tasas pueden variar entre especies (Uhl 1987). Además, en las plántulas, las tasas de herbivoría pueden ser muy altas e incluso influir en la supervivencia del individuo, pero sobre todo, los herbívoros y los patógenos afectan la capacidad competitiva de las plántulas y por ello su supervivencia se pone en riesgo (Myster 2004; Benitez-Malvido *et al.* 2005). Sin embargo, se han registrado tasas mayores de depredación de semillas y plántulas en pastizales que bajo la copa de árboles y arbustos (Myster 2003). En cambio, las especies con semillas grandes dispersadas por animales son menos susceptibles a los patógenos que

las especies de semillas pequeñas (Sork 1987; Brokaw y Scheiner 1989) y presentan tasas menores de depredación de semillas y plántulas, además de que son más resistentes a las sequías y de que su establecimiento está menos limitado por los pastos (Nepstad *et al.* 1990b; Hooper *et al.* 2002). Sin embargo, con frecuencia estas semillas son dispersadas por animales que no cruzan los pastizales (Guevara y Laborde 1993; Hecht 1993; Estrada y Coates-Estrada 2001, 2005; Laborde *et al.* 2008), a menos de que sean atraídos a ellos. Si las semillas chicas son dispersadas a los pastizales pero no sobreviven, y las semillas grandes sobreviven pero no son dispersadas hacia los pastizales, la regeneración en los pastizales ganaderos se encuentra realmente limitada, dado que la lluvia de semillas representa el único potencial de su regeneración.

La disponibilidad de semillas es un factor limitante muy intenso para la regeneración de las selvas (Wijdeven y Kuzee 2000). La vegetación de un pastizal difícilmente atrae dispersores de semillas de la selva (Janzen 1988), por lo que las semillas grandes sólo son dispersadas a los pastizales en cantidades muy pequeñas y a distancias pequeñas de los remanentes de selva (Guevara *et al.* 1986; Nepstad *et al.* 1991; Laborde *et al.* 2008, entre otros). Dado que los animales diurnos suelen evitar campos abiertos, la dispersión por viento es más común en los pastizales (Guevara y Laborde 1993). En general, la lluvia y el banco de semillas van disminuyendo con la distancia al borde de las selvas, de manera que pocas semillas logran llegar a más de 10 m del borde de la selva, y por ello la regeneración es lenta (Aide y Cavellier 1994). La falta de semillas es una barrera extremadamente fuerte para la

regeneración y el potencial de regeneración dado por las pocas semillas que llegan se ve reducido por la depredación de semillas y plántulas.

#### 2.4.2 Competencia con pastos

Los pastos favorecen la germinación de semillas, pero también afectan el establecimiento de plántulas leñosas. Los pastos reducen la temperatura del suelo y evitan la desecación de las semillas, por lo que aumentan la tasa de germinación (Aide y Cavelier 1994; Holl 1999). Un estudio en la selva baja caducifolia de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia, no mostró ningún efecto de los pastos sobre el establecimiento de plántulas leñosas en los primeros cinco meses. Sin embargo, muchos estudios en las selvas tropicales húmedas muestran que los pastos exóticos representan una barrera fuerte para la regeneración de selvas (Buschbacher 1986; Nepstad *et al.* 1991; Parrotta 1995; Holl 1999). Aunque la germinación sea mayor en matrices de pastos, la supervivencia de plántulas leñosas es significativamente menor 21 meses después de su germinación (Edwards *et al.* 2005); inclusive, en pastizales abandonados de la isla de Barro Colorado, Panamá, la presencia de pastos exóticos no permitió el establecimiento de especies leñosas nativas, pero sí incrementó la germinación (Hooper *et al.* 2002). La competencia con pastos afecta no sólo el establecimiento de especies sucesionales tardías sino también el de las pioneras (Guariguata *et al.* 1995). Los pastos pueden favorecer la germinación, pero a medida que crecen las plántulas, éstas entran en una fuerte



competencia con los pastos que afectará la supervivencia de las plántulas leñosas.

Los pastos pueden inhibir el establecimiento de plántulas leñosas dado que sus raíces pueden competir fuertemente por nutrientes y humedad. En la selva húmeda, la biomasa subterránea es poca en la capa superficial y va aumentando después del primer metro de profundidad. En cambio, en pastizales esta biomasa se concentra en una pequeña capa poco profunda (Nepstad *et al.* 1994). Esta disposición de las raíces en los pastizales hace que el establecimiento de plántulas se complique debido a la competencia con las raíces de los pastos y otras hierbas. Es probable que las plántulas que logren establecerse en pastizales sean las que logran desarrollar raíces profundas rápidamente (Nepstad *et al.* 1991). Los pocos individuos que logran establecerse en los pastizales se enfrentan a una competencia con los pastos, lo cual reduce aún más el número de especies que pueden permanecer en ellos.

Las condiciones climáticas en los pastizales favorecen el establecimiento de pastos y hierbas más que de plántulas de especies leñosas. La alta intensidad de la luz en los pastizales puede favorecer el establecimiento de pastos y helechos (Parrotta *et al.* 1997; Powers *et al.* 1997; Butler *et al.* 2008). La presencia de estas plantas puede explicar las diferencias en la abundancia de especies leñosas establecidas en un sitio (Powers *et al.* 1997). Los pastos impiden el establecimiento de la mayoría de las semillas que llegan al pastizal; incluso bajo la copa de los árboles, muchas veces los pastos siguen siendo una fuerte barrera que impide la regeneración (Slocum 2001). Sin embargo, después de 10 a 15

años, cuando los pastos han sido sombreados por los árboles y arbustos, el proceso de sucesión natural se acelera (Grau *et al.* 2003), lo cual resulta en islas de vegetación de gran diversidad bajo las copas de árboles aislados que permanecen en los pastizales (Guevara *et al.* 1992). Bajo los árboles, los pastos pueden permanecer aproximadamente 3 años hasta que la sombra los va secando y comienzan a disminuir (Myster 2003). Puesto que en los pastizales que son abandonados el ganado no se alimenta de los pastos, éstos persisten y crecen, pudiendo así tener efectos a largo plazo sobre el establecimiento de plántulas leñosas (Scatena *et al.* 1996). Estos efectos incluyen la exclusión de especies leñosas en el reclutamiento, llevando a la modificación de la trayectoria sucesional (Myster y Pickett 1990). Las condiciones ambientales en sitios desprovistos de árboles favorecen el establecimiento de los pastos, lo cual limita el establecimiento de plántulas leñosas. Es por esto que muchos pastizales pueden permanecer por periodos de tiempo muy largos sin una cobertura arbórea aun cuando ya han sido abandonados.

#### *2.4.3 Intolerancia a la sequía y condiciones microambientales*

Los factores microambientales que limitan el establecimiento de plántulas en pastizales son: (1) la intensidad de luz y las temperaturas altas (Hecht 1993), (2) baja fertilidad del suelo (Holl *et al.* 2003; Fine *et al.* 2004; Palmiotto *et al.* 2004), (3) la humedad baja del suelo (Engelbrecht *et al.* 2002), y (4) la poca profundidad de los suelos (Molofsky y Augspurger 1992). Cuando un terreno agropecuario es

abandonado, sus condiciones abióticas están determinadas por la falta de vegetación leñosa (Myser 2004). Bajo el dosel de vegetación leñosa hay una acumulación de nutrientes mayor que la que se encuentra en sitios abiertos; esto a su vez favorece el establecimiento de nuevas plántulas (Rhoades *et al.* 1998). La humedad y los nutrientes del suelo también son mayores bajo la copa de los árboles que en el pastizal abierto (Slocum 2001). Sin embargo, una vez que la plántula se establece, la supervivencia es mayor en el sol que bajo la sombra (Garwood *et al.* 1982; Sork 1987). Las condiciones microambientales son menos severas bajo la copa de un árbol que en pastizales, lo cual favorece los mecanismos de regeneración del sitio.

En síntesis, la falta de propágulos y la competencia con pastos quizá sean las dos barreras de regeneración más difíciles de sobrepasar (Slocum 2001). No obstante, la degradación de los suelos y la escases de nutrientes en los pastizales representan una barrera más en el reclutamiento (Parrotta 1992; Kuusipalo *et al.* 1995). Las barreras de regeneración combinadas con la historia de uso ganadero hacen que el escenario de regeneración de la selva en pastizales agropecuarios sea poco optimista.

## **2.5 Manejo y facilitación de la sucesión**

Diversos estudios han intentado vencer o amortiguar las barreras de la sucesión secundaria, por ejemplo, aumentando la lluvia de semillas. Usualmente muchas semillas de especies dispersadas por viento llegan a lugares perturbados y se establecen, mientras que las

semillas dispersadas por animales llegan a estos sitios hasta que sus agentes de dispersión son atraídos (Guevara y Laborde 1993). En una selva tropical húmedo de la Amazonía, la actividad de aves fue 20 veces mayor en pastizales con árboles y arbustos remanentes que en pastizales desprovistos de vegetación (da Silva *et al.* 1996). En un estudio hecho en Los Tuxtlas se encontró que la presencia de aves y murciélagos en pastizales era baja, mientras que en cercas vivas, fragmentos de selva o en plantaciones, las aves y murciélagos aumentaron considerablemente (Estrada y Coates-Estrada 2001, 2005). La gran mayoría de las plantas de selvas tropicales son dispersadas por animales (e.g. Frankie *et al.* 1974; Howe 1977; Howe y Smallwood 1982, y muchos otros), y la mayoría de los animales dispersores de semillas evitan cruzar sitios abiertos (Schupp *et al.* 1989). Por tanto, la presencia de árboles aislados en el pastizal puede atraer animales frugívoros, y de esta manera, se puede dispersar un mayor número de semillas hacia el pastizal.

La conservación de árboles aislados puede favorecer no sólo la llegada de semillas, sino también su establecimiento. En áreas deforestadas, la densidad y la diversidad de especies reclutadas es significativamente mayor bajo árboles remanentes que producen frutos carnosos que en los pastizales abiertos (Guevara y Laborde 1993; Duncan y Chapman 1999; Harvey 2000; Slocum y Horvitz 2000a). En un pastizal de la Estación Biológica La Suerte, Costa Rica, se evaluó la llegada de semillas bajo árboles aislados de especies con diferente historia de vida (pioneras o no pioneras) y síndrome de dispersión (frutos carnosos o secos). El reclutamiento de plántulas leñosas bajo la copa de árboles aislados en el pastizal estuvo determinado por el tipo de frutos

que tenía el árbol y la cantidad de sombra que producía. Si la sombra era muy densa, ésta parecía limitar el reclutamiento de individuos bajo su copa (Slocum 2001). Al considerar árboles aislados para acelerar la regeneración se ha recomendado plantar no sólo árboles con frutos carnosos, sino también que éstos sean del mayor número de especies posible, de modo que la diversidad en el reclutamiento también aumente (Otero-Arnáiz *et al.* 1999). Para las grandes extensiones que pueden presentar los pastizales ganaderos, el efecto de los árboles aislados sobre el reclutamiento de plántulas leñosas puede no ser suficientemente amplio como para lograr la rápida regeneración de la selva.

Las plantaciones forestales pueden jugar un papel importante en la aceleración de la sucesión de selvas. Las plantaciones pueden mejorar las condiciones microambientales y atraer dispersores de semillas, y así promover la regeneración de especies leñosas (Parrotta 1992; Zamora y Montagnini 2007; Berens *et al.* 2008). En plantaciones de Toa Baja, Puerto Rico, las plántulas de diversas especies de selva secundaria húmeda fueron abundantes bajo el dosel de plantaciones, mientras que en los pastizales ni siquiera se reclutaron. Tanto en monocultivos como en cultivos mixtos establecidos en pastizales abandonados en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica, se encontró el doble de individuos de árboles y arbustos establecidos bajo el dosel de las plantaciones nativas que en los sitios sin plantación (Butler *et al.* 2008). En áreas degradadas, los monocultivos crean condiciones microclimáticas favorables para el establecimiento de especies dispersadas por la fauna silvestre (Shepherd 1994). En la selva tropical húmeda de Costa Rica se evaluó el reclutamiento de plántulas bajo

monocultivos y plantaciones mixtas de especies nativas. Las plantaciones mixtas aumentan la biodiversidad en mayor medida que los monocultivos, además de que presentan una resistencia mayor a los herbívoros y patógenos (Montagnini *et al.* 1995; Petit y Montagnini 2006). Las plantaciones mixtas de especies sucesionales tardías nativas pueden ser una mejor opción para acelerar la sucesión natural que la sucesión pasiva o el uso de monocultivos exóticos o nativos (revisión en Martínez-Garza y Howe 2003). A pesar de estos hallazgos, aún no hay suficientes estudios que analicen los diferentes efectos de las plantaciones en la recuperación de los servicios ecosistémicos (Chazdon 2008). Las plantaciones mixtas de especies nativas va un paso más adelante al asegurar la presencia de especies de la selva madura que no son dispersadas hacia los pastizales y que bien pudieran sobrevivir en ellos.

## ***2.6 Comunidad resultante del proceso de sucesión***

El conocimiento sobre la disponibilidad de propágulos y las condiciones que determinan el establecimiento de plántulas es crucial. Este tipo de conocimiento ayudará al entendimiento de los mecanismos que controlan la abundancia y la distribución de las especies de la comunidad adulta resultante del proceso de sucesión (Grubb 1977; Harper 1977). La vegetación se encuentra en un constante proceso de recambio de especies (Grubb 1977). Sin embargo, el proceso de sucesión puede detenerse o dirigirse a una composición de especies distinta de la encontrada en la selva madura (Aide y Cavelier 1994). La

estructura de la selva madura (densidad y área basal) puede recuperarse en los pastizales abandonados al cabo de pocas décadas; sin embargo, la composición de especies quizá lleguen a recuperarse al cabo de un tiempo mucho mayor (Grau *et al.* 2003). La composición de especies que se establecen en un pastizal dependerá del uso previo del sitio, y por lo tanto se promueve una alta heterogeneidad a escala local en las etapas tempranas de la sucesión (Grau *et al.* 2003). No se sabe con certeza qué proporción de la biota nativa logre estar representada en el ecosistema que se regenere de los pastizales agropecuarios (Nepstad *et al.* 1991). En pastizales de Puerto Rico se ha visto que la composición de especies pioneras que se establecen en los pastizales no es la misma que el grupo de especies pioneras que se encuentran en la selva, lo cual puede deberse a la falta de semillas de estas especies en el pastizal o a competencia con los pastos (Myster 2003). Algunas de las primeras especies pioneras en establecerse en pastizales ganaderos de las tierras bajas de Costa Rica pertenecen, por ejemplo, a las familias Melastomataceae y Piperaceae (Cusack y Montagnini 2004). El recambio de especies en paisajes fragmentados puede resultar en una gama amplia de comunidades vegetales que no necesariamente semeja la estructura vegetal ni funcional de la selva primaria.

Aunque las plantaciones pueden promover la regeneración de la selva nativa, es probable que sea necesario un cierto grado de manejo para restaurar la complejidad estructural, la diversidad y la composición florística de la selva primaria (Shono *et al.* 2007; Chazdon 2008). Con el tiempo, los colonizadores que se establecen bajo la copa de las plantaciones pueden transformar la simplicidad de un monocultivo en la estructura compleja de la selva (Lamb 1998). Sin embargo, no se sabe

hasta qué punto las plantaciones pueden promover el establecimiento de especies de estados sucesionales tardíos (Butler *et al.* 2008), en especial considerando la degradación de los suelos, la fragmentación del hábitat y la pérdida de fauna nativa (Butler *et al.* 2008). De esta manera, las plantaciones mixtas de especies de sucesión tardía se aproximan aún más a la complejidad estructural de la selva, superando las múltiples barreras de la regeneración. Sin embargo, ¿podrán estas plantaciones favorecer que la identidad de las especies reclutadas semeje la estructura vegetal de la selva madura?

### **3. Planteamiento del problema**

La meta de este estudio fue evaluar el efecto de plantaciones mixtas de especies con diferente síndrome de dispersión en el reclutamiento de plántulas leñosas en los primeros años de plantación (tres años). En particular, se examinó cómo afectan las diferentes combinaciones de plantación a la riqueza y la densidad de los individuos reclutados, en su supervivencia y crecimiento a lo largo del tiempo. Además, se pretendió determinar cómo difiere la proporción de historias de vida o gremios y síndromes de dispersión de los individuos reclutados entre las diferentes combinaciones de plantación en sus primeras etapas. Dado que las plantaciones estudiadas son jóvenes y por lo tanto los árboles que las conforman todavía no presentan frutos, se esperaba que no hubiera diferencias en la riqueza y la densidad de reclutas entre las combinaciones de plantación. En los primeros meses de exclusión los reclutas podrían ser en su mayoría pioneras, sin embargo, conforme las



especies plantadas fueran incrementando el ancho de su copa, se esperaba que el reclutamiento fuera favorecido por el cambio de condiciones micro-ambientales, permitiendo el establecimiento de más especies no pioneras. Además, se esperaba encontrar un mayor número de especies dispersadas por animales, puesto que son pocas las especies en la región de Los Tuxtlas que son dispersadas por viento (Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín 1996). También se hipotetizó que el reclutamiento estaría limitado a especies que se caracterizan por crecer en sitios perturbados y a algunas especies que se presentan como elementos aislados en el paisaje (árboles remanentes y cercas vivas). A lo largo de los 36 meses de exclusión se esperaba encontrar cambios no sólo en la densidad de individuos reclutados, sino también en la proporción de las diferentes estrategias ecológicas y tipos de dispersión.

## **MÉTODOS**

### **1. Sitio de estudio**

La región de Los Tuxtlas se localiza en la Planicie Costera del Golfo de México, en el sur del estado de Veracruz (18°05'18 y 18°45' N, 94°35' y 95°30' O). Esta región tiene una extensión de 3,300 km<sup>2</sup> y comprende altitudes que van de 200 hasta 1,700 m s.n.m. (Dirzo *et al.* 1997) Los Tuxtlas es una región de origen volcánico, con suelos formados por rocas de basalto y andesita mezcladas con cenizas volcánicas. La textura del suelo es principalmente arcillosa (48.5%), con pH de carácter ácido (4.9, Guevara *et al.* 2004). Los Tuxtlas es una de las regiones más lluviosas de México; la precipitación pluvial promedio anual es mayor que 4000 mm, con una estación húmeda de junio a febrero y otra seca de marzo a mayo. La temperatura media anual es de 25°C (Soto y Gama 1997)

### **2. Historia de uso del suelo**

Este estudio se realizó en la colonia ganadera Adolfo Ruiz Cortines, en un pastizal activo de 12 ha que está aledaño a la Estación Biológica Tropical de Los Tuxtlas. El sitio presenta un gradiente altitudinal que va de 180 a 260 m s.n.m. y ha sido utilizado para ganadería extensiva desde hace más de 30 años. La información de historia de uso del suelo fue obtenida mediante entrevistas con el dueño del terreno y con algunos pobladores de un ejido aledaño al sitio de

estudio (Laguna Escondida), quienes trabajan en el proyecto “Testing enrichment planting in fragmented tropical landscapes” (Plantaciones experimentales en paisajes tropicales fragmentados), financiado por la Fundación Nacional de Ciencia de Estados Unidos (NSF-US), dentro de cuyo contexto se llevó a cabo este estudio.

En la región de Los Tuxtlas, para establecer pastizales en áreas con selva primaria o secundaria normalmente se hace una limpieza de la vegetación del sotobosque con machetes; posteriormente, los árboles se talan con hachas. Parte de la madera de los árboles talados es utilizada para construcciones locales y algunos árboles se dejan en pie para dar sombra al ganado. Una vez que se corta toda la vegetación, se deja secar por dos meses y después se quema antes de la temporada de lluvias (finales de abril). El terreno del Sr. Benito Palacios, donde se lleva a cabo este proyecto, mide en total 46.5 ha, de las cuales 38.5 ha son pastizales ganaderos y las restantes 8 ha tienen selva primaria. En 1973 20 ha de selva primaria fueron desforestadas para ser convertidas en pastizales ganaderos. En los años posteriores se fueron desforestando paulatinamente el resto de las 38.5 ha. Después de la tala y de la quema de las primeras 20 ha, se sembró maíz de temporal y entre los surcos de maíz se sembró el pasto. Cuando el maíz se cosechó en diciembre del mismo año, el pasto ya estaba listo para alimentar al ganado lechero y el maíz no se volvió a sembrar. Esta es una práctica común en la región para la creación de pastizales. Los pastos que se sembraron en un principio fueron estrella (*Cynodon plectostachyus* (K. Schum.) Pilger) y pangola (*Digitaria decumbens* Stent) que durante los años setenta eran los únicos que se podían comprar en la región. Para compensar las pérdidas del pasto estrella debidas a las plagas que lo afectaron, este

pasto fue reemplazado con pastos exóticos como la grama (*Cynodon dactylon* (L.) Pers), y el pasto insurgente (*Brachiaria brizantha* (Hochst. ex A. Rich.) Stapf.), el último de los cuales puede reducir la fertilidad del suelo. Posteriormente también fueron introducidos el zacate señal (*Brachiaria decumbens* Stapf.) y el mombasa o tanzania (*Panicum* spp.), así como dos pastos nativos: pasto alfombra (*Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv.) y zacate grama (*Paspalum conjugatum* Berg.). En el terreno de estudio, cuando la vegetación de la selva rebrotaba, se utilizaron herbicidas para matarlas y mantener limpio el terreno. En los primeros años después de la deforestación, *Cecropia obtusifolia* Bertol., *Heliocarpus appendiculatus* Turcz., *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Trema micrantha* (L.) Blume, *Ochroma pyramidale* (Cav. ex Lam.) Urb. y *Hampea nutricia* Fryxell surgían frecuentemente entre los pastos, por lo que se aplicaba herbicida cada tres meses. El uso de herbicidas se ha ido espaciando ya que cada vez son menos las especies de la selva que se establecen. Entre las plantas de especies de árboles y arbustos que se siguen estableciendo en el pastizal activo están *Cnidocolus multilobus* (Pax) I. M. Johnston, *Cordia alliodora* (Ruiz y Pav.) Oken, *Trema micrantha*, *Piper* spp., *Conostegia xalapensis* (Bonpl.) D. Don ex DC. y *Clidemia* sp. Las especies que se establecieron en los primeros años después de la deforestación coinciden con el gremio de las pioneras de la selva, después se establecieron un grupo de especies capaces de crecer en paisajes ganaderos bajo manejo intensivo. En los primeros años después de la formación del pastizal, la producción de pasto permitía un índice de agostadero de 3 vacas/ ha. Ahora el índice de agostadero disminuyó a 2 vacas/ ha debido a la disminución en la producción de pasto. En el sitio de estudio, las vacas se van cambiando

de pastizal diariamente. Cuando disminuye mucho el pasto, se hacen rotaciones cada 3 ó 4 meses, dependiendo del tipo de pasto que tenga el terreno, para dejar que éste se recupere (Benito Palacios, Eladio Velasco, Lázaro Montes, Jorge Velasco, Domingo Velasco, *comunicación personal*).

### **3. Diseño experimental**

Se establecieron 24 parcelas excluidas del ganado en 12 ha de pastizal activo en junio de 2006. Cada parcela mide 30 × 30 m y está subdividida en cuatro subparcelas separadas con un pasillo central de 2 m de ancho y dejando un pasillo de 1 m a partir de la cerca (figura1). Los pasillos se utilizan para hacer censos de fauna y para facilitar el paso entre las plantaciones. Las parcelas están cercadas con estacas vivas de una especie dispersada por viento, *Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth ex Walp. (Fabaceae) y alambre de púas. Las estacas del cerco son podadas regularmente para evitar que tengan un efecto sobre el reclutamiento. Ocho parcelas fueron plantadas con 12 especies arbóreas cuyas diásporas son dispersadas por animales (cuatro pioneras y ocho no pioneras); otras ocho fueron plantadas con 12 especies dispersadas por viento (cuatro pioneras y ocho no pioneras) y las ocho restantes se mantuvieron como controles. En total, en cada subparcela se plantaron 144 plántulas de las 12 especies distribuidas al azar, cada plántula en el centro de un cuadro de 2 × 2 m. Mensualmente se removió toda la vegetación ubicada en un radio de a 50 cm desde la base de las plantas, hasta que estas sobrepasaban la altura de los pastos (aprox. 1.5 m). En

total se sembraron 4,608 plántulas de 24 especies arbóreas (Cuadro 1). En septiembre de 2006 todos los árboles remanentes ubicados dentro de las 12 ha fueron removidos y los rebrotes de las plantas cortadas durante la preparación del terreno no fueron considerados en el censo de reclutamiento.

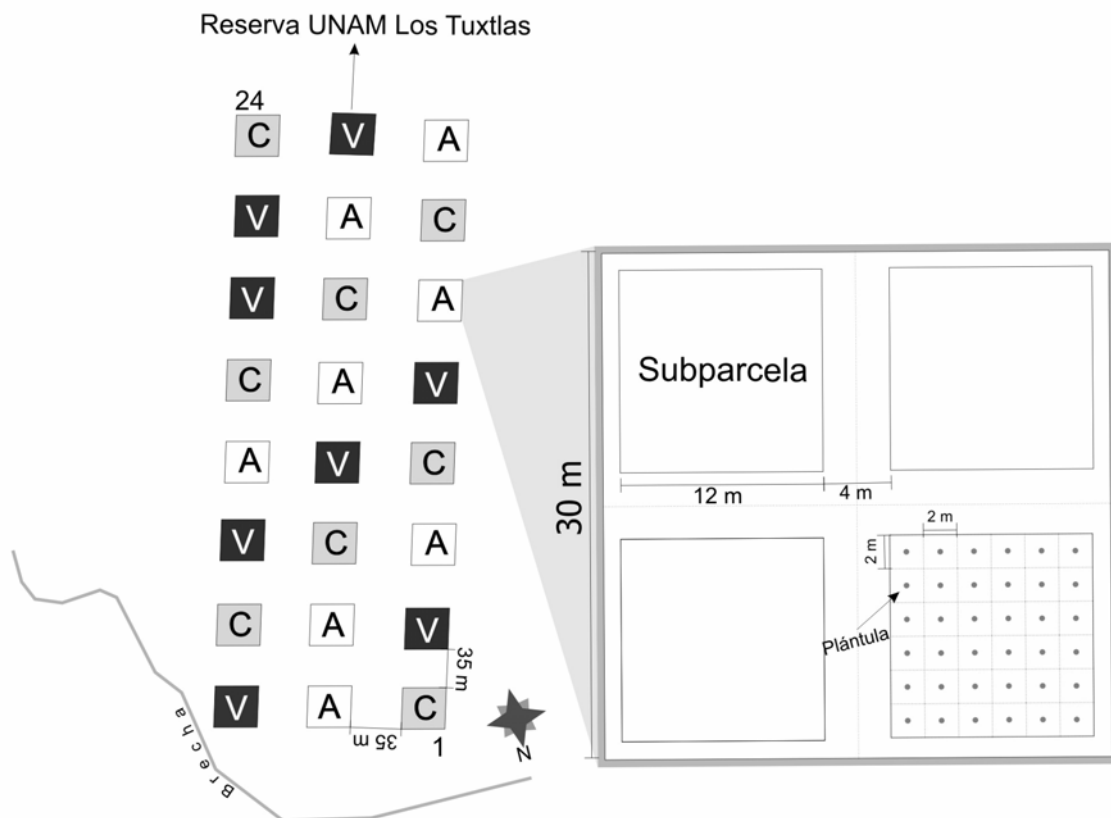


Figura 1. Diseño experimental utilizado. (A) son las áreas excluidas plantadas con especies dispersadas por animales, (V) las dispersadas por viento y (C) los controles.

En este trabajo se evaluó el reclutamiento bajo las plantaciones experimentales previamente establecidas censado de los 16 a los 36 meses después de la exclusión del ganado. El reclutamiento se censó dentro de las cuatro subparcelas de las 24 parcelas entre octubre de

2007 y junio de 2009, cada cuatro meses para cubrir los períodos de lluvias y secas en la región. Todas las plántulas encontradas fueron etiquetadas, medidas (altura, diámetro basal) e identificadas.

Cuadro 1. Especies dispersadas por viento o animales plantadas en 24 parcelas experimentales en Los Tuxtlas, Veracruz, México. Los tamaños iniciales muestran las medias  $\pm$  sus desviaciones estándar. Las especies que no muestran datos del tamaño inicial para noviembre de 2006, fueron plantadas para reemplazar otras especies en las que hubo una mortalidad muy alta.

Especie	Familia	Gremio	Tamaño inicial (nov 06)		Tamaño final (nov 08)		
			Altura (cm)	Diámetro(mm)	Altura (cm)	Diámetro (mm)	Cobertura (cm <sup>2</sup> )
<b>Dispersión por animales</b>							
<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	Cecropiaceae	<i>Pionera</i>	12.5 $\pm$ 5.0	0.37 $\pm$ 0.17	200.16	47.69	17334.47
<i>Ficus yoponensis</i> Desv.	Moraceae	<i>Pionera</i>	15.19 $\pm$ 5.0	0.36 $\pm$ 0.12	106.43	24.86	8264.72
<i>Rollinia jimenezii</i> Saff.	Annonaceae	<i>Pionera</i>	-	-	53.51	10.02	950.07
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i> (Rose) Woodson	Apocynaceae	<i>Pionera</i>	-	-	66.20	11.35	2110.46
<i>Amphitecna tuxtlenensis</i> A.H. Gentry	Bignoniaceae	<i>No pionera</i>	15.8 $\pm$ 4.2	0.51 $\pm$ 0.40	48.36	11.17	636.27
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	Moraceae	<i>No pionera</i>	26.2 $\pm$ 6.0	0.45 $\pm$ 0.08	55.73	9.91	903.15
<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton & Rose	Mimosaceae	<i>No pionera</i>	8.8 $\pm$ 3.4	0.32 $\pm$ 0.13	89.64	24.80	5367.52
<i>Dussia mexicana</i> (Standl.) Harms	Fabaceae	<i>No pionera</i>	-	-	51.68	11.26	892.51
<i>Guarea glabra</i> Vahl.	Meliaceae	<i>No pionera</i>	-	-	35.36	11.13	1166.51
<i>Inga sinacae</i> M. Sousa & Ibarra Manriquez	Mimosaceae	<i>No pionera</i>	15.3 $\pm$ 4.9	0.41 $\pm$ 0.11	106.21	22.00	8210.67
<i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl.	Moraceae	<i>No pionera</i>	7.7 $\pm$ 2.3	0.52 $\pm$ 0.48	36.64	11.35	1488.08
<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore	Sapotaceae	<i>No pionera</i>	29.7 $\pm$ 9.8	0.80 $\pm$ 0.24	55.07	12.10	1280.67
<b>Dispersión por viento</b>							
<i>Cedrela odorata</i> L.	Meliaceae	<i>Pionera</i>	20.1 $\pm$ 6.2	0.57 $\pm$ 0.14	77.34	24.65	4817.49
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaerth	Bombacaceae	<i>Pionera</i>	-	-	101.37	25.33	2285.81
<i>Heliocarpus appendiculata</i> Turcz.	Tiliaceae	<i>Pionera</i>	40.3 $\pm$ 13.6	0.78 $\pm$ 0.37	217.96	74.28	51971.10
<i>Ochroma pyramidale</i> (L.) Gaerth	Bombacaceae	<i>Pionera</i>	39.8 $\pm$ 19.2	0.64 $\pm$ 0.27	153.56	37.11	13168.35
<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Müll. Arg.	Apocynaceae	<i>No pionera</i>	-	-	49.44	10.98	706.77
<i>Bernoullia flammea</i> Oliv.	Bombacaceae	<i>No pionera</i>	19.5 $\pm$ 5.1	0.70 $\pm$ 0.30	45.91	20.42	1782.45
<i>Cordia megalantha</i> S.F. Blake	Boraginaceae	<i>No pionera</i>	6.9 $\pm$ 2.7	0.29 $\pm$ 0.11	23.37	9.51	776.65
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth.	Fabaceae	<i>No pionera</i>	-	-	40.72	9.20	2030.53
<i>Platymiscium pinnatum</i> (Jacq.) Dugand	Fabaceae	<i>No pionera</i>	28.2 $\pm$ 7.7	0.54 $\pm$ 0.12	125.20	22.26	9672.47
<i>Tabebuia guayacan</i> (Seem.) Hemsl.	Bignoniaceae	<i>No pionera</i>	5.73 $\pm$ 2.4	0.21 $\pm$ 0.12	50.20	12.22	1515.37
<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.	Vochysiaceae	<i>No pionera</i>	-	-	73.28	15.88	2924.82



#### 4. Análisis de datos

Los datos fueron analizados por medio de dos análisis de varianza de medidas repetidas (ANDEVAmr) donde la riqueza por metro cuadrado y la densidad de individuos por metro cuadrado por parcela fueron las variables dependientes y el tiempo fue la medida repetida con seis niveles, uno por censo. Las variables independientes fueron la combinación de plantación, el mecanismo de dispersión y la estrategia ecológica o gremio. La combinación de plantación tiene tres niveles: (1) parcelas sembradas con especies dispersadas por viento, (2) parcelas sembradas con especies dispersadas por animales y (3) parcelas sin siembra, control, con ocho réplicas cada uno. Las especies registradas en el reclutamiento se agruparon por su mecanismo de dispersión en bióticas (animales) y abióticas (viento o gravedad). Por último, el factor gremio tuvo dos niveles: (1) especies pioneras o sucesionales tempranas, y (2) especies no pioneras o sucesionales tardías. Todos los datos se transformaron con logaritmo base 10 + 1 para cumplir con los supuestos del ANDEVAmr. Se calcularon correlaciones de Pearson entre el porcentaje de supervivencia y los incrementos en altura y diámetro por especie. Para este análisis sólo se consideraron las especies que presentaron más de un individuo y sólo aquellos individuos que tenían al menos un año de haber sido reclutados. En los resultados se muestran promedios y desviaciones estándar de los datos no transformados. Para determinar el componente de variación que era más importante se calculó el porcentaje de variación para cada nivel de los ANDEVAs. Todos los análisis estadísticos fueron realizados en STATISTICA 7.0 (StatSoft, Tulsa, OK, E.U.A.).

## RESULTADOS

Durante 36 meses de exclusión de ganado fueron reclutados individuos de 37 especies leñosas pertenecientes a 22 familias, con una densidad de  $0.03 \pm 0.01$  ind./m<sup>2</sup>. Las familias mejor representadas por número de especies fueron Melastomataceae, Piperaceae y Euphorbiaceae, con cuatro especies cada una; *Bursera simaruba*, árbol sucesional tardío dispersado por animales y muy utilizado para la construcción de cercas vivas en la región, fue la especie dominante, con 104 individuos; *Cordia alliodora*, especie pionera dispersada por viento, y *Cecropia obtusifolia*, especie pionera dispersada por animales, con 54 y 28 individuos, respectivamente fueron la segunda y tercera más importante. La supervivencia de los reclutas fue de  $84 \pm 25\%$  después de 36 meses de exclusión. Setenta por ciento de las plántulas reclutadas fueron de especies de sucesión temprana o pioneras; de las cuales 40% del total de reclutas fueron dispersadas por animales y 30% lo fueron por viento o por otros agentes abióticos. El restante 30% de los individuos fueron especies sucesionales tardías. De éstas, 27% del total de individuos fueron de especies dispersadas por animales y el otro 3% fueron dispersados por agentes abióticos (ver Anexo).

### **5. Riqueza de reclutas**

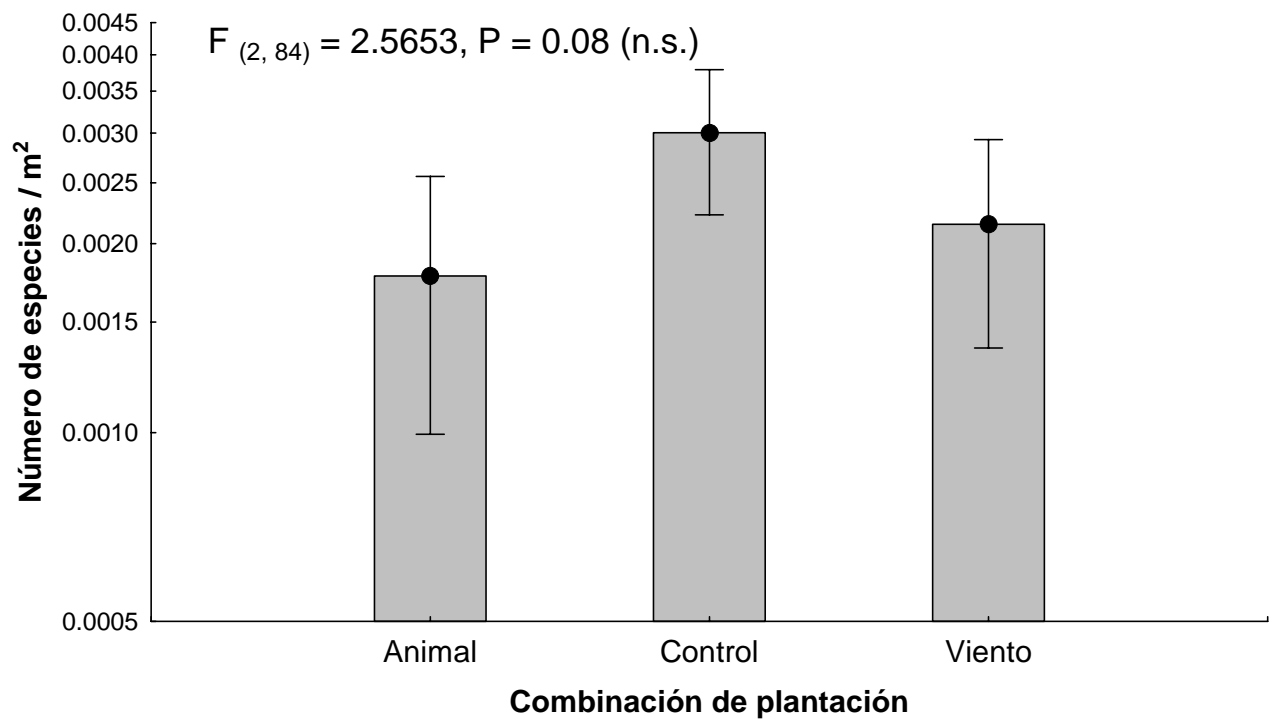
Para la riqueza, el ANDEVAmr con combinación de la plantación, gremio y tipo de dispersión de los reclutas a lo largo del tiempo mostró que durante 36 meses de exclusión del ganado, las

combinaciones de plantación no tuvieron un efecto significativo sobre la riqueza de los reclutas (Cuadro 2, Figura 2a). En general, para las combinaciones de plantación, se encontró un número significativamente mayor de especies pioneras (Figura 2b). Además hubo un mayor número de especies dispersadas de forma biótica que abiótica (Figura 2c). La riqueza aumentó significativamente a través del tiempo, en especial entre los 16 y los 20 meses de exclusión (Figura 3a). La interacción tiempo \* combinación de plantación no fue significativa para la riqueza (Figura 3b). La interacción tiempo \* gremio explicó el mayor porcentaje de varianza (0.69%); se observó un aumento significativo en la riqueza de pioneras con el tiempo, pero no en la de no pioneras (Figura 3c). En cuanto a la interacción de tiempo \* mecanismo de dispersión, las diferencias fueron significativas después de 28 meses, cuando la riqueza de especies dispersadas por animales aumentó, pero la riqueza de especies dispersadas por viento o gravedad se mantuvo constante (Figura 3f).

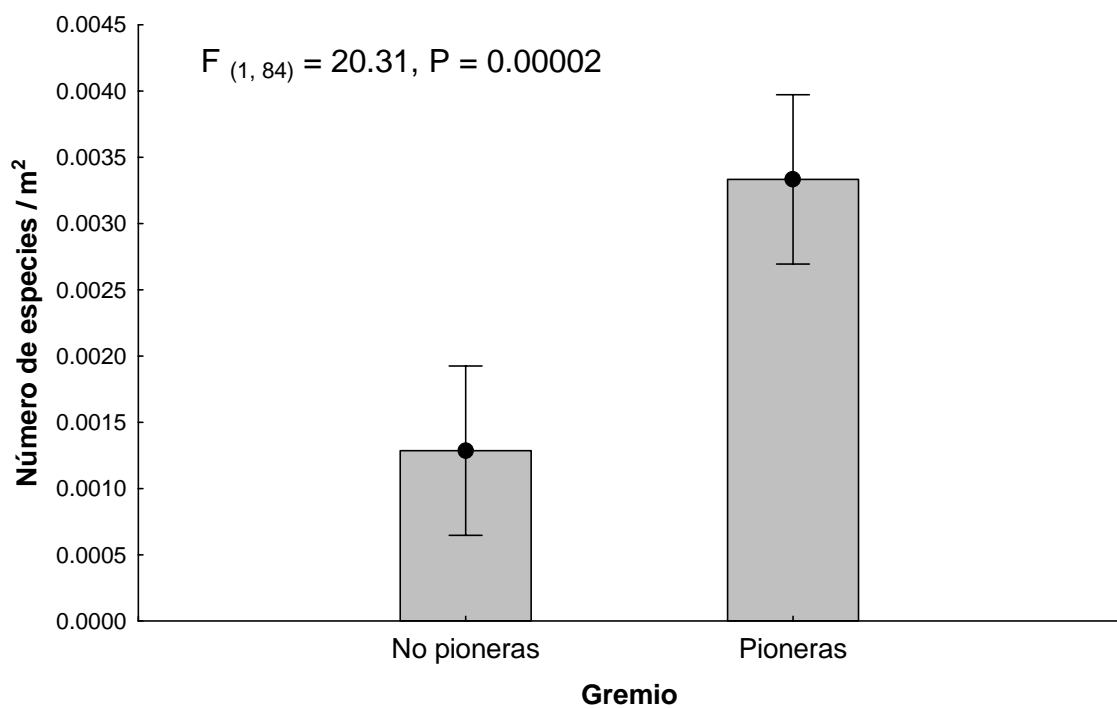
Cuadro 2. Resultados del ANDEVAmr de tres vías: combinación de plantación, gremio y tipo de dispersión. Como variable dependiente se tomó la riqueza de reclutas por metro cuadrado en seis censos. Se presentan en negritas los resultados significativos ( $P < 0.05$ ), no dice nada de la comulna de porcentaje de varianza explicada ni tampoco que significan las negritas en esa columna

	<b>g.l.</b>	<b>F</b>	<b>P</b>	Porcentaje de variación
<b>Riqueza</b>				
Combinación de plantación	2	2.57	0.08	2.12%
<b>Gremio</b>	<b>1</b>	<b>20.36</b>	<b>0.00002</b>	8.40%
<b>Tipo de dispersión</b>	<b>1</b>	<b>7.00</b>	<b>0.01</b>	2.89%
Combinación * Gremio	2	1.04	0.36	0.86%
Combinación * Dispersión	2	1.15	0.32	0.95%
Gremio * Dispersión	1	1.65	0.20	0.68%
Combinación * Gremio * Dispersión	2	1.15	0.32	0.95%
Error	84			34.67%
<b>TIEMPO</b>	<b>5</b>	<b>36.99</b>	<b>0.00000</b>	1.37%
TIEMPO * Combinación	10	1.14	0.33	0.08%
<b>TIEMPO * Gremio</b>	<b>5</b>	<b>18.71</b>	<b>0.00000</b>	<b>0.69%</b>
<b>TIEMPO * Dispersión</b>	<b>5</b>	<b>4.71</b>	<b>0.0003</b>	0.17%
TIEMPO * Combinación * Gremio	10	0.39	0.95	0.03%
TIEMPO * Combinación * Dispersión	10	0.74	0.68	0.05%
TIEMPO * Gremio * Dispersión	5	1.60	0.16	0.06%
TIEMPO * Combinación * Gremio * Dispersión	10	1.29	0.23	0.10%
Error	420			3.11%

a)



b)



c)

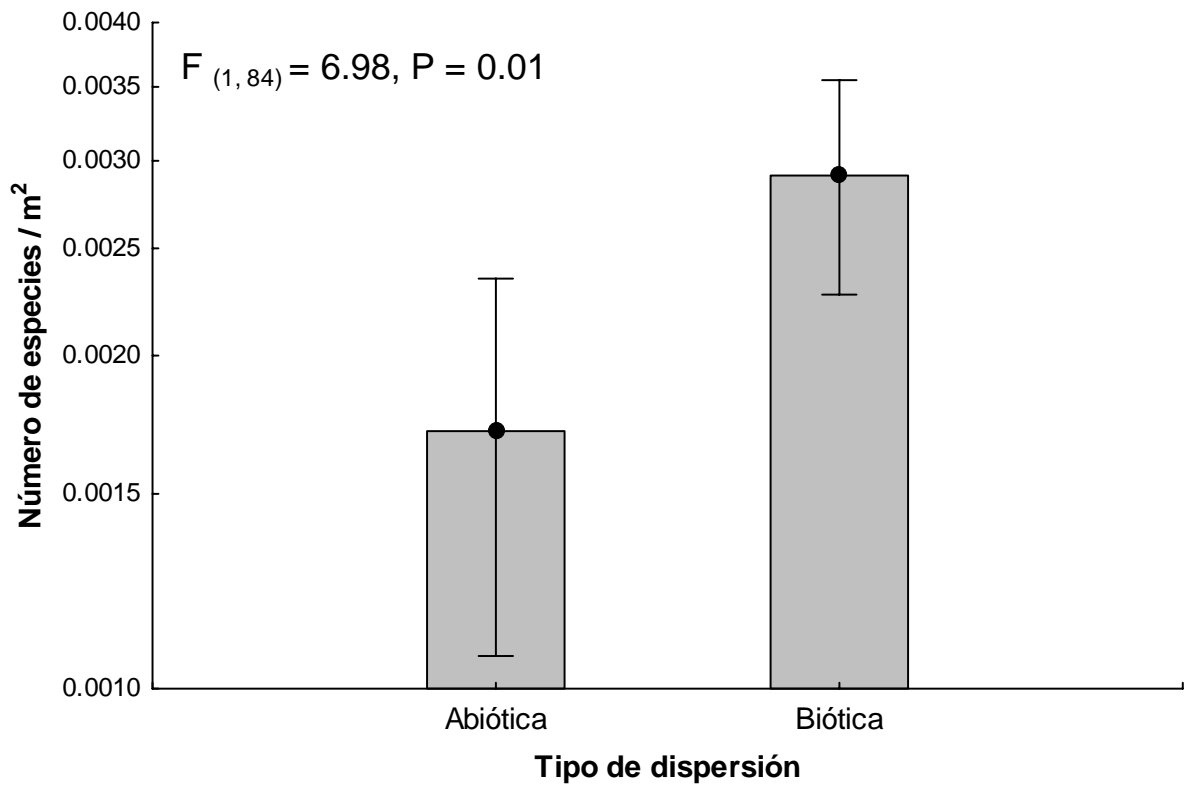
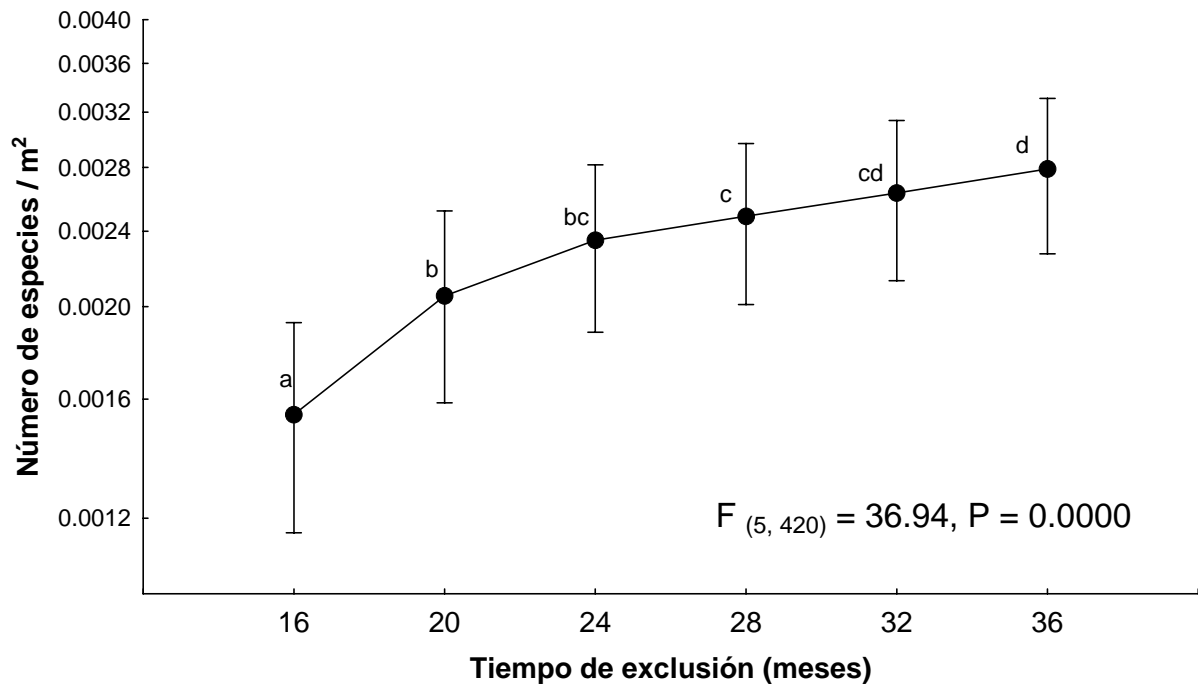
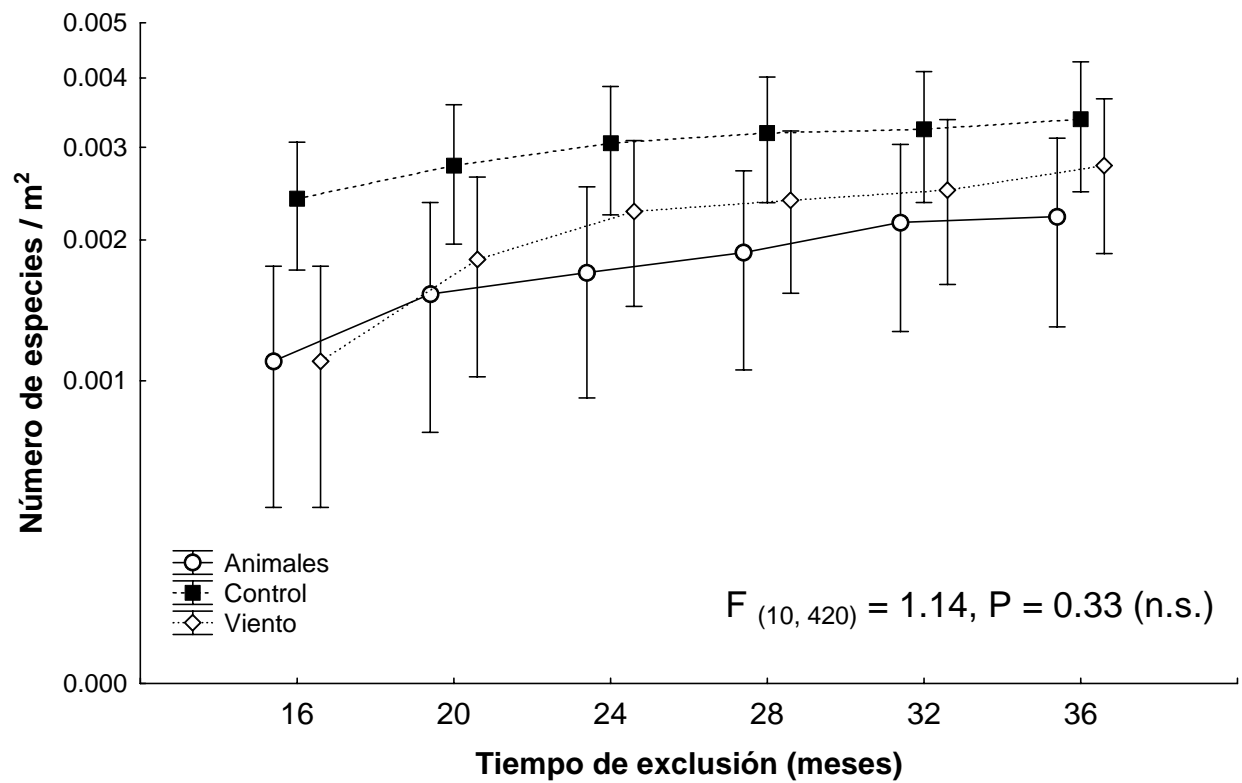


Figura 2- Riqueza de reclutas en diferentes a) combinaciones de plantación, b) gremios y c) tipos de dispersión Los Tuxtlas, Veracruz, México. El eje Y se presenta en escala logarítmica. Las columnas representan los promedios y las barras indican los intervalos de confianza de 95%.

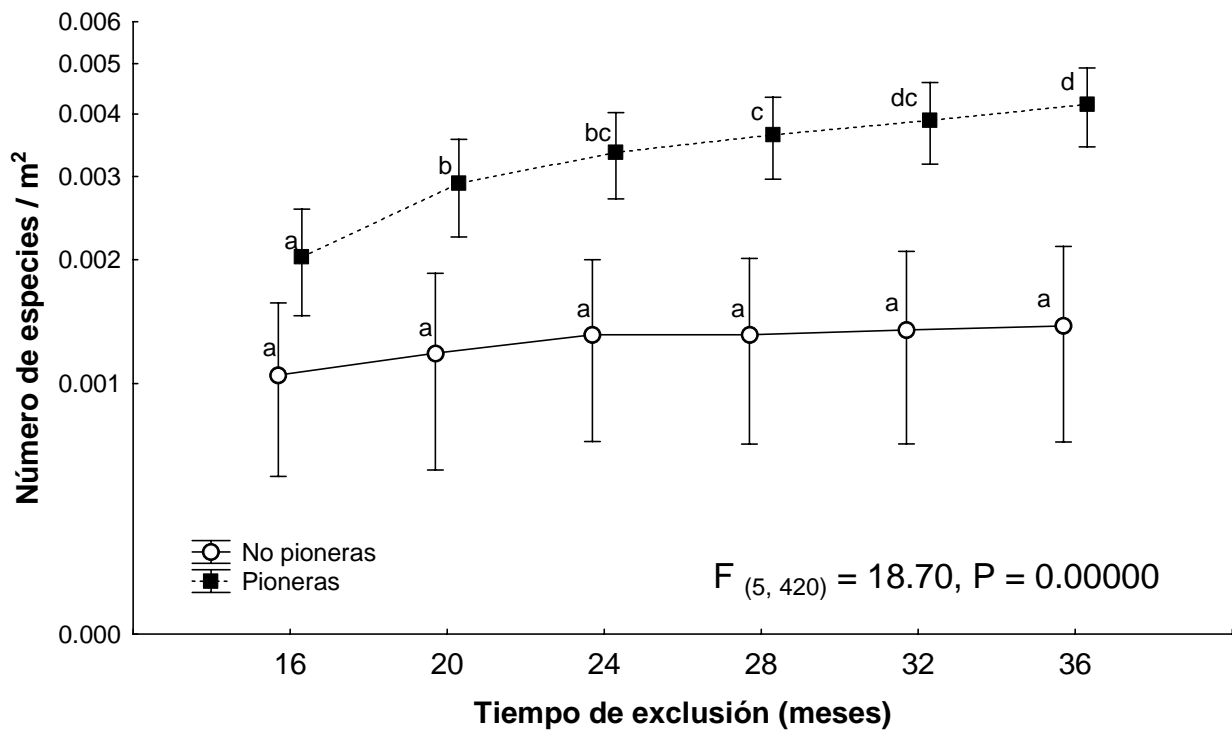
a)



b)



c)



d)

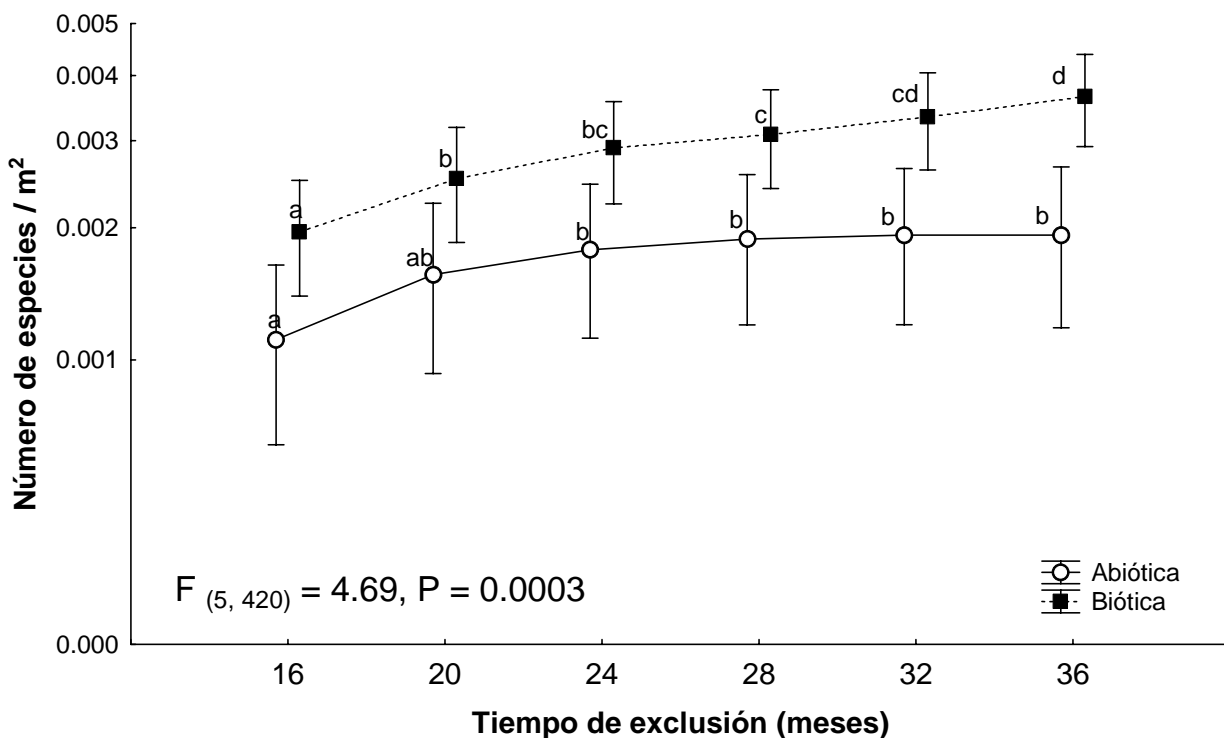


Figura 3- Densidad de especies reclutadas por a) tiempo, b) combinación de plantación \* tiempo, c) gremio \* tiempo y d) tipo de dispersión \* tiempo en Los Tuxtlas, Veracruz, México durante 24 meses (2007-2009). El eje Y se presenta en escala logarítmica. Los círculos, cuadros y rombos representan los promedios y las barras indican los intervalos de confianza de 95%. Las letras diferentes indican diferencias significativas mostradas en una prueba post hoc.



## 6. Densidad de reclutas

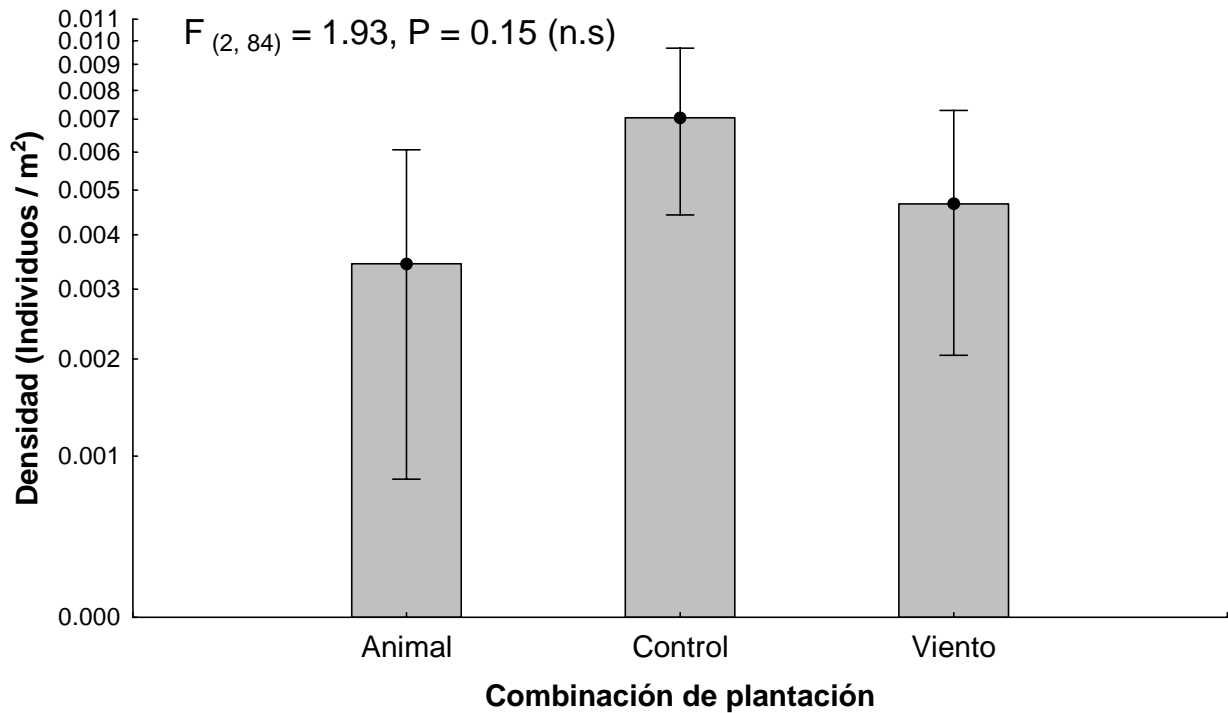
Los resultados del ANDEVAmr por combinación de la plantación, gremio y tipo de dispersión de la densidad de reclutas a lo largo del tiempo no mostraron diferencias entre las combinaciones de plantación (Cuadro 4, Figura 3a). Hubo significativamente más individuos reclutados con dispersión biótica que abiótica (Figura 3b). Con el tiempo la densidad de reclutas aumentó significativamente, en especial en los primeros censos (Figura 3c). La interacción de gremio\* tiempo mostró que para el primer censo no había diferencias entre los gremios de las reclutas; sin embargo, para los censos posteriores, el número de especies pioneras aumentó significativamente, mientras que el número de reclutas no pioneras se mantuvo prácticamente constante a lo largo del tiempo (Figura 3d). La mayor proporción de la varianza fue explicada por la interacción de tiempo \* combinación de plantación \* tipo de dispersión (porcentaje de variación = 0.22%). La densidad de reclutas con dispersión abiótica no aumentó con el tiempo en las plantaciones de especies dispersadas por animales, mientras que en las parcelas control, el aumento de reclutas dispersadas por viento presentó diferencias significativas entre los meses 16 y 36. No obstante, en las parcelas con plantación de especies dispersadas por viento, el aumento de reclutas dispersadas por viento fue significativo con el tiempo, en especial a partir de los 32 meses de exclusión del ganado. Los individuos reclutados dispersados por animales tuvieron un comportamiento distinto en las combinaciones de plantación. En los controles, el número de individuos reclutados fue significativamente mayor que en las parcelas con plantación; sin embargo, no hubo ningún aumento e incluso se

observó una disminución (no significativa) ocasionada por la mortalidad de los reclutas que se establecieron en los primeros meses. Las parcelas con plantación presentaron un aumento constante de individuos reclutados con el tiempo. Las parcelas con plantaciones de especies dispersadas por viento no presentaron diferencias con los controles en número de reclutas a partir de los 24 meses de exclusión, mientras que en las parcelas con plantación de especies dispersadas por animales, no hubo diferencias con las parcelas control hasta el mes 32 (Figura 3e, Cuadro 3).

Cuadro 3. Resultado de ANDEVA de medidas repetidas con tres factores independientes: la combinación de plantación, la historia de vida y el tipo de dispersión. Como variables dependientes se tomaron las densidades de reclutas en seis censos. Se presentan en negritas los resultados significativos ( $P < 0.05$ )

Densidad	g.l.	F	P	Porcentaje de variación
Combinación de plantación	2	1.93	0.15	2.49 %
Gremio	1	1.90	0.17	1.22 %
<b>Tipo de dispersión</b>	<b>1</b>	<b>5.44</b>	<b>0.02</b>	3.51 %
Combinación * Gremio	2	0.05	0.95	0.07 %
Combinación * Dispersión	2	1.23	0.30	1.59 %
Gremio * Dispersión	1	1.74	0.19	1.12 %
Combinación * Gremio * Dispersión	2	0.26	0.78	0.33 %
Error	84			54.26 %
<b>TIEMPO</b>	<b>5</b>	<b>10.10</b>	<b>0.0000</b>	0.61 %
TIEMPO * Combinación	10	1.78	0.06	0.21 %
<b>TIEMPO * Historia</b>	<b>5</b>	<b>4.52</b>	<b>0.0005</b>	0.27 %
TIEMPO * Dispersión	5	0.73	0.60	0.04 %
TIEMPO * Combinación * Gremio	10	0.40	0.95	0.05 %
TIEMPO * Combinación * Dispersión	10	1.85	0.05	<b>0.22 %</b>
TIEMPO * Gremio * Dispersión	5	0.20	0.96	0.01 %
TIEMPO * Combinación * Gremio * Dispersión	10	0.72	0.70	0.09 %
Error	420			5.06 %

a)



b)

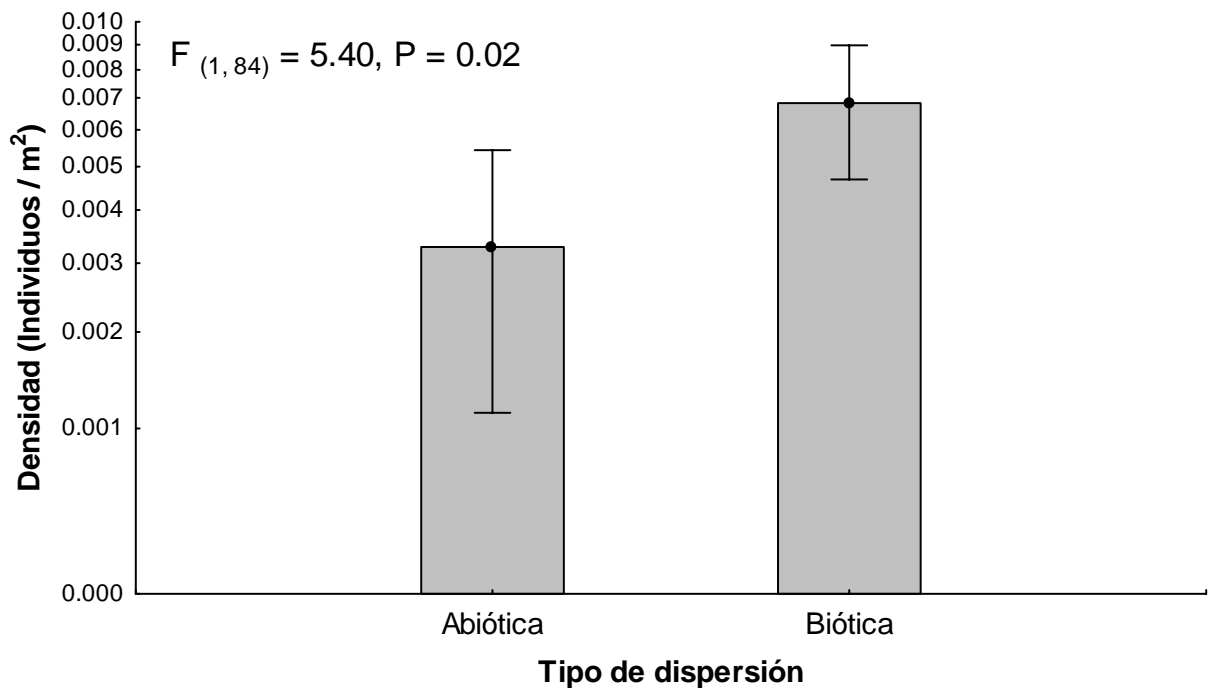
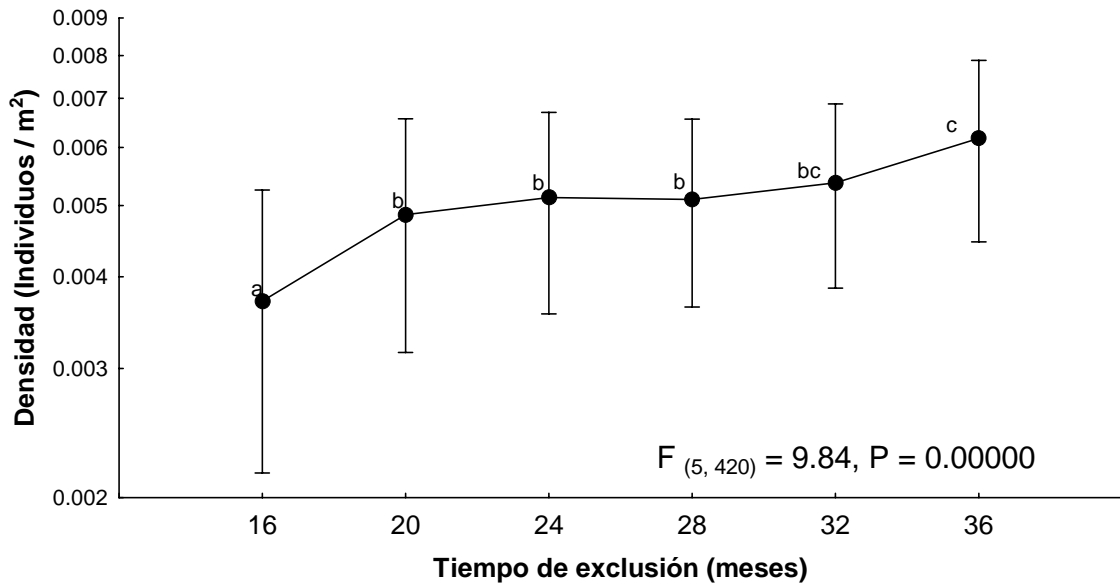


Figura 3b- Densidades de reclutas de cada a) combinación de dispersión y b) tipo de dispersión en Los Tuxtlas, Veracruz, México durante 24 meses (2007-2009). El eje Y se presenta en escala logarítmica. Las columnas representan los promedios y las barras indican los intervalos de confianza de 95%.

a)



b)

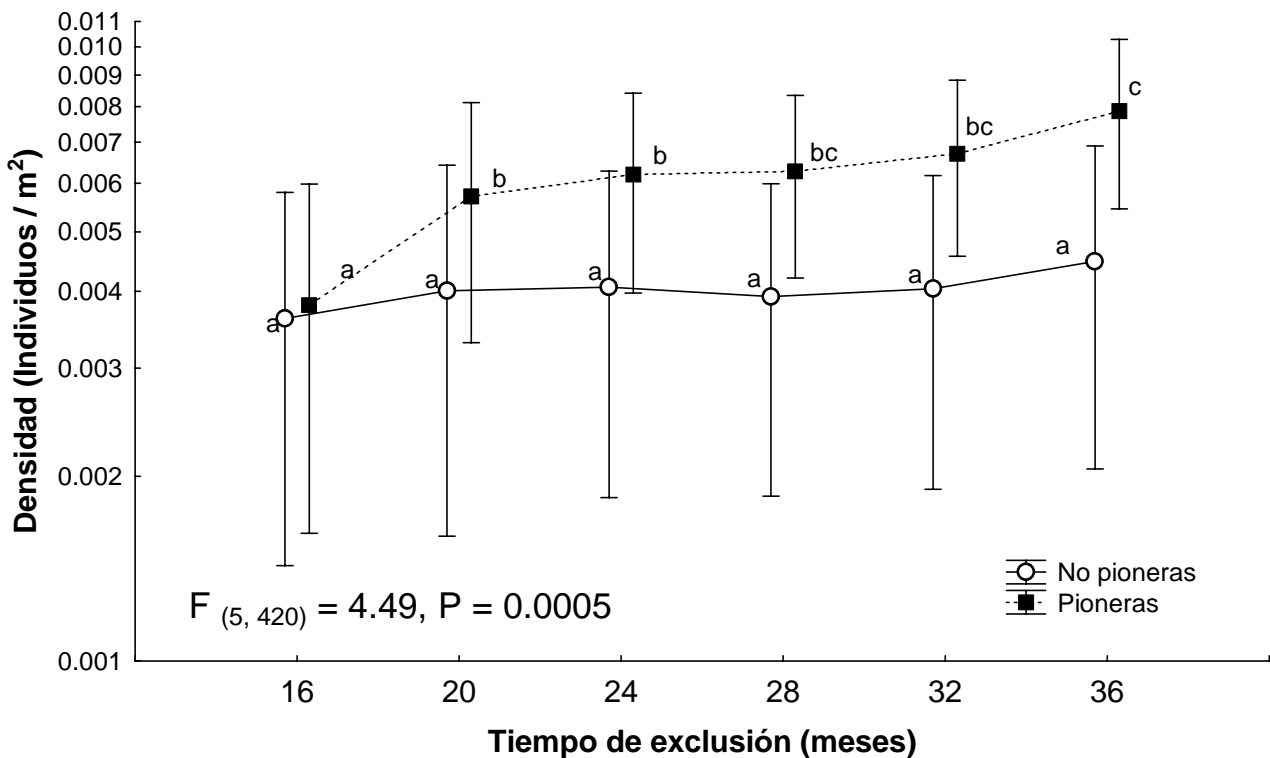


Figura 4- Cambio temporal de la densidad de reclutas acumulada a) por tiempo y b) por gremio \* tiempo en Los Tuxtlas, Veracruz, México durante 24 meses (2007-2009). El eje Y se presenta en escala logarítmica. Los círculos y los cuadros representan los promedios y las barras indican los intervalos de confianza de 95%. Las letras diferentes indican diferencias significativas mostradas en una prueba post hoc.

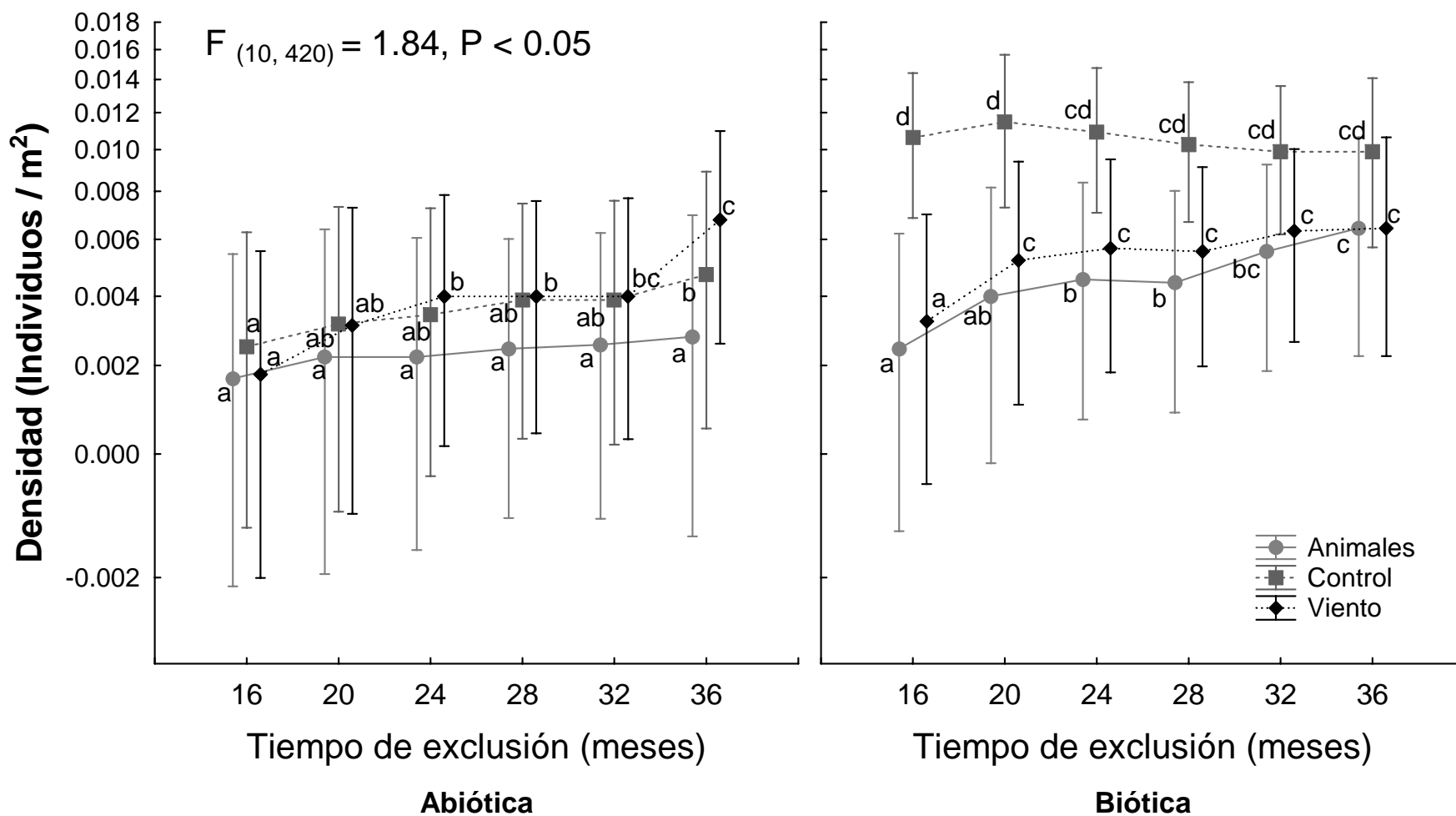
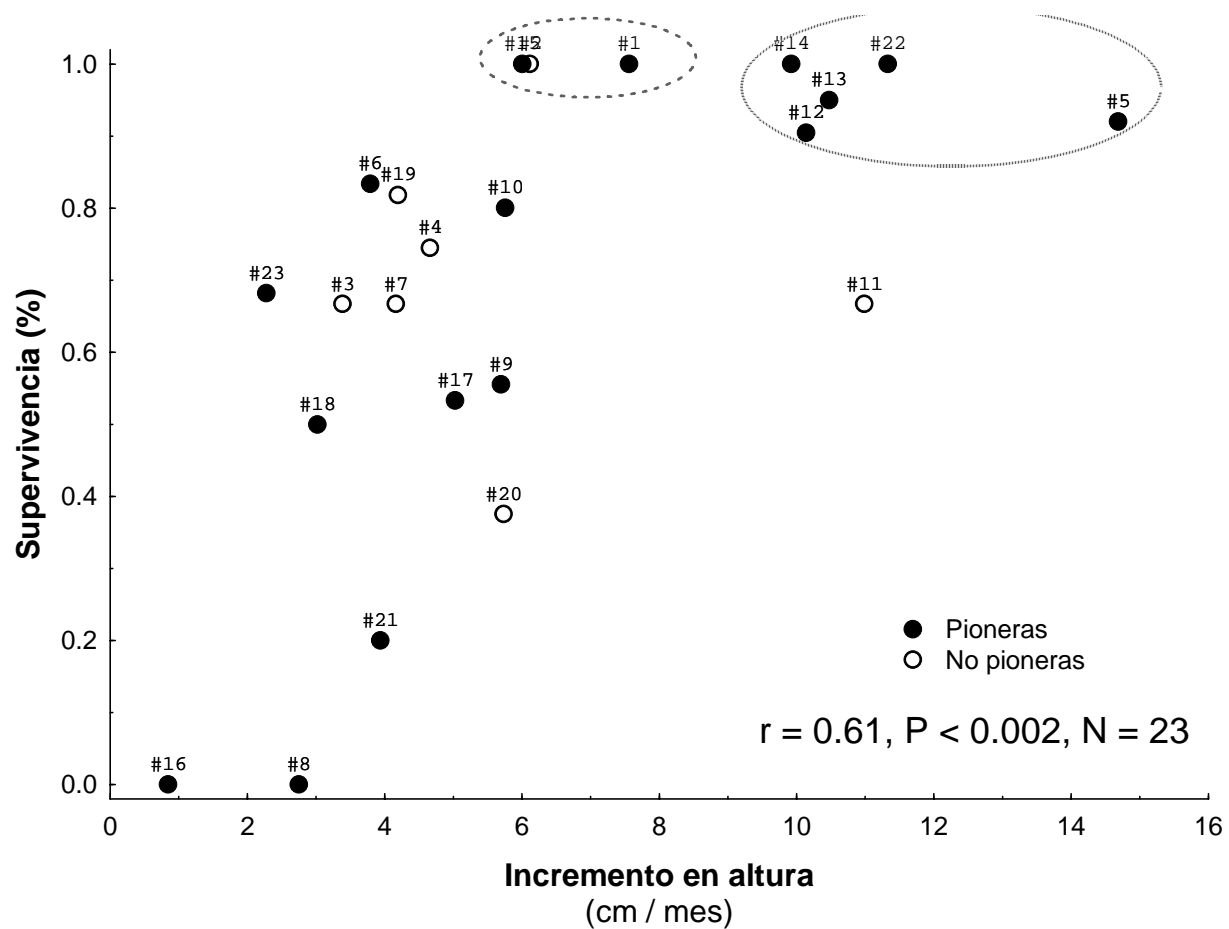


Figura 3e- Cambio temporal de la densidad de reclutas acumulada por tipo de dispersión en las diferentes combinaciones de plantación en Los Tuxtlas, Veracruz, México durante 24 meses (2007-2009). El eje Y se presenta en escala logarítmica. Los círculos, cuadros y rombos representan los promedios y las barras indican los intervalos de confianza de 95%. Las letras diferentes indican diferencias significativas mostradas en una prueba post hoc.

## 7. Supervivencia y crecimiento

La supervivencia promedio de todas las especies reclutadas durante los 36 meses fue de  $84 \pm 25\%$ . El promedio general de incremento en altura fue de  $6.2 \pm 3.4$  cm/mes, mientras que el incremento promedio del diámetro basal fue de  $1.6 \pm 1.0$  mm/mes. Las correlaciones de Pearson mostraron que las especies reclutadas con mayor supervivencia tuvieron mayor incremento en altura (Figura 4a) y mayor incremento en el diámetro a la base (Figura 4b). En ambos análisis se agruparon las pioneras más comunes de la región como especies de alta supervivencia y crecimiento (*Cecropia obtusifolia*, *Heliocarpus appendiculatus*, *H. donnellsmithii*, *Eupatorium galeotti* y *Trema micrantha*). Las especies con crecimiento y supervivencia bajos corresponden a especies arbustivas, con ciclos de vida corto y desarrollo hemicriptófito (sus yemas de perennación subsisten a ras del suelo). El gremio de las no pioneras presentó incrementos bajos y supervivencia de 40 a 100%. Sin embargo, se identificaron tres especies pioneras que presentaron supervivencia máxima, a pesar de su bajo incremento, en especial en el diámetro basal (*Albizia purpusii*, *Piper amalago* y *Acacia cornigera*).

a)



b)

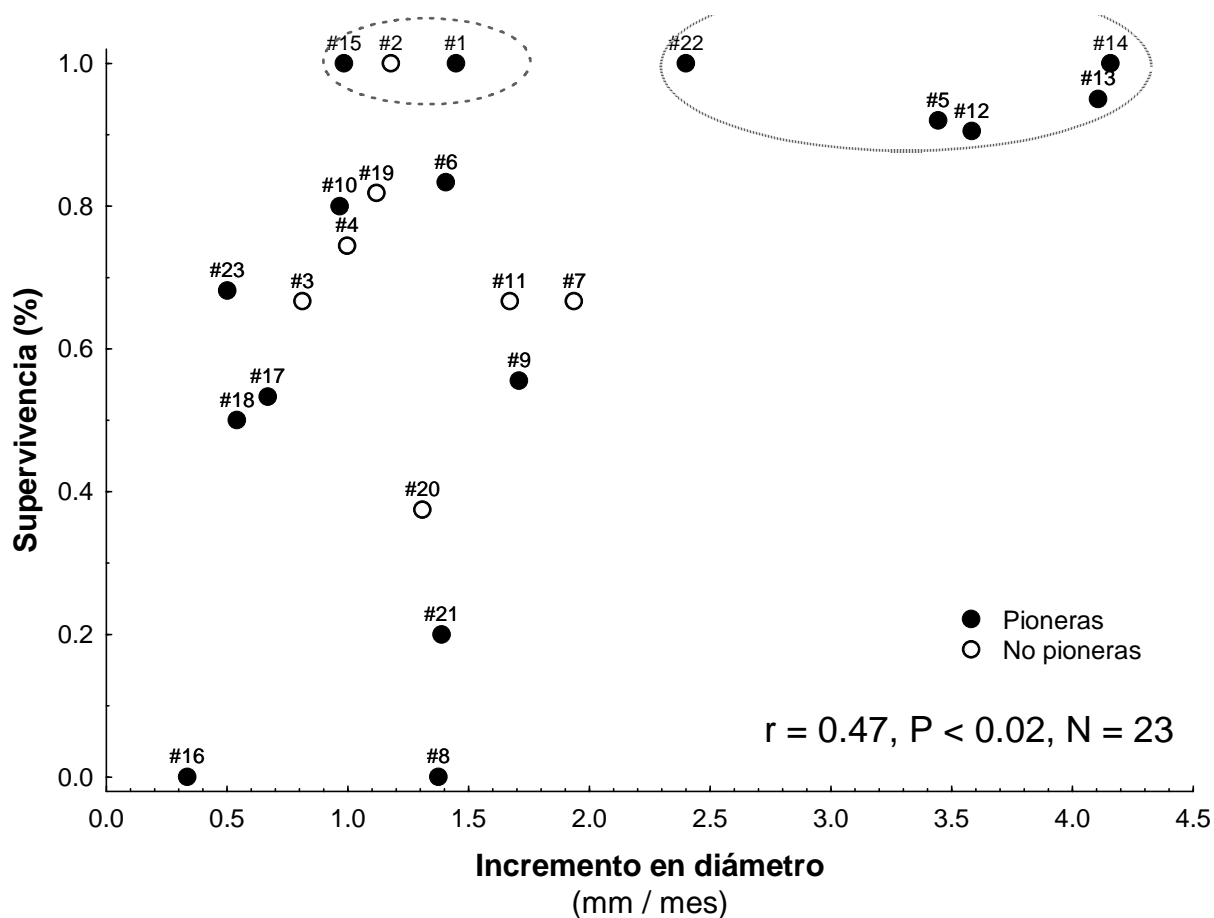


Figura 4- Relación de la supervivencia (%) de todas las especies y su incremento en a) altura (cm) y b) diámetro (mm) desde su primera medición hasta la última. Cada número corresponde a una de las siguientes especies: 1- *Acacia cornígera*, 2- *Albizia purpusii*, 3- *Alchornea latifolia*, 4- *Bursera simaruba*, 5- *Cecropia obtusifolia*, 6- *Cedrela odorata*, 7- *Cestrum racemosum*, 8- *Clidemia sp.*, 9- *Conostegia xalapensis*, 10- *Cordia alliodora*, 11- *Cupania glabra*, 12- *Eupatorium galeotii*, 13 - *Heliocarpus appendiculatus*, 14- *Heliocarpus donnellsmithii*, 15- *Piper amalago*, 16- *Piper hispidum*, 17- *Piper umbellatum*, 18- *Psidium guajaba*, 19- *Sapindus saponaria*, 20- *Tetrorchidium rotundatum*, 21- *Tibouchina longifolia*, 22- *Trema micrantha*, 23- *Witheringia nelsonii*. Los círculos negros corresponden a especies pioneras y los círculos blancos a especies no pioneras. Las elipses de líneas discontinuas indican grupos de especies con alta supervivencia con alto o bajo en incremento.



## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En este estudio se evaluó el efecto de dos combinaciones de plantaciones jóvenes, diferenciadas por el síndrome de dispersión de las especies que las conforman (23 especies en total), en el reclutamiento de plántulas leñosas en un paisaje ganadero con cerca de 35 años de uso. Se encontró que las especies que son reclutadas ahí son en su mayoría especies pioneras, las cuales se reclutan en densidades muy bajas. Se observaron aumentos, con el tiempo, en la riqueza y la densidad de individuos reclutados, pero éstos fueron lentos. Las diferentes combinaciones de plantación tuvieron efectos distintos en la densidad de reclutas que son dispersados por viento en comparación con la densidad de los dispersados por animales. Los resultados indican que la sucesión natural en paisajes ganaderos con una larga historia de uso procederá lentamente, al menos en los primeros 3 años, aún bajo plantaciones de especies leñosas nativas.

### *Efecto del tiempo en la comunidad reclutada*

Las diferencias en la riqueza y densidad de la comunidad reclutada fueron mejor explicadas por el tiempo. En plantaciones hechas en la estación La Selva Costa Rica con dos especies, se estudió el reclutamiento después de 3 años (Guariguata *et al.* 1995) de 7 años (Montagnini 2001) y de 10 años (Cusack y Montagnini 2004) y se observó que los patrones de reclutamiento fueron cambiando a lo largo del tiempo. Por ello, para entender los procesos de la sucesión natural en plantaciones es necesario hacer observaciones durante un largo periodo de tiempo (Cusack y Montagnini 2004). En la selva tropical seca de Kuranda, Australia, en

plantaciones de 4 especies nativas, las plantaciones más viejas presentaron mayor riqueza de reclutas nativas que las plantaciones jóvenes (Keenan *et al.* 1997; Keenan *et al.* 1999). En seis estudios de plantaciones de diferentes edades de especies nativas en pastizales ganaderos de selvas tropicales se encontró una fuerte correlación entre la densidad de reclutas y la edad de la plantación (Figura 5). En el primer estudio (Zahawi y Augspurger 2006), se utilizaron estacas de dos especies nativas. El uso de estacas asegura que a una edad temprana de las plantaciones, estas puedan atraer animales para alimentarse o perchar, lo cual incrementa la lluvia de semillas; además las plantaciones de estacas producen sombra rápidamente y esto favorece el reclutamiento al reducir la competencia entre las especies leñosas y el pasto. En el estudio de Guariguata (1995) se utilizaron cuatro especies nativas en monocultivos y plantaciones mixtas, mientras que Powers (1997) utilizó 7 especies (6 nativas y una introducida) en diferentes combinaciones. En el estudio de Carnevale (2002) las plantaciones fueron de 4 especies nativas plantadas en monocultivos y en una plantación mixta. El estudio de Cusack (2004) evaluó monocultivos de 6 especies maderables nativas; finalmente, Butler (2008) evaluó el reclutamiento en monocultivos y plantaciones mixtas de 12 especies nativas.

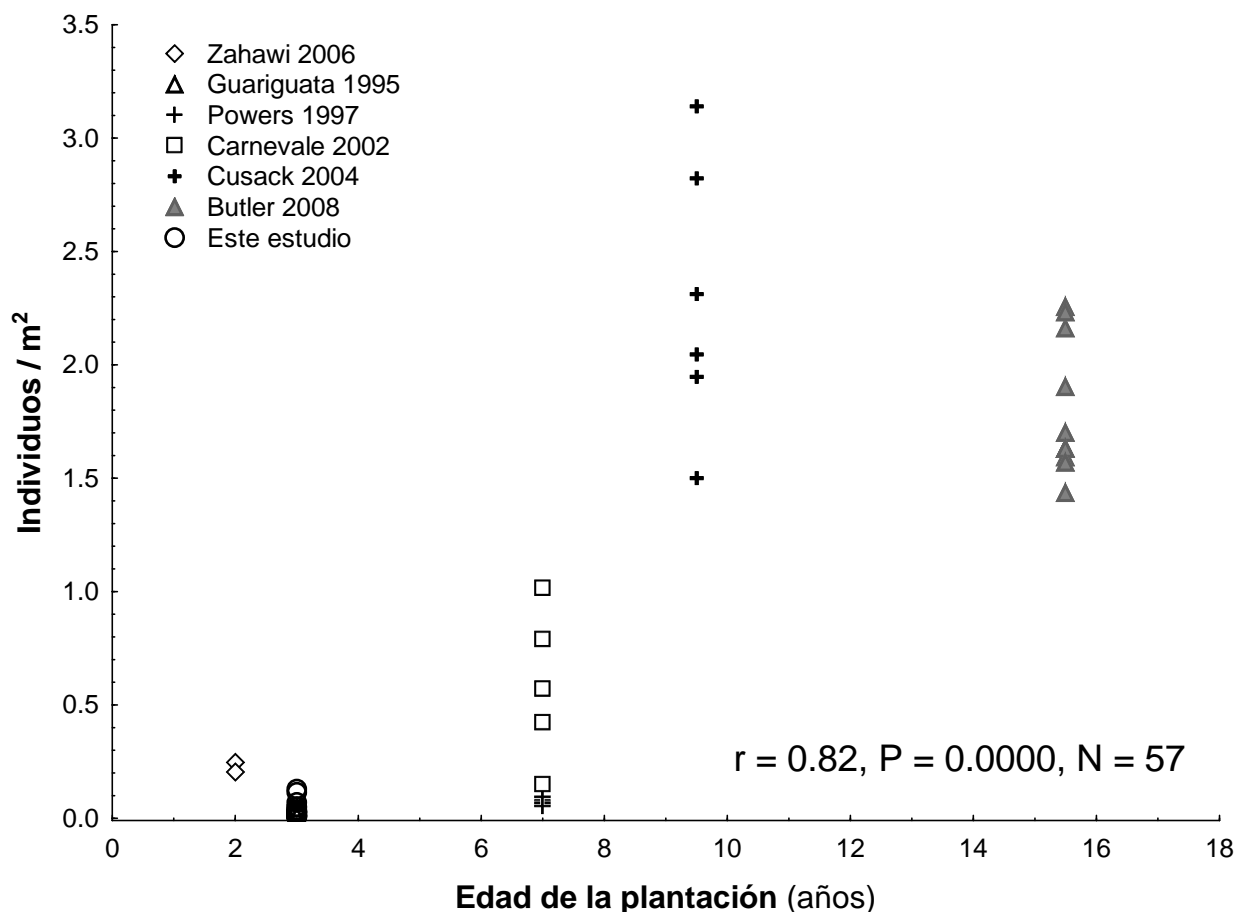


Figura 5. Relación de la densidad de reclutas con la edad de plantación que se presenta en diferentes estudios de regeneración bajo plantaciones en pastizales ganaderos de distintas selvas tropicales.

Esta correlación fue independiente de las especies plantadas y sus combinaciones y de la historia de uso del suelo. Durante los primeros años el aumento de individuos reclutados en las plantaciones fue lento, pero a partir del décimo año, este aumento fue mayor. Muchos estudios reportan el efecto de las plantaciones en el reclutamiento; sin embargo, no hay estudios que evalúen el cambio que va ocurriendo en la comunidad reclutada durante largos periodos de tiempo, sino que se basan en una sola observación de la comunidad reclutada en un único punto en el tiempo (Guariguata *et al.* 1995; Kuusipalo *et al.* 1995; Powers *et al.* 1997; Keenan *et al.* 1999; Carnevale y Montagnini 2002; Cusack y Montagnini 2004; Butler *et al.*

2008). Este estudio nos permitió observar a lo largo de 36 meses la riqueza y densidad de especies de las diferentes historias de vida y tipos de dispersión. Así mismo, el análisis en el tiempo permite detectar si los cambios en la composición de reclutas se encuentra asociada a cambios en las condiciones microambientales. En este sentido, se podrían reconocer los factores que limitan el reclutamiento de especies leñosas en un tiempo determinado. En particular, en este estudio, esperábamos que los cambios notables en la comunidad reclutada entre las plantaciones y los controles se observaran una vez que las especies plantadas comenzaran a producir frutos carnosos que atrajeran animales dispersores de semillas.

#### Efecto de las plantaciones en el reclutamiento

La plantación de árboles en pastizales puede acelerar la regeneración, sin embargo, cuando las plantaciones son jóvenes, la exclusión del ganado, por si sola es más importante para el reclutamiento de plántulas leñosas. Las plantaciones que se utilizaron fueron establecidas en parcelas excluidas del ganado en un pastizal activo. Por ello, fuera de las parcelas excluidas del ganado solamente se reclutaron dos especies de Melastomataceae (*Conostegia xalapensis* y *Clidemia* sp. observación personal). Esto se debe a que el ganado puede alimentarse de las plántulas de especies leñosas y a que parte del manejo de los pastizales incluye cortar la vegetación leñosa que se establece. Las especies anteriormente mencionadas no se las come el ganado y rebrotan rápidamente, por lo cual son difíciles de quitar de los pastizales. Los elementos que atraen animales dispersores de semillas a los pastizales juegan un papel fundamental en la regeneración de la selva (Wunderle 1997). La densidad de

semillas encontrada bajo árboles remanentes es tan alta como la que existe en la selva continua, porque estos árboles atraen animales dispersores de semillas hacia el pastizal (Janzen 1988; Laborde *et al.* 2008). Cuando estos árboles remanentes son excluidos del ganado, fungen como núcleos de regeneración al aumentar el reclutamiento bajo su copa (Guevara *et al.* 1986; Laborde *et al.* 2008). Por ello, las plantaciones que atraen animales generan un intercambio de semillas entre los remanentes de selva cercanos y las plantaciones (Slocum y Horvitz 2000b; Carnevale y Montagnini 2002; Zamora y Montagnini 2007).

Mientras que la sucesión avanza lentamente en los pastizales ganaderos, las plantaciones en esos sitios pueden fungir como catalizadores de la sucesión. La influencia que tienen las plantaciones en la colonización de otras especies leñosas bajo su dosel dependerá de las especies que sean plantadas (Guariguata *et al.* 1995). En la mayoría de los estudios donde las plantaciones se utilizan como un medio para catalizar la regeneración se han observado diferencias significativas en la riqueza y densidad de reclutas entre plantaciones y controles (Guariguata *et al.* 1995; Kuusipalo *et al.* 1995; Carnevale y Montagnini 2002; Cusack y Montagnini 2004). Sin embargo, en plantaciones jóvenes, no se han encontrado diferencias en la riqueza (Zahawi y Augspurger 2006) y densidad (Powers *et al.* 1997) de reclutas entre los controles y las plantaciones. Los resultados obtenidos en este estudio muestran que las plantaciones jóvenes en las que la mayoría de los individuos no presentan flores ni frutos (C. Martínez-Garza, UAEM, datos no publicados), aún no tienen un efecto sobre el reclutamiento en comparación con los controles. La densidad de reclutas que se encontró en este estudio es similar a la densidad encontrada en plantaciones de especies nativas de tres años en la

estación biológica La Selva, en Costa Rica (Guariguata *et al.* 1995). En plantaciones de estacas de dos años en el Parque Nacional Pico Bonito, Honduras, no se encontraron diferencias en la densidad de individuos reclutados entre los controles y las plantaciones (Zahawi y Augspurger 2006), y al igual que en este estudio, se observó una tendencia en las plantaciones a acelerar el reclutamiento. La atracción de frugívoros a zonas abiertas mediante plantaciones mixtas de especies nativas puede ayudar a acelerar la sucesión, pero esta atracción está determinada por la producción de frutos carnosos de las especies plantadas (lo cual todavía no sucede) y la arquitectura de las plantaciones.

La arquitectura de las plantaciones es un factor que influye en el reclutamiento de plántulas leñosas. El reclutamiento aumentó bajo el dosel de plantaciones de 9 a 10 años establecidas en pastizales en tierras bajas de Costa Rica al sombrear los pastos, al aumentar la cantidad de nutrientes debido a la producción de hojarasca y al favorecer la creación de sitios apropiados para el establecimiento de especies que normalmente no se establecen en áreas abiertas (Cusack y Montagnini 2004). En pastizales en el noreste de Costa Rica se encontró que el reclutamiento bajo la copa de árboles aislados estuvo determinado por el tipo de frutos que tenía el árbol, pero también por la densidad de la sombra que producía. Se evaluaron árboles aislados de *Ficus* spp. (frutos carnosos y sombra densa), *Pentaclethra macroloba* (frutos secos y sombra densa), *Cecropia* sp. (frutos carnosos y sombra escasa) y *Cordia alliodora* (frutos secos y sombra escasa). Si los frutos eran carnosos el reclutamiento de plántulas leñosas bajo la copa era mayor que si los frutos eran secos, pero si la sombra era muy densa, el reclutamiento era menor que cuando la sombra era escasa; probablemente la sombra densa

limitaba el crecimiento de los reclutas debido a la falta de luz (Slocum 2001). Las diferencias en la cobertura de la copa de las especies plantadas influye en el reclutamiento debido a que los pastos pueden ser sombreados si la copa es densa y por lo tanto capaz de reducir la competencia con los pastos (Kuusipalo *et al.* 1995). Por ejemplo, en plantaciones en la estación de La Selva, Costa Rica, donde hubo menor incidencia de luz, el reclutamiento de árboles se vio favorecido; en cambio en las plantaciones donde la luz aún penetraba en gran medida, dominó el crecimiento de arbustos y hierbas; en las parcelas control no se encontró reclutamiento de especies leñosas dado que éstas aún estaban dominadas por pastos (Guariguata *et al.* 1995). Algunas de las reclutas crecen y llegan a formar parte del dosel de las plantaciones (revisión en Keenan *et al.* 1999). En este estudio la mayoría de las parcelas, con y sin plantación estuvieron dominadas por pastos y el reclutamiento fue bajo, sin embargo, en algunas parcelas en las que el dosel comenzó a ser más cerrado, el reclutamiento fue mayor y las reclutas formaron parte del dosel de las plantaciones. La arquitectura de las especies plantadas influye en la comunidad reclutada. A medida que los árboles plantados van aumentando el ancho de sus copas, el reclutamiento irá aumentando probablemente al cambiar las condiciones microambientales bajo su copa.

En La Selva, Costa Rica, hay una relación positiva significativa entre el ancho de la copa de las plantaciones y el reclutamiento de especies o individuos dispersadas por viento (Butler *et al.* 2008). Se ha observado que las copas de los árboles pueden frenan las semillas dispersadas por el viento, al funcionar como una barrera física que impide que continúen alejándose (Bacles *et al.* 2006), haciendo que se acumulan bajo las copas. En este estudio, la riqueza de especies

reclutadas dependió de la combinación de plantación, el tipo de dispersión de los reclutas y el tiempo de exclusión, lo que mostró un mayor número de individuos reclutados dispersados por viento (específicamente de *Cordia alliodora*) a los 36 meses. Este aumento de individuos reclutados coincide con un aumento en la cobertura en las plantaciones con respecto a los controles ( $F_{(2, 21)}=9.83$ ,  $P = 0.0009$ , C. Martínez-Garza, UAEM, datos no publicados). Las plantaciones de especies que desarrollan una copa ancha favorecerán el reclutamiento bajo su copa.

#### Comunidad reclutada en los pastizales ganaderos con manejo intensivo

La riqueza de plantas leñosas que pueden establecerse en pastizales tropicales es reducida. Para la región de Los Tuxtlas, se han reportado más de 300 especies de árboles en 4986 ha de selva (Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín 1996). En los pastizales excluidos del ganado que se estudiaron, se encontró que bajo plantaciones jóvenes y en condiciones de regeneración natural (controles), la riqueza alcanzada al cabo de tres años fue sólo del 12% de la riqueza de especies leñosas reportada para la selva madura. El 70% de las especies registradas fueron pioneras. Esto es consistente con los resultados obtenidos bajo plantaciones mixtas en la Estación Biológica de La Selva, Costa Rica, donde la mayoría de las plántulas establecidas bajo las plantaciones fueron especies pioneras de la selva secundaria cercana (Butler *et al.* 2008). La riqueza de especies leñosas reclutadas bajo plantaciones jóvenes está limitada a pocas especies de sucesión temprana.

La mayoría de las especies que logran establecerse en pastizales ganaderos están ausentes en la selva madura. En plantaciones establecidas en pastizales ganaderos de la selva tropical de



Kalimantan, Indonesia, la mayoría de los individuos reclutados bajo su dosel fueron de especies pioneras y de selvas secundarias (Kuusipalo *et al.* 1995), también conocidas como pioneras tardías (Martínez-Ramos 1985). En Puerto Rico se ha visto que la composición de especies pioneras que se establecen en los pastizales no es la misma que el grupo de especies pioneras que usualmente se establecen en los claros grandes dentro de la selva primaria (Myster 2003). Muchos estudios han reportado que las primeras especies pioneras en establecerse en pastizales ganaderos son de las familias Melastomataceae y Piperaceae (Guariguata *et al.* 1995; Powers *et al.* 1997; Carnevale y Montagnini 2002; Cusack y Montagnini 2004). Al igual que en otros estudios, en Los Tuxtlas se encontró que la mayor parte de los individuos reclutados fueron de las familias Melastomataceae, Piperaceae y Euphorbiaceae (este estudio). Las especies pioneras de pastizales y pioneras tardías son las especies que logran establecerse con mayor facilidad en los pastizal, posiblemente debido a las condiciones ambientales adversas que se presentan en pastizales ganaderos con una larga historia de manejo intensivo.

Bajo plantaciones mixtas también pueden reclutarse especies no pioneras. Las especies de la selva primaria o no pioneras se reclutan en menor densidad bajo plantaciones que las pioneras (Guariguata *et al.* 1995; Kuusipalo *et al.* 1995; Carnevale y Montagnini 2002; Zahawi y Augspurger 2006). Estas especies crecen fuera de la selva como árboles aislados (Kuusipalo *et al.* 1995) que pueden fungir como núcleos de regeneración, puesto que incrementan la llegada de semillas que son dispersadas por animales y mejoran las condiciones microambientales para el establecimiento (Guevara *et al.* 1986; Guevara y Laborde 1993; Laborde *et al.* 2008). Ese fue el caso de las

especies no pioneras más abundantes encontradas en este estudio (*Bursera simaruba*, *Tetrorchidium rotundatum*, *Albizia purpusii* y *Sapindus saponaria*). Se encontró una densidad similar ( $F_{(2, 21)} = 0.46$ ,  $P > 0.64$ ) y alta de individuos de *Bursera simaruba* bajo las plantaciones y en los controles a pesar de que la llegada de semillas de estas especies para el primer año de exclusión fue nula (Martínez-Garza *et al.* 2009). La densidad de semillas de *Tetrorchidium rotundatum* encontradas en 11 meses fue de 0.07 semillas/m<sup>2</sup> (Martínez-Garza *et al.* 2009) y sin embargo, esta especie estuvo bien representada en el reclutamiento. *Albizia purpusii* y *Sapindus saponaria* también fueron reclutadas, aunque nunca fueron registradas en la lluvia de semillas del primer año de exclusión (Martínez-Garza *et al.* 2009). La presencia de estas cuatro especies no pioneras puede ser explicada por la existencia de un banco de semillas que se acumuló en los suelos del pastizal hasta la preparación del sitio, cuando se quitaron todos los árboles remanentes en las 12 ha donde se trabajó (Howe *et al.* en revisión). Además, las semillas de *Bursera simaruba* tienen una testa dura que evita la desecación del embrión, permitiéndole durar mayor tiempo en el banco de semillas que otras especies no pioneras de la selva tropical. Del resto de las especies no pioneras reclutadas en el periodo de estudio se encontraron menos de 3 individuos. La comunidad de especies reclutadas durante los 36 meses de exclusión se redujo a especies pioneras de pastizales y a algunas especies no pioneras remanentes en el banco de semillas.

#### Factores que determinan la composición de la comunidad reclutada

La depredación de semillas y plántulas, y la competencia con los pastos, son barreras que pueden afectar fuertemente el reclutamiento.

Considerando que el tiempo de exclusión fue lo que mejor explicó el reclutamiento en este estudio, podemos suponer que hubo cambios en las condiciones bióticas y abióticas iniciales y posteriores. Se ha reportado que los pastos pueden afectar positiva (Aide *et al.* 1995) o negativamente al establecimiento, el crecimiento y la supervivencia de las especies leñosas (Holl 1999, Nepstad *et al.* 1991, Parrota 1995, entre otros). En los resultados del presente estudio se puede ver que entre los 16 y los 24 meses de exclusión, la densidad de reclutas fue mayor en comparación con los meses posteriores (>24 meses). Cuando se establecieron las plantaciones, se cortaron todos los árboles aislados mientras que el pasto era corto (5-10 cm de altura) debido al ramoneo del ganado, lo cual pudo haber favorecido el establecimiento de más plántulas justo después de la exclusión del ganado. Para junio de 2009 la altura promedio del pasto estrella (*Cynodon plectostachyus*) era de  $78.6 \pm 12.9$  cm, mientras que ocupaba, en promedio  $89 \pm 13\%$  de las parcelas con plantación y control; a partir de una altura de del pasto de  $15.2 \pm 6.6$  cm la luz directa no llega al suelo (C. Guzmán, UIC, datos no publicados). Esta condición pudiera afectar negativamente al reclutamiento, ya que las semillas que llegan y logran germinar tendrían que crecer rápidamente y rebasar el nivel del pasto para alcanzar la luz. La relación encontrada entre el incremento en altura y la supervivencia de las diferentes especies apoya esta idea, ya que las especies que lograron crecer rápidamente fueron las que presentaron mayor supervivencia. Los pastos pudieron haber limitado el reclutamiento de las especies que presentaron un incremento bajo en altura. En la selva tropical húmeda de Kalimantan, Indonesia, se encontró que algunas especies del género *Acacia* son capaces de suprimir eficientemente a los pastos y a las hierbas (Otsamo *et al.* 1995). Esto podría explicar la

alta supervivencia de *Acacia cornígera* en las parcelas de este experimento, a pesar de sus bajos incrementos en altura y diámetro. Quizá los pastos no supriman el crecimiento de esta especie, al igual que se ha visto en Indonesia para otra especie del género *Acacia*.

Las especies leñosas que presentan altos incrementos en su diámetro basal se establecen más exitosamente en el pastizal. En la selva tropical húmeda de Kalimantan, al igual que en el presente estudio, se reportaron bajas tasas de supervivencia de plántulas de especies leñosas debidas a la poca profundidad a la que logran penetrar las raíces debido a la compactación del suelo. Para las especies plantadas en las parcelas de este estudio se encontró una relación positiva entre el diámetro basal y la biomasa de las raíces (Martínez-Garza *et al*, en revisión). La relación encontrada entre el incremento del diámetro basal y la supervivencia de las reclutas encontradas en este estudio quizá esté relacionada con la biomasa de las raíces de las reclutas. El poco incremento en el diámetro basal de las plántulas se podría explicar por la dificultad de penetración de las raíces en suelos compactados, lo cual afecta su supervivencia.

Otro factor que podría explicar el bajo reclutamiento en pastizales es la depredación de plántulas. En pastizales del arboretum Morton en Illinois, EUA, se vio que la herbivoría de roedores sobre plántulas recién germinadas fue el factor que mayormente contribuyó al bajo establecimiento de plántulas, incluso de algunas plantas herbáceas (Howe y Brown 1999; Martínez-Garza *et al*. 2003). Asociado al aumento de la cobertura de los pastos en las parcelas de este proyecto, se encontró un aumento en la población del roedor herbívoro *Sigmodon hispidus* que habita en sitios abiertos. Después de 12 meses de exclusión (julio 2007) se encontró solamente un individuo de *S. hispidus*, mientras que después de 24 y 36 meses

(julio 2008 y junio 2009) se encontraron 144 y 141 individuos, respectivamente (H. F. Howe, UIC, datos no publicados). Estos ratones podrían estarse alimentando de las plántulas recién germinadas. El aumento en la población de *S. hispidus* se puede asociar al bajo aumento en el reclutamiento posterior a los 20 meses de exclusión. En un pastizal con una larga historia de uso ganadero, la densidad de reclutas es baja ya que la depredación de semillas y plántulas, junto con la baja llegada de semillas y la competencia con los pastos limitan el establecimiento de plántulas.

#### *Diferencias entre los gremios y la dispersión de los individuos reclutados*

Más de 60% de las especies de árboles de Los Tuxtlas son dispersados por animales (Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín 1996) y 80% de ellas son especies sucesionales tardías (Martínez-Ramos 1985). En este estudio, sólo 30% de las especies que se reclutaron, fueron especies sucesionales tardías. Muy pocas semillas de especies sucesionales tardías son dispersadas hacia los pastizales (Martínez-Garza *et al.* 2009). Aunado a esto, se ha reportado que la germinación de las especies de sucesión tardía no ocurre en condiciones de altas temperaturas que produce la luz directa (Bazzaz 1979); por esta razón, muchas semillas de estas especies no son capaces de establecerse en pastizales a menos que encuentren un microclima apropiado (Otero-Arnáiz *et al.* 1999). Ésta podría ser una de las razones por las que las especies sucesionales tardías no han sido muy exitosas en establecerse en el pastizal. Setenta por ciento de los individuos reclutados pertenecen a especies pioneras, las cuales aumentaron significativamente a lo largo del tiempo, mientras que la densidad y la riqueza de las especies sucesionales tardías se mantuvieron iguales desde los 16 hasta los 36 meses.

Bajo la copa de las plantaciones se llevan a cabo funciones ecológicas importantes como la acumulación de nutrientes y de una mayor biomasa aérea (Lugo 1992). La cobertura de estos árboles puede mejorar el microclima bajo su dosel, a la vez que sombrea los pastos y por ello aumenta las posibilidades de establecimiento de plántulas leñosas (Carnevale y Montagnini 2002, Cusack y Montagnini 2004). En Costa Rica se observó que bajo las plantaciones se reclutaron un mayor número de especies dispersadas por mamíferos, mientras que en sitios bajo regeneración natural la mayoría de las plantas establecidas fueron dispersadas por viento (Butler *et al.* 2008). También se encontró un mayor número de semillas dispersadas por aves y mamíferos bajo las plantaciones que en los sitios bajo regeneración natural (Zamora y Montagnini 2007). En este estudio, se encontró un aumento de reclutas dispersadas por viento a lo largo del tiempo en las plantaciones de especies dispersadas por viento. Este aumento no se observó o fue significativamente menor en las plantaciones de especies dispersadas por animales y en los controles, En contraste, en ambas combinaciones de plantación el número de especies reclutadas dispersadas por animales fue aumentando, lo cual es consistente con la atracción de animales dispersores a los árboles que ya presentan buen tamaño y cobertura, en comparación con las parcelas control. Las plantaciones establecidas en pastizales cambian las tendencias de tipos de dispersión de las especies reclutadas que se observan en condiciones de regeneración natural, donde el viento es el principal agente de dispersión.

Hay grandes diferencias entre el número de semillas que llegan y los individuos reclutados. Los factores que influyen en la dispersión son las características de la semillas, la presencia de dispersores y la eficiencia de la dispersión, mientras que la depredación de la semilla o

su destino post-dispersión y las características del sitio de deposición afectan su germinación y el establecimiento de la plántula (Janzen 1970; Harms *et al.* 2000; Ricker *et al.* 2000a; Campbell y Clarke 2006; Metz *et al.* 2008). La llegada de semillas de especies dispersadas por viento puede ser considerablemente mayor que la llegada de semillas dispersadas por animales (Urincho-Pantaleón 2010); sin embargo, el establecimiento de especies dispersadas por animales fue dos veces mayor que el establecimiento de especies dispersadas por viento. Esta diferencia entre el número de semillas que llegaron y las que se establecieron fueron más notorias para algunas especies dispersadas por viento como *Heliocarpus appendiculatus* y *Eupatorium galiotti*. La llegada de semillas de *Eupatorium galiotti* representó 45% de la muestra total de semillas de plantas leñosas que se encontraron en el pastizal entre diciembre 2006 y enero 2008 (Martínez-Garza *et al.* 2009), pero apenas 5% del reclutamiento total encontrado en este estudio; en particular para esta especie se ha reportado una tasa de germinación baja (15.4%) en semillas dispersadas al pastizal (Martínez-Garza 1996). Para especies como *Bursera simaruba*, *Cordia alliodora*, *Cecropia obtusifolia* y *Albizia purpussi*, la llegada de semillas fue menor (8% del total de semillas, Urincho-Pantaleón 2010), pero fueron las especies con mayor frecuencia en el reclutamiento (47% del total de individuos reclutados). Cabe mencionar que los porcentajes de germinación de semillas dispersadas al pastizal para *Bursera* y *Cecropia* fueron de 59.3% y 68.7%, respectivamente (Martínez-Garza 1996), lo cual probablemente favoreció su establecimiento. La dispersión de las semillas de una especie hacia el pastizal no asegura su reclutamiento. Muchas de las semillas que logran llegar a los pastizales no son

capaces de germinar y establecerse, haciendo que la regeneración en los pastizales se encuentre fuertemente limitada.

### Regeneración en las plantaciones

En los paisajes que presentan mosaicos de selva y pastizales se puede aumentar la dispersión de semillas por medio de elementos en el paisaje que atraigan animales (e.g. árboles remanentes, cercas vivas y plantaciones). Los mosaicos de vegetación natural remanente en áreas abiertas cobran una gran importancia al aumentar el movimiento de semillas a través de paisaje (Wijdeven y Kuzee 2000). Las plantaciones pueden catalizar la regeneración mejorando las condiciones microambientales bajo las copas de los árboles (luz, temperatura y humedad), incrementando la cantidad de hojarasca y humus en el suelo, e incrementando la complejidad estructural del paisaje (Parrotta *et al.* 1997). La complejidad estructural de las plantaciones puede aumentar la diversidad de la comunidad reclutada. En plantaciones establecidas en las tierras bajas caribeñas de Costa Rica se encontró que 13% de los individuos reclutados pertenecieron a las mismas especies plantadas. En especial bajo las plantaciones de *Vochysia guatemalensis* y *V. ferruginea*, dos especies dispersadas por viento, 23% de las reclutas fueron de estas especies (en Cusack y Montagnini 2004). Una vez que las plantaciones de especies dispersadas por viento fructifiquen, se podría esperar que el reclutamiento esté dominado por plántulas procedentes de las mismas plantaciones. Así mismo, se ha visto que en condiciones de sucesión natural hay un mayor reclutamiento de especies dispersadas por viento que en las plantaciones, donde la mayoría de las especies reclutadas son dispersadas por animales (Butler *et al.* 2008). Aunado a esto, la heterogeneidad del hábitat por una parte atrae a una gama



más amplia de dispersores y por otra, también crea condiciones microambientales diversas en las que un mayor espectro de especies pueden germinar (Parrotta *et al.* 1997). La heterogeneidad en la estructura y la composición de las plantaciones también aumenta la diversidad de alimento y protección para la fauna local (Clout 1984). En este sentido, se puede esperar que las plantaciones mixtas de especies dispersadas por animales ofrezcan una amplia variedad de alimento para diferentes dispersores y esto enriquezca la comunidad reclutada.

### Conclusiones

En conclusión, no hay diferencias en el reclutamiento de plántulas bajo plantaciones jóvenes, conformadas por individuos no reproductivos, en comparación con controles sin plantación después de 36 meses de exclusión del ganado. Esto indica que, antes de su madurez reproductiva, las plantaciones de diferentes combinaciones de especies y los controles presentan un reclutamiento similar de plántulas leñosas, mientras que fuera de las exclusiones el reclutamiento es prácticamente nulo. Sin embargo, el reclutamiento aumentó significativamente en las plantaciones en los últimos meses y se espera que continúe aumentando a mayor velocidad que en los controles. La riqueza y la densidad de reclutas fueron extremadamente bajas en el pastizal, proporcionando evidencia de que en condiciones de sucesión natural, los pastizales tienen un potencial de regeneración bajo. Aunado a esto, la sucesión natural en pastizales conduce predominantemente a comunidades de especies pioneras, lo cual podría llevar a un estado de sucesión detenida o “desierto de pioneras” bajo el cual la estructura vegetal de la selva tropical difícilmente será alcanzada. Las especies dispersadas por animales tienen un mayor potencial de reclutamiento que las dispersadas por viento y gravedad. A pesar de la inmensa diferencia en la llegada de semillas dispersadas por viento en comparación con las dispersadas por animales, el reclutamiento de estas últimas fue más frecuente. En pastizales, la supervivencia de los reclutas está correlacionada con su rápido crecimiento. Esto podría ser por la competencia de los reclutas con los pastos. En este sentido, los individuos que logren crecer suficientemente rápido y sobrepasar la altura de los pastos para así alcanzar la luz, tiene mayor probabilidad de sobrevivir. En este estudio se documentan cambios temporales en

la riqueza y la densidad de los individuos que se reclutan en plantaciones jóvenes, y será de gran importancia dar seguimiento a los cambios en la comunidad reclutada a medida que las plantaciones van creciendo alcanzando la madurez reproductiva (i.e., producción de flores, frutos y semillas). Restará también evaluar los patrones especiales de reclutamiento y la forma en la que influye la arquitectura de las plantaciones y su fenología en la heterogeneidad del microclima que se genera bajo sus copas. Todos estos factores moldearán la comunidad resultante a lo largo del proceso de regeneración de la selva tropical.

## LITERATURA CITADA

- AGUIRRE, A. y R. DIRZO. 2008. Effects of fragmentation on pollinator abundance and fruit set of an abundant understory palm in a Mexican tropical forest *Biological Conservation* 141: 375-384
- 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.
- AIDE, T. M., J. K. ZIMMERMAN, M. ROSARIO y H. MARCANO. 1996. Forest recovery in abandoned cattle pastures along an elevational gradient in northeastern Puerto Rico. *Biotropica* 28: 537-548.
- BACLES, C. F. E., A. J. LOWE y R. A. ENNOS. 2006. Effective seed dispersal across a fragmented landscape. *Science* 311: 628-628.
- BAZZAZ, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 351-371.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J. y M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17: 389-400.
- BENITEZ-MALVIDO, J., M. M. MARTINEZ-RAMOS, J. L. C. CAMARGO y 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.
- BERENS, D. G., N. FARWIG, G. SCHAAB y K. BÖHNING-GAESE. 2008. Exotic guavas are foci of forest regeneration in Kenyan farmland. *Biotropica* 40: 104-112.
- BROKAW, N. V. L. y S. M. SCHEINER. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology* 70: 538-541.
- BUSCHBACHER, R. J. 1986. Tropical deforestation and pasture development. *Bioscience* 36: 22-28.
- BUTLER, R., F. MONTAGNINI y P. ARROYO. 2008. Woody understory plant diversity in pure and mixed native tree plantations at La

Selva Biological Station, Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 255: 2251-2263.

- CAMPBELL, M. L. y P. J. CLARKE. 2006. Seed dynamics of resprouting shrubs in grassy woodlands: seed rain, predators and seed loss constrain recruitment potential. *Austral Ecology* 31: 1016-1026.
- CARNEVALE, N. J. y F. MONTAGNINI. 2002. Facilitating regeneration of secondary forests with the use of mixed and pure plantations of indigenous tree species. *Forest Ecology and Management* 163: 217-227.
- CLOUT, M. 1984. Improving exotic forests for native birds. *New Zealand Journal of Forestry* 29: pp. 193-200.
- CORDEIRO, N. J. y H. F. HOWE. 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conservation Biology* 15: 1733-1741.
- CUBINA, A. 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.
- CUSACK, D. y F. MONTAGNINI. 2004. The role of native species plantations in recovery of understory woody diversity in degraded pasturelands of Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 188: 1-15.
- 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. 2008. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320: 1458-1460.
- DA SILVA, J. M. C., C. UHL y G. MURRAY. 1996. Plant Succession, Landscape Management, and the Ecology of Frugivorous Birds in Abandoned Amazonian Pastures. *Conservation Biology* 10: 491-503.
- DIRZO, R. 2001. Tropical forests. *In* O. Sala, F. S. Chapin y E. Huber-Sannwald (Eds.). *Global Biodiversity in a Changing Environment*, pp. 251-276. Springer-Verlag, Nueva York.
- DIRZO, R., E. GONZÁLEZ SORIANO y VOGT C. R. 1997. La región de Los Tuxtlas: introducción general. *In* E. González-Soriano, R. Dirzo y

- R. C. Vogt (Eds.). Historia natural de Los Tuxtlas, pp. 3-6. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, México, D.F.
- 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.
- DUPUY, J. M. y R. L. CHAZDON. 2006. Effects of vegetation cover on seedling and sapling dynamics in secondary tropical wet forests in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 22: 65-76.
- EDWARDS, G. R., M. J. M. HAY y J. L. BROCK. 2005. Seedling recruitment dynamics of forage and weed species under continuous and rotational sheep grazing in a temperate New Zealand pasture. *Grass & Forage Science* 60: 186-199.
- ENGELBRECHT, B. M. J., S. J. WRIGHT y D. DE STEVEN. 2002. Survival and ecophysiology of tree seedlings during El Niño drought in a tropical moist forest in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 18: 569-579.
- ESTRADA, A. y R. COATES-ESTRADA. 2001. Species composition and reproductive phenology of bats in a tropical landscape at Los Tuxtlas, Mexico. pp. 627-646. Cambridge Journals Online.
- ESTRADA, A. y R. COATES-ESTRADA. 2005. Diversity of Neotropical migratory landbird species assemblages in forest fragments and man-made vegetation in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 14: 1719-1734 (1716).
- FAHRIG, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 487-515.
- FEARNSIDE, P. M. 1999. Can pasture intensification discourage deforestation in the Amazon and pantanal regions of Brazil? *Patterns and Processes of Land-Use and Forest Change*. 23-26 March, University of Florida, Gainesville, Florida.
- FERGUSON, B. G., J. VANDERMEER, H. MORALES y D. M. GRIFFITH. 2003. Post-Agricultural Succession in El Petén, Guatemala. *Conservation Biology* 17: 818-828.

- FINE, P. V. A., I. MESONES y P. D. COLEY. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in amazonian forests. *Science* 305: 663-665.
- FRANKIE, G. W., H. G. BAKER y P. A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-919.
- GALETTI, M., C. I. DONATTI, A. S. PIRES, P. R. GUIMARAES y P. JORDANO. 2006. Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: the combined effects of defaunation and forest fragmentation. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 141-149(149).
- 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, E. A., K. C. TYSON y D. ROBERTS. 1982. The production and persistency of perennial rye-grass-white clover and high-N perennial ryegrass swards under grazing and cutting. *Grass and Forage Science* 37: 174-176.
- GARWOOD, N. 1989. Tropical soil seed banks: a review. *In* M. Allesio, T. Parker y R. Simpson (Eds.). *Ecology of soil seed banks*, pp. 149-204. Academic Press, Nueva York, N. Y.
- GENTRY, H. A. 1995. Diversity and Floristic composition of neotropical dry forests. *In* S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (Eds.). *Seasonally dry tropical forest*, pp. 146-220. Cambridge University Press, England.
- GRAU, H. R., T. M. AIDE, J. K. ZIMMERMAN, J. R. THOMLINSON, E. HELMER y X. M. ZOU. 2003. The ecological consequences of socioeconomic and land-use changes in postagriculture Puerto Rico. *Bioscience* 53: 1159-1168.
- GRISCOM, H. P., B. W. GRISCOM y M. S. ASHTON. 2009. Forest Regeneration from Pasture in the Dry Tropics of Panama: Effects of Cattle, Exotic Grass, and Forested Riparia. *Restoration Ecology* 17: 117-126.

- GRUBB, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration nich. *Biological Reviews* 52: 107-145.
- GUARIGUATA, M. R., R. RHEINGANS y F. MONTAGNINI. 1995. Early woody invasion under tree plantations in Costa Rica: implications for forest restoration. *Restoration Ecology* 3: 252-260.
- GUEVARA, S., L. J. y G. SÁNCHEZ-RÍOS. 2004. Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra. Instituto de Ecología, A.C. - Unión Europea, Xalapa, Ver.
- 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, D. LIESENFELD y O. BARRERA. 1997. Potrereros y ganadería. *In* E. González-Soriano, R. Dirzo y R. Vogt C. (Eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*, pp. 43-58. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología., México.
- 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., S. E. PURATA y E. MAAREL. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Plant Ecology* 66: 77-84.
- HAMMOND, D. S. 1995. Postdispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees after shifting agriculture, Chiapas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 11: 295-313.
- HARMS, K. E., S. J. WRIGHT, O. CALDERON, A. HERNANDEZ y E. A. HERRE. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404: 493-495.
- HARPER, J. L. 1977. *Dispersal: The seed rain in population biology*. Ed. Academic Press London, EUA.
- HARVEY, C. A. 2000. Colonization of agricultural windbreaks by forest trees: effects of connectivity and remnant trees. *Ecological Applications* 10: 1762-1773.



- HECHT, S. B. 1993. The logic of livestock and deforestation in Amazonia. *Bioscience* 43: 687-695.
- HOBBS, R. J. y J. A. HARRIS. 2001. Restoration ecology: Repairing the Earth's ecosystems in the new millennium. *Restoration Ecology* 9: 239-246.
- 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., E. E. CRONE y C. B. SCHULTZ. 2003. Landscape restoration: Moving from generalities to methodologies. *Bioscience* 53: 491-502.
- 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.
- HOOPER, E., R. CONDIT y P. LEGENDRE. 2002. Responses of 20 native tree species to reforestation strategies for abandoned pastures in Panama. *Ecological Applications* 12: 1626-1641.
- HOUGHTON, R. A. 1994. The worldwide extent of land-use change. *Bioscience* 44: 305-313.
- HOWE, H. F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. *Ecology* 58: 539-550.
- HOWE, H. F. y J. S. BROWN. 1999. Effects of birds and rodents on synthetic tallgrass communities. *Ecology* 80: 1776-1781.
- HOWE, H. F. y M. N. MIRITI. 2000. No question: seed dispersal matters. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 434-436.
- HOWE, H. F. y J. SMALLWOOD. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- HOWE, H. F., Y. URINCHO-PANTALEÓN, M. DE LA PENA-DOMENE y C. MARTÍNEZ-GARZA. en revisión. Early seed fall and seedling emergence: precursors to tropical restoration. *Oecologia*.
- IBARRA-MANRÍQUEZ, G. y S. SINACA-COLÍN. 1996. Annotated checklist of plants from "Los Tuxtlas" Biological Station, Veracruz, Mexico: (Violaceae-Zingiberaceae). *Revista de Biología Tropical* 44: 427-447.

- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-527.
- JANZEN, D. H. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest - growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 105-116.
- JONES, F. A., C. J. PETERSON y B. L. HAINES. 2003. Seed predation in neotropical pre-montane pastures: site, distance, and species effects. *Biotropica* 35: 219-225.
- KAMMESHEIDT, L. 1998. The role of tree sprouts in the restorations of stand structure and species diversity in tropical moist forest after slash-and-burn agriculture in Eastern Paraguay. *Plant Ecology* 139: 155-165.
- KAMMESHEIDT, L. 1999. Forest recovery by root suckers and above-ground sprouts after slash-and-burn agriculture, fire and logging in Paraguay and Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 15: 143-157.
- KEENAN, R., D. LAMB, O. WOLDRING, T. IRVINE y R. JENSEN. 1997. Restoration of plant biodiversity beneath tropical tree plantations in Northern Australia. *Forest Ecology and Management* 99: 117-131.
- KEENAN, R. J., D. LAMB, J. PARROTTA y J. KIKKAWA. 1999. Ecosystem management in tropical timber plantations: satisfying economic, conservation, and social objectives. *Journal of Sustainable Forestry* 9: 117 - 134.
- KUUSIPALO, J., G. ÅDJERS, Y. JAFARSIDIK, A. OTSAMO, K. TUOMELA y R. VUOKKO. 1995. Restoration of natural vegetation in degraded *Imperata cylindrica* grassland: understory development in forest plantations. *Journal of Vegetation Science* 6: 205-210.
- LABORDE, J., S. GUEVARA y G. SANCHEZ-RIOS. 2008. Tree and shrub seed dispersal in pastures: The importance of rainforest trees outside forest fragments. *EcoScience* 15: 6-16.
- LAMB, D. 1998. Large-scale ecological restoration of degraded tropical forest lands: the potential role of timber plantations. *Restoration Ecology* 6: 271-279.
- LASKA, G. 2001. The disturbance and vegetation dynamics: a review and an alternative framework. *Plant Ecology* 157: 77-99.

- LEVEY, D. J. 1988. Spatial and Temporal Variation in Costa Rican Fruit and Fruit-Eating Bird Abundance. pp. 251-269.
- LUGO, A. E. 1992. Comparison of tropical tree plantations with secondary forests of similar age. *Ecological Monographs* 62: 2-41.
- MARTÍNEZ-GARZA, C. 1996. Lluvia de semillas en pastizales: potencial florístico para la regeneración de la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- MARTÍNEZ-GARZA, C. y H. F. HOWE. 2003. Restoring tropical diversity: beating the time tax on species loss. *Journal of Applied Ecology* 40: 423-429.
- MARTÍNEZ-GARZA, C., J. S. BROWN y H. F. HOWE. 2003. Vole herbivory affects well-established forbs in experimental gallgrass planting. *Ecological Restoration* 21: 312-313
- MARTÍNEZ-GARZA, C., A. FLORES-PALACIOS, M. DE LA PEÑA-DOMENE y H. F. HOWE. 2009. Seed rain in a tropical agricultural landscape. *Journal of Tropical Ecology* 25: 541-550.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los arboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. *In* A. Gómez-Pompa y S. Del-Amo (Eds.). *Investigaciones sobre la Regeneración de selvas altas en Veracruz, México.*, pp. 191-240. Alhambra Mexicana S.A. de C.V., Mexico.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. y X. GARCÍA-ORTH. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80 (supl.): S59-S84.
- 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.
- MENDOZA, E., J. FAY y R. DIRZO. 2005 A quantitative analysis of forest fragmentation in Los Tuxtlas, southeast Mexico: patterns and implications for conservation. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 78: 451-467.
- METZ, M. R., L. S. COMITA, Y.-Y. CHEN, N. NORDEN, R. CONDIT, S. P. HUBBELL, I. F. SUN, N. S. B. M. NOOR y S. J. WRIGHT. 2008. Temporal and spatial variability in seedling dynamics: a cross-site comparison in four lowland tropical forests. *Journal of Tropical Ecology* 24: 9-18.

- MOLOFSKY, J. y C. K. AUGSPURGER. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology* 73: 68-77.
- MONTAGNINI, F. 2001. Strategies for the recovery of degraded ecosystems: experiences from Latin America. . *Interciencia*. [online] 26: 498-503.
- MONTAGNINI, F., E. GONZÁLEZ, C. PORRAS y R. RHEINGANS. 1995. Mixed and pure forest plantations in the humid neotropics: a comparison of early growth, pest damage and establishment costs. *Comm For Rev* 74: 306-314.
- MONTAGNINI, F. y C. F. JORDAN. 2005. *Tropical Forest Ecology: The Basis For Conservation And Management*. Springer Berlin Heidelberg New York, Netherlands.
- MULLER-LANDAU, H. C., S. J. WRIGHT, O. CALDERÓN, S. P. HUBBELL y R. B. FOSTER. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forest. *In* D. J. Levey, W. R. Silva y M. Galetti (Eds.). *Seed Dispersal and Frugivory*, pp. 35-53. CAB International, Wallingford.
- MYERS, N. 1991. Tropical forests: present status and future outlook. *Climatic Change* 19: 3-32.
- MYSTER, R. W. 2003. Vegetation dynamics of a permanent pasture plot in Puerto Rico. *Biotropica* 35: 422-428.
- MYSTER, R. W. 2004. Post-agricultural invasion, establishment, and growth of neotropical trees. *Botanical Review* 70: 381-402.
- MYSTER, R. W. y S. T. A. PICKETT. 1990. Initial conditions, history and successional pathways in ten contrasting old fields American *Midland Naturalist* 124: 231-238
- MYSTER, R. W. y S. T. A. PICKETT. 1994. A comparison of rate of succession over 18 yr in 10 contrasting old fields. *Ecology* 75: 387-392.
- NATHAN, R. y H. C. MULLER-LANDAU. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 278-285.
- NEPSTAD, D., C. UHL y A. E. SERRAO. 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned highly degraded pastures: a

case study from Paragominas, Pará, Brazil. *In* A. B. Anderson (Ed.). *Alternatives to deforestation: steps toward sustainable use of the amazon rain forest*, pp. 215-229. Columbia University Press, New York.

- NEPSTAD, D. C., C. R. DE CARVALHO, E. A. DAVIDSON, P. H. JIPP, P. A. LEFEBVRE, G. H. NEGREIROS, E. D. D. SILVA, T. A. STONE, S. E. TRUMBORE y S. VIEIRA. 1994. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature* 372: 666.
- NEPSTAD, D. C., C. UHL, C. A. PEREIRA y J. M. C. DASILVA. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76: 25-39.
- NEPSTAD, D. C., C. UHL y E. A. S. SERRAO. 1991. Recuperation of a Degraded Amazonian Landscape - Forest Recovery and Agricultural Restoration. *Ambio* 20: 248-255.
- NORDEN, N., J. CHAVE, P. BELBENOIT, A. CAUBERE, P. CHATELET, P. M. FORGET, B. RIERA, J. VIERS y C. THEBAUD. 2009. Interspecific variation in seedling responses to seed limitation and habitat conditions for 14 Neotropical woody species. *Journal of Ecology* 97: 186-197.
- OJIMA, D. S., K. A. GALVIN y B. L. TURNER. 1994. The Global Impact of Land-Use Change. *Bioscience* 44: 300-304.
- OTERO-ARNÁIZ, A., S. CASTILLO, J. MEAVE y G. IBARRA-MANRIQUEZ. 1999. Isolated pasture trees and the vegetation under their canopies in the Chiapas Coastal Plain, Mexico. *Biotropica* 31: 243-254.
- OTSAMO, A., G. ÅDJERS, T. S. HADI, J. KUUSIPALO, K. TUOMELA y R. VUOKKO. 1995. Effect of site preparation and initial fertilization on the establishment and growth of four plantation tree species used in reforestation of *Imperata cylindrica* (L.) Beauv. dominated grasslands. *Forest Ecology and Management* 73: 271-277.
- PALMIOTTO, P. A., S. J. DAVIES, K. A. VOGT, M. S. ASHTON, D. J. VOGT y P. S. ASHTON. 2004. Soil-related habitat specialization in dipterocarp rain forest tree species in Borneo. *Journal of Ecology* 92: 609-623.

- PARROTTA, J. A. 1992. The Role of Plantation Forests in Rehabilitating Degraded Tropical Ecosystems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 41: 115-133.
- PARROTTA, J. A. 1995. Influence of Overstory Composition on Understory Colonization by Native Species in Plantations on a Degraded Tropical Site. *Journal of Vegetation Science* 6: 627-636.
- PARROTTA, J. A., J. W. TURNBULL y N. JONES. 1997. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99: 1-7.
- PETIT, B. y F. MONTAGNINI. 2006. Growth in pure and mixed plantations of tree species used in reforesting rural areas of the humid region of Costa Rica, Central America. *Forest Ecology and Management* 233: 338-343.
- POWERS, J. S., J. P. HAGGAR y R. F. FISHER. 1997. The effect of overstory composition on understory woody regeneration and species richness in 7-year-old plantations in Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 99: 43-54.
- PURATA, S. 1986. Transect analysis a basis for comparing of old-field succession in a tropical rain forest area in Mexico. *Tropical Ecology* 27: 103-122.
- PUTZ, F. E. y C. D. CANHAM. 1992. Mechanisms of arrested succession in shrublands : root and shoot competition between shrubs and tree seedlings. *Forest ecology and management* 49: 267-275.
- 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. pp. 262-270.
- RICKER, M., C. SIEBE, S. SANCHEZ, K. SHIMADA, B. C. LARSON, M. MARTINEZ-RAMOS y F. MONTAGNINI. 2000a. Optimising seedling management: *Pouteria sapota*, *Diospyros digyna*, and *Cedrela odorata* in a Mexican rainforest. *Forest Ecology and Management* 139: 63-77.
- SCATENA, F. N., R. T. WALKER, A. K. O. HOMMA, A. J. DECONTO, C. A. P. FERREIRA, R. D. CARVALHO, A. DAROCHA, A. SANTOS y P. M. DEOLIVEIRA. 1996. Cropping and fallowing sequences of small farms in the "terra firme" landscape of the Brazilian Amazon: A

- case study from Santarem, Para. *Ecological Economics* 18: 29-40.
- SCHUPP, E. W., H. F. HOWE, C. K. AUGSPURGER y D. J. LEVEY. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70: 562-564.
- SHEPHERD, A. 1994. The Christmas Island rehabilitation programme. *Journal of Tropical Forest Science* 7: 18-27.
- SHIELS, A. B. y L. R. WALKER. 2003. Bird perches increase forest seeds on Puerto Rican landslides. *Restoration Ecology* 11: 457-465.
- SHONO, K., E. A. CADAWENG y P. B. DURST. 2007. Application of assisted natural regeneration to restore degraded tropical forestlands. *Restoration Ecology* 15: 620-626.
- 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.
- SORK, V. L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. *Ecology* 68: 1341-1350.
- SOTO, M. y L. GAMA. 1997. La región de Los Tuxtlas: climas. In E. González Soriano, R. Dirzo y V. C. R (Eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*, pp. 7-23. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, México, D.F.
- TERBORGH, J., L. LÓPEZ, P. NUÑEZ V., M. RAO, G. SHAHABUDDIN, G. ORIHUELA, M. RIVEROS, R. ASCANIO, G. H. ADLER, T. D. LAMBERT y L. BALBAS. 2001. Ecological melt-down in predator-free forest fragments. *Science* 294: 1923-1926.
- TURNER, I. M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology* 33: 200-209.
- 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. SERRÃO. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia: patterns of plant succession. *Journal of Ecology* 76: 663.

- URINCHO-PANTALEÓN, Y. 2010. Lluvia de semillas en un paisaje agropecuario en Los Tuxtlas Veracruz, México. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, Mor.
- WHITMORE, T. C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70: 536-538.
- 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.
- WRIGHT, J. 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 553-560.
- WUNDERLE, J. M. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99: 223-235.
- ZAHAWI, R. A. y C. K. AUGSPURGER. 1999. Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador. *Biotropica* 31: 540-552.
- ZAHAWI, R. A. y C. K. AUGSPURGER. 2006. Tropical forest restoration: tree islands as recruitment foci in degraded lands of Honduras. *Ecological Applications* 16: 464-478.
- ZAMORA, C. O. y F. MONTAGNINI. 2007. Seed rain and seed dispersal agents in pure and mixed plantations of native trees and abandoned pastures at La Selva Biological Station, Costa Rica. *Restoration Ecology* 15: 453-461.
- ZANINI, L. y G. GANADE. 2005. Restoration of Araucaria forest: the role of perches, pioneer vegetation, and soil fertility. *Restoration Ecology* 13: 507-514.



## ANEXO

Lista de especies reclutadas en un pastizal ganadero de Los Tuxtlas, México. Se presentan datos generales de las especies, así como su presencia en las diferentes combinaciones de plantación, el número total de individuos reclutados luego de 36 meses de exclusión del ganado y el porcentaje de supervivencia. Los incrementos en altura consideran las medias y desviaciones estándar de las diferencias entre la primera y última medición de todos los individuos de la especie.

ESPECIE	NOMBRE COMÚN	FAMILIA	MECANISMO DE DISPERSIÓN	GREMIO	PRESENCIA EN COMBINACIÓN			INDIVIDUOS RECLUTADOS	PORCENTAJE DE SUPERVIVENCIA	INCREMENTO EN DIÁMETRO (mm/mes)	INCREMENTO EN ALTURA (cm/mes)
					Animales	Control	Viento				
<i>Clusia sp.</i>	Amate orejón	Clusiaceae	Animales	No pionera	✓			2	-	-	-
<i>Acacia cornígera</i> (L.) Willd.	Cornizuelo	Mimosaceae	Gravedad	Pionera		✓	✓	5	100%	7.56 ± 7.33	1.45 ± 1.32
<i>Albizia purpusii</i> Britton & Rose	Tepozonte	Mimosaceae	Viento	No pionera	✓	✓	✓	28	100%	5.75 ± 4.29	1.12 ± 0.67
<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	Hoja ancha	Euphorbiaceae	Animales	No pionera		✓	✓	3	67%	3.39 ± 1.21	0.81 ± 0.77
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Palo mulato	Burseraceae	Animales	No pionera	✓	✓	✓	104	88%	5.01 ± 3.51	1.06 ± 0.81
<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	Chancarro	Cecropiaceae	Animales	Pionera	✓	✓	✓	28	96%	14.22 ± 6.98	3.33 ± 1.64
<i>Cedrela odorata</i> L.	Cedro	Meliaceae	Viento	Pionera		✓	✓	7	86%	5.68 ± 4.75	1.28 ± 0.65
<i>Cestrum racemosum</i> Ruiz & Pav.	Huele de noche	Solanaceae	Animales	Pionera		✓		3	67%	4.17 ± 3.66	1.94 ± 1.84
<i>Clidemia sp.</i>		Melastomataceae	Animales	Pionera	✓	✓	✓	14	86%	2.59 ± 2.03	0.46 ± 0.81
<i>Cnidioscolus multilobus</i> (Pax) I.M. Johnst.	Chichicastle	Euphorbiaceae	Gravedad	Pionera			✓	1	100%	7.06	3.88
<i>Coccoloba hondurensis</i> Lundell	Uvero	Polygonaceae	Animales	No pionera			✓	1	100%	6.75	1.10
<i>Conostegia xalapensis</i> (Bonpl.) D. Don ex DC.		Melastomataceae	Viento	Pionera	✓	✓	✓	23	83%	5.46 ± 1.81	1.63 ± 1.2
<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	Súchil	Boraginaceae	Viento	Pionera	✓	✓	✓	54	94%	5.24 ± 3.31	0.97 ± 0.83
<i>Cupania glabra</i> Sw.	Tepesi	Sapindaceae	Viento	Pionera	✓	✓	✓	3	100%	10.99 ± 3.67	1.67 ± 0.52
<i>Eupatorium galeotii</i> B.L. Rob.	Leñador	Asteraceae	Viento	Pionera	✓	✓	✓	22	95%	10 ± 2.52	3.6 ± 1.67
<i>Hampea nutricia</i> Fryxell	Tecolixtle	Malvaceae	Animales	Pionera			✓	1	100%	9.75	3.40

## RECLUTAMIENTO DE PLÁNTULAS EN PLANTACIONES JÓVENES DE ESPECIES ARBÓREAS CON DIFERENTE SÍNDROME DE DISPERSIÓN

ESPECIE	NOMBRE COMÚN	FAMILIA	MECANISMO DE DISPERSIÓN	GREMIO	PRESENCIA EN COMBINACIÓN			INDIVIDUOS RECLUTADOS	PORCENTAJE DE SUPERVIVENCIA	INCREMENTO EN DIÁMETRO (mm/mes)	INCREMENTO EN ALTURA (cm/mes)
					Animales	Control	Viento				
<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	Jonote blanco	Tiliaceae	Viento	Pionera	✓	✓	✓	20	100%	10.47 ± 4	4.11 ± 1.91
<i>Heliocarpus donnellsmithii</i> Rose	Jonete colorado	Tiliaceae	Viento	Pionera	✓		✓	4	100%	9.92 ± 5.84	4.16 ± 1.23
<i>Lippia macrophylla</i> Cham.	Rabo de gato	Verbenaceae	Viento	Pionera			✓	2	100%	8.84 ± 1.19	1.81 ± 0.62
<i>Miconia</i> sp.		Melastomataceae	Animales	Pionera			✓	2	50%	6.13	1.75
<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. ex Lam.) Urb.	Cola de gato	Bombacaceae	Viento	Pionera		✓		1	0%	1.00	0.00
<i>Phycotria limonensis</i> K. Krause		Rubiaceae	Animales	No pionera			✓	1	0%	4.00	1.25
<i>Piper amalago</i> L.	Cordoncillo	Piperaceae	Animales	Pionera	✓	✓		5	100%	6.01 ± 2.35	0.99 ± 0.31
<i>Piper hispidum</i> Sw.	Canutillo	Piperaceae	Animales	Pionera	✓		✓	6	67%	3.52 ± 4.45	0.64 ± 0.52
<i>Piper</i> sp.	Canutillo	Piperaceae	Animales	Pionera		✓		4	100%	5.00	1.06
<i>Piper umbellatum</i> L.	Acuyo cimarrón	Piperaceae	Animales	Pionera	✓	✓	✓	16	69%	5.03 ± 3.78	0.67 ± 0.75
<i>Psidium guajava</i> L.	Guayabo	Myrtaceae	Animales	Pionera		✓		3	67%	3.56 ± 2.34	0.69 ± 0.6
<i>Rollinia jimenezii</i> Saff.	Chirimoya	Annonaceae	Animales	No pionera		✓		1	100%	1.80	0.95
<i>Sapindus saponaria</i> L.	Pochotillo	Sapindaceae	Animales	No pionera		✓	✓	11	91%	4.2 ± 3.9	1.12 ± 1.08
<i>Sapium nitidum</i> (Monach.) Lundell	Amate blanco	Euphorbiaceae	Animales	No pionera		✓		1	100%	1.55	0.40
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i> (Rose) Woodson	Huevos de burra	Apocynaceae	Animales	Pionera	✓			1	100%	8.25	1.33
<i>Tabernaemontana alba</i> Mill.		Apocynaceae	Animales	No pionera		✓		1	100%	6.80	0.85
<i>Tetrorchidium rotundatum</i> Standl.	Amate	Euphorbiaceae	Animales	No pionera		✓	✓	24	75%	5.74 ± 4.2	1.31 ± 0.97
<i>Tibouchina longifolia</i> (Vahl) Baill.		Melastomataceae	Animales	Pionera	✓	✓	✓	19	58%	4.45 ± 3.1	1.34 ± 0.71
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	Capulín	Ulmaceae	Animales	Pionera	✓	✓	✓	15	100%	15.28 ± 15.83	4.48 ± 6.99
<i>Verbesina crocata</i> (Cav.) Less.		Asteraceae	Animales	Pionera		✓		1	100%	12.50	1.60
<i>Witheringia nelsonii</i> (Fernald) Hunz.	Chilpa	Solanaceae	Animales	Pionera	✓	✓		23	78%	2.28 ± 1.16	0.5 ± 0.49
<b>TOTAL</b>								<b>460</b>	<b>84±25%</b>		

