



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigación en Ecosistemas

Regeneración natural de vegetación de
selva húmeda en campos ganaderos
abandonados con diferente historia de
uso

TESIS

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

P R E S E N T A

Jocelyn Durán Murrieta

DIRECTOR DE TESIS: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS

COMITÉ TUTOR: DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA
DRA. EK DEL VAL DE GORTARI

MORELIA, MICHOACÁN

MAYO, 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.


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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 19 de abril de 2010, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **DURÁN MURRIETA JOCELYN** con número de cuenta **98529180** con la tesis titulada **"REGENERACIÓN NATURAL DE VEGETACIÓN DE SELVA HÚMEDA EN CAMPOS GANADEROS ABANDONADOS CON DIFERENTE HISTORIA DE USO"**, realizada bajo la dirección del **DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS**:

Presidente: DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA
Vocal: DRA. CRISTINA MARTÍNEZ GARZA
Secretario: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS
Suplente: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI
Suplente: DRA. MA. DEL CONSUELO BONFIL SANDERS

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 25 de mayo de 2010.


Dr. Juan Néñez Farfán
Coordinador del Programa

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

AGRADECIMIENTOS

Al posgrado en Ciencias Biológicas por todas las facilidades brindadas para desarrollar este trabajo.

Al Centro de Investigaciones en Ecosistemas y a todo su personal; por ser el espacio que me albergó y me nutrió para hacer posible la realización del presente trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca recibida en el período 2008-1 a 2009-2.

Por la corrección de mi manuscrito y asesoría a mi comité tutorial y a mis sinodales: Dres: Ana Elena Mendoza Ochoa, Cristina Martínez Garza, Miguel Martínez Ramos, Ek del Val de Gortari y María del Consuelo Bonfil Sanders.

Este trabajo se realizó con recursos y dentro del marco del Macropoyecto UNAM: Productividad sostenible de los hatos de cría en pastoreo.

Al campo experimental Las Margaritas del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias por todas las facilidades brindadas para trabajar dentro de sus terrenos.

GRACIAS....

A mi queridísimo tutor Miguel Martínez por toda la confianza y el apoyo brindado para poder realizar este trabajo. Porque además de ser un excelente científico es un gran ser humano, que se preocupa por hacer su trabajo con calidad y humanidad y para quien la naturaleza no es tan sólo un objeto de estudio sino algo que ama y que quiere preservar. Gracias Miguel por ser un gran ejemplo de gozo ante el estudio de la naturaleza y su conservación; pero sobretodo por tu gran paciencia y porque me permitiste aprender mucho de ti en las interminables sesiones para la corrección de mi tesis.

A Ana Mendoza y a Ek del Val por el apoyo durante todo el proceso del posgrado y las correcciones que hicieron a mi manuscrito.

A Cristina Martínez por su excelente disposición y los valiosísimos comentarios que hizo sobre este trabajo.

A Consuelo Bonfil por preocuparse en revisar minuciosamente esta tesis.

Muy especialmente a Braulio Gómez Chagala quién me enseñó a identificar las plantas y me ayudó en todas las salidas de campo; este trabajo también es de él.

A Heberto Ferreira Medina por su apoyo durante el transcurso del posgrado en el mantenimiento de mi equipo de cómputo.

A Jesús Fuentes Junco por su ayuda en la elaboración del mapa y en el cálculo del área de la cobertura arbórea para el análisis de ANCOVA.

A Jorge Rodríguez Velázquez por su ayuda en campo y en la logística de las salidas de campo.

A todos los que me ayudaron en el trabajo de campo en Las Margaritas; Ernesto, Franceli, Erika, Gerardo y Jorge Narro.

A mis amigos con los que compartí Morelia; Gerardo, Jessica, Alicia, Mabel, Lupita, Mane, Mónica, Wendy, Víctor, Ana, Fabiola, Adrianita, Pachi, Adriana, Claudia y Leonardo.

A mis compañeros de laboratorio Juan Carlos, Omar, Ale, Fran, Susana y Ximena.

A mis padres, mis primeros maestros por haberme enseñado a amar la vida y a ser sensible ante esta, porque así aunque se sufre también se goza mucho más. Gracias por su confianza, y por su apoyo en cada día de mi vida. Los amo.

A mis hermanos por regalarme unos sobrinos tan encantadores y por todo su apoyo y amor.

A mi amiga perruna Luna, es maravilloso poder conocer otras especies y compartir con estas la existencia.

A Jorge, porque siempre estuvo ahí escuchándome y alentándome. Por querer entenderme o simularlo muy bien jajaj. Porque lo amo y por atreverse a soñar conmigo un futuro en conjunto.

**Por fin lo comprende mi corazón,
escucho un canto,
contemplo una flor:
¡Ojala no se marchiten!**

Nezahualcoyotl

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
I. INTRODUCCIÓN	5
II. HIPÓTESIS	14
III. OBJETIVOS	15
IV. MATERIALES Y MÉTODOS	
4.1 Sitio de estudio.....	16
4.2 Historia del sitio de estudio.....	18
4.3 Caracterización de la historia de uso del suelo ganadero.....	18
4.4 Índice de disturbio ecológico.....	19
4.5 Diseño del sistema de parcelas permanentes.....	20
4.6 Caracterización físico química de los suelos de las praderas experimentales....	21
4.7 Estructura, composición y productividad de las praderas con diferente TUG....	22
4.8 Regeneración natural de especies leñosas.....	23
4.9 Cobertura arbórea presente en la matriz circundante a las parcelas experimentales.....	24
4.10 Análisis de datos y pruebas de hipótesis.....	25
V. RESULTADOS	
5.1 Caracterización de los TUGs e índice de disturbio ecológico.....	29
5.2 Estructura y composición de la vegetación de las praderas con diferente TUG	32
5.3 Efecto del tipo de uso del suelo y de la eliminación de vegetación de pradera sobre la tasa de regeneración natural de la comunidad leñosa.....	34
5.4 Efectos de la cobertura arbórea (matriz), TUGs y vegetación de pradera sobre la tasa de regeneración.....	40
5.5 Efecto del tipo de uso ganadero del suelo sobre la fuente de regeneración.....	42
5.6 Efecto del TUG y de la vegetación de pradera sobre la composición de especies de la comunidad leñosa regenerativa.....	43
5.7 Curvas dominancia-diversidad.....	46
VI. DISCUSIÓN	
6.1. Diferencias en la vegetación de pradera entre los TUGs.....	49
6.2. Efecto de diferentes TUGs sobre la regeneración natural de la comunidad leñosa.....	50
6.3. Efecto de la eliminación de la vegetación de pradera sobre la regeneración natural.....	54
6.4. Efecto del uso ganadero del suelo sobre la fuente de regeneración.....	57
6.5. Efecto de la cobertura arbórea sobre la regeneración natural.....	58
6.6 Efecto de los TUGs sobre la composición de especies de la comunidad leñosa regenerativa.....	59
6.7. Recomendaciones para la recuperación de pastizales a bosque secundario....	61
VII. CONCLUSIONES	61
VIII. LITERATURA CITADA	63
IX APÉNDICE	
(I).....	68
(II).....	71

RESUMEN

En el trópico mexicano existen tres usos ganaderos del suelo (TUGs), aquel que se dedica a la crianza de ganado para la obtención de carne (cárnico), aquel que se dedica a la crianza de ganado para la obtención de leche (lechero) y el que se dedica a la obtención de leche y carne conocido como ganadería de doble propósito. La práctica de manejo asociada a cada TUG provoca un disturbio ecológico distinto en términos de su extensión, intensidad y duración. En este trabajo se caracterizó el disturbio causado por estos TUGs; así como la composición, estructura y productividad (biomasa en pie, y productividad a los seis meses) de las praderas de los tres TUGs. El objetivo principal de este trabajo fue evaluar el efecto aislado e interactivo de los TUGs y de la vegetación de la pradera sobre la tasa de regeneración natural de la comunidad leñosa en una región tropical cálido húmeda en México. El estudio evaluó este efecto durante el primer año después del abandono de las praderas. La tasa de regeneración se cuantificó considerando la biomasa aérea (área basal y cobertura), la abundancia, la diversidad y la composición de especies de la comunidad regenerativa. Además se exploró el efecto de la matriz (cobertura arbórea presente en radios de 25, 50, 100 y 200 m alrededor de las parcelas) en interacción con la eliminación de la vegetación de pradera y con el TUG sobre la tasa anual de regeneración natural de la comunidad leñosa. El estudio se llevo a cabo en el Campo Experimental Las Margaritas propiedad del INIFAP, Instituto de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. El C.E. Las Margaritas se encuentra ubicado en el municipio de Hueytamalco, Puebla. En el lugar se establecieron 3 praderas experimentales por cada TUG, donde se cercaron dos parcelas experimentales de 15 x 12 m para excluir a las vacas. Dentro de cada parcela se cortó al ras del suelo la vegetación de pradera de un área de 8 x 7 m, tratamiento al que se llamo "sin

vegetación". Se censaron todas las plántulas mayores a 1cm de altura en un área de 25m² dentro de las zonas con y sin vegetación de pradera, cada cuatro meses. Se encontró que los tres TUGs son muy similares en cuanto a su composición por formas de crecimiento; en los tres dominan los pastos, después las plantas herbáceas y por último las plantas leñosas. En cuanto a la productividad, el TUG de doble propósito fue el más productivo seguido por el TUG lechero siendo el menos productivo el TUG cárnico. Se encontró que el TUG de doble propósito tuvo el mayor índice de disturbio y las menores tasas de regeneración, mientras que el TUG cárnico tuvo el menor índice de disturbio y las mayores tasas de regeneración; en medio de estos dos se encontró el TUG lechero. La eliminación de la vegetación aumentó la diversidad y modificó la composición de las especies del TUG cárnico. Sin embargo en los TUGs lechero y de doble propósito la eliminación de la vegetación de pradera disminuyó las tasas de regeneración natural de la comunidad leñosa. La cobertura arbórea de la matriz, solo afectó positivamente la densidad de especies del TUG cárnico y en un radio pequeño (25 m), solo en presencia de la vegetación de pradera. Dentro de algunas de las recomendaciones para la regeneración natural del bosque tropical en praderas abandonadas que se desprenden de este trabajo se encuentra 1) el favorecer las prácticas de manejo ganadero que causen una baja intensidad de disturbio ecológico, como las prácticas de manejo utilizadas en el TUG cárnico de este estudio, sobre las prácticas de manejo ganadero que causan un alto intensidad de disturbio y 2) Si se quiere eliminar la vegetación de pradera para favorecer la diversidad de las especies de las praderas en regeneración se debe realizar esto solo en las praderas que han recibido un bajo nivel de disturbio, de lo contrario podría resultar contraproducente.

ABSTRACT

In the tropical region of Mexico there are three uses of pastures for cattle (TUGs), one dedicated to milk production, another one dedicated to meat production and the last one dedicated to the production of both milk and meat, this one is named double purposed farming. In this study we characterized the disturbance caused by these TUGs and the composition, structure and productivity (ground biomass and six month productivity) of the pastures of the three TUGs. The principal objective of this study was to evaluate the single and interactive effects of the TUGs and the pasture vegetation, over the rate of natural regeneration of the woody community in a tropical-humid region in Mexico. The study evaluated this effect over the first year after de abandonment of the pastures. The rate of regeneration was quantified considering the aboveground biomass (basal area and cover), the abundance, diversity and the composition of the species of the regenerative community. Moreover, we explored the effect of the matrix (tree cover in radios of 25, 50, 100 and 200 m around the plots) in interaction with the elimination of the vegetation of the pastures and with the TUG over the annual rate of natural regeneration of the woody community. The study was conducted in the Experimental Field (E.F.) of "Las Margaritas" owned by the INIFAP, "Instituto de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias". The E.F. is located in the noreasthern side of Puebla State in central-eastern Mexico. In the place we established three experimental plots for each TUG where we fenced two experimental plots of 15 x 12 m to exclude the cows. Inside each plot we cut the vegetation above the ground in an area of 8 x 7 m, this treatment was called "without vegetation". Recruitment of tree species taller than 1 cm was quantified inside an area of 25m² in the zones with and without vegetation, every four months. We founded that the three TUGs are very similar in composition by growth forms; in the three the plant growth form that dominated are

grasses, after them herbs and at last, woody plants. As to productivity, the double purpose TUG was the most productive pasture followed by the milk and the meat production TUG. We found out that the double purpose TUG had the highest disturbance index and the lowest rates of regeneration, meanwhile de meat production TUG had the lowest disturbance index and the highest regeneration rates. The clearing treatment improved the diversity and modify the composition of the species in the meat production TUG. But in the milk and double purpose production TUG the clearing treatment lowered the natural regeneration of the woody community. The tree cover of the matrix, only affected positively the species density, of the meat production TUG in a small radio of (25 m), and only in the presence of the pasture vegetation. Within some of the recommendations of this work for the natural regeneration of the abandoned pastures there are; 1) to favor the cattle manage practices that cause a low intensity of ecological disturbance like the practices used by the meat production TUG analyzed in this work, over the cattle manage practices that cause a high intensity of ecological disturbance and 2) if as a restauration measure the vegetation of the pastures is going to be cleared to favor the diversity of the woody species in the land in regeneration, this practice only should be done in pastures that have had a low intensity of disturbance, on the contrary it could lowered regeneration rates.

I. INTRODUCCIÓN

Los bosques húmedos tropicales - los más antiguos y diversos de los ecosistemas terrestres (Myers, 1984)- nos aportan una gran cantidad de bienes y servicios, incluyendo: alimentos, almacenamiento de carbono, provisión de oxígeno, regulación del clima, de los sistemas hidrológicos y de los suelos (Laurance, 1999). Aunado a esto, los bosques tropicales son base directa de la existencia de una gran cantidad de comunidades locales que habitan en las regiones tropicales (Toledo, 2003). No obstante lo anterior, la deforestación y el cambio de uso del suelo han llevado a una rápida y dramática pérdida de estos bosques a nivel mundial. Así, para el año 2000 (según la FAO) la superficie cubierta por bosques tropicales se había reducido en un 65.3% ($1,496 \times 10^4 \text{ km}^2$), siendo América el continente con más bosques tropicales perdidos producto de la deforestación. En el continente americano se han perdido el 82.1% de los bosques maduros que alguna vez existieron (FAO, 2000).

En Latinoamérica, la principal causa de la pérdida contemporánea (segunda mitad siglo XX) de bosques tropicales ha sido la conversión de los terrenos para fines agropecuarios, en especial, para el establecimiento de praderas inducidas para la cría de ganado en forma extensiva (Fearnside, 1993; Kaimowitz, 1996). Con frecuencia, estas praderas ganaderas son abandonadas después de un corto período de uso, el cual generalmente no excede los 10 años debido a la degradación del suelo, a la invasión de pastos impalatables o al cambio de incentivos económicos de las políticas públicas (Serrao y Toledo, 1990; Hecht, 1993). La baja en la productividad de las praderas conlleva a la apertura de nuevas áreas de bosque (Holl, 1999); este proceso de apertura y abandono de terrenos genera grandes extensiones de tierras degradadas en las que la regeneración de bosques secundarios suele ser lenta (Holl, 1999).

El estudio de la regeneración natural y sucesión secundaria de los bosques tropicales en campos abandonados se vuelve entonces, de vital importancia debido al papel que juegan los bosques secundarios en la conectividad, el mantenimiento de la diversidad biológica, la provisión de servicios ecosistémicos y la disminución del impacto de efectos de borde sobre los bosques maduros remanentes en los paisajes tropicales, modificados por actividades humanas (Chazdon 2003, Wright, 2005).

Componentes de la regeneración natural en campos abandonados.

La posibilidad de que se lleve a cabo un proceso de regeneración natural de un bosque está condicionada por el grado de perturbación que sufrió el ecosistema original en su conversión a pradera. La perturbación aumenta en función de la extensión espacial, la intensidad, la frecuencia y la duración de la actividad realizada previa al abandono (Pickett y White, 1985). Teniendo en cuenta lo anterior, y con el fin de explicar los factores que determinan la regeneración natural en los campos degradados por el uso antropogénico, Martínez-Ramos y García-Orth (2007) desarrollaron un modelo conceptual en el que proponen que la regeneración natural está determinada por dos componentes principales:

- 1) La disponibilidad de propágulos (banco de semillas, lluvia de semillas y regeneración de avanzada - plántulas y rebrotes), y
- 2) La calidad del sitio (factores bióticos y abióticos presentes en la pradera abandonada).

Según este modelo, la velocidad de regeneración depende de la disponibilidad de propágulos y de los factores ambientales que afectan el desarrollo de estos propágulos.

A continuación se presentan aspectos importantes de los componentes de disponibilidad de propágulos y calidad de sitio.

1. Disponibilidad de propágulos

Los propágulos que pueden participar en la regeneración natural del bosque en un campo abandonado son: semillas latentes en suelo (banco de semillas), semillas ingresadas por dispersión (lluvia de semillas), plántulas, brinzales y rebrotes establecidos antes del disturbio "regeneración de avanzada" (Bazzaz, 1996).

La disponibilidad de propágulos varía inversamente con la extensión, la intensidad y la duración del disturbio. Así, considerando al uso ganadero del suelo como un tipo de disturbio, la disponibilidad de propágulos disminuiría al aumentar la extensión e intensidad del uso. Un uso intensivo (por ejemplo, empleo recurrente de fuego, carga elevada de ganado, uso de maquinaria pesada) puede eliminar el banco de semillas y a los rebrotes dejando a la lluvia de semillas como el único medio para la regeneración (Hooper *et al.*, 2004). La lluvia de semillas también puede disminuir al quedar aislado el sitio de la fuente de semillas (Aide y Cavelier, 1994; Cubiña y Aide, 2001). Muchas especies de árboles tropicales tienen dispersión zoócora con baja amplitud de dispersión, sobre todo aquellas especies que producen semillas grandes (Vieira *et al.*, 1994). La ausencia de dispersores y la baja tasa de dispersión determinan que la lluvia de semillas en las praderas abandonadas esté disminuida, concentrándose a unas decenas de metros de distancia de los límites del bosque (Aide y Cavelier, 1994; Vieira *et al.*, 1994), sobre todo cuando no existen árboles o arbustos dentro de las praderas. En varias localidades neotropicales se ha encontrado que la mayoría de las especies dispersadas al interior de las praderas abandonadas tienen dispersión anemócora (Aide y Cavelier, 1994). La abundancia de las semillas anemócoras

disminuye con la distancia al borde de los fragmentos de selva; se ha documentado que estas semillas no llegan a distancias mayores a 100 m del borde (Vieira *et al.*, 1994).

Las semillas de la mayoría de las especies leñosas tropicales tienen corta viabilidad (< 3 meses) y, bajo un escenario de baja tasa de ingreso de semillas y elevada mortalidad de las mismas, muy pocas semillas se encuentran viables en el suelo de los campos abandonados (Nepstad *et al.*, 1996). Además la mayor parte del banco de semillas en los campos abandonados está constituido por pastos y herbáceas (Garwood, 1989).

2. Calidad de sitio.

La calidad del sitio varía inversamente con la intensidad y la duración del disturbio. Se ha mostrado que el nivel de regeneración natural (en biomasa y/o diversidad) disminuye con la aplicación de prácticas intensivas como el uso de maquinaria, herbicidas y quemas (Uhl *et al.*; 1988; Holl, 2007).

Considerando lo anterior, es esperable que dependiendo del grado de alteración infligido por el uso ganadero del suelo, el proceso de regeneración natural y sucesión secundaria en praderas abandonadas puede dar lugar a diferentes resultados (Holl, 2007). En un extremo de bajo disturbio, el proceso puede dar lugar a un sistema semejante al previo al disturbio; en el extremo de un disturbio severo, el proceso puede quedar detenido o desviado (Nepstad *et al.* 1991), generando un ecosistema totalmente distinto al original, como puede ser el establecimiento de una vegetación persistente dominada por pastos, matorrales o por helechos (Uhl *et al.*, 1988; Chazdon *et al.*, 2007; Aide y Cavelier, 1994; Holl, 1999).

La trayectoria y la velocidad de la regeneración natural y la sucesión secundaria en los campos abandonados pueden también depender de otros factores. La conformación

espacial y la composición de la matriz de bosques remanentes circundantes, así como de los atributos de historia de vida de las especies participantes, se han propuesto como factores críticos para la regeneración (Chazdon *et al.*, 2007).

Las semillas que caen por dispersión se enfrentan a varias barreras que pueden limitar su germinación. La vegetación de pastos y herbáceas, dominante en la pradera, puede impedir que las semillas lleguen al suelo y germinen (Benitez-Malvido *et al.*, 2001). En el suelo existe el riesgo de depredación por invertebrados (hormigas) y vertebrados (ratones) (Nepstad *et al.*, 1996). En praderas abandonadas de la región de Chajul, Chiapas, las semillas de varias especies arbóreas de la selva experimentaron niveles mayores al 80% de depredación por estos agentes en menos de 16 días (García-Orth y Martínez-Ramos, 2008). Algunas de las semillas que no son depredadas pueden morir por deshidratación, ya que en las praderas se ven sometidas a mayores temperaturas (cargas calóricas) en comparación con la que reciben en el bosque (Gerhardt, 1993). Este es el caso particular de las semillas recalcitrantes de muchas especies arbóreas que son tolerantes a la sombra (Bonfil y Soberón, 1999; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993).

Las plántulas que emergen de las semillas sobrevivientes pueden enfrentar en las praderas los siguientes factores que condicionan su posterior supervivencia y desarrollo: 1) una alta compactación del suelo, generada por las pisadas del ganado lo cual afecta tanto la penetración de las raíces al suelo y su crecimiento, como a la infiltración del agua al suelo y el intercambio gaseoso de las raíces (Reiners *et al.* 1994), 2) mayores tasas de herbivoría con respecto a las de la selva, lo que podría afectar la supervivencia de las plántulas y/o la capacidad competitiva de los individuos (Aide y Cavelier, 1994; Benítez-Malvido *et al.*, 2005). En un estudio realizado en la Amazonia por Nepstad y colaboradores (1996), en el que sembraron cuatro especies de árboles (dos de especies pioneras y dos de bosque

maduro) en claros del bosque maduro y en praderas abandonadas, encontraron mayores tasas de herbivoría en las praderas abandonadas que en los claros del bosque; 3) baja fertilidad del suelo. Los bosques tropicales son poco fértiles si se comparan con otros ecosistemas; la biomasa (en pie y en la hojarasca) es el principal almacén de nutrimentos, mientras que la cantidad de nutrimentos en el suelo es muy bajo (Vitousek y Sanford, 1986). En general se ha encontrado que los cationes (N, Ca⁺ y Mg⁺) se encuentran en mayor cantidad en las praderas abandonadas que en el bht primario o secundario (Aide y Cavelier, 1994; Montagnini y Sancho, 1990; Reiners *et al.*; 1994). En cuanto a la materia orgánica, Reiners y colaboradores (1994) no encontraron diferencias significativas entre las praderas abandonadas y los sitios del bht en un estudio realizado en La Selva, Costa Rica tal como tampoco las encontraron Buschbacher *et al.* (1988). En general el fósforo es un micronutriente muy limitado en las praderas y si el manejo de la pradera incluye quemadas, se hace más accesible pero cada vez a menores niveles (Montagnini, 2008); 4) estrés hídrico, debido principalmente a las altas temperaturas y a la baja disponibilidad de agua. La humedad relativa atmosférica y humedad del suelo son mayores en el bosque con respecto a las praderas; sobre todo si se elimina la vegetación de praderas (pastos y herbáceas). Las condiciones microclimáticas de las praderas aumentan la evapotranspiración de las plantas, incrementando la pérdida de agua y ocasionándoles estrés hídrico (Aide *et al.*, 1995; Holl, 1999). En un estudio realizado en la estación biológica de Las tablas en Costa Rica, en sitios del bosque y en pastizales abandonados cercanos al bosque; se encontró que la temperatura del aire (medida a 5 cm y a 1 m de altura desde el suelo) en la temporada seca, fue siempre mayor en el pastizal que en el bosque; por otro lado la temperatura del suelo del bosque fue similar a la de los pastizales, pero fue mucho menor en el bosque cuando se eliminó la vegetación de pradera de los

pastizales. En este mismo estudio se encontró que la humedad del suelo fue mayor en el bosque que en los pastizales abandonados, sin embargo fue significativamente mayor en los pastizales con cobertura vegetal que en aquellos donde se había eliminado la vegetación superficial (Holl, 1999), y 5) competencia con la vegetación herbácea ruderal y de pastos (Aide *et al.* 1995; Benítez-Malvido *et al.*, 2001; Holl, 1999; Nepstad *et al.*, 1996).

Efecto de la vegetación de pradera sobre la regeneración natural.

Un factor importante para la regeneración natural de la selva en las praderas abandonadas es la vegetación de la pradera (Ferguson *et al.*, 2003; Holl, 2007). Ésta vegetación puede interactuar de manera diferencial con la comunidad en regeneración por encima del suelo (cobertura de hojas) y por debajo del mismo (raíces). Por un lado, la vegetación de la pradera puede establecer condiciones de sombra que podrían ser adversas para la germinación de las especies pioneras (Holl, 1999). Por otro lado, esta vegetación al conservar humedad y disminuir la temperatura del suelo puede generar microambientes propicios para la germinación y el establecimiento de plántulas de especies arbóreas con semillas recalcitrantes (Aide y Cavelier 1994; Chapman *et al.*, 2002).

A nivel de las plántulas, existe evidencia de que las especies de árboles pioneros reducen su supervivencia y o crecimiento en presencia de la vegetación de pradera (Rodríguez-Velázquez, 2005). Es posible que efectos de competencia por recursos subterráneos (espacio para el crecimiento radicular, nutrientes y agua del suelo) y/o aéreos (luz) sean la causa de este efecto (Aide *et al.* 1995; Benítez-Malvido *et al.*, 2001; Holl, 1999; Nepstad *et al.*, 1996). En un estudio experimental se mostró que la supervivencia de brinzales (individuos menores a 1 m de altura) del árbol pionero *Trema micrantha* aumentó significativamente cuando se eliminó el follaje y las raíces de la vegetación de pradera,

pero no cuando se eliminó sólo el follaje, sugiriendo que la interacción a nivel de suelo fue más importante que aquella por encima del suelo (García-Orth y Martínez-Ramos, 2008).

Para especies no pioneras, que producen semillas grandes (que dan lugar a plántulas con cotiledones de reserva), el efecto de esta vegetación puede ser variable en el rendimiento de las plántulas. En Marqués de Comillas, Chiapas, plántulas trasplantadas de *Cedrela odorata* tuvieron una mayor sobrevivencia y un mayor crecimiento en sitios con vegetación de pradera que en sitios en donde se eliminó a la misma (Rodríguez-Velázquez 2005). En un experimento realizado por Holl (1998) en Costa Rica se encontró que el crecimiento de las plántulas de la (especie arbórea no pionera), *Calophyllum brasiliense*, fue afectado positivamente en mayor grado por la eliminación del follaje que por la exclusión de las raíces de la vegetación de pradera. En otros estudios se ha documentado una mayor abundancia y reclutamiento de plántulas de especies no pioneras en lugares donde se elimina la vegetación de la pradera (Benitez-Malvido, 2006).

Ciertos arbustos y árboles de las familias Melastomatacea, Myrtaceae, y Rubiaceae, tienen características de crecimiento y germinación que les permiten desarrollarse aún en presencia de la vegetación de pradera (Aide *et al.*, 1995). Los arbustos, en general, pueden ser facilitadores de la regeneración natural al atraer animales dispersores de semillas, aumentar el nivel de disponibilidad de nutrientes del suelo y crear condiciones microclimáticas favorables para el desarrollo de las especies arbóreas de aparición tardía en la sucesión (Vieira *et al.*, 1994). Sin embargo, existen casos de estudio que muestran que ciertos arbustos pueden inhibir el desarrollo de este tipo de especies en las praderas abandonadas, como ocurrió con arbustos del género *Vismia* en Manaus, Brasil (Mesquita *et al.*, 2001).

Efecto de la matriz circúndate.

La extensión y composición de la vegetación que rodea a las praderas abandonadas puede favorecer la regeneración natural del bht al servir de hábitat para especies de animales dispersores y favorecer el aumento de la abundancia y diversidad de especies en la lluvia de semillas que cae en las praderas (Günter *et al.*, 2006; Fisher *et al.*, 2009). Esto se debe a que al haber árboles en el entorno aumenta la cantidad de perchas y recursos para los animales frugívoros que dispersan semillas. Se ha encontrado, por ejemplo, que la vegetación funciona como corredor biológico para las aves y aumenta la dispersión ornitócora y la abundancia de la lluvia de semillas al nivel del paisaje (Levey *et al.*, 2005). En un estudio realizado en la Amazonia por Didham y Lawton (1999), se encontró que los fragmentos de bosque en regeneración, rodeados por vegetación natural, presentaron mayor fauna aviar y menor mortalidad de árboles, en comparación con los fragmentos rodeados por pastizales.

Propuesta del presente estudio

En las zonas tropicales húmedas de México la mayor parte de la actividad pecuaria bovina se centra en tres tipos de ganadería (tipos de uso ganadero del suelo, TUGs): aquella dedicada a la producción carne, aquella dedicada a la producción de leche o aquella dedicada a ambos productos, también llamada ganadería de doble propósito (Villegas *et al.*, 2001). Algunos factores que pueden variar entre estos tipos de ganadería son: el tamaño del hato, la raza o variedades de cría, la especie de pasto, el tamaño de la pradera y el tiempo de uso de los terrenos (Villegas *et al.*, 2001). El disturbio ocasionado sobre el ecosistema original por estos tipos de ganadería puede variar en duración, intensidad y extensión (*sensu* Martínez-Ramos y García-Orth, 2007). Por ello, es esperable que la tasa de regeneración natural del bosque en praderas abandonadas que tuvieron diferente tipo de uso

ganadero sea diferente. Sin embargo, a la fecha no existen estudios que hayan evaluado esta hipótesis.

Considerando el contexto anterior, se desarrolló el presente estudio como parte de un proyecto grupal interdisciplinario de la Universidad Nacional Autónoma de México (macroproyecto “Producción sostenible de hatos de cría en pastoreo”) que busca encontrar bases ecológicas que coadyuven al desarrollo de prácticas ganaderas en un marco de conservación de la biodiversidad. En particular, este trabajo adoptó un enfoque experimental para evaluar los efectos de tres grandes factores (TUG, vegetación de pradera y matriz circundante) sobre la tasa de regeneración natural del bosque al año de abandono. En particular, se trató de responder a las siguientes preguntas 1) ¿Qué tan diferente es la estructura y la productividad de la vegetación de pradera de distintos TUGs? 2) ¿Los diferentes TUGs ocasionan diferentes niveles de disturbio ecológico? 3) ¿Si es así, la tasa de regeneración del bosque difiere entre distintos TUGs? 4) ¿La eliminación de la vegetación de pradera facilita el proceso de regeneración natural y si es así, este efecto varía entre distintos TUGs? y 5) ¿La velocidad de la regeneración natural varía dependiendo de la cobertura arbórea presente en la matriz circúndate? ¿Este efecto de la matriz varía con distintos TUGs?

II HIPÓTESIS

1. Se espera que mientras mayor sea el nivel de disturbio provocado por la actividad ganadera menor será la tasa de regeneración natural del bosque.
2. Si la vegetación de pradera es una barrera importante para la regeneración natural en las praderas ganaderas abandonadas, se espera que la tasa de regeneración aumente al eliminarse esta vegetación.

3. Si la cobertura de la vegetación arbórea presente en la matriz es un factor que favorece la regeneración natural del bosque en las praderas ganaderas abandonadas, se espera que mientras mayor sea la cobertura vegetal en la matriz circundante a las praderas abandonadas mayor será la tasa de regeneración natural del bosque.

III OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo es evaluar el efecto de diferentes TUGs sobre la tasa inicial de regeneración natural (primer año después del abandono) del bosque tropical perennifolio (*sensu* Rzedowski, 1978).

Los objetivos particulares fueron:

1. Caracterizar tres tipos de uso ganadero del suelo (lechero, cárnico y de doble propósito) considerando los componentes de extensión, intensidad y duración del disturbio que cada uno ocasiona sobre las propiedades físicas y químicas del suelo.
2. Describir la estructura y composición de especies de la vegetación de pradera presente en praderas ganaderas abandonadas con diferente TUG.
3. Evaluar si la tasa de regeneración natural inicial varía entre distintos TUGs, considerando la biomasa aérea, atributos estructurales (diversidad, abundancia, cobertura y altura) y la composición de especies de la comunidad regenerativa.
4. Cuantificar si la proporción de rebrotes y plántulas varía en la comunidad regenerativa de acuerdo a los distintos TUGS.
5. Evaluar el efecto de la vegetación remanente de las praderas en interacción con la historia de uso ganadero del suelo, sobre la tasa de regeneración inicial de BHT.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Sitio de estudio.

El estudio se llevó a cabo en el Campo Experimental (CE) Las Margaritas del Instituto de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP). La localidad se ubica en el Municipio de Hueytamalco, en la Sierra Nororiental del Estado de Puebla ($19^{\circ}58'26''$ - $20^{\circ}2'50''$ y $97^{\circ}20'42''$ - $97^{\circ}16'37''$ O) a una altitud de entre 450 y 500 m. El clima es Af (m) cálido húmedo con lluvias todo el año con una temperatura media mayor a 22°C , humedad relativa del 90 % y precipitación pluvial de 2,400 a 3,000 mm. El CE cuenta con 2,523 hectáreas, dentro de las cuales existen diferentes áreas de manejo y módulos de producción pecuaria, así como fragmentos de bosque tropical perennifolio (Villareal *et al.*, 2005; Figura 1). Los remanentes de esta vegetación tienen un dosel de ca. 25 m de altura y árboles emergentes de hasta 40 m, dominados por *Matudea trinervi*, *Cymbopetalum bailonii*, *Guatteria amplifolia*, *Alchornea latifolia* y *Dussia mexicana* (Ibarra-Manríquez *et al.*; datos no pub.).

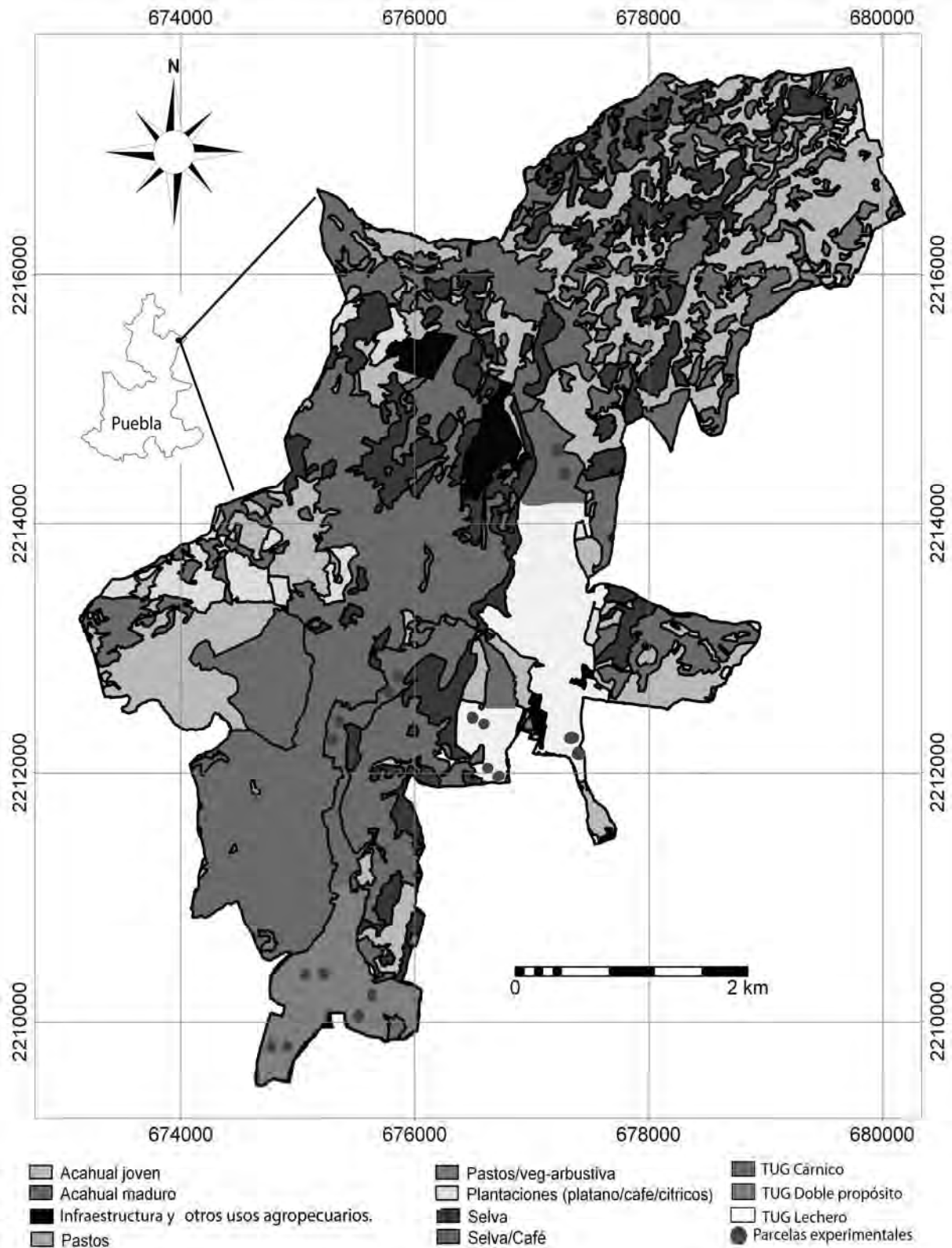


Figura 1. Mapa de la región de Las Margaritas, Puebla, correspondiente al mes de febrero de 2008. El mapa fue elaborado en la Unidad de Sistemas de Información Geográfica del Centro de Investigaciones en Ecosistemas (UNAM) a partir de imágenes digitales de alta resolución (IKONOS) y corroboración de la información en campo para obtener los usos de suelo y coberturas vegetales. El mapa posteriormente fue modificado con photoshop CS3 para delimitar las áreas con diferente tipo de uso ganadero (TUG).

4.2 Historia del sitio de estudio

El terreno donde ahora se ubica el CE Las Margaritas, en el periodo anterior a 1954, estuvo conformado por más de cinco haciendas. Las tierras de estas haciendas se utilizaban mayoritariamente para la actividad ganadera y el cultivo de cítricos. Entre 1954 y 1960 las haciendas fueron adquiridas por la familia Ávila Camacho, la cual mantuvo en actividad ganadera a la mayor parte de estas tierras. En 1964 el terreno de los Ávila Camacho fue donado al estado y es así como pasó a manos del INIFAP. A partir de este año la mayoría de las tierras tuvieron un uso ganadero o bien se quedaron como relictos de bosque tropical perennifolio o zonas de acahual (bosques secundarios) incluyéndose en el sitio edificios que sirven para la infraestructura del Campo Experimental.

4.3 Caracterización de la historia del uso de suelo ganadero

Se realizaron 10 entrevistas a diferentes encargados del manejo de las praderas ganaderas del Campo Experimental Las Margaritas con el objetivo de caracterizar la historia de uso del suelo de los diferentes TUGs. Se entrevistó al Jefe del Campo Experimental, el MVZ René Calderón Robles, y al Jefe anterior a él, el Dr. Lagunes, a los dos MVZ encargados del ganado de doble propósito y al MVZ del ganado lechero, así como a los dos vaqueros encargados de los hatos del ganado cárnico. Se entrevistó también a dos ex trabajadores de Las Margaritas, Esteban Lozada y Juan Méndez, quienes trabajaron en la finca desde los años 70's. La información recabada sobre la duración y actividades de manejo de las praderas se usó para elaborar un índice de disturbio ecológico que se describe a continuación.

4.4 Índice de disturbio ecológico

Para calcular el nivel de disturbio ecológico producido por cada TUG, se empleó un índice de disturbio ecológico (IDE_{TUG}) modificado del propuesto por Zermeño (2008). Este índice considera la duración y la intensidad del uso del suelo en la historia del manejo de las praderas que fueron usadas para diferentes TUGs. Para cuantificar la intensidad se integraron varios indicadores de factores que afectan de forma directa o indirecta a la disponibilidad de propágulos y/o en la calidad de sitio, siguiendo la metodología de Zermeño (2008). La intensidad del uso del suelo fue obtenida mediante la integración de los siguientes subíndices:

a) Incidencia de fuegos inducidos (IF_{TUG})

$$IF_{TUG} = FF / DC$$

donde FF se refiere al número de eventos de quemas en la historia de uso del sitio, y DC es la duración en años del uso de suelo ganadero.

b) Uso de herbicidas (IH)

$$IH_{TUG} = FQ * DC$$

donde FQ es el número de aplicaciones de agroquímicos por ciclo anual de cultivo y DC es la duración del uso de suelo.

c) Intensidad de pastoreo (IP)

$$IP_{TUG} = PU * CA$$

donde PU es la proporción de tiempo que se mantiene en uso la pradera mientras que CA es número de cabezas de ganado por unidad de terreno de pastizal (una hectárea).

Los valores de cada componente IF_{TUG} , IH_{TUG} y IP_{TUG} fueron estandarizados (0 a 1), dividiendo el valor de cada TUG entre el valor máximo observado para obtener IF_e , IH_e y IP_e . Con estos valores se obtuvo el índice de intensidad de manejo (IMUG) para cada TUG como:

$$IMUG_{TUG} = IF_e + IH_e + IP_e$$

Este índice toma valores de 0 a 3. Finalmente, los valores de duración de uso del suelo (D) y de IMUG se estandarizaron, dividiendo el valor de cada D o IMUG de cada TUG entre el valor máximo obtenido y se sumaron para obtener el índice de disturbio ecológico (IDE):

$$IDE_{TUG} = D_s + IMUG_s$$

4.5. Diseño del sistema de parcelas permanentes

Se seleccionaron tres parcelas experimentales por TUG (cárnico, lechero y doble propósito; Figura 1). En total se tuvieron nueve praderas experimentales. En cada pradera se cercaron dos parcelas permanentes de observación de 15 x 12 m (180 m²) cada una. Con el objeto de excluir al ganado, se usaron cuatro hileras de alambre de púas (espaciadas para cubrir hasta una altura de 2 m sobre el suelo) para hacer el cerco. La exclusión del ganado con este cerco simuló el abandono de la pradera. Además, se cortó con machete el follaje de la vegetación de pradera al ras del suelo, en un área de 8 x 7 m (56 m²) de cada parcela, tratamiento al que se llamará en adelante "sin vegetación". El resto de la parcela se dejó intacta y constituyó el tratamiento "con vegetación". Se marcaron con rafia y tubos de pvc dos rectángulos de 1 x 10 m y uno de 1 x 5 m en la zona con vegetación, así como cinco rectángulos de 1 x 5 m en la zona sin vegetación de cada parcela (Figura 2).

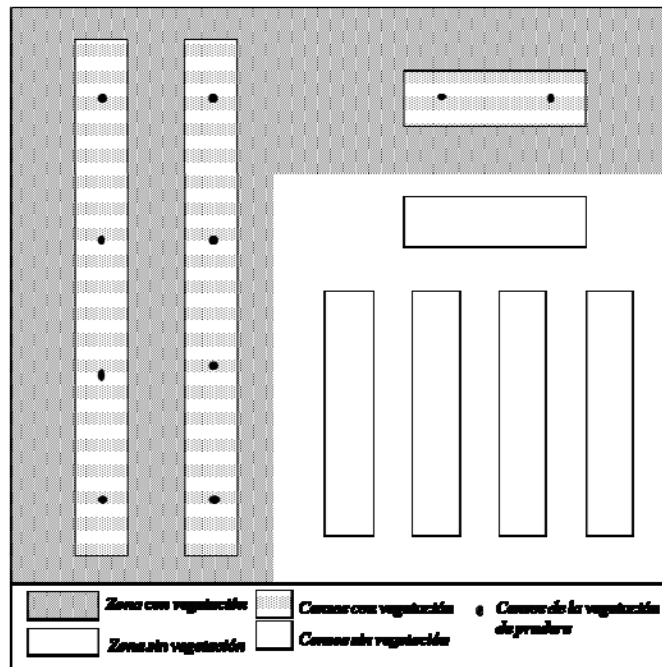


Figura 2. Diseño experimental de las parcelas empleadas para el estudio de la regeneración natural del bosque tropical húmedo en la región de Las Margaritas, Puebla. Los rectángulos representan las subparcelas permanentes de observación donde se monitorearon todas las plantas leñosas con una altura mayor a 1 cm. En la zona sin pasto se eliminó la vegetación de la pradera y en la zona con pasto se conservó esta vegetación. Alrededor de cada punto se realizó un censo de la vegetación de la pradera en un área de 1 x 1 m (ver texto para más detalles).

4.6. Caracterización físico-química de los suelos en las praderas experimentales

Con el fin de caracterizar algunos atributos del suelo en los sitios de estudio con diferente TUG, se realizó un análisis edafológico, cuyos resultados se muestran en el Cuadro 1.

Según estos resultados, el suelo en los tres TUGs es franco arenoso (Plaster, 2000), donde la fracción de arena representa alrededor del 80% de las partículas totales, mientras que la proporción de arcillas y limos es similar, 10% cada una. El pH en los tres TUGs es ácido (4.5 a 5.1), siendo el TUG de doble propósito el más ácido. Los tres TUGs presentaron la misma capacidad de retención hidráulica (32.1-34%). La conductividad hidráulica medida en campo, que es una medida indirecta de la compactación del suelo (Plaster, 2000), en este

caso producida por el pisoteo, fue mayor en el TUG lechero ($17.3 \pm 0.9\text{cm/hr}$) que en el cárnico ($6.6 \pm 1.1\text{cm/hr}$) y que en el de doble propósito ($2.9 \pm 1.9\text{cm/hr}$). En general, el suelo en los tres TUGs no difiere en la concentración de diferentes elementos químicos, pero el Calcio y el Magnesio fueron dos veces mayores en el TUG cárnico que en el de doble propósito y en el lechero (Cuadro 1). El Na y el Al se encontró en mayor cantidad en el TUG de doble propósito con respecto a los otros dos TUGs. (Cuadro 1).

Cuadro 1. Atributos químicos del suelo encontrado en praderas con diferente tipo de uso ganadero (cárnico, de doble propósito y lechero) en la región de Las Margaritas, Puebla. Los números indican valores promedio (\pm e.e.) resultantes de una muestra compuesta de suelo (mezcla de cinco núcleos de suelo de 10 cm de diámetro por 10 cm de profundidad) obtenida en cada uno de seis sitios (10 x 15 m) por tipo de uso ganadero. Diferentes letras implican que existen diferencias significativas ($p \leq 0.05$).

VARIABLES DE FERTILIDAD	CÁRNICO	DOBLE PROPÓSITO	LECHERO
Al (mg/g)	0.12 ± 0.00 a	0.14 ± 0.00 c	0.13 ± 0.00 b
B (mg/g)	0.00019 ± 0.00	0.00014 ± 0.00	0.00017 ± 0.01^{-5}
Ca (mg/g)	0.89 ± 0.21 bc	0.35 ± 0.13 a	0.47 ± 0.06 ab
Cu (mg/g)	0.42 ± 0.07	0.67 ± 0.22	0.47 ± 0.09
Fe (mg/g)	0.04 ± 0.00	0.08 ± 0.02	0.07 ± 0.02
K (mg/g)	0.16 ± 0.03	0.15 ± 0.02	0.14 ± 0.02
Mg (mg/g)	0.11 ± 0.02 b	0.05 ± 0.01 a	0.06 ± 0.00 ab
Mn (mg/g)	0.012 ± 0.00	0.014 ± 0.00	0.010 ± 0.00
N inorgánico (mg/g)	0.03 ± 0.00	0.05 ± 0.02	0.03 ± 0.00
Na (mg/g)	0.02 ± 0.00 a	0.03 ± 0.00 b	0.02 ± 0.00 a
P Bray(mg/g)	0.0015 ± 0.00	0.0018 ± 0.00	0.0089 ± 0.01^{-5}
Zn (mg/g)	0.004 ± 0.00	0.006 ± 0.00	0.004 ± 0.00

Las muestras se analizaron en el laboratorio Fertilab, Celaya, Guanajuato, siguiendo los lineamientos de la NOM-021-SEMARNAT 2000.

4.7 Estructura composición y productividad de la vegetación de praderas con diferente TUG

Para estudiar la vegetación presente en cada TUG, en cada parcela de estudio, dentro de la zona con vegetación de pradera, se censaron 10 cuadros de 1 x 1 m, distribuidos a una distancia de un metro entre sí a lo largo de las subparcelas (Figura 2). Para ello, se usó un marco de pvc (1.25 cm de ancho) subdividido con hilo de cáñamo en unidades de 20 x 20 cm. En febrero-marzo de 2008, se registró la presencia de todas las morfoespecies de pastos, hierbas, trepadoras, helechos y leñosas en cada una de las unidades de 20 x 20 cm.

Se consideró como una planta herbácea a todas las plantas anuales y sin tejidos lignificados; aquí se incluyeron a las lianas y a los helechos, leñosa a toda planta que tuviera tejidos lignificados y como pasto a todas las plantas de las familias Poaceae y Cyperaceae (Kent y Coker, 1996). En el terreno contiguo a las parcelas se colectó un ejemplar de cada una de las morfoespecies registradas con el objeto de identificarlas taxonómicamente con ayuda del personal del Herbario Nacional de México (MEXU, Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México).

Adicionalmente, se estimó la biomasa en pie de la vegetación de las praderas experimentales al momento de su abandono, además de la producción de biomasa a los seis meses (septiembre 2008) como indicador de la productividad y fertilidad del suelo en estas praderas y por ende de la calidad del suelo. Para ello, se cortó la vegetación a ras del suelo en 10 cuadros de $25 \times 25 \text{ cm}^2$, dentro de cada parcela de estudio, durante los primeros días de marzo 2008 y seis meses después en los primeros días de octubre 2008. En esta segunda colecta el área de los cuadros fue de $50 \times 50 \text{ cm}^2$. Los cuadros se encontraban a una distancia promedio de 1m entre sí. La vegetación obtenida en cada cuadro fue guardada en bolsas de papel estraza para su posterior secado en un horno a 60°C por 72 h. Se obtuvo el peso seco del material contenido de cada bolsa empleando una balanza digital marca (Ohaus) de 0.01 g de precisión.

4.8 Regeneración natural de especies leñosas

Al momento del abandono de las praderas experimentales (20 feb-06 marzo 2008, fecha en la que fueron cercadas las parcelas simulando el abandono), se registraron, marcaron e identificaron (hasta el nivel de especie, cuando fue posible) a todos los individuos mayores a 1 cm de altura de especies leñosas encontradas en las subparcelas de $1 \times 10 \text{ m}$, dentro de

la zona con vegetación (Figura 2). Se midió la cobertura vegetal (diámetro mayor y menor de la copa) y la altura de estos individuos, se identificó su origen (plántula o rebrote), verificando el grosor del tejido leñoso cercano a la raíz de las plantas; si se encontraba engrosado en la parte cercana a la raíz con respecto a la zona superior se consideraba como un rebrote, en el caso contrario se consideraba al individuo como una plántula. En los casos en que se registraron individuos con una altura mayor a un metro se midió su diámetro basal (db). En un segundo censo, realizado entre el 13 y el 16 de julio 2008, se midieron nuevamente los individuos sobrevivientes y se midieron a los reclutas (nuevas plántulas o rebrotes mayores a 1 cm) registrados en las subparcelas con y sin vegetación (Figura 2). En otras dos salidas posteriores, realizadas entre el 28 de octubre y el 4 de noviembre de 2008, y el 26 de marzo y el 5 de abril 2009, se midieron a los individuos sobrevivientes y se registraron y midieron a los nuevos reclutas en todas las subparcelas de cada parcela experimental.

4.9 Cobertura arbórea presente en la matriz circundante a las parcelas experimentales

La Unidad de Sistemas de Información Geográfica del Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, desarrolló un sistema de información geográfica para la región de estudio de Las Margaritas, Puebla (J. Junco, no publicado). Con esta herramienta se cuantificó el porcentaje de cobertura arbórea circundante a las parcelas experimentales encontrada en áreas circulares, con radios de 12.5, 25, 50 y 100 m. Para este procedimiento se utilizó el programa ILWIS 3.3 (ITC, 2005).

4.10 Análisis de datos y prueba de hipótesis.

Variación de la estructura, composición y productividad de la vegetación de pradera entre diferentes TUGs.

Para cada sitio se sumaron los registros de plantas herbáceas, leñosas y pastos presentes en el censo de la vegetación de pradera, globalmente y por forma de crecimiento. Se empleó una prueba de ANOVA para probar diferencias en la abundancia de registros entre los TUGs, normalizando previamente el valor de abundancia en su equivalente logarítmica para cubrir los criterios de ANOVA. Se empleó una prueba de ANOVA para probar diferencias en la proporción de registros (abundancia relativa) por formas de crecimiento entre los TUGs, previa transformación angular de los valores proporcionales para cumplir con los criterios requeridos por el ANOVA (Sokal y Rohlf, 1981). Para evaluar diferencias en la biomasa en pie, así como en la producción de biomasa a los seis meses, entre los TUGs se emplearon pruebas de ANOVA y pruebas *a posteriori* de Bonferroni. Todos estos análisis se llevaron a cabo con el paquete estadístico Statistica 6 (Statsoft, 2009).

Efecto de los TUGs y de la vegetación de pradera sobre la tasa de regeneración natural, origen y composición de la comunidad leñosa regenerativa.

Para cada parcela de estudio y cada fecha de censo se calcularon las siguientes variables estructurales de la comunidad regenerativa: i) densidad de individuos (número de individuos en 25 m²); se sumó el número de individuos presentes en las subparcelas de las zonas con vegetación y sin vegetación por separado. ii) Área basal a la altura del suelo (abs, superficie circular de la sección transversal del tallo al nivel del suelo); se calculó como $abs = \pi \cdot (db/2)^2$, donde db es el diámetro del tallo a la altura del suelo. Se sumó el ab de todos

los individuos en las subparcelas con vegetación y sin vegetación por separado, expresando los valores en $\text{cm}^2/25 \text{ m}^2$. iii) Cobertura (área de proyección de las copas de los individuos medida en unidades de cm^2/m^2 ; primero se obtuvo la cobertura de cada individuo (Cob_i) suponiendo al área de proyección como una elipse a partir de la fórmula $\text{Cob}_i = \pi (D_1/2)(D_2/2)$, donde D_1 es el diámetro mayor y D_2 es el diámetro menor (Matteuci y Colma, 1982). Para obtener la cobertura total de la comunidad se sumaron todos los valores de Cob_i por parcela y para cada tratamiento sin y con vegetación. iv) Índice de diversidad de Shannon-Weaver (H'); este es un índice sensible a la cantidad de las especies raras presentes en una comunidad (Magurran, 2004) y se calcula según la expresión: $H' = - \sum p_i \ln(p_i)$, donde p_i es la proporción de individuos de la i-esima especie (cociente del número de la especie entre el total de individuos de la comunidad) y \ln es el logaritmo neperiano. v) Índice de equitatividad (J); este es un indicador de la uniformidad en la distribución de la abundancia relativa de las especies en una comunidad. Sus valores van de cero a uno. Una comunidad más equitativa (valor cercano a uno), es aquella donde todas las especies se hallarían representadas por un número similar de individuos, mientras que una comunidad poco equitativa (valor cercano a 0) es aquella donde domina una sola especie. Se calcula como $J = H' / \ln(S)$, donde S es el número de especies presentes en la comunidad y H' es el índice de diversidad de Shannon-Weaver.

Para observar las tendencias de las variables estructurales evaluadas (densidad de individuos, cobertura, densidad de especies, índice de Shannon y equitatividad) de cada TUG en el año de estudio en las zonas con y sin vegetación, se graficaron los resultados de cada variable con respecto al tiempo y se hizo una regresión lineal ajustada. Se calculó el coeficiente de determinación y se vio si este era significativo con una $p < 0.05$.

Para evaluar el efecto aislado e interactivo del tipo de uso ganadero del suelo (TUG) y la eliminación de la vegetación de pradera (tratamiento “vegetación”, TEV) sobre la tasa de regeneración de la comunidad leñosa, se aplicó un análisis de varianza de medidas repetidas (ANOVA) considerando a la densidad, área basal, cobertura, densidad de especies, índice de Shannon-Weaver y equitatividad como las variables de respuesta (sujetos de repetición), a los tres TUGs y a la eliminación de la vegetación de pradera como factores (variables independientes). Se analizaron 4 tiempos (0, 4, 8 y 12 meses), excepto en el caso del área basal donde solo se consideró el tiempo inicial y el final (se tomaron datos solo al inicio y final del estudio para esta variable). El factor de eliminación de la vegetación, con dos niveles (con y sin), se anidó en el de TUG. El efecto de los factores sobre la tasa de regeneración se evaluó con la interacción tiempo*TUG, tiempo*TEV y del tiempo*TUG*TEV. Para realizar estos análisis se utilizó el programa Statistica 6 (Statsoft, 2009). En el caso de que fueran significativos los resultados se hizo la prueba de esfericidad de Mauchly (Kuehl, 2000). De ser significativa la prueba de esfericidad, se ajustaron las probabilidades obtenidas en el análisis de medidas repetidas según el promedio de ajustes dado por Huynh-Feldt y Greenhouse-Geisser (Kuehl, 2000).

Para evaluar el efecto del TUG sobre el origen de la fuente de regeneración (rebrote-plántula), se usaron pruebas de χ^2 evaluando la independencia entre el TUG y el origen de los individuos registrados. Se analizaron por separado las zonas con y sin vegetación de pradera, juntando los datos de todas las parcelas correspondientes a cada TUG.

Para evaluar el efecto de los factores experimentales (TUGs y TEV) sobre la composición de especies de la comunidad regenerativa se utilizó un análisis no-métrico multidimensional escalado (NMDS, non-metric multidimensional scaling analysis) utilizando el programa Primer 5 (Premier-LTD, 2001). El NMDS es un método

ampliamente usado en ecología para ordenar sitios a lo largo de un número reducido de dimensiones (o ejes) con base en valores de similitud de especies (Minchin, 1987). Para realizar el análisis el programa construye una configuración de puntos que representan los objetos (sitios) en un número predeterminado de dimensiones dado que las discrepancias entre las distancias inter-objetos (sitios) reflejan al máximo la similitud en la que se basa la matriz de asociación (Minchin, 1987). La bondad del ajuste del análisis se refleja en el grado de "estrés" de la ordenación, el estrés varía entre 0 y 1, entre menor sea el valor del estrés, mejor estará representado el grado de disimilitud. En el análisis se usaron 10 diferentes inicios al azar y se configuró con el estrés máximo (ver detalles del método en Minchin, 1987). La ordenación se llevó a cabo empleando una matriz de valores del índice de similitud de Bray-Curtis (Magurran, 2004), que considera todos los pares de sitios (juntando los datos de las dos parcelas de cada sitio), separando los tratamientos con y sin vegetación. Este análisis se llevó a cabo considerando, por un lado, la abundancia relativa de las especies y, por el otro lado, la presencia/ausencia de las mismas. En cada caso, se aplicó una prueba de ANOVA múltiple (MANOVA) para evaluar las diferencias en la ordenación entre sitios con diferente TUG. En caso de que el MANOVA resultara significativo, se aplicó una prueba *post-hoc* de Bonferroni para identificar los TUGs que fueron estadísticamente diferentes (Kuehl, 2000).

Para determinar las posibles diferencias entre TUGs en las relaciones de dominancia de las especies presentes en cada TUG, se elaboraron curvas de dominancia-diversidad utilizando el logaritmo de los valores de abundancia de las especies registradas en todos los sitios durante el último censo (marzo 2009).

Efecto de la cobertura arbórea (matriz) y TUGs sobre la tasa de regeneración natural

Para cada variable estructural (v.) [densidad, cobertura, área basal, densidad de especies, diversidad de especies y equitatividad] de la comunidad regenerativa, se calculó una tasa anual de regeneración (TAR_v) para cada parcela de estudio, con el objeto de ver el efecto total (global) de la cobertura arbórea (matriz) y de los diferentes TUGs sobre las tasas de regeneración. El cálculo de cada TAR se realizó mediante la siguiente fórmula: $TAR_v = V_f - V_i$, donde V_f es el valor de la variable estructural un año después del abandono de la pradera y V_i es el valor de la variable al momento del abandono.

Considerando los tratamientos de eliminación de la vegetación de pradera por separado, se emplearon análisis de covarianza (ANCOVA) para evaluar la hipótesis que propone que la tasa de regeneración disminuye al disminuir la cobertura arbórea circundante (matriz) en función del TUG. En estos análisis se empleó el tratamiento de TUG como un factor con tres niveles (cárnico, doble propósito y lechero) y la cobertura arbórea como la variable independiente de regresión (covariable). Se realizaron estas pruebas considerando por separado matrices calculadas con radios de 12.5, 25, 50 y 100 m alrededor de las parcelas. Para realizar estos análisis se empleó el programa Data Desk 6.1 (Data description Inc., 1996).

V. RESULTADOS

5. 1. Caracterización de los usos de suelo ganadero e índice de disturbio ecológico.

Como resultado de las entrevistas realizadas en el CE Las Margaritas se obtuvo el Cuadro 2. En este cuadro se sintetiza la información relacionada con los componentes del disturbio ecológico asociado con los diferentes TUGs y describe las principales diferencias en el manejo de cada TUG. En general, puede notarse que el TUG cárnico tuvo una duración y

extensión mayor pero menor intensidad de uso del suelo que los TUGs de doble propósito y lechero. La intensidad fue menor en el TUG cárnico porque la carga de ganado fue baja, el uso de agroquímicos (fertilizantes, pesticidas y herbicidas) fue bajo o nulo y el chapeo de la pradera fue menos frecuente que en los otros TUGs. Además, la rotación (tiempo que pasa entre dos visitas a un mismo punto de la pradera) del ganado en el uso cárnico fue menor que en los otros usos, aunque se ha usado fuego mientras que en los usos de doble propósito y lechero no se reporta el empleo de fuego para el control de malezas.

Considerando los atributos en la historia de uso de los TUGs, el Índice de Manejo de Uso Ganadero relativo ($IMUG_s$) fue mayor en el TUG de doble propósito, mientras que el Índice de duración (D_s) relativa fue mayor en el TUG cárnico. Al calcular el índice de disturbio ecológico (IDE_{TUG}), integrando estos componentes, se obtuvo un valor menor en el TUG cárnico, uno intermedio para el TUG lechero y uno máximo para el TUG de doble propósito (Cuadro 3).

Cuadro 2. Caracterización de los tres tipos de uso ganadero del suelo (TUG) en el Campo Experimental Las Margaritas, Puebla. En cada TUG se caracterizan diferentes variables que se relacionan con la duración (tiempo de uso), extensión e intensidad del disturbio (demás variables) ecológico provocado por el manejo ganadero.

VARIABLES	TUG CÁRNICO	TUG DOBLE PROPÓSITO	TUG LECHERO
TIEMPO DE USO	Introducción previa a 1964	Introducido en 1982	Introducido en 1979
EXTENSIÓN	Mayor a 200 ha	98 ha	108 ha
CARGA	1 cabeza de ganado/ha	1.75 cabeza de ganado/ ha	2.5 cabeza de ganado/ ha
RAZAS DE CRÍA	Raza cebuina (Brahman) cruzada con Europeo (Charolais, Angus, Hereford, Simmental y Suizo Europeo “Braunvieh”)	Mezclas: - ¾ Simmental con ¼ Brahmann, - ¾ suizo americano con ¼ Brahmann - ¾ Holstein ¼ con Brahman	Raza Holstein
ROTACIÓN	Conforme a disponibilidad del pasto cuando se observa que éste está muy corto se mueve el ganado a otra zona.	El hato permanece pastoreando cinco días en cada parcela después de lo cual se deja descansar a la pradera por 35 días en primavera-verano o 45 días en otoño-invierno.	El hato permanece pastoreando uno o dos días en cada parcela después de lo cual se deja descansar a la pradera por 35 días en primavera-verano o 45 días en otoño-invierno.
ESPECIES DE FORRAJE	Gramas africanas (<i>Panicum maximum</i> , <i>Brachiaria sp.</i> y <i>Pennisetum sp.</i>)	Predominantemente gramas nativas (<i>Paspalum sp.</i> y <i>Axonopus sp.</i>)	Gramas africanas (<i>Cynodon plectostachyus</i>) predominantemente y gramas nativas (<i>Paspalum sp.</i> y <i>Axonopus sp.</i>)
SUPLEMENTACIÓN (para el ganado)	Sólo hasta que cumplen un mes de destete y un kg al día. (lechero 18% proteína)	Lechero (18% proteína): - 3 ½ kg hembras en producción - 2 kg becerros y vacas en secas - 1 kg lactantes En octubre-marzo dan 1.5-1.6 toneladas de caña	Lechero (18% proteína): - Hembras en producción (3 ½ kg) - Becerros hasta los 3 meses (300 g) - Adultos secos (3 kg) - 1 kg (becerros lactantes)
CONTROL MALEZAS	Se corta la vegetación a ras del suelo cuando crece de manera indeseable. Se ha incendiado y el uso de químicos ha sido poco frecuente (sólo cuando ha habido dinero).	Se corta la vegetación a ras del suelo cuando crece de manera indeseable. Uso de herbicidas sistémicos una vez al año aproximadamente. Mismos herbicidas que en lechero. No realizan quemas.	Se corta la vegetación a ras del suelo cuando crece de manera indeseable. Pocas veces han usado herbicidas, como el Tordón persistente, Esteron, Defensa y Alae 64. No realizan quemas.
FERTILIZANTE	No fertilizan.	Una vez al año con urea.	Una vez al año con urea.

Cuadro3. Valores estandarizados de los componentes del índice de disturbio ecológico (IDE) calculado para tres tipos de uso ganadero del suelo (TUG) en la región de Las Margaritas, Puebla. C = TUG cárnico, DP = TUG doble propósito, L = TUG lechero. Los valores estandarizados de cada índice aparecen entre paréntesis

TIPO DE USO GANADERO DEL SUELO (TUG)			
ÍNDICES	C	DP	L
Incidencia de fuego (IF)	0.045 (1.00)	0 (0.00)	0 (0.00)
Uso de herbicidas (IH)	0 (0.00)	26 (1.00)	13 (0.50)
Pastizal en uso (PU)	0.04 (0.36)	0.11 (1.00)	0.04 (0.36)
Índice de carga animal (CA)	1 (0.40)	1.75 (0.70)	2.5 (1.00)
Intensidad de pastoreo (IP)	0.04 (0.21)	0.19 (1.00)	0.10 (0.58)
Intensidad de manejo del uso ganadero del suelo (IMUG_s)	0.085 (0.00)	26.19 (1.00)	13.10 (0.50)
Duración del TUG (D)	45(1)	27(0.6)	30(0.66)
Índice de disturbio ecológico (IDE)	1 (0.63)	1.59 (1.00)	1.16 (0.73)

5.2. Estructura y composición de la vegetación de las praderas con diferente TUG.

En los sitios muestreados se registraron 21 morfoespecies de pastos, 7 especies de ciperáceas, 25 especies de trepadoras, 15 especies de leñosas (árboles y arbustos), un bejuco, cinco especies de helechos, 57 morfoespecies de hierbas y una especie de Lycophyta. De éstas, se identificaron taxonómicamente a nivel de género al 1% de los pastos, al 28% de las ciperáceas, al 88% de las trepadoras, al 80% de las leñosas, al 100% de los helechos, al 69 % de las hierbas y a la Lycophyta, (Anexo 1).

Haciendo este análisis para cada TUG, en promedio, se encontró un número de registros (abundancia) similar ($P > 0.05$) entre los TUGs (Figura 2a). En cuanto a la biomasa en pie en peso seco de la vegetación colectada al instalarse las parcelas experimentales (marzo 2009), el TUG de doble propósito presentó mayor biomasa con respecto a los demás TUGs (Fig. 2b). En cuanto a la producción de biomasa en seis meses después del abandono, los TUGs de doble propósito y lechero presentaron mayor producción que el TUG cárnico (Figura 2c).

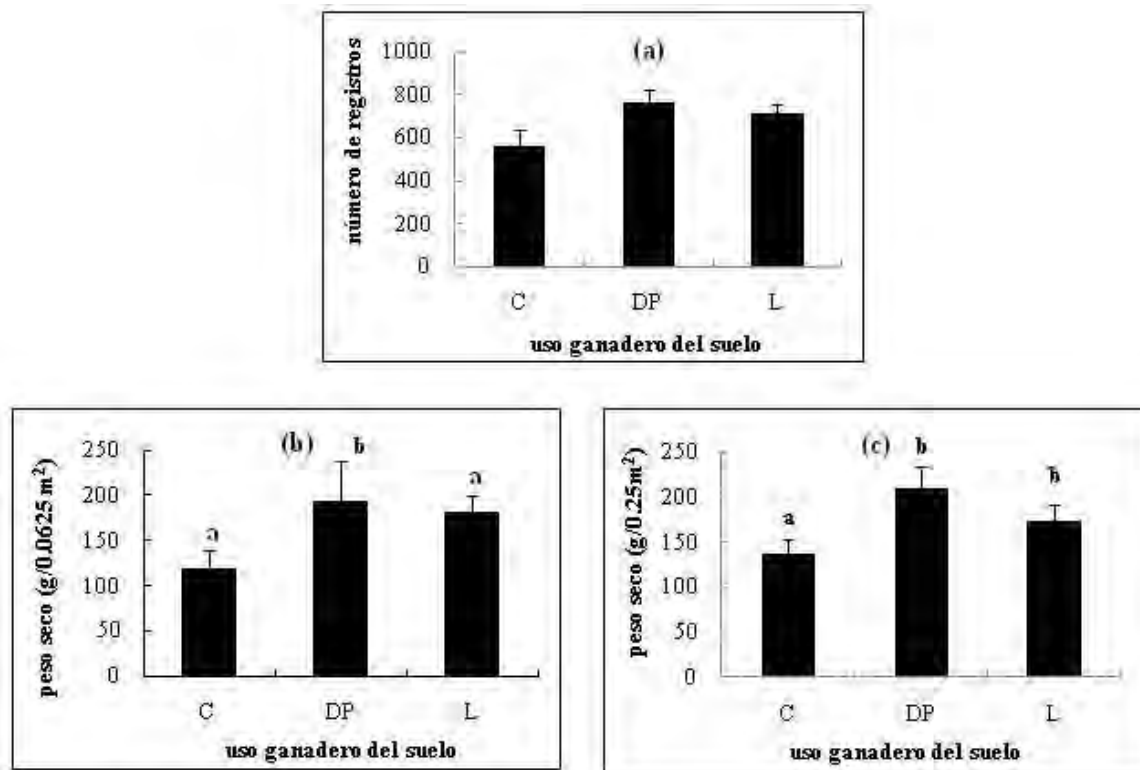


Figura 3. Atributos estructurales de la vegetación de pradera en campos ganaderos con diferente tipo de uso del suelo (TUGs: C = cárnico, DP = doble propósito, L = lechero) en Las Margaritas, Puebla. a) número de registros (abundancia) de plantas de la vegetación de pradera, b) biomasa en pie en peso seco de la vegetación de pradera ($\text{g}/0.0625 \text{ m}^2$) al momento del abandono (marzo 2008) y c) producción de biomasa en peso seco a los seis meses después del abandono ($\text{g}/0.25 \text{ m}^2$). Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

La vegetación de pradera en los tres TUGs no mostró diferencias significativas en cuanto a la composición porcentual (abundancia relativa) por formas de crecimiento (pastos, plantas herbáceas y plantas leñosas; Figura 4).

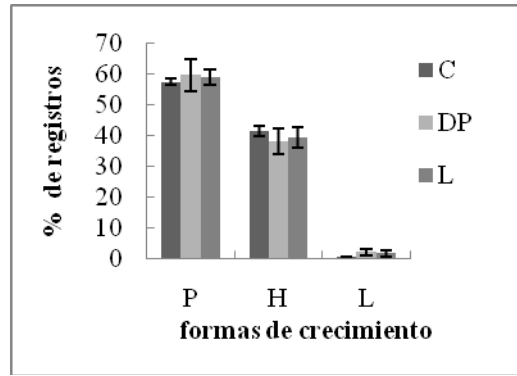


Figura 4. Porcentaje de registros (abundancia relativa) de tres formas de crecimiento: P, pastos; H, plantas herbáceas (no gramíneas); L, plantas leñosas, en praderas sujetas a diferentes tipos de uso ganadero (TUG: C, cárnico; DP, doble propósito; L, lechero) en la región de Las Margaritas, Puebla. Las líneas verticales indican un error estándar. Para cada forma de crecimiento no se encontraron diferencias entre los TUGs ($P > 0.05$).

5.3 Efecto del tipo de uso de suelo y de la eliminación de vegetación de pradera sobre la tasa de regeneración natural de la comunidad leñosa

Densidad de individuos

En la zona sin vegetación del TUG cárnico la densidad de plantas aumentó más rápido (pendiente de la regresión lineal = $8.1 \text{ ind}/25\text{m}^2/\text{mes}$) que las zonas con vegetación del mismo TUG ($5.1 \text{ ind}/\text{mes}$; Figura 5a). Por el contrario, en el TUG lechero la densidad de individuos aumentó más rápido en la zona con vegetación ($1.8 \text{ ind}/25\text{m}^2/\text{mes}$) que en la zona sin vegetación ($0.05 \text{ ind}/25\text{m}^2/\text{mes}$; Figura 5b). Finalmente, en el TUG de doble propósito el cambio en el tiempo de la densidad de individuos fue prácticamente nulo.

El ANOVA mostró que la velocidad de la regeneración natural en la densidad de individuos (plántulas leñosas) fue afectada tanto por el tratamiento de TUG y de eliminación de la vegetación, así como por la interacción entre estos factores (Cuadro 4a).

En las zonas con vegetación, la densidad de individuos aumentó de manera lineal con el tiempo en los TUGs cárnico y lechero mientras que en el TUG de doble propósito esta variable se mantuvo constante con valores cercanos a cero (Figura 5a). En las zonas sin vegetación, la densidad de individuos en el TUG cárnico mostró una tendencia de aumento

lineal en el tiempo mientras que en los otros dos TUGs se mantuvo cerca de cero (Figura 5b).

Cobertura

En la zona con vegetación, la cobertura en el TUG cárnico aumentó más rápido (pendiente de la regresión lineal = $1984 \text{ cm}^2/\text{mes}/25\text{m}^2$) que en el TUG lechero ($605 \text{ m}^2/\text{mes}/25\text{m}^2$) y que en el TUG de doble propósito ($551 \text{ cm}^2/\text{m}^2/25\text{m}^2$), siendo estos dos últimos semejantes en su velocidad de aumento en cobertura (Figura 5c). En la zona sin vegetación, la velocidad de aumento de la cobertura fue menor en todos los TUGs con respecto a las zonas con vegetación; aquí el aumento de la cobertura en el tiempo fue mayor en el TUG cárnico ($381 \text{ cm}^2/\text{mes}/25\text{m}^2$) que en el TUG lechero ($104 \text{ cm}^2/\text{mes}/25\text{m}^2$) mientras que en el TUG de doble propósito la cobertura fue nula a lo largo del tiempo ($0.71 \text{ cm}^2/\text{mes}/25\text{m}^2$; Figura 5d).

El ANOVAr para esta variable mostró que la velocidad de la regeneración natural en cobertura fue afectada tanto por el tratamiento de TUG y de eliminación de la vegetación, así como por la interacción entre estos factores (Cuadro 4b). En los tres TUGs la cobertura aumentó de manera lineal en la zona con vegetación mientras que en las zonas sin vegetación tal aumento solo se encontró en los TUGs cárnico y lechero mientras que en doble propósito el aumento en la cobertura fue casi nula a lo largo del tiempo (Figura 5c,d).

Densidad de especies

En las zona con vegetación, la densidad de especies aumentó de manera lineal con el tiempo en los tres TUGs y aunque en el TUG cárnico el aumento fue más rápido ($0.79 \text{ especies}/\text{mes}/25 \text{ m}^2$) que en el TUG lechero ($0.16 \text{ especies}/\text{mes}/25 \text{ m}^2$) y el de doble

propósito (0.19 especies/mes/25 m²; Figura 5e). En las zona sin vegetación, la densidad de especies en el TUG cárnico aumentó más rápido (1.28 especies/mes/25 m², Figura 5f) que en la zona con vegetación. Además, en el TUG cárnico la densidad de especies aumentó más rápido que en el TUG lechero (0.22 especies/mes/25 m²) y que en TUG de doble propósito, cuyo cambio en la densidad de especie fue prácticamente nulo (0.02 especies/mes/25 m², Figura 5f)

El ANOVAr mostró que la velocidad de la regeneración natural en la densidad de especies fue afectada tanto por el tratamiento de TUG y de eliminación de la vegetación, así como por la interacción entre estos factores (Cuadro 4c).

Diversidad de especies

En la zona con vegetación, el Índice de Shannon-Weaver (H') aumentó a la misma velocidad en los TUGs cárnico (0.04 unidades /mes) y de doble propósito (0.05 mes) mientras que en el TUG lechero se mantuvo sin cambio a la largo del año (0.00 mes; Figura 5g). En las zona sin vegetación, exceptuando al TUG de doble propósito, el H' fue mayor que en la zona con vegetación, aumentado más rápido en el TUG cárnico (0.16 mes) en el TUG lechero (0.07 mes) mientras que en el TUG de doble propósito la velocidad de cambio H' fue nulo (Figura 5h). El ANOVAr mostró que la velocidad de la regeneración natural en la diversidad de especies (H') fue afectada tanto por el tratamiento de TUG y de eliminación de la vegetación, así como por la interacción entre estos factores (Tabla 4d).

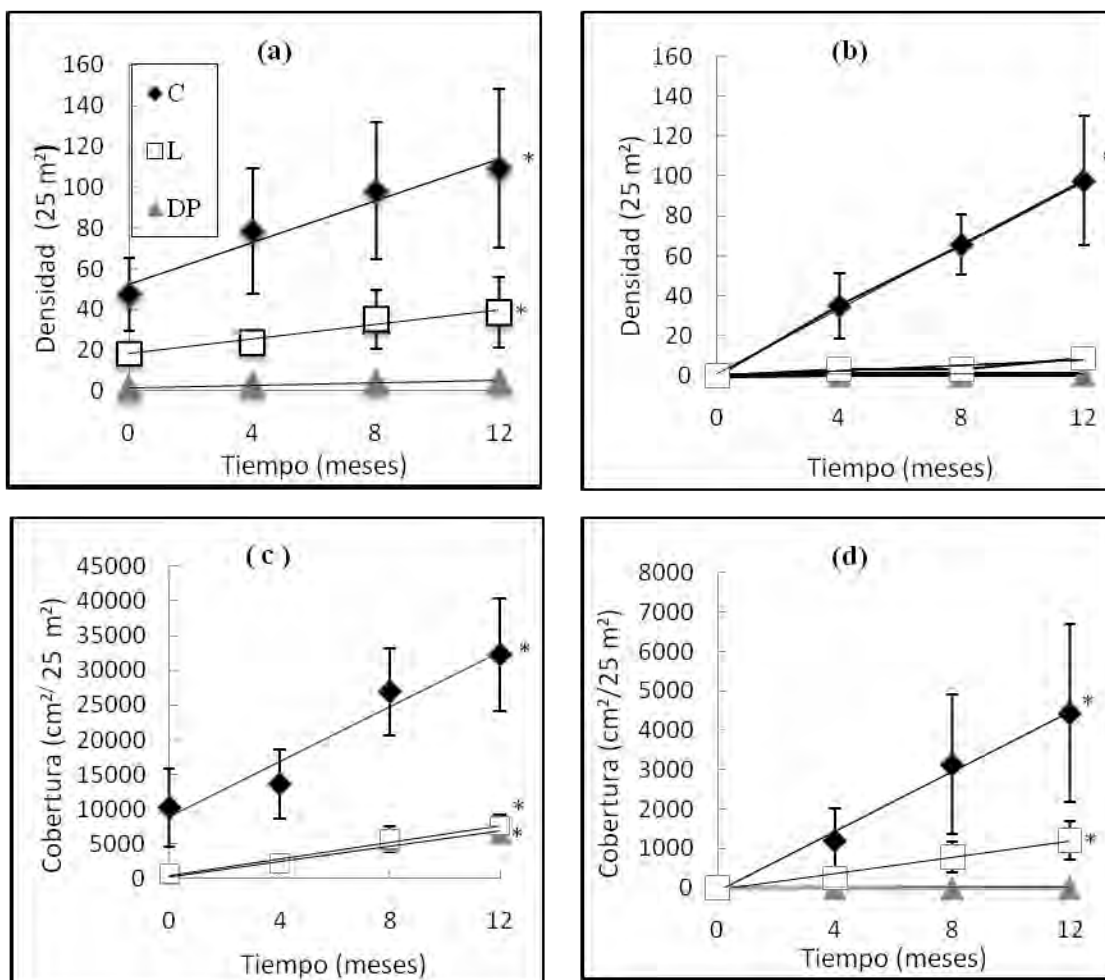
Equitatividad

La equitatividad (J del índice de Shannon-Weaver) estimada en las zonas con vegetación de los TUGs cárnico y lechero se mantuvo con valores entre 0.72 y 0.80, mientras que en el

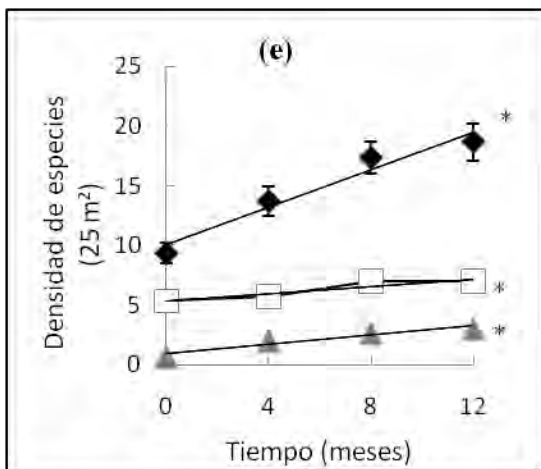
TUG de doble propósito el valor de equitatividad se mantuvo por debajo de los otros dos TUGs (Figura 5i). En el tratamiento sin vegetación la equitatividad (J del índice de Shannon-Weaver) aumentó en los TUGs cárnico y lechero, hasta alcanzar un valor mayor que 0.8 (Figura 5j), mientras que el TUG de doble propósito en las zonas sin vegetación se mantuvo con valores cercanos a cero, ya que sólo emergieron tres plántulas en todos los sitios (Figura 5j). Así, el cambio de J a través del tiempo fue afectado significativamente por el tratamiento de eliminación de la vegetación de pradera y por el tipo de uso ganadero del suelo dentro de cada tratamiento de eliminación de la vegetación (Cuadro 4e).

CON VEGETACIÓN

SIN VEGETACIÓN



CON VEGETACIÓN



SIN VEGETACIÓN

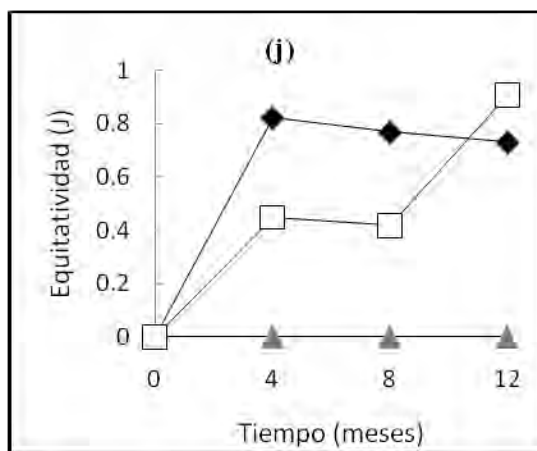
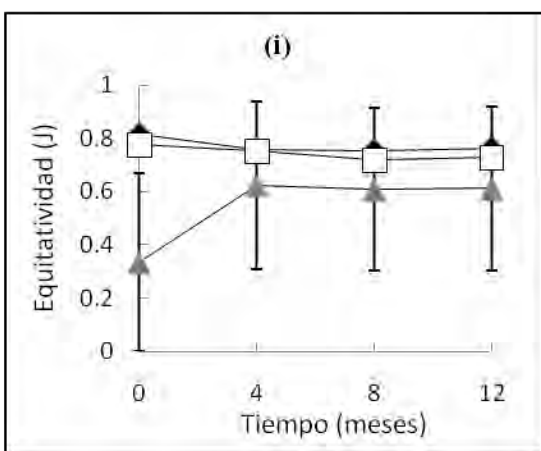
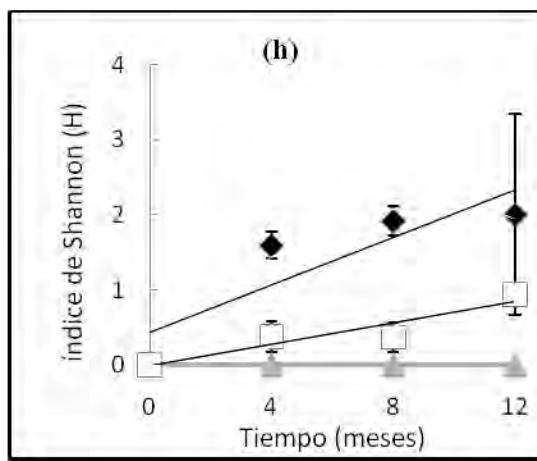
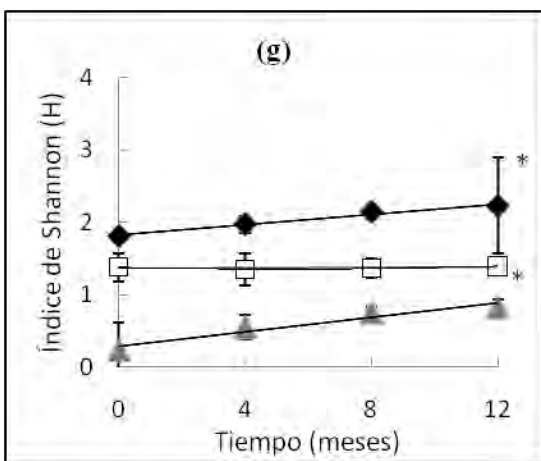
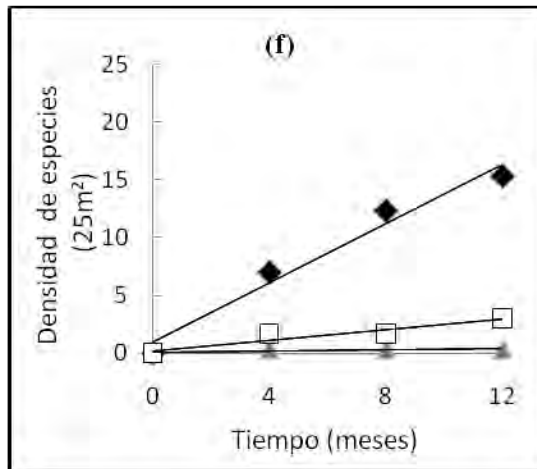


Figura 5 Cambio temporal en atributos estructurales de la comunidad regenerativa leñosa en praderas ganaderas abandonadas con diferente TUG (C = cárnico, L = lechero, DP = doble propósito) en Las Margaritas, Puebla. Las gráficas de la columna derecha [(a, densidad (25m²), (c, cobertura cm²/25 m²), (e, densidad de especies (25m²)), (g, índice de Shannon) e (i, equitatividad)] corresponden al tratamiento con vegetación mientras que las gráficas de la columna izquierda [(b densidad (25m²)), (d, cobertura cm²/25 m²), (f, densidad de especies (25m²), (h, índice de Shannon), (j, equitatividad)] corresponden al tratamiento de eliminación de la vegetación de pradera. Las líneas verticales indican un error estándar. Para cada caso, se indica la línea de regresión lineal ajustada, indicando con * cuando la regresión fue significativa ($P \leq 0.05$).

Cuadro 4. Resultados del ANOVA aplicado para analizar los efectos del tratamiento de uso de suelo ganadero (TUG) y del tratamiento de eliminación de la vegetación de pradera (TEV) sobre el cambio en diferentes atributos estructurales de la comunidad regenerativa de plantas leñosas durante el primer año después del abandono de las praderas en la región de Las Margaritas, Puebla.

a. Densidad de individuos					
FUENTE DE VARIACIÓN	SC	GL	CM	F	P
TIEMPO	4.70	3	1.57	83.06	0.001
TIEMPO* TUG	1.55	6	0.26	13.66	0.001
TIEMPO * TEV	1.03	3	0.35	18.17	0.001
TIEMPO* TEV (TUG)	1.74	6	0.29	15.38	0.001
ERROR	0.68	36	0.02		

b. Cobertura					
FUENTE DE VARIACIÓN	SC	GL	CM	F	P
TIEMPO	5.44E+08	3	1.81E+07	47.71	0.001
TIEMPO* TUG	2.56+08	6	4.26E+07	11.21	0.001
TIEMPO * TUG	2.95+08	3	9.83E+07	25.90	0.001
TIEMPO* TEV (TUG)	1.02+08	6	1.72E+07	4.51	0.001
ERROR	1.37+08	36	3.80E+06		

c. Densidad de especies					
FUENTE DE VARIACIÓN	SC	GL	CM	F	P
TIEMPO	2.13	3	0.72	140.46	0.001
TIEMPO* TUG	0.54	6	0.09	18.00	0.001
TIEMPO * TEV	0.39	3	0.13	25.90	0.001
TIEMPO* TEV (TUG)	0.74	6	0.12	24.23	0.001
ERROR	0.18	36	0.00		

d. Índice de Shannon-Weaver					
FUENTE DE VARIACIÓN	SC	GL	CM	F	P
TIEMPO	3.36	3	1.12	28.62	0.001
TIEMPO* TUG	2.54	6	0.42	10.80	0.001
TIEMPO * TEV	0.74	3	0.25	6.37	0.001
TIEMPO* TEV (TUG)	2.79	6	0.46	11.86	0.001
ERROR	1.41	36	0.04		

e. Equitatividad					
FUENTE DE VARIACIÓN	SC	GL	CM	F	P
TIEMPO	2.04	3	0.68	9.62	0.001
TIEMPO* TUG	0.52	6	0.08	1.22	0.33
TIEMPO * TEV	1.43	3	0.47	6.73	0.01
TIEMPO* TEV(TUG)	1.88	6	0.31	4.43	0.01
ERROR	2.54	36	0.07		

5.4 Efectos de la cobertura arbórea (matriz), TUGs y vegetación de pradera sobre la tasa de regeneración.

En las zonas con y sin vegetación de pradera, los análisis de ANCOVA no detectaron, en la mayoría de las variables analizadas, efectos de la matriz arbórea sobre la tasa de regeneración. El único efecto de la matriz (considerando un radio de 25 m alrededor de las parcelas) que se detectó fue sobre la tasa de aumento en la densidad de especies ($F_{2,12} = 7.81$, $p \leq 0.01$). En particular, en el TUG cárnico la densidad de especies aumentó con el aumento de la cobertura arbórea de la matriz (Figura 6). Por otro lado, el ANCOVA detectó una mayor tasa de regeneración ($P < 0.05$) en el TUG cárnico para todas las variables evaluadas (densidad de individuos, cobertura, área basal, densidad de especies, H' , J) con respecto a los otros TUGs, tanto para las zonas con vegetación como las zonas sin vegetación. La única excepción fue la diversidad de especies (H') en la zona con vegetación de pradera, donde no se encontraron diferencias significativas entre los TUGs. Estas diferencias en la tasa de regeneración de los TUGs, confirman los resultados expuestos en la sección anterior (Figura 5).

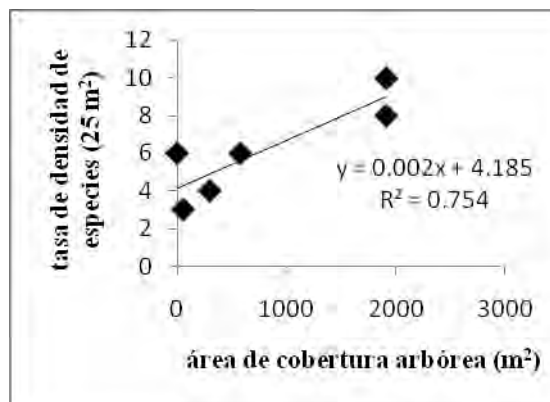
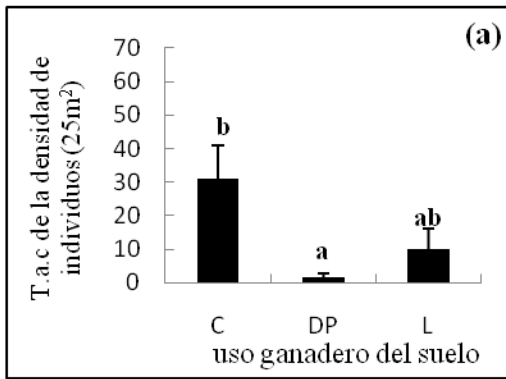
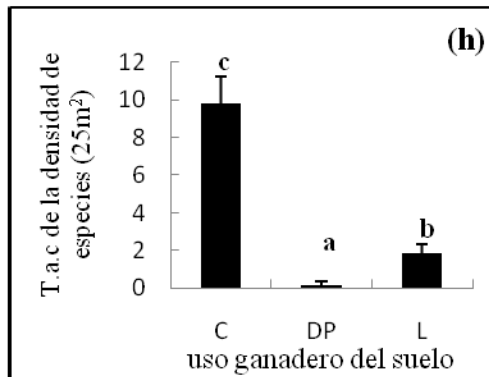
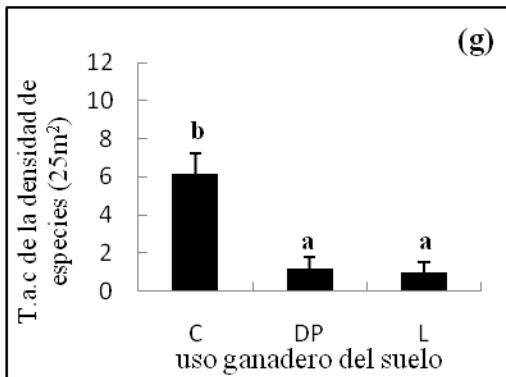
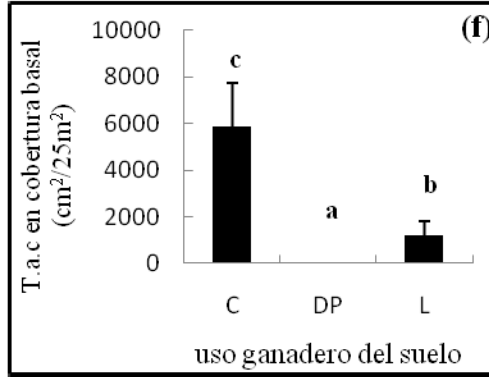
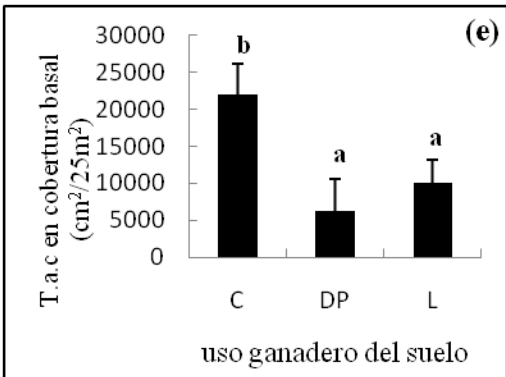
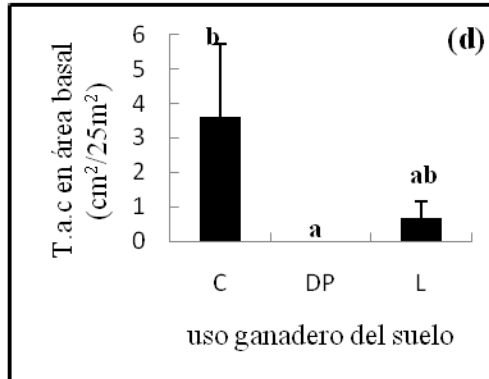
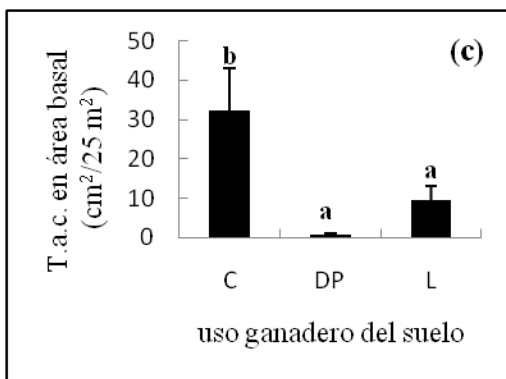
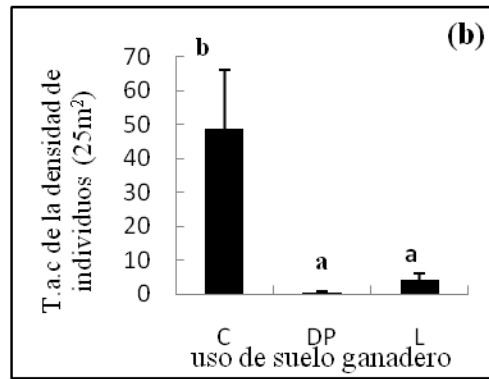


Figura 6. Relación entre la cobertura arbórea (m^2) y la tasa anual de cambio de la densidad de especies ($25 m^2$) registrada en las zonas con vegetación de las seis parcelas cárnicas encontradas en Las Margaritas, Puebla. En la figura se indica la ecuación lineal ajustada y la proporción de varianza explicada, la cual fue significativa con una $p < 0.05$.

CON VEGETACIÓN



SIN VEGETACIÓN



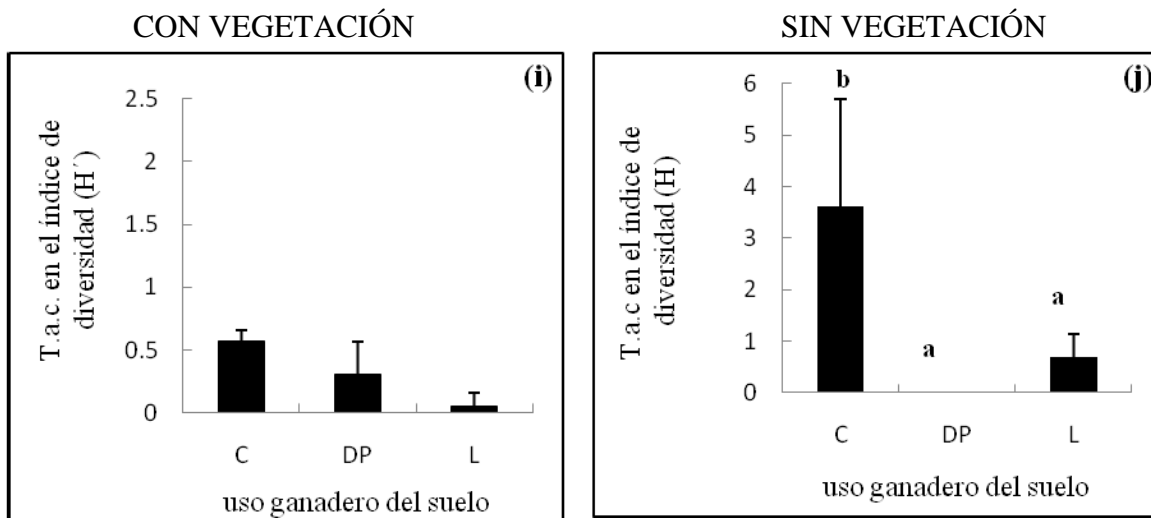


Figura 7. Tasas anuales de cambio (T.a.c) en las siguientes variables: a, b) densidad de plántulas, (c, d) área basal, (e, f) cobertura, (d i) densidad de especies y (i, j) diversidad de especies (índice de Shannon) sin (a,c,e,d,i) y con remoción (b,d,f,i,j) de la vegetación al inicio de los censos. Las barras denotan la media \pm e. e. Diferentes letras denotan diferencias significativas ($p \leq 0.05$).

5.5. Efecto del tipo de uso ganadero del suelo sobre la fuente de regeneración

Después de un año del abandono de las praderas, la proporción de plántulas/rebrotos varió con el TUG y con el tratamiento de eliminación de la vegetación de pradera. Considerando a todos los TUGs, se registraron más plántulas que rebrotos en las zonas con y sin vegetación ($\chi^2 = 24.66$, g.l=1, $p \leq 0.01$) (Cuadro 5). En la zona con vegetación se registró mayor proporción de plántulas que de rebrotos ($\chi^2 = 20.54$, g.l=1, $p \leq 0.01$); en la zona sin vegetación también se encontraron más plántulas que rebrotos aunque la diferencia fue menor ($\chi^2 = 30.51$, g.l=1, $p \leq 0.01$) (Cuadro 5). En el TUG de doble propósito se encontró un bajo número de plántulas (7 individuos) y rebrotos (9 individuos) al año de abandono (Cuadro 5). En el TUG lechero de las zonas con vegetación la proporción de plántulas respecto a los rebrotos fue (3.1) veces mayor que en el TUG cárnico. Esta diferencia fue significativa ($\chi^2 = 9.84$, g.l=2, $p \leq 0.05$). En las zonas sin vegetación se encontró un patrón

semejante en la proporción plántulas/rebrotos aunque en este caso la diferencia no fue significativa (Cuadro 5).

Cuadro 5. Densidad de plántulas (P) y rebrotos (R) encontrados en un área de 150 m² un año después del abandono de las praderas experimentales (abril de 2009) en Las Margaritas, Puebla en función de la presencia/ ausencia de vegetación y de los usos de suelo cárnico (C), de doble propósito (DP) y lechero (L). Entre paréntesis se muestran las proporciones correspondientes a la cantidad de individuos de cada tipo de origen por tipo de uso ganadero.

	CON VEGETACIÓN			SIN VEGETACIÓN		
TUG	P	R	TOTAL	P	R	TOTAL
C	176 (0.57)	130 (0.43)	306	155 (0.55)	124 (0.45)	279
DP	6 (0.43)	8 (0.57)	14	1 (0.5)	1 (0.5)	2
L	80 (0.72)	30 (0.28)	110	19 (0.67)	9 (0.33)	28
TOTA	262	168	430	175	134	309
L	(0.61)	(0.39)		(0.56)	(0.44)	

5.6 Efecto del TUG y la vegetación de pradera sobre la composición de especies de la comunidad leñosa regenerativa.

En TUG cárnico se registraron 40 especies pertenecientes a 26 familias, en el TUG de doble propósito se registraron siete especies de cuatro familias y en el TUG lechero 19 especies pertenecientes a 15 familias (Apendice II). Todas las especies que se encontraron en el TUG de doble propósito también se registraron en TUG cárnico, con excepción de *Psidium guajava* la cual solo se encontró en el TUG de doble propósito. Todas las especies que se encontraron en el TUG lechero se encontraron también en el TUG cárnico, con excepción de *P. guajava* y *Xylosoma sp.* Todas las especies registradas en el TUG de doble propósito se encontraron también en el TUG lechero, con excepción de *Rubus sp.* (enredadera de la familia Rosaceae).

Considerando la abundancia relativa de las especies, el análisis de NMDS mostró que en la zona con vegetación de pradera el TUG de doble propósito tuvo una abundancia

relativa de especies significativamente diferente a los TUGs cárnico y lechero (Figura 8). En cuanto a las zonas sin vegetación, los TUGs cárnico y lechero no difieren significativamente en la ordenación de los sitios por lo que la abundancia de sus especies es similar ($P > 0.05$). Considerando la presencia/ ausencia de especies, se encontró que en la zona con vegetación de pradera el TUG cárnico y el de doble propósito fueron significativamente diferentes en su similitud es decir, en la riqueza de especies, mientras que el TUG lechero fue semejante a ambos (Figura 9). En la zona sin vegetación de pradera, el NMDS ordenó de manera diferente a los TUGs cárnico y lechero (Figura 10); en este caso no se pudo incluir el TUG de doble propósito en el análisis debido a la ausencia de plántulas en un sitio.

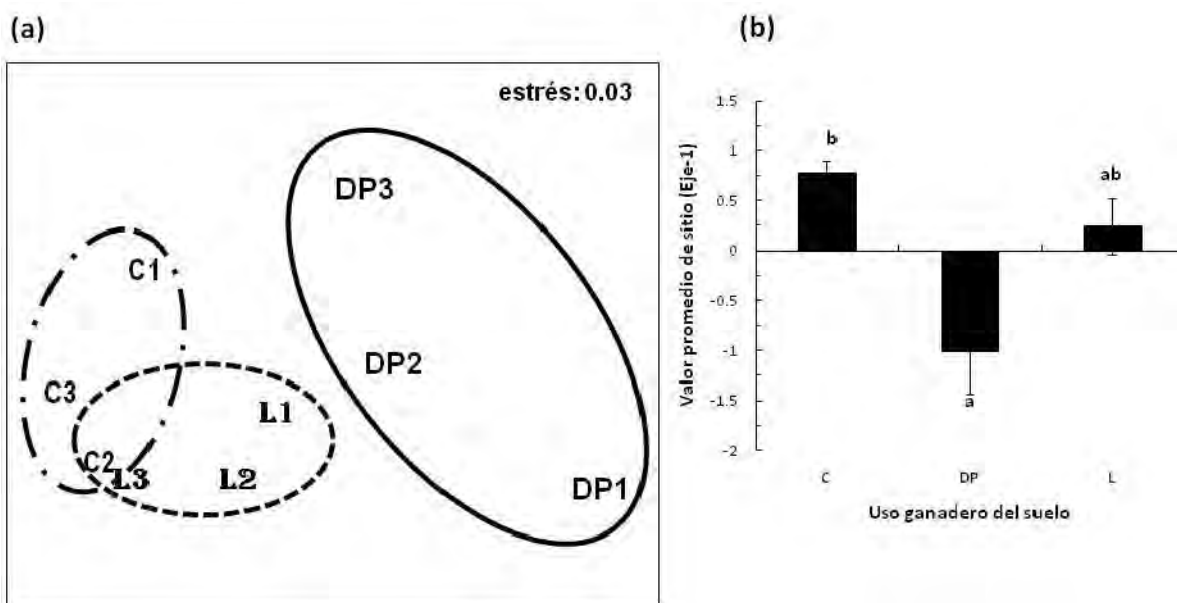


Figura 8. a) Diagrama de ordenación (NMDS) que muestra la relación entre los tres TUGs; cárnico (C), lechero (L) y doble propósito (DP), de acuerdo a la abundancia de cada especie en las zonas con vegetación de cada uno de tres sitios estudiados por tratamiento en Las Margaritas, Puebla. b) Diferencias en los valores de ordenación del eje 1 del NMDS entre los TUGs. Diferentes letras denotan diferencias significativas ($p < 0.05$).

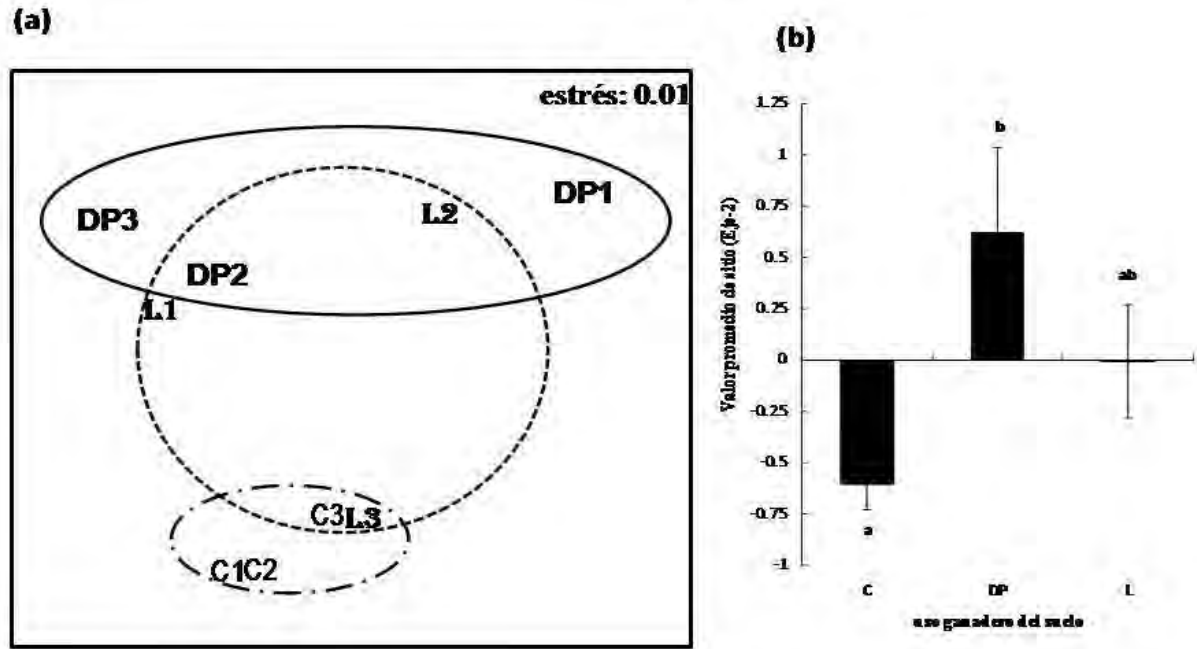


Figura 9. Diagrama de ordenación (MDS) que muestra la relación existente entre los sitios de los tres TUGs, cárnico (C), doble propósito (DP) y lechero (L) de las zonas con vegetación de acuerdo a la presencia y/o ausencia de especies en cada uno de los tres sitios estudiados por TUG en Las Margaritas, Puebla. b) Diferencias en los valores de ordenación del eje 1 del NMDS entre los TUGs. Diferentes letras denotan diferencias significativas ($p \leq 0.05$).

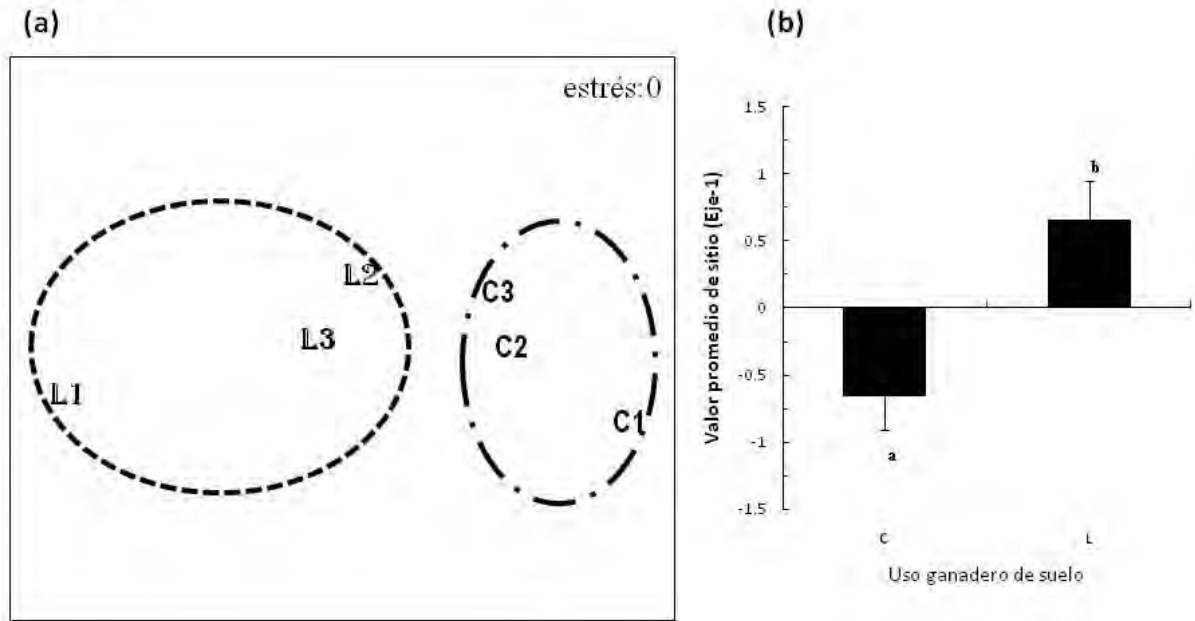


Figura 10. a) Diagrama de ordenación que muestra la relación existente entre los tres TUGs cárnico (C), doble propósito (DP) y lechero (L) de las zonas sin vegetación de acuerdo a la presencia y/o ausencia de especies en cada uno de los tres sitios estudiados por TUG en Las Margaritas, Puebla. b) Diferencias en los valores de ordenación del eje 1 del NMDS entre los TUGs. Diferentes letras denotan diferencias significativas ($p \leq 0.05$).

5.7 Curvas dominancia-diversidad

Después de un año del abandono, como ya se reportó anteriormente, la comunidad leñosa regenerativa en el TUG cárnico fue más rica en especies y tuvo mayor diversidad que la del TUG lechero y sobre todo que la del TUG de doble propósito. Estas diferencias son claramente notables en las curvas de dominancia-diversidad de los diferentes TUGs, tanto en la zona con y sin la vegetación de pradera (Figura 11). El efecto de la eliminación de la vegetación de pradera sobre la estructura de la comunidad difirió entre los TUGs. Así, mientras que en el TUG cárnico la eliminación de la vegetación aumentó la riqueza de especies y la jerarquía en la abundancia entre las especie, en los otros dos TUGs disminuyó la riqueza de especies y la abundancia de las mismas. En el extremo de esta reducción se encontró el TUG de doble propósito, en donde sólo se encontraron algunos individuos de *Clidemia petiolaris* (Melastomataceae).

Las cinco especies más abundantes en las zonas con vegetación de pradera del TUG cárnico fueron cuatro arbustos de la familia Melastomataceae y un arbusto de la familia Myrsynaceae (Figura 11a); que con frecuencia se encuentran en la vegetación secundaria y en de las praderas ganaderas. Las cinco especies más abundantes en las zonas sin vegetación de pradera del TUG cárnico correspondieron a árboles y arbustos pioneros de la selva, incluyendo a *Piper hispidum*, *Trichospermum galeotti* y *Zinowevia concinna* (Figura 11b). Por otro lado; las especies registradas en el TUG de doble propósito con frecuencia crecen en el borde del acahual o en los potreros; en las zonas con vegetación las cinco especies mas dominantes fueron la guayaba, tres arbustos de la familia Melastomataceae y una enredadera de las Rosaceaes (Figura 11c). En las zonas sin vegetación solo creció una Melastomatacea (Figura 11d). En las zonas con vegetación del uso de suelo lechero las especies dominantes fueron; tres arbustos de la familia Melastomataceae y dos árboles

pioneros de selva de las familias Piperaceae y Celastraceae (Figura 9e). En cuanto a las zonas sin vegetación se encontraron las mismas especies de Melastomataceae, *Z. concinna*, una especie pionera de selva pero que también se le encuentra en los potreros y/o acahuales (Antonio Sierra, obs. pers.), y *G. lupuloides* una liana de selva que se encontraba fructificando muy cerca de uno de los sitios (obs. pers.) (Figura 11f).

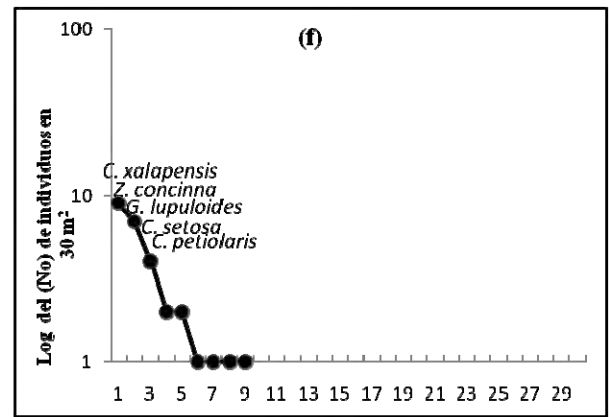
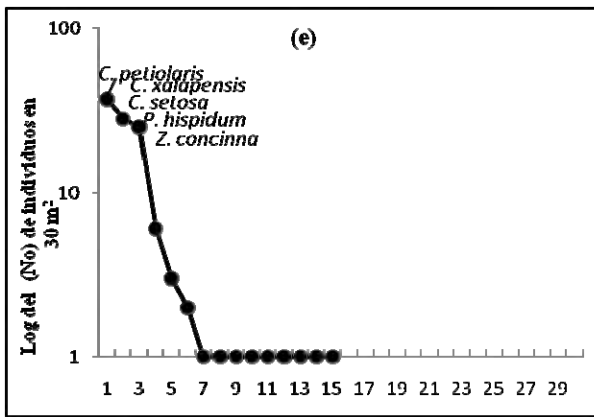
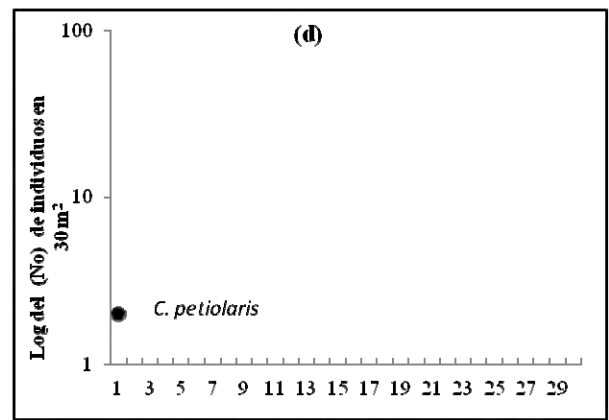
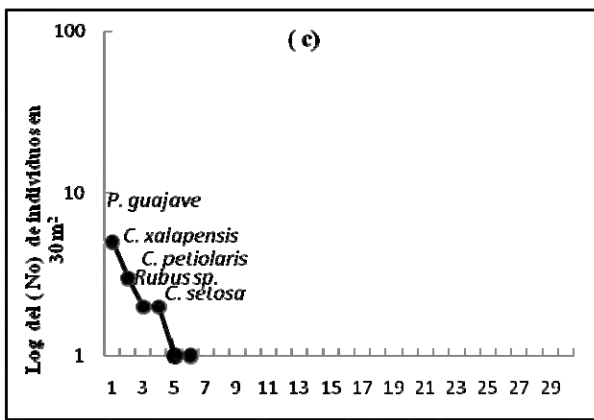
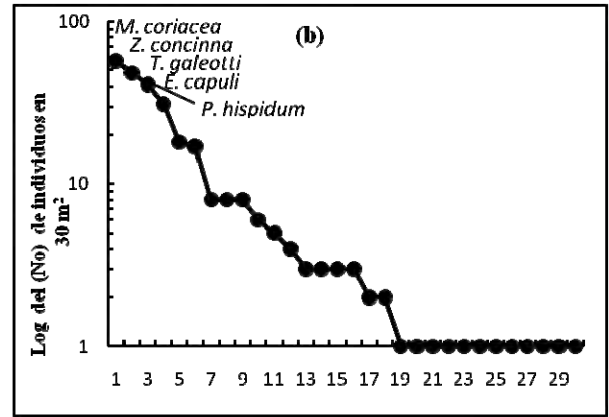
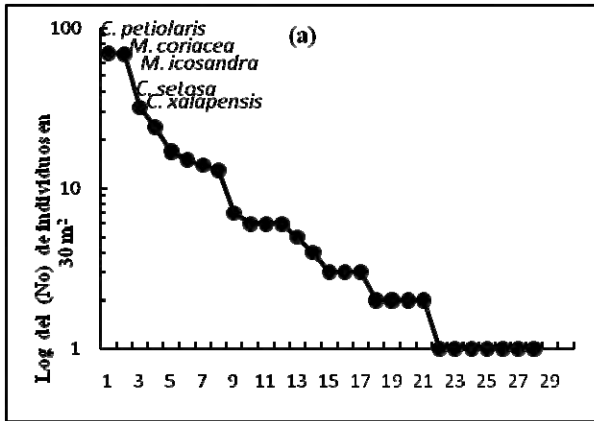


Figura 11. Curvas dominancia-diversidad que muestran el número de individuos por especie en las zonas con vegetación (a, c, e) y sin vegetación (b, d, f) de los sitios ganaderos cárnicos (a-b), de doble propósito (c-d) y lecheros (e-f) en el último censo realizado en marzo de 2009.

VI DISCUSIÓN

6.1 Diferencias en la vegetación de pradera entre TUGs

Al momento del abandono, las praderas de los diferentes TUGs fueron semejantes en su composición y en las formas de crecimiento presentes (Figura 3a). En los tres TUGs predominaron los pastos, seguidos por las plantas herbáceas y por último las plantas leñosas (Figura 3). En un estudio realizado por Aide y colaboradores.(1995); en praderas (no especifican el TUG) recientemente abandonadas en Puerto Rico, se encontró que predominaron los pastos sobre las hierbas al inicio del abandono de las praderas; en cambio en las praderas con siete años de abandono predominaron las hierbas y las lianas sobre los pastos; en este caso no compararon la abundancia de estas formas de crecimiento con la de las plantas leñosas, pero en su estudio se observa como la biomasa de leñosas, que al principio es incipiente, se vuelve mas importante conforme avanza la sucesión.

La biomasa en pie (g/m^2) y la producción de biomasa de la vegetación (g/m^2) de pradera fue significativamente mayor en el TUG de doble propósito (Figura 3), seguida del TUG lechero y, en última instancia, del TUG cárnico. Estas diferencias en productividad pudieron deberse a la adición de fertilizantes (urea) en los dos primeros TUGs; además las diferentes especies de poaceas presentes en los TUGS podrían tener diferente productividad. Por ejemplo, en el TUG de doble propósito se usan sólo gramíneas nativas de crecimiento por estolones que se ramifican profusamente, formando un tapete compacto.

En contraste, en los otros TUGs, sobre todo en el cárnico, se usan pastos exóticos con crecimiento en macollos que dejan espacios abiertos (Cuadro 2). La mayor biomasa y productividad de la vegetación de pradera en el TUG de doble propósito, y en menor grado en el lechero, sugiere que en ellos la vegetación de pradera puede jugar un papel más importante en el proceso de regeneración de la comunidad leñosa secundaria.

6.2 Efecto de diferentes TUGs sobre la regeneración natural de comunidad leñosa.

Los TUGs difirieron en su índice de disturbio ecológico (IDE). El TUG de doble propósito presentó el mayor IDE, seguido por el TUG lechero y por último por el TUG cárnico (Cuadro 3). Aunque el TUG cárnico tuvo el mayor valor en el componente de duración del disturbio fue el que tuvo el valor (absoluto y relativo) más bajo, prácticamente cero, en el componente de intensidad de manejo; por el contrario, en el TUG de doble propósito se registró mayor intensidad de manejo, debido al uso de herbicidas y a un mayor tiempo de pastoreo. El TUG lechero se encontró entre estos dos extremos.

De acuerdo con la hipótesis planteada en este estudio, sobre la relación negativa entre la tasa de regeneración y el nivel de disturbio provocado por la actividad ganadera, se esperaba que las diferencias encontradas en el índice de disturbio ecológico entre los tres TUGs debiera reflejarse en diferencias en las tasas de regeneración. Los resultados apoyan la hipótesis planteada, es decir, el TUG cárnico, con el menor índice de disturbio ecológico, mostró la mayor tasa de regeneración, tanto en ganancia de individuos, como de especies y de biomasa (estimada con cobertura y área basal). En contraste, el TUG de doble propósito, que tuvo el mayor índice de disturbio ecológico, presentó las menores tasas regenerativas. El TUG lechero tuvo un índice de disturbio ecológico y tasas de regeneración parecidas al del TUG de doble propósito. En un estudio realizado por Uhl y colaboradores, (1988), en praderas abandonadas con diferente intensidad de uso (no especifican el TUG) en

Paragominas, Brasil, rodeadas por bht, con diferente intensidad de uso se encontró que las praderas que habían tenido un uso ligero a moderado (pocas quemas, corta duración de uso y sin chapeo de la vegetación) tuvieron mayores tasas de regeneración (biomasa y riqueza de la comunidad de plantas leñosas), que las praderas en las que se hizo un uso intensivo (mayor duración de uso, quemas, maquinaria y chapeo de la vegetación).

Así, el presente estudio apoya la expectativa de que la tasa de regeneración de la comunidad leñosa disminuye con el nivel de disturbio ecológico. También apoya la expectativa de Uhl y colaboradores (1988) quienes pronosticaron que la tasa de regeneración del bosque en praderas que han recibido un uso "suave" sería más rápida que en praderas con un uso de suelo más severo.

Aunque en el TUG de doble propósito la tasa de regeneración fue cercana a cero, la duración de este estudio no permite suponer que los procesos de regeneración y sucesión secundaria estén detenidos. Otros estudios documentan que al principio del abandono de las praderas la presencia de plantas leñosas es inconspicua. Por ejemplo, en Puerto Rico Aide y colaboradores (1995) encontraron que durante los primeros siete años de abandono de las praderas (no se especifica el TUG) no se establecieron plantas leñosas; pero pasados 10-15 años se presentó un rápido crecimiento de la comunidad de plantas leñosas.

Entre los factores ecológicos que pudieron estar jugando un papel importante en la baja velocidad de regeneración en los TUGs de doble propósito y lechero se encuentra la composición de especies de pastos. Las especies de pasto presentes en el TUG de doble propósito (*Paspalum sp.* y *Axonopus sp.*) y en el lechero (*Cynodon plectostachyus* predominantemente; Cuadro 2) posiblemente son más competitivas para las especies leñosas de la selva que las que se encontraron en el TUG cárnico (*Panicum máximum*, *Brachiaria sp* y *Pennisetum sp*). De hecho, como ya se discutió anteriormente, la

productividad de los pastos en los dos primeros TUGs fue mayor que en el último TUG. Esquivel y colaboradores (2008) en praderas abandonadas utilizadas para el ganado de doble propósito, rodeadas por bosque tropical caducifolio, en Río Grande, Nicaragua, encontraron que la riqueza y la densidad de especies de las plántulas de especies nativas de selva en las praderas abandonadas dependió de la composición de las especies de pasto presentes en el sitio. Por ejemplo, encontraron una mayor riqueza y densidad de especies de plántulas en las praderas dominadas por el pasto *Brachiaria sp.* que en las praderas dominadas por *Cynodon sp.* Esto coincide con los resultados del presente estudio ya que se encontró una mayor riqueza y densidad de especies en el TUG cárnico, en el cuál se encuentra también *Brachiaria sp.* junto con otras dos especies de pastos; en cambio en el TUG lechero, donde se encuentra *Cynodon plectostachyus*, se encontró una menor riqueza y densidad de especies.

El notable aumento en la diversidad de especies de plantas (H') a lo largo del año de estudio en el TUG cárnico fue producto de un aumento en la cantidad de especies, ya que la equitatividad se mantuvo constante durante el periodo de estudio (Figura 5). En contraste, en el TUG lechero el valor de H' se mantuvo constante debido a que un mínimo aumento en el número de especies fue compensado por una disminución en la equitatividad a través del año. En el TUG de doble propósito, el valor de H' aumentó con el tiempo debido a una ganancia en la cantidad de especies y a un aumento en la equitatividad (Figura 5). Estos diferentes patrones de cambio temporal de la diversidad de especies sugieren que los factores que afectan la dinámica de ingreso y desaparición local de especies, así como la abundancia relativa de las mismas, actúan dependiendo del TUG. Algunos factores que podrían verse afectados por el diferente manejo de los TUGs y que podrían estar afectando estos patrones son: la cantidad y la fuente de la lluvia de semillas, la variación en la

depredación de semillas, diferencias en la cantidad de semillas presentes en los bancos de semillas y en la cantidad de plántulas y rebrotes que se establecen. Se ha discutido, por ejemplo, que la cantidad de propágulos (y especies) disponibles para la regeneración depende de la abundancia de árboles reproductivos presentes en la vecindad de los campos abandonados (Harvey y Haber, 1999; Harvey, 2000). En el presente estudio se encontró que la densidad de especies de la comunidad regenerativa aumentó con la cobertura de árboles en la vecindad de las parcelas que tuvieron un TUG cárnico (Figura 6) pero no en aquellas con un TUG lechero o de doble propósito. Las parcelas del TUG cárnico parecen estar rodeadas por una mayor cantidad de árboles progenitores (J. Durán, obs. pers.) de especies de selva. Esto podría ocasionar que las parcelas cárnicas reciban mayor abundancia y riqueza de especies provenientes de selva en la lluvia de semillas que los otros TUGs, sin embargo se tendría que evaluar esta hipótesis cuantificando la lluvia de semillas de los diferentes TUGs.

Por otro lado, se sabe que la remoción/depredación de semillas ocasionada por animales granívoros (e.g., hormigas y roedores) es muy elevada en las praderas abandonadas (Nepstad *et al.*, 1996; García-Orth y Martínez-Ramos 2009). En praderas abandonadas en Marqués de Comillas Chiapas, se encontró que más del 50% de las semillas de especies pioneras fueron removidas en cuatro días, las cuales son las especies que se establecen mas comunmente al inicio de la regeneración de las praderas (García-Orth y Martínez-Ramos 2009). Es posible que los TUGs difieran en la presencia de granívoros que afectan la disponibilidad de semillas en las praderas. Observaciones de campo indican que en las praderas con un TUG de doble propósito se encuentran más hormigueros (de *Atta cephalotes* y otras especies) que en las praderas con un TUG lechero y cárnico (J. Durán,

obs. pers.). Es posible que, estas diferencias en la cantidad de granívoros modifique la diversidad de especies presentes en la comunidad regenerativa.

Finalmente se sabe que la disponibilidad de propágulos (bancos regenerativos compuestos por semillas, plántulas y/o rebrotes) disminuye con la intensidad del manejo ganadero sobretodo con la maquinaria, las quemas y el uso de herbicidas (Uhl et al., 1998, Zahawi y Augspurger, 1999). En este sentido, la mayor intensidad de manejo sobretodo en el uso de herbicidas ejercida por los TUGs, de doble propósito y lechero (cf. Cuadro 3) pudieron disminuir más los bancos regenerativos de un mayor número de especies de plantas leñosas que aquel ejercido por el TUG cárnico. También una mayor intensidad de manejo está relacionada con un mayor tiempo de las praderas en pastoreo y con una mayor carga animal por hectárea, esto se puede reflejar en una mayor compactación del suelo. En nuestro estudio se encontró una mayor compactación en el TUG de doble propósito con respecto a los otros TUGS. La compactación del suelo afecta la penetración de las raíces al suelo y el crecimiento de estas, así como a la buena filtración del agua al suelo y el intercambio gaseoso de las raíces (Reiners et al. 1994). La compactación del suelo entonces puede impedir el establecimiento de las plántulas, disminuyendo así el número de plantulas presentes en un sitio.

6.3 Efecto de la eliminación de la vegetación de pradera sobre la regeneración natural

El efecto de la eliminación de la vegetación de pradera en las tasa de regeneración natural de las variables estructurales cuantificadas dependió del TUG y de la variable estructural de la comunidad leñosa a considerar. En cuanto a la densidad de individuos, a la densidad de especies y a la diversidad de especies, la eliminación de la vegetación tuvo un efecto positivo sobre la tasa de regeneración en el TUG cárnico pero no así en los TUGs lechero y

de doble propósito (cf. Figura 5). Posiblemente en el TUG cárnico la germinación, la emergencia y el rendimiento de las plantas leñosas de diferentes especies aumentaron al eliminar la vegetación de pradera. Un patrón similar fue observado por Ferguson y colaboradores (2003), en el Petén, Guatemala, quienes encontraron una relación negativa y significativa entre el crecimiento de la vegetación herbácea y la regeneración de plantas leñosas en praderas abandonadas y en otros sistemas agropecuarios: en particular observaron cómo el crecimiento de la vegetación herbácea afectó negativamente el reclutamiento de las plantas leñosas. Otros estudios han documentado que la vegetación de pradera filtra la luz que puede llegar al suelo, posiblemente inhibiendo la germinación y el desarrollo de algunas especies heliófilas, que son las más numerosas al iniciarse la regeneración de un campo abandonado (Holl, 1999). En praderas abandonadas de Chajul, Chiapas, Benítez-Malvido y colaboradores (2001) encontraron que los efectos de la vegetación de pradera sobre el reclutamiento de la vegetación leñosa de selva dependen del estatus sucesional de las especies. La vegetación de pradera disminuyó el reclutamiento de las especies pioneras, mientras que no tuvo ningún efecto significativo sobre el reclutamiento de las especies tardías. En nuestro estudio el 90% (N=21, solo considerando a las especies de selva) de las especies de plantas leñosas de selva reclutadas en las zonas sin vegetación de las praderas del TUG cárnico fueron especies heliófilas (pioneras o dependientes de claro) en cambio en las zonas sin vegetación este número decreció a 82%.(N=23, solo considerando a las especies de selva). Si la mayoría de las especies que se reclutan en el TUG cárnico son heliófilas, entonces la eliminación de la vegetación podría haber favorecido el desarrollo de los individuos que se reclutan al eliminar los filtros de luz. Además, la eliminación de la vegetación pudo relajar la competencia con las gramíneas por recursos del suelo (agua y nutrimentos) para un mayor número de especies leñosas; se ha

visto que tal efecto puede variar en intensidad para diferentes especies leñosas (Aide *et al.*, 1995)

El hecho de que en el TUG lechero y, sobre todo en el TUG de doble propósito, la tasa de regeneración tendiese a disminuir al eliminarse la vegetación de pradera sugiere la existencia de otras barreras regenerativas importantes. Entre estas, como ya se discutió, están una elevada carga de granívoros, una menor fuente de propágulos y probablemente un mayor nivel de alteración ambiental. Los análisis del suelo no mostraron diferencias físico químicas importantes entre los TUGS, salvo en la diferente compactación del suelo medida de manera indirecta por medio del grado conductividad hidráulica (cm/h). Estos mostraron que el TUG de doble propósito es el TUG con mayor compactación del suelo. La compactación del suelo afecta la penetración de las raíces al suelo y el crecimiento de estas, así como a la buena filtración del agua al suelo y el intercambio gaseoso de las raíces (Reiners *et al.* 1994).

En los sitios de doble propósito con vegetación el 78% de las especies leñosas que se establecieron pertenecen a las familias Myrtaceae y/o Melastomataceae, esto es importante ya que ambas familias tienen características de crecimiento y germinación que les permiten competir con los pastos establecidos (Aide *et al.*, 1995); por lo que las plántulas que pudieron desarrollarse son aquellas que se han detectado en otros estudios como buenas competidoras de poáceas y herbáceas. Podría ser que estas especies se establezcan mejor en las zonas con vegetación de pradera ya que la vegetación protegería a las semillas de la depredación, al hacerlas menos visibles y contribuye a mejorar el microclima, ya que los suelos desprovistos de vegetación suelen registrar mayores temperaturas y ser menos húmedos (Aide *et al.*, 1995; Holl, 1999). Este microclima del suelo afectaría sobretodo a las especies con semillas recalcitrantes (Vázquez-Yanes y

Orozco-Segovia, 1993). Holl (1999) estudió la germinación de seis especies leñosas en praderas abandonadas aledañas a un bht de Costa Rica, y encontró menores tasas de germinación de las semillas en las zonas donde removió la vegetación de pradera. La eliminación de la vegetación de pradera en los TUGs lechero y de doble propósito pudo haber afectado la germinación, al provocar un microclima más seco y caliente para las semillas, tal como lo propusieron Zimmerman et al. (2000), quienes encontraron también un efecto negativo al eliminar la vegetación de pradera sobre la tasa de germinación de cuatro especies de selva en praderas abandonadas cercanas a un bosque subtropical húmedo en Puerto Rico.

La eliminación de la vegetación de pradera tuvo un efecto negativo sobre la tasa de regeneración en cobertura y el área basal (indicadores de la biomasa) en todos los TUGs (Figura 5). Esto es esperable, ya que al remover la vegetación también se eliminaron a las plantas leñosas presentes al momento del abandono. Debido a ello, la ganancia absoluta en biomasa a través del año se vio disminuida en las zonas sin vegetación. Tal efecto se observó más marcadamente en el TUG de doble propósito, donde prácticamente no se establecieron plantas leñosas después de un año de abandono (Figura 5).

6.4 Efecto del tipo de uso ganadero del suelo sobre la fuente de regeneración

El origen de la fuente de regeneración (plántula vs. rebrote) fue afectado por el TUG y por la presencia de la vegetación de pradera. En general, las plántulas registradas en las praderas un año después de su abandono tuvieron su origen principal en semillas (Cuadro 5). En general, un 59% de todas las plantas registradas provinieron de semillas y el resto fueron rebrotes. En un estudio realizado por Guevara y colaboradores (2004) en pastizales de los Tuxtlas, encontraron que tan sólo el 3% de los individuos provenían de rebrotes. Las

plántulas pudieron emerger de semillas encontradas en el banco o de aquéllas que llegaron al sitio por eventos de dispersión (Benitez-Malvido *et. al.*, 2001). Por otro lado, muy probablemente los rebrotes se originaron de plantas leñosas establecidas previamente al abandono de las praderas que fueron dañadas por el ramoneo del ganado o por el chapeo involucrado en el manejo de las praderas. Es interesante notar el alto porcentaje de rebrotes (41%). Este alto porcentaje es un indicador de que los rebrotes juegan un papel importante en la regeneración de la comunidad de leñosas en praderas ganaderas abandonadas.

El hecho de que en la zona con vegetación del TUG lechero se encontraran relativamente más plántulas que rebrotes que en el TUG cárnico (Cuadro 5) pudo deberse a una reducción en el banco de rebrotes más que a un aumento en la disponibilidad de semillas (del banco de semillas o que llegan por dispersión). Tal reducción puede estar ocasionada por dos factores. Primero, en el TUG lechero, pero no en el cárnico, se emplean herbicidas persistentes contra el desarrollo de plantas leñosas (como el Tordón, Cuadro 2). Este herbicida actúa evitando la síntesis de proteínas y la formación de tejido leñoso (Burch y Zedaker, 2003). Segundo, en el TUG lechero se maneja más del doble de unidades de animal por ha que en el TUG cárnico (Cuadro 2), lo cual puede ocasionar mayor daño a los rebrotes por pisoteo y ramoneo del ganado.

6.5 Efecto de la cobertura arbórea sobre la regeneración natural

Los resultados de este estudio no apoyan, en términos generales, la hipótesis que propone que la tasa de regeneración aumenta con la cobertura arbórea presente en la vecindad de un campo abandonado, ya que este fenómeno se registró solamente en el TUG cárnico.

Estos resultados sugieren que la calidad de sitio, que opera en las praderas abandonadas, es relativamente más importante que la disponibilidad de semillas que se pueden encontrar en

la matriz. Como ya se discutió, factores como la carga de granívoros, la vegetación de la pradera y las condiciones físico-químicas del suelo establecidas por el régimen de manejo de la pradera pueden representar filtros o barreras importantes para la germinación, la supervivencia o el crecimiento de los propágulos aún cuando exista un influjo de semillas. Cuando estos filtros no son tan severos, es esperable que las semillas inmigrantes puedan germinar y las plántulas pueden desarrollarse. En estas circunstancias es esperable que la matriz comience a tener mayor importancia para la tasa de regeneración. De hecho, en el TUG cárnico, que tuvo el menor índice de disturbio ecológico, la densidad de especies si aumentó de manera significativa con la cobertura arbórea presente en una vecindad cercana (radio de 25m²; cf. Figura 6). En este contexto es intrigante el hecho de que esta relación no se presentó cuando se consideraron matrices de mayor amplitud (radios mayores a 25 m). Es posible que una dispersión de semillas espacialmente limitada de las plantas leñosas pueda explicar este resultado. Varios estudios han documentado que la dispersión de semillas de especies arbóreas con dispersión zoocora se limita a una distancia menor a 50 m (e.g., Aide y Cavelier 1994, Viera 1994, Martínez-Garza y González-Montagut, 1999). También es posible que la ausencia de los animales dispersores de semillas pueda explicar la falta de la relación entre la tasa de regeneración y la matriz en las praderas con TUG cárnico. Estudios desarrollados en la misma localidad de estudio en Las Margaritas han encontrado que la comunidad de aves se encuentra muy reducida en las praderas ganaderas (J. Schondube, comunicación personal).

6.6 Efectos de los TUGs sobre la composición de especies de la comunidad regenerativa leñosa

El TUG de doble propósito, el cual presentó el mayor índice de disturbio ecológico, fue el más distintivo en composición de especies. Por un lado, se encontraron muy pocas especies en presencia de la vegetación de pradera y sólo a una especie en la zona en la que se eliminó esta vegetación. Por otro lado, la especie dominante fue la guayaba (*Psidium guajava*) la cual no se encontró en el TUG cárnico y no se presentó entre las especies dominantes en el TUG lechero. Además, en el TUG de doble propósito casi todas las especies que se registraron pertenecieron a las familias Myrtaceae y Melastomataceae, que se sabe poseen características de germinación y crecimiento que les permiten desarrollarse en presencia de pastos ganaderos (Aide *et al.*, 1995), mientras que en los otros TUGs, sobre todo en el cárnico, se encontraron especies pertenecientes a una amplia gama de familias (Anexo 2), es decir, en este último existió mayor diversidad taxonómica. Estos contrastes sugieren que existen filtros de especies que operan de manera diferencial entre las praderas de distinto TUG. Así, puede decirse que en las praderas abandonadas que tuvieron un TUG de doble propósito se encuentran los filtros más severos para las especies mientras que en las praderas abandonadas que tuvieron un TUG cárnico existen menos filtros o bien son menos severos.

La eliminación de la vegetación de pradera condujo a cambios importantes en la composición y estructura de las praderas con TUG cárnico y lechero. Al eliminar la vegetación la similitud de especies entre estos TUGs disminuyó significativamente. La comunidad leñosa en el TUG lechero se hizo más pobre mientras que aquella en el TUG cárnico se hizo más diversa. Además, las especies dominantes fueron diferentes, a pesar de que en la zona con vegetación fueron las mismas en ambos TUGs. En el extremo, en el TUG de doble propósito sólo se estableció una especie en la zona donde se eliminó a la vegetación de pradera. Estos resultados sugieren que el papel que juega la vegetación de

pradera difiere entre los TUGs. En el TUG cárnico, la vegetación parece jugar un papel inhibitorio para algunas especies, pues en su ausencia aumenta la diversidad. En contraste, en el TUG lechero, y sobre todo en el de doble propósito, la vegetación de pradera parece jugar un papel facilitador para la comunidad leñosa regenerativa ya que al eliminarse se reduce notablemente la diversidad (ver Figura 11).

En general, se puede concluir proponiendo que: i) de continuar las diferencias encontradas entre los TUGs podría esperarse que el proceso de regeneración llevaría al desarrollo de comunidades leñosas muy contrastantes en composición y estructura y ii) que los efectos de la eliminación de la vegetación de pradera no son generales y que dependen del TUG.

6.7 Recomendaciones para la recuperación de los pastizales a bosques secundarios

A continuación se enumeran algunas recomendaciones que se desprenden de este trabajo y que pueden ayudar a la regeneración de bosques tropicales en praderas ganaderas abandonadas:

- 1- Debe favorecerse el desarrollo de prácticas ganaderas que tengan una baja intensidad de disturbio ecológico, como fue el caso del TUG cárnico en este estudio.
- 2- Si se quiere eliminar la vegetación de pradera para aumentar la diversidad de la comunidad regenerativa se debe realizar solo en praderas que han recibido una baja intensidad de disturbio ecológico. Por ello antes de eliminarla deben de evaluarse los costos-beneficios de esta acción, ya que si se aplica en praderas que han recibido un nivel de disturbio alto la eliminación de la vegetación de praderas puede resultar contraproducente.

3- Es muy importante mantener una matriz abundante de árboles de especies de la selva en el paisaje ganadero que funcione como fuente de semillas para el proceso regenerativo

VII CONCLUSIONES

- Las praderas de los tres TUGs fueron semejantes en su composición y en las formas de crecimiento presente; en los tres predominaron los pastos, después las herbáceas y por último las leñosas. Se encontró mayor biomasa en pie en el TUG de doble propósito con respecto a los otros dos TUGs. La producción de biomasa fue mayor en el TUG de doble propósito, seguida del lechero y por último en el TUG cárnico.
- El uso de suelo de doble propósito es el que más disturbio ocasionó y por tanto es aquí donde la regeneración fue más lenta. El uso de suelo cárnico provocó un menor disturbio y por tanto es aquí donde se observaron las mayores tasas de regeneración natural; en un nivel intermedio se encuentra el uso de suelo lechero.
- La eliminación de la vegetación de pradera permitió el establecimiento de una mayor diversidad de especies, modificando la composición de especies y la estructura de la comunidad leñosa regenerativa del TUG cárnico, permitiendo una mayor abundancia de plantas leñosas de selva. Sin embargo, la biomasa (cobertura y área basal) se vio afectada negativamente por la eliminación de la vegetación. En el TUG lechero y, sobre todo, en el de doble propósito, la remoción de la vegetación afectó negativamente la tasa de regeneración.
- La cobertura arbórea presente en la matriz afectó positivamente la densidad de especies de la comunidad regenerativa solo a un corto radio (dentro de 25 m) en el TUG cárnico y en presencia de la vegetación de pradera. En los demás TUGs,

variables estructurales y tamaños de matriz no se encontró una relación entre la tasa de regeneración y la cobertura arbórea.

VIII. LITERATURA CITADA

- Aide T. M. y Cavelier J. 1994. barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* 2: 219-229.
- Aide T. M.; Zimmerman, J. K., Herrera, L. Rosario, M, Serrano, M. 1995. Forest recovery in abandoned tropical pasture in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*. 77: 77-86.
- Bazzaz, F A. 1996. Plants in changing environments: linking physiological, population, and community ecology. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.
- Benítez-Malvido J., Martínez Ramos M. y Ceccon E. 2001. Seed rain vs. seed bank, and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation. *Dissertation Botanicae* 346: 185-203.
- Bonfil C y J Soberón. 1999. *Quercus rugosa* seedling dynamics in relation to its re introduction in a disturbed Mexican landscape. *Applied Vegetation Science* 2: 189-200
- Burch P. y S. Zedaker. 2003. Removing the invasive tree *Ailanthus altissima* and restoring natural cover. *Journal of arboriculture* 29 (1): 18-24.
- Buschbacher, R., C. Uhl, y E. A. S. Serrao. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. II. Nutrient stocks in the soil and vegetation. *Journal of Ecology* 76: 682-699.
- Chapman C.A., Chapman L.J., Zanne A. y Burgess M.A. 2002. Does weeding promote regeneration of an indigenous tree community in felled pine plantations in Uganda? *Restoration Ecology* 10: 408-415.
- Chazdon, R. L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 6:51-71.
- Cubiña, A. y Aide, T.M.. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* 33: 260-267.

- Data Description Incorporation. 1996. Data Desk 6.1. Nueva York, Estados Unidos de América,
- Didham, R. H. y J. H. Lawton. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* 31: 17-30.
- Esquivel J.M., C. A. Harvey, B. Finegan, F. Casenoves, y C. Skarpe. 2008. Effects of pasture management on the natural regeneration of neotropical trees. *Journal of Applied Ecology* 45: 371-380.
- Fearnside, P. N. 1993. Deforestation in Brazilian Amazonia: the effect of population and land tenure. *Ambio* 2: 537-545.
- FAO. 2000. Global forest resource assessment 2000—Main report. FAO Forestry Paper 140, United Nations Food and Agricultural Organization, Nueva York.
- Ferguson, B. G., J. Vandermeer, H. Morales, y D. M. Griffith. 2003. Post-agricultural succession in El Petén, Guatemala. *Conservation Biology* 17 (3): 818-828.
- Fisher, J., J. Stott, A. Zerger, G. Warren, K. Sherren, y R. I. Forrester. 2009. Reversing a tree regeneration crisis in an endangered ecoregion. *PNAS* 106 (25): 10386-10391.
- García-Orth, X. y Martínez-Ramos, M. 2008. Seed dynamics of early and late successional tree species in tropical abandoned pastures: seed burial as a way of evading predation. *Restoration Ecology*:16 (3): 435-443.
- García-Orth, X. y Martínez-Ramos, M. 2009. Isolated Trees and Grass Removal Improve Performance of Transplanted *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae) Saplings in Tropical Pasture. *Restoration Ecology* 16 (3): 475-485.
- Garwood, N. C. 1989. Tropical soil seed bank: a review. En M. A. Lack, V. T. Parker y R. L. Simpson (eds). *Ecology of soil seed Banks*. Academic press, San Diego, California pp. 149-209.
- Gerhardt, K. 1993. Tree seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forest in Costa Rica. *Journal of Vegetation Science* 4: 95-102.
- Guevara, S., J. Laborde, and G. Sánchez-Ríos. 2004. Rainforest regeneration beneath the canopy of trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, México. *Biotropica* 36: 99–108.
- Günter S., Weber M, Erreis R. y Aguirre N. 2006. Influence of distance to forest edges on natural regeneration of abandoned pastures: a case study in the tropical mountain rainforest of Southern Ecuador. *Eur J. Fores Res* 126: 67-75.

- Harvey C. 2000. Colonization of agricultural windbreaks by forest trees: effects of connectivity and remnant trees. *Ecological Applications* 10 (6): 1762-1773.
- Harvey, C. y W. Haber. 1999. Remnant trees and the conservation of biodiversity in Costa Rican pastures. *Agroforestry Systems* 44: 37-68.
- Hecht, S. B. 1993. The logic of livestock and deforestation in Amazonia. *Bioscience*, 43:687-695.
- Holl K. D. 1998. Effects of above and below ground competition of shrubs and grass on *Calophyllum brasiliense* (Camb.) seedling growth in abandoned tropical pasture. *Forest Ecology and Management* 109: 187-195.
- Holl K. D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate and soil. *Biotropica* 31 (2): 229-242.
- Holl K. D. 2007. Old field vegetation succession in the Neotropics. En: Cramer V. y R. J. Hobbs (eds.). *Old fields dynamics and restoration of abandoned farmland*. Island Press, Washington, E. U. A, pp. 93-119.
- Holl K.D., Loik M. E., Lin, E. H. y Samuels I. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* 8 (4): 339-349.
- Hooper E. R., P. Legendre y R. Condit. 2004. Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested abandoned land in Panama. *Ecology* 85 (12): 3313-3326.
- ITC ENSHEDE, International Institute for Geo-Information Science and International Institute for Geo-Information Science and Earth Observation, 2005. ILWIS Integrated Land and Water Information System. Holanda.
- Kaimowitz, David. 1996. *Livestock and Deforestation in Central America in the 1980s and 1990s: A Policy Perspective*. Bogor, Indonesia: Center for International Forestry Research.
- Kent, M. y Coker P. 1996. *Vegetation description and analysis: a practical approach*. John Wiley and Sons. Nueva York, Estados Unidos de America.
- Kuehl, R. O. 2000. *Design of experiments: Statistical Principles of Research Design and Analysis*. Cole Publishing company, Estados Unidos de América.
- Laurance, W.F., 1999. Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation* 91:109-117.
- Magurran A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Ltd. Inglaterra.

- Martínez-Garza, C. y R. González-Montagut. 1999. Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, México. *Plant Ecology* 145: 255-265.
- Martínez-Ramos, M. y X. García-Orth. 2007. Sucesión ecológica y restauración: el caso de selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*.80:69-84. Suplemento Restauración ecológica en México.
- Matteucci, S. D. y A. Colma. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Organización de los Estados Americanos, Washington D. C.
- Minchin, P.R., 1987. Simulation of multidimensional community patterns: towards a comprehensive model. *Vegetation* 71: 145–156.
- Mesquita, RCG; Ickes, K; Ganade, G y Williamson, GB. 2001. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology* 89: 528-537.
- Myers, N., 1984. *The Primary Source: Tropical Forests and Our Future*. W.W. Norton, Nueva York, Nueva York.
- Nepstad D. C., C. Uhl y E. Serrao. 1991. Recuperation of a degraded Amazonian Landscape: Forest recovery and agricultural restoration. *Ambio* 20 (6): 248-255.
- Nepstad, D; Pereira, CA y Cardoso da Silva, JM. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76: 25-39.
- Pickett, S.T.A. y White, P.S. 1985. Patch Dynamics: a synthesis. En: Pickett, S.T.A. y White, P.S. (Eds). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, Academic Press, EUA, New York. pp. 371–383.
- Plaster E. J. 2000. *La ciencia del suelo y su manejo*. International Thomson Editores Spain. pp 148-180.
- Primer-E-Ltd. 2001. Premier 5. Plymouth, Inglaterra.
- Rodríguez-Velázquez, J. 2005. Desempeño de plántulas transplantadas a praderas ganaderas abandonadas en la región de Marqués de Comillas, Chiapas. Tesis de maestría. Centro de Estudios en Ecosistemas, (UNAM). México, D.F. 98 p.p.
- Rzedowsky J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México D.F.
- Serrao, E. A. y Toledo, J. M. 1990. The search for sustainability in Amazonian pastures. En: Anderson A. B. (ed). *Alternatives to deforestation: Steps toward sustainable use of the Amazon Rain Forest* Columbia University Press, Nueva York. pp 195-214.
- Sokal RR, Rohlf FJ. 1981. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. San Francisco: Freeman.

- Statsoft. 2009. Statistica 6. Estados Unidos de América, Oklahoma.
- Toledo V. M. 2003. Ecología, espiritualidad y conocimiento. Universidad Iberoamericana, Puebla. 143 pp.
- Uhl, C. Bushbacher R. y Serrao E. A. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia I patterns of plant succession. *Journal of Ecology* 76: 663-681.
- Vasquez-Yanes, C y Orozco Segovia, A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecological Systems*: 24, 69-87.
- Vieira, C. Uhl y D. Nepstad. 1994. The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. as a "sucesion facilitator" in an abandoned pasture in Paragominas, Amazonia. *Vegetatio* 115: 91-99.
- Villareal, O. A., R. Guevara, R. Resendiz M., J. S. Hernandez, J. C. Castillo y F. J. Tomé. 2005. Diversificación productiva en el campo experimental Las Margaritas, Puebla, México. *Archivos de Zootecnia* 54 (206): 197-203.
- Villegas, D. G., Bolaños, M. A. y Olguín L. 2001. La ganadería en México. Plaza y Valdez, México D.F. 158 pp.
- Wang G. G. 1998. Is Height of dominant trees at a reference diameter an adequate measure of site quality?. *Forest Ecology and Management* 112 (1-2): 49-54-
- Wright, S. J. 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution* 20:553.
- Zahawi, R. A. y C. K. Augspurger. 1999. Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador. *Biotropica* 31 (4): 540-552.
- Zermeño I. 2008. Evaluación del disturbio ecológico provocado por diferentes tipos de uso agrícola del suelo en una región tropical húmeda. Tesis de Maestría. CIECO, UNAM

IX APÉNDICE I

Listado de las especies de vegetación de pradera, encontradas al establecerse las parcelas (febrero-marzo 2008) en los TUGs cárnico, de doble propósito y lechero ubicados dentro del CE Las margaritas, Hueytamalco, Puebla. Las especies aquí enlistadas son las que pudieron ser identificadas taxonómicamente al menos a nivel de familia. Se indica con una X los TUGs donde fueron observadas estas especies.

Helechos

NOMBRE DE LA ESPECIE	FAMILIA	C	DP	L
<i>Thelypteris</i> sp.	Thelypteridaceae	X	X	X
<i>Adiantopsis</i> sp.	Pteridaceae	X		
<i>Blechnum</i> sp.	Blechnaceae	X		X
<i>Pityrogramma</i> sp.	Pteridaceae			X
<i>Pteridium aquilinum</i>	Dennstaedtiaceae	X		

Fuente: Velázquez Montes Ernesto

Herbáceas

NOMBRE DE LA ESPECIE	FAMILIA	C	DP	L
<i>Ageratum</i> sp.	Compositae	X	X	
<i>Bidens pilosa</i>	Asteraceae		X	X
<i>Centunculus minimus</i>	Caryophyllaceae	X	X	X
<i>Cirsium</i> sp.	Asteraceae		X	X
<i>Comelina</i> sp.	Commelinae	X		
<i>Crotalaria</i> sp.	Fabaceae		X	X
<i>Gamochoaeta americana</i>	Asteraceae		X	
<i>Geophilia</i> sp.	Rubiaceae	X		X
<i>Hyptis</i> sp.	Lamiaceae	X	X	X
<i>Jaegeria pedunculata</i>	Asteraceae	X	X	
<i>Lantana camara</i>	Incurvarioideae	X		X
<i>Lepidium</i> sp.	Cruciferae	X		X
<i>Lobelia</i> sp.	Campanulaceae	X	X	X
<i>Mimosa albida</i>	Leguminosae		X	X
<i>Oxalis</i> sp.	Oxalidaceae		X	X
<i>Russelia</i> sp.	Scrophulariaceae	X	X	X
<i>Sida rhombifolia</i>	Malvaceae		X	X
<i>Stellaria ovate</i>	Caryophyllaceae		X	X

<i>Stylosanthes</i> sp.	Leguminosae	X		X
<i>Syngonium</i> sp.	Araceae	X		X
<i>Xanthosoma</i> sp.	Araceae		X	X
Desconocida (1)	Acanthaceae	X	X	
Desconocida (2)	Caryophyllaceae		X	
Desconocida (3)	Caryophyllaceae			X
Desconocida (5)	Compositae	X	X	X
Desconocida (6)	Lamiaceae	X	X	X
Desconocida (7)	Lamiaceae	X	X	X
Desconocida (8)	Rubiaceae	X	X	X
Desconocida (9)	Rubiaceae	X	X	X
Desconocida (10)	Rubiaceae	X	X	X
Desconocida (11)	Verbenaceae		X	X

Fuentes: Lozada-Pérez Lucio, Martínez-Gordillo Martha, C.Cabrera Fernando, Herbario Nacional (MEXU)

Cyperaceae

NOMBRE DE LA ESPECIE	FAMILIA	C	DP	L
<i>Escleria</i> sp1.	Cyperaceae			X
<i>Escleria</i> sp2	Cyperaceae	X	X	X

Fuente: Gómez Chagala Braulio

Poaceae

NOMBRE DE LA ESPECIE	FAMILIA	C	DP	L
<i>Cynodon plectostachus</i>	Poaceae		X	X
<i>Digitaria</i> sp.	Poaceae	X	X	X

Fuente: Gómez Chagala Braulio

Trepadoras

NOMBRE DE LA ESPECIE	FAMILIA	C	DP	L
<i>Cissampelos</i> sp.	Menispermaceae	X		
<i>Cissus</i> sp	Vitaceae	X	X	X
<i>Dichondra</i> sp.	Convolvulaceae		X	X
<i>Dioscorea</i> sp.	Dioscoreaceae	X		X
<i>Galactia</i> sp.	Leguminosae			X
<i>Hydrocotyle umbellata</i>	Apiaceae	X		X
<i>Ipomoea</i> sp.	Convolvulaceae			X
<i>Melothria pendula</i>	Cucurbitaceae	X		X
<i>Mikania</i> sp.	Asteraceae	X	X	X
<i>Passiflora filipes</i>	Passifloraceae	X		X
<i>Passiflora</i> sp.	Passifloraceae	X		
<i>Phaseolus</i> sp.	Papilionaceae			X
<i>Philodendron</i> sp.	Araceae	X		
<i>Rubus</i> sp.	Rosaceae	X		
<i>Russelia</i> sp.	Scrophulariaceae	X	X	X
<i>Smilax</i> sp.	Liliaceae	X		X
<i>Vitis tiliifolia</i>	Vitaceae	X	X	X
Desconocida (11)	Apocynaceae	X		
Desconocida (12)	Asclepiadiaceae	X		
Desconocida (13)	Euphorbiaceae		X	X

<i>Desconocida (14)</i>	Malpighiaceae	X		
-------------------------	---------------	---	--	--

Fuentes: Chiang-Cabrera, Lozada-Pérez Lucio , Mora Mauricio,
Herbario Nacional del Instituto de Biología

Leñosas

NOMBRE DE LA ESPECIE	FAMILIA	C	DP	L
<i>Cecropia peltata</i>	Cecropiaceae	X		
<i>Cedrela odorata</i>	Meliaceae	X		
<i>Clidemia petiolaris</i>	Melastomataceas	X		
<i>Clidemia setosa</i>	Melastomataceas	X		
<i>Conostegia xalapensis</i>	Melastomataceas	X	X	
<i>Croton draco</i>	Euphorbiaceae	X		
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	Annonaceae	X		
<i>Mimosa sp.</i>	Mimosaceae	X		X
Desconocida (16)	Cistaceae			X
Desconocida (17)	Malvaceae		X	X
Desconocida (18)	Rubiaceae		X	X

Fuentes: Gómez Chagala Braulio

APÉNDICE II

Listado de las especies leñosas de selva, acahual y pastizal registradas en las parcelas del TUG cárnico en el CE Las Margaritas Puebla, entre marzo de 2007 y marzo de 2008. La clasificación de estrategia de vida fue modificada a partir de Martínez-Garza y González-Montagut, 1999 únicamente para las especies de selva o acahual.

No	NOMBRE DE LA ESPECIE	FAMILIA	ESTRATEGIA DE VIDA	FORMA DE VIDA
1	<i>Acacia</i> sp.	Fabaceae	Pionera	árbol
2	<i>Alchornea latifolia</i>	Euphorbiaceae	Pionera	árbol
3	<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae	persistente	árbol
4	<i>Byrsonima crassifolia</i>	Malpighiaceae	dependiente de claro	árbol
5	<i>Cecropia peltata</i>	Cecropiaceae	Pionera	árbol
6	<i>Cedrela odorata</i>	Meliaceae	dependiente de claro	árbol
7	<i>Clidemia petiolaris</i>	Melastomataceae	Pastizal	arbusto
8	<i>Clidemia setosa</i>	Melastomataceae	Pastizal	arbusto
9	<i>Conostegia xalapensis</i>	Melastomataceae	Pastizal	arbusto
10	<i>Croton draco</i>	Euphorbiaceae	persistente	arbusto
11	<i>Crysophyllum mexicanum</i>	Sapotaceae	persistente	árbol
12	<i>Cymbopetalum baillonii</i>	Annonaceae	persistente	árbol
13	<i>Dolioscarpus dentatus</i>	Dilleniaceae	Pionera	liana
14	<i>Eugenia capulí</i>	Myrtaceae	persistente	arbusto
15	<i>Eupatorium galeotti</i>	Asteraceae	Pionera	árbol
16	<i>Ficus pertusa</i>	Moraceae	persistente	árbol
17	<i>Forsteronia viridescens</i>	Apocynaceae	-----	liana
18	<i>Gouania lupuloides</i>	Rhamnaceae	-----	liana
19	<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	Tiliaceae	Pionera	árbol
20	<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>	Tiliaceae	Pionera	árbol
21	Desconocida (19)	Malvaceae	-----	-----
22	<i>Miconia icosandra</i>	Melastomataceae	Pionera	arbusto
23	<i>Myrica mexicana</i>	Myricaceae	dependiente de claro	arbusto
24	<i>Myrsine coriacea</i>	Myrsinaceae	dependiente de claro	arbusto
25	<i>Piper hispidum</i>	Piperaceae	Pionera	árbol
26	<i>Rhinorea</i> sp.	Violaceae	persistente	árbol
27	Desconocida (20)	Rubiaceae	-----	-----
28	<i>Rubus</i> sp.	Rosaceae	Pionera	liana
29	Desconocida (21)	Solanaceae	-----	-----

30	<i>Solanum schlechtendalianum</i>	Solanaceae	Pionera	arbusto
31	<i>Tabernaemontana alba</i>	Apocynaceae	Pionera	árbol
32	<i>Tetracera volubilis</i>	Dilleniaceae	persistente	liana
33	<i>Vitis tilifolia</i>	Vitaceae	dependiente de claro	liana
34	<i>Trema micrantha</i>	Ulmaceae	Pionera	árbol
35	<i>Trichospermum galeotti</i>	Tiliaceae	Pionera	árbol
36	<i>Trichospermum mexicanum</i>	Tiliaceae	Pionera	árbol
37	<i>Vernonia patens</i>	Asteraceae	Pionera	arbusto
38	<i>Zinowiewia concinna</i>	Celastraceae	dependiente de claro	arbusto

Fuentes: Gomez-Chagala Braulio, Ibarra-Manríquez Guillermo, Antonio Sierra Huelsz.

Listado de las especies leñosas de selva y acahual registradas en las parcelas del TUG de doble propósito en el CE Las Margaritas Puebla, entre marzo de 2007 y marzo de 2008.

No	NOMBRE DE LA ESPECIE	FAMILIA	ESTRATEGIA DE VIDA	FORMA DE VIDA
1	<i>Clidemia petiolaris</i>	Melastomataceae	pastizal	arbusto
2	<i>Clidemia setosa</i>	Melastomataceae	pastizal	arbusto
3	<i>Conostegia xalapensis</i>	Melastomataceae	pastizal	arbusto
4	<i>Eugenia capulí</i>	Myrtaceae	persistente	arbusto
5	<i>Psidium guajava</i>	Myrtaceae	pastizal	árbol
6	<i>Rubus</i> sp.	Rosaceae	pionera	liana
7	<i>Trema micrantha</i>	Ulmaceae	pionera	árbol

Fuentes: Gómez-Chagala Braulio, Ibarra-Manríquez Guillermo

Listado de las especies leñosas de selva y acahual registradas en las parcelas del TUG lechero en el CE Las Margaritas Puebla, entre marzo de 2007 y marzo de 2008.

No	NOMBRE DE LA ESPECIE	FAMILIA	ESTRATEGIA DE VIDA	FORMA DE VIDA
1	<i>Cecropia peltata</i>	Cecropiaceae	pionera	árbol
2	<i>Cedrela odorata</i>	Meliaceae	dependiente de claro	árbol
3	<i>Clidemia petiolaris</i>	Melastomataceae	pastizal	arbusto
4	<i>Clidemia setosa</i>	Melastomataceae	pastizal	arbusto
5	<i>Conostegia xalapensis</i>	Melastomataceae	pastizal	arbusto
6	<i>Dolioscarpus dentatus</i>	Dilleniaceae	pionera	liana
8	<i>Eugenia capulí</i>	Myrtaceae	persistente	arbusto
9	<i>Gouania lupuloides</i>	Rhamnaceae	-----	liana
10	<i>Myrica mexicana</i>	Myricaceae	dependiente de claro	arbusto
11	<i>Myrsine coriacea</i>	Myrsinaceae	dependiente de claro	arbusto
12	<i>Piper hispidum</i>	Piperaceae	pionera	árbol
13	<i>Psidium guajava</i>	Myrtaceae	pastizal	árbol
14	<i>Tabernaemontana alba</i>	Apocynaceae	pionera	árbol
15	<i>Trema micrantha</i>	Ulmaceae	pionera	árbol
16	<i>Trichospermum mexicanum</i>	Tiliaceae	pionera	árbol
17	<i>Vernonia patens</i>	Asteraceae	pionera	arbusto
18	<i>Xylosma</i> sp.	Flacourtiaceae	tolerante a sombra	arbusto
19	<i>Zinowiewia concinna</i>	Celastraceae	dependiente de claro	arbusto

Fuentes: Gómez-Chagala Braulio, Ibarra-Manríquez Guillermo

