



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

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

**IDENTIFICANDO ESPECIES ARBÓREAS ÚTILES PARA LA RESTAURACIÓN
ECOLÓGICA: DESEMPEÑO Y RASGOS FUNCIONALES**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

LILIBETH TOLEDO CHELALA

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

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

MORELIA, MICHOACÁN, JUNIO DEL 2018



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.

Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 16 de abril de 2018, aprobó el siguiente jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** a la alumna **TOLEDO CHELALA LILIBETH**, con número de cuenta **98337477**, con la tesis titulada **"Identificando especies arbóreas útiles para la restauración ecológica: desempeño y rasgos funcionales"**, realizada bajo la dirección del **DR. MIGUEL MARTINEZ RAMOS**:

Presidente: Dra. Julieta Benítez Malvido
Vocal: Dr. Fernando Pineda García
Secretario: Dr. Roberto Antonio Lindig Cisneros
Suplente: Dr. Horacio Armando Paz Hernández
Suplente: Dra. Cristina Martínez Garza

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 04 de junio de 2018


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

A la **Universidad Nacional Autónoma de México**, mi gran casa de estudios, por darme tanto. Por brindarme las herramientas para ser una mejor profesional cada día y formarme académica y humanamente, para ayudar a México.

Al **Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM** por ofrecerme excelentes condiciones para mi formación científica y contribuir en mi crecimiento académico.

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)** por la beca de manutención recibida para realizar estudios de maestría (CVU/Becario: 480210/280502).

Al **Proyecto PAPIIT –DGAPA**: “Ecología de selvas húmedas en ambientes protegidos y modificados por actividades humanas: principios para la conservación y restauración” (IN 213714) de la UNAM, por financiar este proyecto de investigación.

A mi asesor, el **Dr. Miguel Martínez Ramos**, por abrirme las puertas de su laboratorio, por sus asesorías y charlas científicas que me ayudaron a culminar una parte del camino. Por su apoyo académico en todo momento, durante la realización de mis estudios y por su paciencia en este largo proceso. Por sus pequeñas enseñanzas de sabiduría.

A los miembros del comité tutor: la Dra. Cristina Martínez Garza y el Dr. Horacio Armando Paz Hernández, por su asesoría y contribuciones a este trabajo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Al Técnico académico del Laboratorio de Ecología y Manejo de Bosques Tropicales, Jorge Rodríguez Velázquez, por sus observaciones al proyecto y la ayuda brindada en la logística y administración del experimento.

A todo el personal de la Coordinación del Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM. Al coordinador del posgrado del IIES, Dr. Roberto Lindig Cisneros y a la asistente de posgrado, Leonarda Terán Cárdenas. Así como al personal administrativo del IIES: Lic. Claudia Sánchez Hernández, C.P. Cristina Pintor Sánchez, Lic. Benjamín Mora Bedolla, Lic. Juan Jiménez Zavala y al Lic. Daniel González Islas. También quiero agradecer al personal encargado de los sistemas de información y de la biblioteca: a Heberto Ferreira Medina y Atzimba López Maldonado.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología y Manejo de Bosques Tropicales del IIES, UNAM

A la gente de la comunidad Loma Bonita de Marqués de Comillas, Chiapas, por su ayuda en campo y hospitalidad durante mi estancia en campo.

A Doña Nicéfora y Don Rubén, propietarios de la parcela experimental. Por la ayuda en campo, el cuidado y renta de la parcela. Por su confianza y calidez.

*A Chatis,
por ser mi pilar y mi ejemplo de fortaleza;
por mostrarme el camino de la perseverancia y la valentía.*

*A Carlos,
por la creatividad, las risas y
las alas que me has dado para volar.*



ÍNDICE

RESUMEN	I
ABSTRACT	III
INTRODUCCIÓN	01
OBJETIVOS E HIPÓTESIS	07
MÉTODOS	09
RESULTADOS	20
DISCUSIÓN	32
CONCLUSIONES	42
LITERATURA	46
ANEXOS	52

RESUMEN

Durante las últimas décadas, las selvas han sufrido una reducción de su cobertura original debido a la deforestación. En zonas como en la Selva Lacandona, Chiapas, se ha calculado una disminución del 31% de su cobertura original durante un lapso de medio siglo, mientras que las tierras de cultivo y las praderas establecidas para la ganadería, aumentaron 21% y 92%, respectivamente. Los sitios que han sufrido un cambio en el uso del suelo por actividades humanas, frecuentemente son infestados por especies de malezas y/o pastos que disminuyen o detienen la sucesión secundaria del bosque. La presente investigación se dirigió a identificar especies arbóreas nativas que pueden prosperar desde la etapa de plántula en sitios degradados colonizados por el helecho *Pteridium aquilinum* y analizar la relación entre el desempeño de las plántulas y sus rasgos funcionales. El sitio experimental se estableció en una parcela agrícola abandonada infestada por *P. aquilinum*, donde se trasplantaron 1,200 plántulas de seis especies arbóreas nativas de selva (*Brosimum alicastrum*, *Cedrela odorata*, *Cojoba arborea*, *Ochroma pyramidale*, *Tabebuia guayacan* y *Tabebuia rosea*). Cien plántulas de cada especie fueron trasplantadas bajo la presencia de cobertura de frondas de *P. aquilinum* (tratamiento CP) y cien de cada especie se trasplantaron removiendo dicha cobertura (tratamiento SP) a través de chapeos mensuales. Se monitoreó durante un año: altura, diámetro a la base del tallo, número de hojas, área foliar y la supervivencia de cada plántula trasplantada. Además se cuantificaron valores promedios de las plantas experimentales por especie de los siguientes rasgos funcionales: área foliar específica (AFE), contenido de materia seca en hoja (CMSH), densidad de tallo específica (DET) y contenido de agua en tallo (CAT). Se obtuvieron tasas relativas de crecimiento y probabilidad de supervivencia de las plántulas a lo largo de un año. Estas variables demográficas se integraron en un índice de rendimiento integral (IRI) por especie. Los resultados muestran diferencias significativas entre los tratamientos CP y SP y entre las especies en el rendimiento (supervivencia y/o crecimiento) de las plántulas trasplantadas. Tres especies (*C. arborea*, *T. guayacan*, *T. arborea*), mostraron alta probabilidad de supervivencia (> 0.80) al año del trasplante en los tratamientos con y sin cobertura de *P. aquilinum*, dos especies (*C. odorata* y *B. alicastrum*) tuvieron mayor supervivencia en el tratamiento SP y una igual supervivencia (ca. 0.60 al año) en ambos tratamientos. Sin

embargo, las seis especies estudiadas mostraron mayor crecimiento en el tratamiento sin cobertura de *P. aquilinum*. De acuerdo con el IRI, *C. arborea* fue la especie con el mayor desempeño, tanto en tratamiento de CP como en el de SP, cuatro especies tuvieron mejor rendimiento en el tratamiento SP y una especie (*B. alicastrum*) en el tratamiento de CP. El contenido de materia seca de las hojas (CMSH) fue un buen indicador del desempeño de las plántulas trasplantadas a nivel de especies, tanto en presencia como en ausencia de la cobertura de *P. aquilinum*. Entre menor fue el CMSH de una especie, mayor fue su probabilidad de supervivencia anual, en ambos tratamientos. Sin embargo, la relación de este atributo funcional con la tasa relativa de crecimiento de las especie cambió dependiendo de la presencia o ausencia de la cobertura de *P. aquilinum*. Bajo el tratamiento SP la relación fue negativa, es decir, especies con mayor CMSH exhibieron menor tasa relativa de crecimiento, mientras que en el tratamiento CP especies con mayor CMSH exhibieron mayor tasa relativa de crecimiento. Lo anterior sugiere la existencia de diferentes estrategias funcionales en las especies estudiadas, que deben tomarse en cuenta al momento de seleccionar especies para fines de restauración. En general, los resultados obtenidos, muestran el potencial de algunas especies arbóreas para ser usadas para restaurar sitios infestados con *P. aquilinum* utilizando sólo el trasplante de plántulas (tales como *C. arborea*) o el trasplante de plántulas y la poda repetitiva de las frondas de este helecho (tales como *T. guayacan*).

ABSTRACT

During the last decades, the forests have suffered a reduction of their original coverage due to deforestation. In areas such as the Selva Lacandona, Chiapas, a decrease of 31% of its original coverage has been calculated over a period of half a century, while cultivated land and pastures established for livestock increased by 21% and 92%, respectively. Sites that have undergone a land use change by human activities, are frequently infested by species of weeds or grasses that stop the secondary succession of the forest. This research aimed to identify native tree species that can thrive from the seedling stage in degraded sites colonized by the fern *Pteridium aquilinum* and analyze the relationship between the performance of the seedlings and their functional traits. The experimental site was established on an abandoned agricultural plot infested by *P. aquilinum*, where 1,200 seedlings of six native forest tree species (*Brosimum alicastrum*, *Cedrela odorata*, *Cojoba arborea*, *Ochroma pyramidale*, *Tabebuia guayacana* and *Tabebuia rosea*) were transplanted. One hundred seedlings of each species were transplanted under the presence of fronds of *P. aquilinum* (CP treatment) and one hundred of each species were transplanted removing said cover (SP treatment) through monthly grass cutting. It was monitored during one year: height, diameter at the base of the stem, number of leaves, foliar area and the survival of each transplanted seedling. In addition, average values of the experimental plants were quantified by species of the following functional features: specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), specific stem density (SSD) and stem water content (SWC). Relative rates of growth and survival probability of seedlings were obtained over a year. These demographic variables were integrated into an integral performance index (IRI) by species. The results show significant differences between the CP and SP treatments and between the species in the yield (survival and / or growth) of the transplanted seedlings. Three species (*C. arborea*, *T. guayacana*, *T. arborea*) showed a high probability of survival (> 0.80) one year after transplantation in treatments with and without *P. aquilinum* cover, two species (*C. odorata* and *B. alicastrum*) had greater survival in SP treatment and equal survival (ca. 0.60 per year) in both treatments. However, the six species studied showed greater growth in the treatment without *P. aquilinum* coverage. According to the IRI, *C. arborea* was the species with the highest performance in both treatment (CP and SP), four

species had better performance in SP treatment and one species (*B. alicastrum*) in the CP treatment. The dry matter content of the leaves (LDMC) was a good indicator of the performance of transplanted seedlings at the species level, both in the presence and absence of the *P. aquilinum* cover. Likelihood of survival in both treatments is higher when the LDMC is smaller. However, the relationship of this functional trait with the relative growth rate of the species changed depending on the presence or absence of the *P. aquilinum* cover. Under the SP treatment the relationship was negative in species with higher CMSH exhibited a lower relative growth rate. In the CP treatment, species with higher CMSH exhibited a higher relative growth rate. This suggests the existence of different functional strategies in this species, that must be taken into account when selecting species for restoration purposes. The results obtained from this research, show the potential of some tree species to be used to restore fields infested with *P. aquilinum* using only seedling transplant (such as *C. arborea*) or seedling transplant and the repetitive pruning of the bracken fern (such as *T. guayacan*).

1. INTRODUCCIÓN

Realidad de las selvas tropicales

Los bosques tropicales son los ecosistemas más diversos de nuestro planeta, los cuales albergan a más de la mitad de las especies existentes (Bierregaard et al. 1992); estos proveen funciones y servicios ecosistémicos a nivel local y a grandes escalas, como la protección contra la erosión, fijación de carbono atmosférico, refugios de especies o provisión de recursos naturales para el hombre, entre muchos otros (Guariguata and Ostertag 2001, Chazdon 2003).

Durante las últimas décadas, las selvas han sufrido una notoria reducción de su cobertura original debido a las elevadas tasas de deforestación. Como resultado de este deterioro, se ha generado una cascada de alteraciones en el ecosistema: extinción de especies, disminución de las poblaciones naturales, alteración de los ciclos biogeoquímicos, pérdida de servicios ecosistémicos y de recursos naturales que resultan insustituibles a nivel ecológico, social y económico, así como cambios drásticos en la estructura y función del ecosistema (Chazdon 2003, Holl and Hoi 2010). Lo anterior tiene como consecuencia, que la dinámica de las comunidades vegetales varíe en frecuencia, intensidad y distribución espacial. Por ejemplo, cuando se desmonta la vegetación, ocurren cambios estructurales en el dosel que repercuten directamente sobre el sotobosque, generando cambios drásticos de diversos factores como: la entrada de luz, la temperatura, la humedad, las propiedades del suelo, así como la capacidad de resiliencia (Gordard et al. 2009).

Se estima una tasa anual de deforestación de 15 millones de hectáreas de selvas húmedas a nivel mundial (Bierregaard et al. 1992, Laurance et al. 1998). En México, las estimaciones indican que los bosques tropicales situados en el sureste del país, sufren una pérdida anual del 1.9% de su cobertura, que corresponde a 559,000 hectáreas de bosque (De Jong et al. 2000). En zonas muy características de selva húmeda, como en la región de los Tuxtlas en Veracruz, se ha determinado que la vegetación original se ha reducido un 56% (Dirzo and Miranda 1991), mientras que para la selva Lacandona en Chiapas, se calculó que en 20 años (1970-1990) el bosque maduro disminuyó 31% de su cobertura original y las tierras de cultivo y los potreros aumentaron 21% y 92% respectivamente (Cairns et al. 2000).

Con el establecimiento de diversas actividades agropecuarias, se genera un mosaico de diferentes usos del suelo, que incluyen fragmentos de bosque maduro, parches de bosque secundario, campos de cultivo y campos abandonados, algunos de ellos en estado de degradación (Laurance et al. 1998). Las malas prácticas agrícolas traen como consecuencia la pérdida de fertilidad del suelo, su compactación y aridez (Uhl et al. 1988, Holl and Hoi 2010). Estos sitios degradados frecuentemente son infestados por especies de pastos o helechos, que forman parches monodominantes (PMD) que pueden disminuir el potencial de regeneración natural del bosque o impedirlo por completo (Cramer et al. 2008).

Regeneración natural y sucesión secundaria en sitios perturbados.

El proceso de regeneración en las selvas ocurre de manera natural y constante con la caída de los árboles y el reclutamiento de nuevas especies. Sin embargo el proceso de regeneración natural se acelera cuando ocurre un disturbio y da paso a la sucesión secundaria (Martínez-Ramos 1994). En los campos agrícolas abandonados el proceso de sucesión secundaria puede ocurrir de manera natural dependiendo de diversos factores. La probabilidad de reemplazo de especies es alta, si la intensidad, frecuencia y duración del uso del suelo fue baja, si el suelo aún es fértil y si existen remanentes de bosque cercanos con fauna que dispersa semillas hacia los campos abandonados. En contraste, la probabilidad de reemplazo de especies es baja cuando el uso del suelo ha sido severo y se ha utilizado maquinaria pesada, fuego o agroquímicos y además existe una baja disponibilidad de propágulos (semillas, plántulas y/o rebrotes) dentro del sitio y en su entorno (Chazdon 2003, Martínez-Ramos and García-Orth 2007, Zermeño-Hernández et al. 2015).

Otras variables como la frecuencia de desmonte, el número de cosechas al año, el régimen de fuego o el número de cabezas de ganado en los pastizales inducidos, también pueden modificar la trayectoria del proceso de sucesión secundaria (Uhl et al. 1988, Zermeño-Hernández et al. 2015). Estas prácticas suelen alterar las condiciones bióticas y abióticas de los sitios que fueron transformados, teniendo como consecuencia nuevos factores con los que tienen que lidiar las plantas durante el proceso de regeneración natural: cambios en temperatura y humedad, estrés hídrico, falta de nutrientes en el suelo, elevada radiación solar y/o ataque por depredadores (Loik and Holl 1999). Las condiciones en las que ahora se encuentra el hábitat alterado dificulta el establecimiento de especies que activen la sucesión. Al mismo tiempo, estas condiciones favorecen la invasión de especies que compiten por los mismos recursos que las especies nativas.

El establecimiento de especies que forman PMD puede considerarse como el último fenómeno que ocurre en los campos agrícolas abandonados o en pastizales después de haber sido utilizados de manera intensiva, sobre todo cuando el campo se establece en suelos pobres (Suazo-Ortuño et al. 2015). Algunas de estas especies suelen ser muy exitosas y pueden frenar o retrasar el proceso de sucesión natural del bosque (Suazo-Ortuño et al. 2015). Los helechos del género *Pteridium* suelen ser de las especies invasoras más agresivas, en especial *Pteridium aquilinum*, una especie de distribución cosmopolita, que se establece en sitios abiertos y perturbados, con suelos pobres y ácidos, secuestrando nitrógeno del suelo como ventaja competitiva sobre otras especies (Griffiths and Filan 2007). Se ha reportado para el caso del trópico mexicano, que *P. aquilinum* presenta mayores tasas de infestación y prevalencia en sitios donde la intensidad y la frecuencia del uso del suelo fueron altos y los periodos de descanso fueron cortos (Suazo-Ortuño et al. 2015). De esta manera, *P. aquilinum* inhibe el proceso de la sucesión natural de los sitios transformados, convirtiéndose en un problema ecológico y económico, además de representar un reto para la restauración ecológica de zonas tropicales.

Cuando la regeneración natural no puede operar, existe la necesidad de realizar acciones de restauración que permitan recuperar propiedades del ecosistema original (Martínez-Ramos and García-Orth 2007). Se han planteado diversas estrategias para poder erradicar o disminuir la infestación de *P. aquilinum* como podría ser, las cortas periódicas de las frondas y los rizomas, combinado con herbicidas, la no utilización de fuego en las parcelas, el uso moderado de la tierra acompañado de periodos de descanso, así como el trasplante de especies de rápido crecimiento con el potencial de disminuir la cantidad de luz que recibe *P. aquilinum*, eliminando por sombra a este helecho heliófilo (Román-Dañobeytia 2011, Berget 2012, Levy-Tacher et al. 2015). Esta última estrategia pretende combatir especies que forman parches monodominantes y al mismo tiempo se considera que el restablecimiento de especies nativas tolerantes a las condiciones de un sitio perturbado, puede ser una buena alternativa para activar el proceso de sucesión secundaria y regeneración natural en los campos degradados (Levy-Tacher et al. 2015).

Se ha observado que el trasplante de plántulas de especies arbóreas nativas a los campos degradados puede aumentar las probabilidades de establecimiento de las especies, en comparación de otras técnicas, como la siembra de semillas que presentan una alta tasa de depredación (García-Orth and Martínez-Ramos 2008). Sin embargo, la selección de las especies para restaurar los sitios degradados

debe estar basada en el estudio de los atributos (funcionales y de historia de vida) que las plantas poseen para tolerar las condiciones ambientales imperantes en estos sitios y establecerse con éxito (Román-Dañobeytia 2011, Martínez-Garza et al. 2013).

Una herramienta de la restauración podría ser el uso de los rasgos funcionales de las plantas, como indicadores que ayuden a seleccionar especies con uso potencial para la restauración. Explorar las respuestas funcionales que las especies presentan ante disturbios, ayuda a identificar aquellos atributos que favorecen el desarrollo de las plantas ante una condición natural (clima, suelo, humedad, luz) o bajo una condición de perturbación particular (Violle et al. 2007). Las respuestas funcionales pueden ser también utilizadas para monitorear los posibles cambios en un ecosistema y el impacto ecológico asociados al manejo de ecosistemas con actividades humanas (Gordard et al. 2009).

Rasgos funcionales como herramienta de restauración activa

Un rasgo funcional se define como cualquier característica morfológica, fisiológica, o de comportamiento que puede medirse a nivel individual, desde la célula hasta el nivel de organismo completo y que tiene un efecto sobre la adecuación dados sus rasgos de desempeño (Violle et al. 2007).

Las plantas poseen diversos rasgos relacionados a su supervivencia, crecimiento y/o reproducción: tipo de dispersión, tamaño de semilla, área foliar, densidad de madera, profundidad y longitud radicular, por mencionar algunos (Weiher et al. 2013). Estos rasgos influyen en la habilidad para explotar recursos, confrontar condiciones de adversas y responder a perturbaciones en el ambiente. (Wright et al. 2007, Poorter et al. 2008a, Lohbeck et al. 2011)

Los componentes que integran la adecuación (crecimiento, reproducción y supervivencia) pueden evaluarse midiendo variables de desempeño: biomasa, éxito reproductivo, y la tasa de supervivencia, entre otros. La biomasa es el resultado neto de ganancia y pérdida de productos fotosintéticos en el proceso de crecimiento; el éxito reproductivo puede ser medido por la biomasa o número de semillas producidas y la tasa supervivencia por la vida o muerte del individuo por unidad de tiempo en un ambiente dado. El valor de estas variables es influenciado por rasgos morfológicos, fenológicos y fisiológicos, que tienen un fuerte impacto sobre la tasa relativa de crecimiento (RGR) la cual podría ser un indicador del desempeño bajo diversos escenarios ambientales (Violle et al. 2007).

El valor de los rasgos funcionales puede variar entre especies dependiendo del ambiente imperante, por ejemplo, entre ambientes perturbados y conservados y en función de la disponibilidad de recursos. Se ha documentado que las especies desarrollan “estrategias adquisitivas” en ambientes donde los recursos son mayores (*e.g.* mayor disponibilidad de recursos lumínico). Estas especies asignan recursos al rápido crecimiento en altura, desarrollando una habilidad competitiva por recursos lumínicos, generando tejidos de bajo costo las cuales poseen una alta área foliar específica (AFE), bajo contenido de materia seca en hoja (CMSH), bajas densidades de madera (DM) y una gran producción de semillas (Wright et al. 2004, Lavorel et al. 2007, Chave et al. 2009)

Por el contrario, en los sitios donde la disponibilidad de recursos es baja se pueden encontrar especies que desarrollan “estrategias conservativas”. Estas especies asignan grandes cantidades de recursos a la formación de tejidos y estructuras, así como a la producción de compuestos secundarios de defensa. Estas especies presentan rasgos funcionales contrarios a las especies con estrategias adquisitivas, es decir, baja área foliar específica, alto contenido de materia seca, alta densidad de madera y una baja producción de semillas (Wright et al. 2004, Lavorel et al. 2007, Chave et al. 2009). Sin embargo, es importante notar que estas dos estrategias pertenecen a los extremos de un amplio rango de estrategias que utilizan las plantas para obtener y asignar recursos ante diversos escenarios ambientales y que los valores de los rasgos funcionales cambian en este gradiente de variación (Rodríguez Cedillo 2017).

Los factores ambientales (bióticos y abióticos) que imperan en un sitios perturbado filtran especies con rasgos funcionales específicos (Guariguata and Ostertag 2001, Lohbeck et al. 2013), que les permiten lidiar con estas condiciones ambientales. En el caso de los campos de cultivo abandonados, que han sido colonizados por grandes parches de malezas o de especies que forman tapetes monodominantes, como *Pteridium aquilinum*, el trasplante de especies arbóreas nativas seleccionadas a partir de sus rasgos funcionales puede utilizarse como una herramienta de restauración activa. Es importante que las especies seleccionadas para ser trasplantadas a los sitios degradados presenten una dominancia natural, sean fáciles de propagar y sean apreciadas por la comunidad por proveer recursos adicionales tales como madera, leña, alimentos, medicinas naturales, retención del suelo y provisión de sombra (Meli et al. 2017). Con esto, la probabilidad de aceptación para regenerar los sitios perturbados puede presentar mayor éxito, ya que representa la posibilidad de aprovechamiento de recursos naturales en un futuro.

Antecedentes de P. aquilinum

Pteridium aquilinum L. (Kuhn), comúnmente conocido como “Petatilla” en el sur de México, es una especie de helecho cosmopolita y perenne, perteneciente a la familia Dennstaedtiaceae, la cual presenta una morfología plástica que le permite establecerse en diversos hábitats. Posee defensas químicas muy eficaces que le permiten combatir herbívoros y competir con otras plantas. Esta planta coloniza nuevos sitios mediante su reproducción sexual y a través de sus rizomas que forman grandes redes y se establecen en nuevos sitios (Alonso-Amelot and Rodulfo-Baechler 1996). Sus rizomas contienen grandes reservas de carbohidratos que le permiten establecerse y formar poblaciones dominantes. Estas reservas también le permiten rebrotar rápidamente cuando se practica la corta de frondas o la quema de la vegetación con la finalidad de eliminar las numerosas poblaciones de *P. aquilinum* (Douterlungne et al. 2008). Las frondas de este helecho producen gran cantidad de materia orgánica que forma capas gruesas que inhiben la germinación y crecimiento de especies nativas, frenando el proceso de regeneración en los trópicos mexicanos (Douterlungne et al. 2008). *Pteridium aquilinum* presenta alelopatía negativa sobre las especies que llegan establecerse en la comunidad, las fitotoxinas que posee inhiben el crecimiento de muchas especies y algunas otras no sobreviven (Gliessman and Muller 1978).

Los métodos para controlar la reproducción de *P. aquilinum* se clasifican en biológicos, químicos y mecánicos, o incluso una combinación de los tres. Sin embargo, para los trópicos de México se reportan muy pocos estudios, la mayoría proponen métodos biológicos basados en la disminución de la intensidad lumínica que recibe *P. aquilinum* y métodos químicos a partir de fertilizantes, los cuales no han resultado muy eficientes por representar una amenaza para otras especies en el medio (Peñaloza-Guerrero, 2001).

En el contexto anterior, el presente estudio se dirigió a evaluar, de manera experimental, el desempeño (supervivencia y crecimiento durante un año) de plántulas de especies de árboles nativos (que se desarrollan en bosque secundarios tardíos o en bosque maduros) en presencia y bajo la remoción de frondas de *P. aquilinum*, como un procedimiento de selección de especies de plántulas que pueden ser candidatas en la restauración de campos infestados por este helecho. Esta evaluación incluyó la exploración del uso de atributos funcionales como indicadores del desempeño de las especies de plántulas trasplantadas que pueden ayudar en el proceso de selección de especies para la restauración.

2. OBEJTIVO E HIPÓTESIS

Objetivo central

Identificar especies de plántulas de árboles nativos con rasgos funcionales favorables para ser usadas en la restauración de campos agropecuarios tropicales, degradados e infestados por el helecho *Pteridium aquilinum*.

Objetivos específicos

1. Evaluar la supervivencia y crecimiento de plántulas de seis especies arbóreas nativas trasplantadas en presencia y ausencia de la cobertura del helecho *Pteridium aquilinum* en un campo de cultivo abandonado y degradado.
2. Analizar la relación existente entre el desempeño (supervivencia y crecimiento) y los rasgos funcionales (asociados con estrategias adquisitivas y conservativas) de las plántulas de las seis especies de estudio en presencia y ausencia de la cobertura *Pteridium aquilinum*.

Hipótesis

1) Influencia de la cobertura de *Pteridium aquilinum* sobre el rendimiento de plántulas trasplantadas de especies arbóreas nativas

Está documentado que las malezas y especies que forman parches mono-específicos densos en campos degradados, como aquellos formados por el helecho *Pteridium aquilinum*, disminuyen la probabilidad de establecimiento de plántulas de especies arbóreas nativas y que la remoción de estos parches podría aumentar significativamente la supervivencia y/o crecimiento de estas plántulas. Por ello, se espera que la eliminación de cobertura de *P. aquilinum* contribuya a una mayor supervivencia y crecimiento de las plántulas trasplantadas, evitando la interacción con este helecho y promoviendo una mayor disponibilidad de recursos lumínicos y de nutrientes del suelo.

2) Relación de rasgos funcionales asociados a estrategias de adquisición de recursos

La identificación de rasgos funcionales que permiten a las plantas tolerar ambientes degradados y tener éxito en su establecimiento, es de gran utilidad para seleccionar especies con potencial para restaurar sitios perturbados, donde imperan condiciones de radiación solar alta, temperatura alta (por arriba y bajo el suelo), baja humedad (por arriba y bajo el suelo) y suelos con baja disponibilidad de nutrientes. Bajo este escenario, se espera que las especies con rasgos funcionales asociados a “estrategias adquisitivas”, con áreas foliares específicas (AFE) grandes, bajo contenido de materia seca en hoja (CMSH), baja densidad específica de tallo (DET) y alto contenido de agua en tallo (CAT), tengan mayor rendimiento (i.e. supervivencia y/o crecimiento) en ausencia de la cobertura de helechos donde los recursos lumínicos son mayores. En contraste, se espera que las plantas que poseen rasgos funcionales asociados a “estrategias conservativas”, con áreas foliares específicas (AFE) pequeñas, alto contenido de materia seca en hoja (CMSH), alta densidad específica de madera (DEM) y bajo contenido de agua en tallo (CAT), tengan mayor rendimiento en presencia de la cobertura de helechos, donde existe una menor cantidad de recursos lumínicos.

3. MÉTODOS

Sitio de estudio

La región de Marqués de Comillas se encuentra situada en el estado Chiapas, al sureste de México (latitud $16^{\circ} 01' N$, longitud $90^{\circ} 55' W$). Colinda al norte con el río Lacantún y la Reserva Integral de la Biosfera de Montes Azules (RIBMA) y al este con el río Chixoy-Usumacinta. La vegetación predominante es de selva alta perennifolia, con árboles que alcanzan hasta los 40 m de altura. El clima es cálido húmedo con una temperatura media anual de $25^{\circ}C$ y una precipitación media anual es de 3,000 mm (García-Orth, 2008).

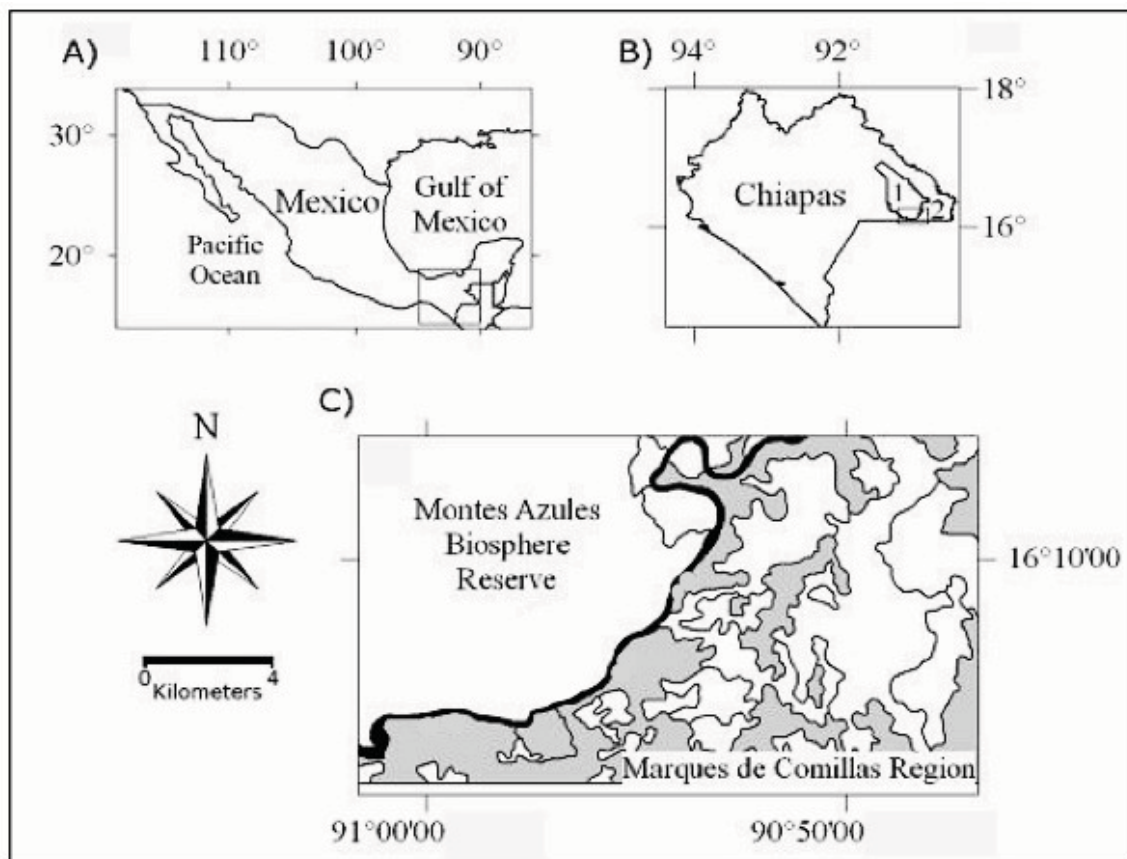


Figura 1. Sitio de estudio. A) Ubicación del estado de Chiapas (en recuadro), México. B) Ubicación de la Reserva Integral de la Biósfera Montes Azules (RIBMA, número 1) que colinda al sureste con la región de Marqués de Comillas (número 2). C) Ampliación de la colindancia de RIBMA y la región de Marqués de Comillas, separados por el Río Lacantún (línea irregular color negro); las zonas en blanco corresponde a la cobertura de bosque maduro y los zonas en gris representan los campos de pastizales para ganado vacuno y tierras de cultivo. Mapa de IG-UNAM, 2002 (López-Toledo and Martínez-Ramos 2011).

La región ha perdido más del 60% de la cobertura de selva en los últimos 40 años; de las tierras desmontadas, el 80% se convirtió en praderas ganaderas para crianza de ganado vacuno y el 20% restante es utilizado en diversas prácticas agrícolas (De Jong et al. 2000). En la actualidad, el paisaje está compuesto por una mezcla de remanentes de selva madura y rodales de selva secundaria, inmersos en potreros, cultivos de temporal (chile, tabaco, maíz y soya) y plantaciones frutícolas, actividades que hacen económicamente activa a la zona (Zermeño-Hernández et al. 2015)

Después de ser utilizados por largos periodos, estos sitios pierden productividad y son abandonados por los dueños, lo que permite la rápida invasión de especies exóticas. En esta zona, se ha observado que *Pteridium aquilinum* puede colonizar zonas que han sido sometidas a prácticas agrícolas o zonas muy iluminadas como los claros.

Selección de sitio

La búsqueda del sitio se realizó en diferentes ejidos de los municipio de Marqués de Comillas, Benemérito de las Américas y Ocosingo, a lo largo de la carretera Palenque- La Trinitaria, en el estado de Chiapas. La parcela seleccionada cumplió con las siguientes características: fácil acceso a pie y en vehículo (para transporte de material y censo del experimento), infestada por *Pteridium aquilinum* con frondas de 1.5 a 2 m de altura, parcela no inundable y sin pendientes pronunciadas en el suelo, propiedad privada y comunicación personal continua con los propietarios, no colindante a potreros, ni ganado cercano a la parcela y acordar con los dueños la realización del experimento por más de dos años consecutivos respetando los árboles introducidos y el diseño experimental. Esta parcela tenía 15 años de abandono y con una historia de uso agrícola, que incluyó cultivos diversos

El sitio de estudio se ubicó cerca del ejido Nuevo Veracruz, municipio de Benemérito de la Américas, en un terreno bajo el régimen de propiedad privada. Un estudio preliminar mostró que el suelo en la parcela se caracteriza por un pH ácido de 5.5, un nivel de fósforo disponible bajo de 2.1-2.5 mg/kg, bajo contenido de materia orgánica de 3.9-4.6% y una predominancia de arena (51%) y arcilla (25%; Toledo-Chelala, datos no publicados)

Sistema experimental

Se propagaron 1,200 plántulas de seis especies de árboles nativos que fueron producidas por el invernadero rústico Ara Macao, ubicado en el ejido de Chajul en Marqués de Comillas. Estas especies fueron germinadas con semillas provenientes de aproximadamente 5 o 6 árboles adultos de la región, para cada una de las especies y propagadas en condiciones homogéneas de luz, temperatura y régimen de agua. Las especies utilizadas fueron, *Brosimum alicastrum* (Bro), *Cedrela odorata* (Ceo), *Cojoba arborea* (Coa), *Ochroma pyramidale* (Opy), *Tabebuia guayacan* (Tag) y *Tabebuia rosea* (Tar). Estas especies tienen en común, un alto valor utilitario para los pobladores de la región, fácil obtención de semillas y fácil y rápida germinación en viveros rústicos, que implica una baja intensidad de cuidados.

En el sitio experimental se estableció un diseño de parcela dividida o “split plot”, donde se realizó un tratamiento con dos niveles: con *P. aquilinum* (CP) y sin *P. aquilinum* (SP). En el tratamiento SP, se eliminaron todas las especies vegetales en un radio de un metro de la plántula focal. Se extrajo tierra a una profundidad de 40 cm por 30 cm de diámetro, se eliminaron las raíces y bulbos presentes en la tierra y se introdujo una mica plástica para aislar las raíces de la plántula focal de la posible interacción de otras especies. Se colocó de nuevo la tierra y se sembró la plántula (Figura 2). En el tratamiento CP se conservó la vegetación del sitio y en el trasplante se utilizó una coa para sembrar las plantas focales.



Figura 2. Método de siembra para el tratamiento sin cobertura de *Pteridium aquilinum*.

En cada tratamiento se trasplantaron 600 plántulas (100 por especie), las cuales fueron distribuidas aleatoriamente por especie pero espacialmente fueron ordenadas en surcos con una distancia de 3 metros entre cada surco y entre cada individuo. Este arreglo pretende someter a todos los individuos a la posible heterogeneidad ambiental del sitio (Figura 3). Cada plántula fue etiquetada con el nombre de la especie y el número de individuo, teniendo un total de 200 plantas por especie, sumando 1,200 plántulas totales.

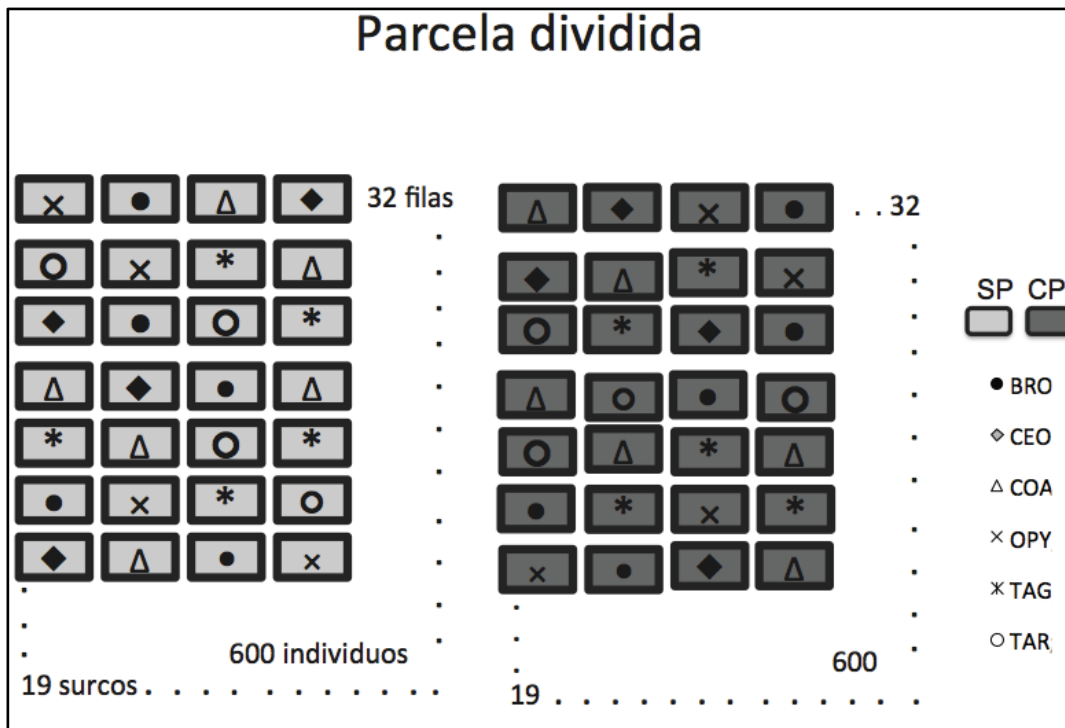


Figura 3. Diseño de parcela dividida o “split plot”. El lado izquierdo de la figura representa el nivel sin cobertura de *Pteridium aquilinum* (SP) y el derecho con cobertura de *P. aquilinum* (CP). En cada nivel se trasplantaron al azar 600 plántulas, 100 de cada especie experimental: *Brosimum alicastrum* (BRO), *Cedrela odorata* (CEO), *Cojoba arborea* (COA), *Ochroma pyramidale* (OPY), *Tabebuia guayacan* (TAG), *Tabebuia rosea* (TAR).

Caracterización y descripción del sistema experimental

Una vez preparado el sitio experimental, se midió la cobertura y altura de la vegetación existente (*P. aquilinum*, herbáceas y árboles), así como la apertura del dosel en cada plántula focal, para conocer el estado inicial del sitio en cada uno de los tratamientos y caracterizarlos a lo largo del tiempo.

Cobertura vegetal

Tomando como centro la plántula focal, se registró la altura de la vegetación que había al norte, al sur, al este y al oeste, estableciendo tres puntos de muestreo en cada punto cardinal (a los 25 , 50 y 75 cm respecto al centro), teniendo un total de 13 puntos de muestro considerando el centro como un punto más (Figura 4). Se registraron los individuos que caían dentro de los trece puntos de muestreo midiendo la altura con una cinta métrica y categorizándolos en tres formas de vida: "hierba (H), *P. aquilinum* (P) ó árbol (A). Estos datos se obtuvieron para cada tratamiento (Figura 4) y para cada especie (Anexo 1)



Figura 4. Medición de la vegetación circundante a las plántulas experimentales empleadas en el presente estudio. Cada línea de registro (cuerdas amarillas) de un metro de largo tuvo tres punto de muestreo (marcas rojas) a los 25, 50 y 75 cm de distancia a la plántula focal. Se establecieron 4 líneas de registro y un total de 13 puntos de muestreo (3 por línea de registro más el punto ocupado por la plántula focal).

Esta caracterización de la vegetación mostró que *P. aquilinum* y las plantas herbáceas fueron las formas de vida más representadas en el tratamiento CP, con un promedio de cobertura de 15.4% y 11.2 % durante el año, respectivamente, mientras que en el tratamiento SP, la cobertura fue sólo de plantas herbáceas con un promedio de 1.1% durante el año (Figura 5)

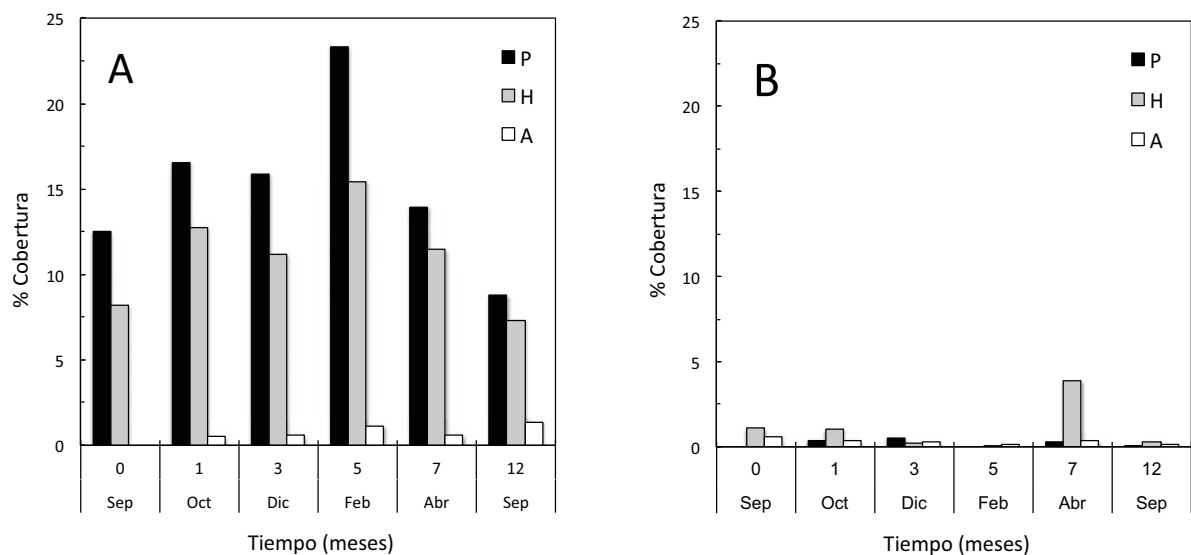


Figura 5. Cambio temporal del porcentaje del suelo cubierto por vegetación en los tratamientos con *P. aquilinum* (A) y sin *P. aquilinum* (B), en un campo agrícola en Marqués de Comillas, Chiapas. P: porcentaje cubierto por *P. aquilinum*; H: porcentaje cubierto por plantas herbáceas (incluyendo pastos); A: porcentaje cubierto por plantas leñosas; el porcentaje restante corresponde a puntos con cielo abierto.

Altura máxima de la vegetación

La altura máxima promedio de la vegetación a través del año fue de 1.7 m en el tratamiento CP y de 10 cm en el tratamiento SP. La altura de la vegetación en el tratamiento CP tuvo un aumento progresivo hasta alcanzar una asíntota a los siete meses de iniciado el presente estudio (Figura 6A). Esta misma tendencia se encontró para la vegetación circundante a cada una de las especies de plántulas de estudio (Figura 6B).

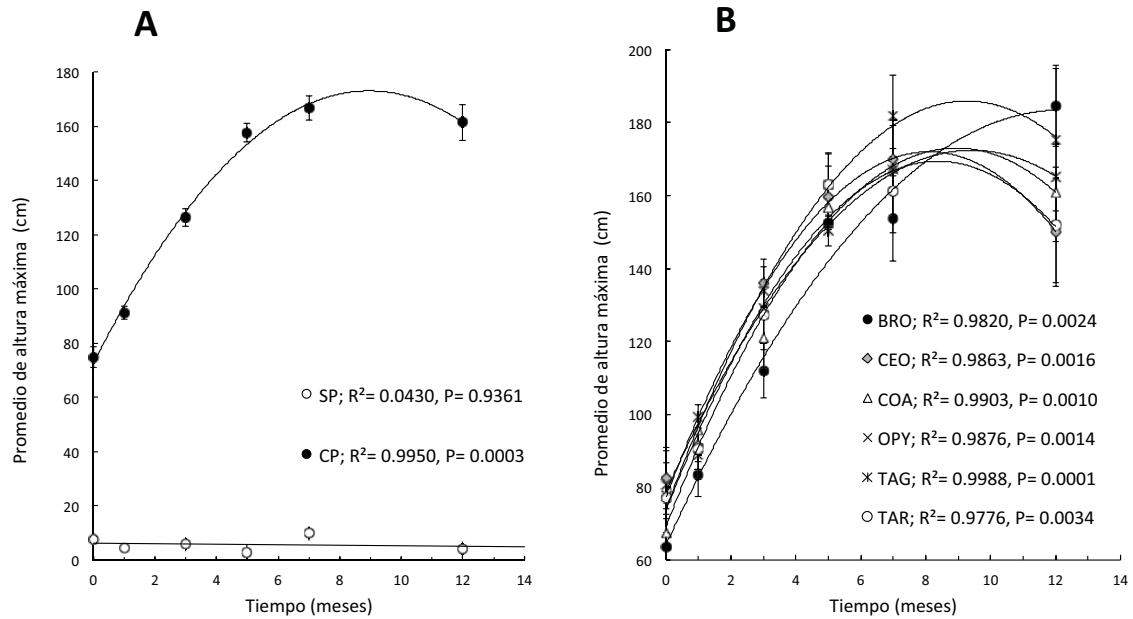


Figura 6. Dinámica de la vegetación en los tratamientos con cobertura (CP) y sin cobertura (SP) del helecho *Pteridium aquilinum* en un campo agrícola abandonado en Marqués de Comillas, Chiapas. A) Cambio temporal en la altura promedio máxima de la vegetación circundante a las plántulas trasplantadas bajo el tratamiento CP y SP. B) Cambio temporal en la altura promedio máxima de la vegetación circundante a las plántulas de seis especies arbóreas trasplantadas bajo el tratamiento CP: *Brosimum alicastrum* (BRO), *Cedrela odorata* (CEO), *Cojoba arborea* (COA), *Ochroma pyramidale* (OPY), *Tabebuia guayacan* (TAG) y *Tabebuia rosea* (TAR). Las barras indican un error estándar.

Apertura del dosel

El ambiente lumínico de la parcela experimental se estimó indirectamente mediante la cuantificación del porcentaje de apertura del dosel vegetal. Esta cuantificación se llevó a cabo con el uso de un densiómetro siguiendo el procedimiento descrito por Street et al. (2008). Se tomaron 4 lecturas (orientando el densiómetro a los cuatro puntos cardinales: norte, sur, este y oeste) a la altura del ápice de cada una de las plántulas trasplantadas. El valor de porcentaje de apertura por planta en un tiempo dado resulta del promedio de estas 4 lecturas. Se llevaron a cabo 7 mediciones de apertura del dosel a lo largo del año de estudio.

En el tratamiento CP se registró una apertura del dosel inicial del 85% que disminuyó progresivamente hasta una apertura del 20%-40% después de cinco meses de iniciado el experimento (Figura 7A). En el tratamiento SP la apertura del dosel fue del 97% a lo largo del tiempo. La apertura del dosel en el tratamiento CP fue similar en todas las especies de estudio (Figura 7B).

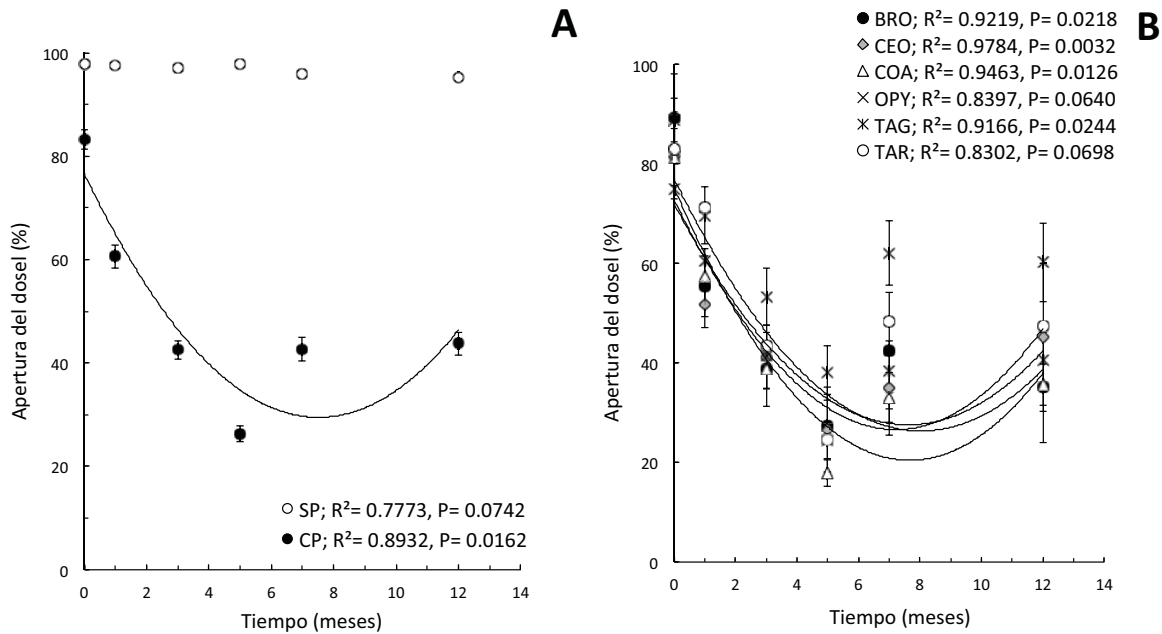


Figura 7. Dinámica temporal de la apertura del dosel vegetal en el campo infestado por *Pteridium aquilinum* en el que se trasplantaron plántulas experimentales de seis especies arbóreas nativas en Marqués de Comillas, Chiapas. A) Cambio temporal en el porcentaje de apertura del dosel de la vegetación circundante a las plántulas experimentales bajo la presencia (CP) y la remoción (SP) de la cobertura de *P. aquilinum*. B) Cambio temporal de la apertura del dosel de la vegetación circundante a las plántulas en presencia de la cobertura de *P. aquilinum* separadas por especie: *Brosimum alicastrum* (BRO), *Cedrela odorata* (CEO), *Cojoba arborea* (COA), *Ochroma pyramidale* (OPY), *Tabebuia guayacan* (TAG) y *Tabebuia rosea* (TAR). Las barras indican el error estándar respecto al promedio.

Desempeño y rasgos funcionales

Supervivencia

Las 1,200 plántulas trasplantadas se monitorearon en censos a los 0, 30, 60, 120, 210 y 375 días. En cada censo se registró la condición de cada plantas, con un “0” si la planta había muerto y con “1” si la planta estaba viva. Cabe señalar que muchos individuos perdían todas las hojas pero los tallos permanecían verdes y en pie. Cuando esto ocurría la plántulas se registraba como viva.

Crecimiento

Con la finalidad de caracterizar el tamaño de las plántulas al inicio del experimento se registraron las siguientes variables en el invernadero, antes del trasplante de las plántulas: diámetro a la base del tallo, altura (longitud desde la base del tallo al ápice de la planta), número de hojas y área foliar (estimada con un elipsoide a partir del largo y ancho de la hoja). Posteriormente, las variables de tamaño se registraron a los 0, 30, 60, 120, 210 y 375 días de iniciado el experimento.

Tasa relativa de crecimiento

La tasa relativa de crecimiento (TRC) o “relative growth rate” (RGR) mide la proporción de cambio de una variable respecto al tiempo. Esta tasa es logarítmica y suele reportarse de manera anual. En el caso de las plantas, esta tasa es comúnmente utilizada para medir la velocidad de crecimiento de los individuos, desde el tiempo 1 al tiempo 2. Se calcula de la siguiente manera:

$$RGR = (\ln W_2 - \ln W_1) / (t_2 - t_1)$$

Donde, \ln , es el logaritmo natural; W_2 , es la variable de crecimiento en tiempo dos; W_1 , es la variable de crecimiento en tiempo uno; t_2 , es tiempo dos; t_1 , tiempo uno (Hoffmann y Poorter 2002).

Con los datos obtenidos durante un año, de las variables de crecimiento (altura, diámetro, número de hojas y área foliar), se calcularon las tasas relativas de crecimiento para cada especie y para cada tratamiento.

Índice de respuesta integral (IRI)

El cálculo de este índice está compuesto por la tasa relativa de crecimiento en altura (RGR) y la proporción de supervivencia de la especie en un año; de esta manera se integran variables relacionadas con el desempeño y es posible evaluar el rendimiento de las especies en cada tratamiento y entre especies.

$$IRI = \text{supervivencia (\%)} \times RGR \text{ (cm/año)} / IRI_{\max}$$

IRI_{max} está dado por el valor máximo registrado entre las especies para un sitio o tratamiento dado. Este índice arroja valores de 0 a 1, donde los valores cercanos a cero representan un bajo rendimiento y 1 el mejor rendimiento. Es importante señalar que este índice es una modificación del Índice de respuesta integral (IRI) utilizado por Román- Dañobeytia et al. (2011).

Rasgos funcionales

Un año después del trasplante se cosecharon 20 plantas experimentales de cada especie en ambos tratamientos para medir los rasgos funcionales de área foliar específica (AFE), contenido de materia seca en hoja (CMSH), densidad específica de tallo (DET) y cantidad de agua en tallo (CAT). El protocolo utilizado para medir estos rasgos está descrito por Pérez-Harguindeguy et al. (2013), el cual detalla el número de individuos mínimos de colecta y la metodología sugerida para el procesamiento de los tejidos vegetales en campo y en laboratorio. El área foliar se capturó en un escáner y se midió en el software J Image (Abràmoff et al. 2005).

Análisis de datos

Supervivencia

La proporción de supervivientes se analizó con un modelo lineal generalizado (GLM) de distribución binomial y una función de enlace tipo *logit*. El modelo evalúa la probabilidad de supervivencia a través del tiempo en cada tratamiento (CP y SP) y especie, así como la interacción de estas dos variables. Los datos de supervivencia se analizaron en el programa estadístico GLIM (Generalized Linear Interactive Modelling). Con estos datos se pudieron obtener las curvas de supervivencia de las especies dentro de cada tratamiento, así como la supervivencia por especie a través del tiempo.

Crecimiento

Se realizó un análisis de varianza de medidas repetidas (RM), el cual está basado en el ANOVA. Este modelo evalúa el efecto de uno o mas factores sobre las variables dependientes que se quieren analizar; el modelo identifica el grado de interacción entre las variables independientes del diseño experimental y si estas variables afectan significativamente la variable dependiente (Quinn y Keough 2002).

En este estudio se evaluó el efecto del tratamiento (con interacción de *P. aquilinum* y sin interacción de *P. aquilinum*) y la especie sobre las variables dependientes de tamaño a través del tiempo. El modelo de ANOVA RM se probó para altura, diámetro, área foliar y número de hojas. Estos datos fueron analizados en el programa Data Desk 6.1.

Rasgos funcionales

Se obtuvieron las medias de los atributos funcionales por especie y para cada tratamiento después de un año de trasplante. Con estos valores se realizó un análisis de varianza de dos vías, teniendo como factores el tratamiento con dos niveles (CP y SP) y la especie con seis niveles. Se realizó una ANOVA para cada variable de respuesta (área foliar específica, contenido de materia seca en hoja, densidad específica de tallo y contenido de agua en tallo). Los datos que evalúan las diferencias entre tratamientos de los rasgos funcionales se analizaron en el programa estadístico JMP 9.

Relación de rasgos funcionales y desempeño

Para analizar si existe relación entre los rasgos funcionales y las variables de desempeño se realizaron correlaciones de Pearson para las seis especies vegetales sometidas al tratamiento con dos niveles (CP y SP). Se obtuvo el promedio de los rasgos funcionales y de los variables de desempeño. Los rasgos funcionales analizados en las correlación fueron: contenido de materia seca en hoja (CMSH), área foliar específica (AFE), densidad específica de tallo (DET) y contenido de agua en tallo (CAT); mientras que las variables de desempeño fueron: tasa relativa de crecimiento con *P. aquilinum* (RGR-CP), tasa relativa de crecimiento sin *P. aquilinum* (RGR-SP), proporción de supervivientes con *P. aquilinum* (PS-CP) y proporción de supervivientes sin *P. aquilinum* (PS-SP). El valor crítico de la r fue de 0.72 para ser considerada como una correlación significativa con una $P < 0.005$, g.l. = 4. Estos datos fueron analizados en el programa Data Desk 6.1.

Prueba de Hipótesis nula.

En todos los análisis realizados, se rechazó la hipótesis nula (no efecto del tratamiento) cuando la probabilidad asociada al tamaño del efecto (la magnitud del valor del estadístico de prueba, p. ej. F, R², etc.) y los grados de libertad correspondientes, era menor o igual a 0.05.

4. RESULTADOS

Desempeño

Supervivencia

Se encontró un efecto significativo del tiempo, la especie, el tratamiento y de la interacción de estas tres variables sobre la probabilidad de supervivencia (Tabla 1). En las curvas de supervivencia general de todas las especies, se observa que *Tabebuia guayacan* es la especie con mayor supervivencia a través del tiempo, mientras que *Brosimum alicastrum* es la especie con menor supervivencia en el tiempo (Figura 5 a). Cuando la supervivencia de todas las especies, se evalúa sólo por tratamiento, ésta es mayor para el tratamiento sin cobertura de *Pteridium aquilinum* (Figura 5 B, tabla 2) La supervivencia por especie y para cada tratamiento (CP y SP), mostró que *Tabebuia guayacan* tuvo mayor supervivencia, durante el primer año de vida, mientras que *Brosimum alicastrum* mostró la menor supervivencia en ambos tratamientos a través de tiempo (Figura 5 C-D).

Cuando la supervivencia se evaluó por especie para cada tratamiento (CP y SP), se observa que las especies con mayor supervivencia en e tratamiento SP, son *Cojoba arborea*, *Ochroma pyramidale* y *Tabebuia guayacan*, mientras que para el tratamiento CP, las especies con mayor supervivencia fueron *Brosimum alicastrum* y *Cedrela odorata* (Anexo 2).

La probabilidad de supervivencia anual de las plántulas, fue mayor para *Cojoba arborea*, *Tabebuia guayacan* y *Tabebuia rosea* en ambos tratamiento (CP y SP). *Cedrela odorata* mostró una alta supervivencia en el tratamiento CP, mientras que *Brosimum alicastrum* fue la especie con menor probabilidad de supervivencia de todas las especies, teniendo una probabilidad de supervivencia mas alta en el tratamiento CP (Figura 9)

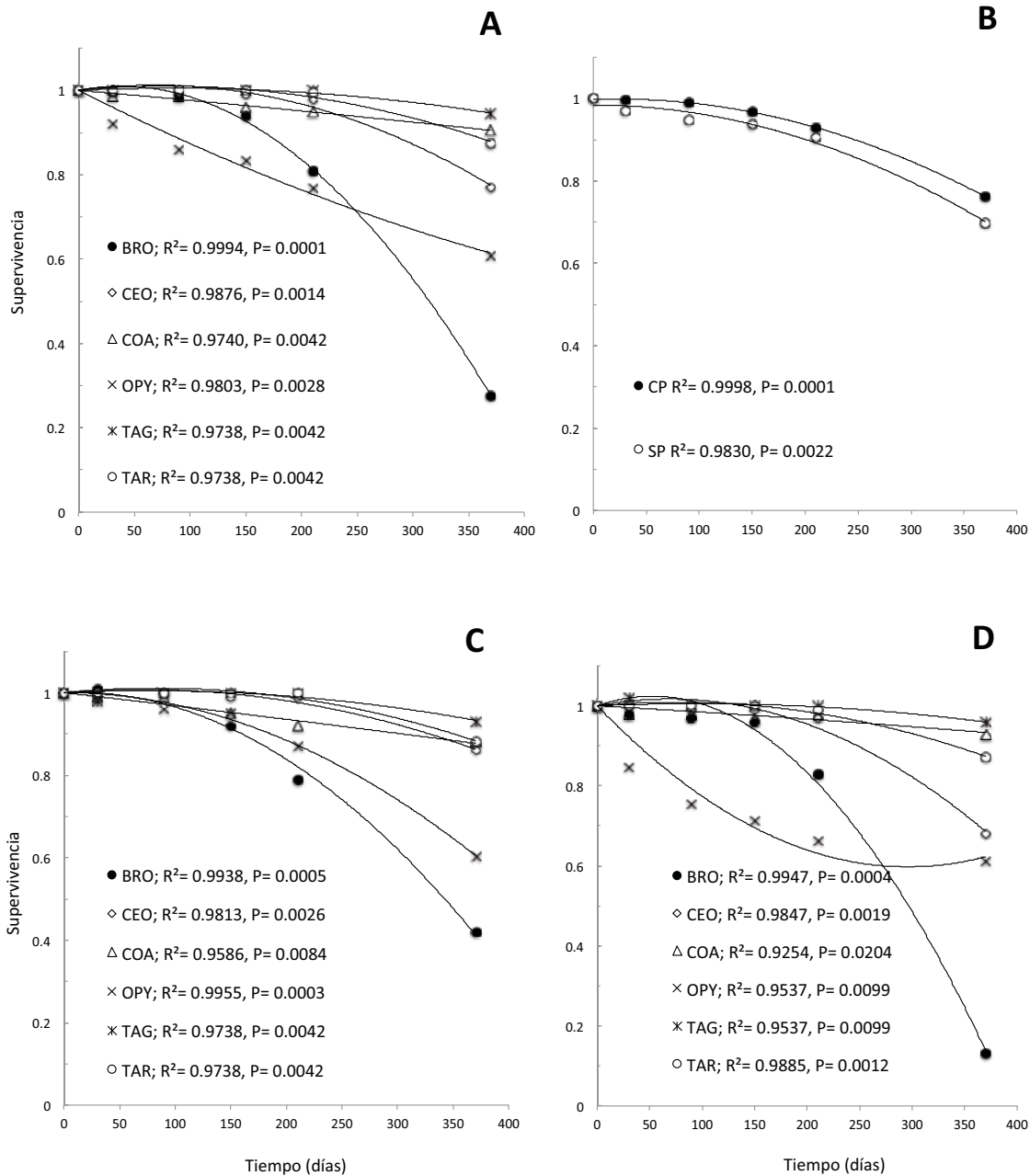


Figura 8. Curvas de supervivencia de plántulas de seis especies arbóreas trasplantadas a un campo agrícola degradado en Marqués de comillas, Chiapas. Especies: *Brosimum alicastrum* (BRO), *Cedrela odorata* (CEO), *Cojoba arborea* (COA), *Ochroma pyramidale* (OPY), *Tabebuia guayacan* (TAG) y *Tabebuia rosea* (TAR). A) Curvas supervivencia de las plántulas de cada especie arbórea estudiada, combinando los tratamientos con y sin cobertura de *Pteridium aquilinum*. B) Curvas de supervivencia de la plántulas trasplantadas por tratamiento con cobertura (CP) y sin cobertura de *P. aquilinum* (SP), combinando todas las especies. C) Curvas de supervivencia de las plántulas trasplantadas de cada una de las seis especies estudiadas bajo el tratamiento CP. D) Curvas de supervivencia de las plántulas trasplantadas de cada una de las seis especies estudiadas bajo el tratamiento SP.

Tabla 1. Modelo general del análisis de supervivencia para las especies vegetales *Brosimum alicastrum*, *Cedrela odorata*, *Cojoba arborea*, *Ochroma pyramidale*, *Tabebuia guayacan* y *Tabebuia rosea*, sometidas al tratamiento con interacción de *P. aquilinum* y sin interacción, durante un año (Figura 8).

Fuente	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Constante	1	20879.8	20879.8	6534.3	≤ 0.0001
Tiempo	1	3410.52	3410.52	1067.3	≤ 0.0001
Especie	5	359.80	71.96	22.52	≤ 0.0001
Tiempo x especie	5	2650.67	530.13	165.9	≤ 0.0001
Tiempo x trat	1	122.16	122.16	38.23	≤ 0.0001
Trat x especie	5	208.67	41.73	13.06	≤ 0.0001
Tiempo x especie x trat	5	171.95	34.39	10.76	≤ 0.0001
Error	7171	22914.3	3.19		
Total	7193	31584.7			

Tabla 2. Efecto del tratamiento en el análisis de supervivencia realizado para seis especies vegetales sometidas al tratamiento con interacción de *Pteridium aquilinum* y sin interacción, durante un año (Figura 8B).

Nivel	Coficiente	Error estándar	Wald	P
CP	0.01	956.3	122.2	≤ 0.0001
SP	-0.01	956.3	122.2	≤ 0.0001

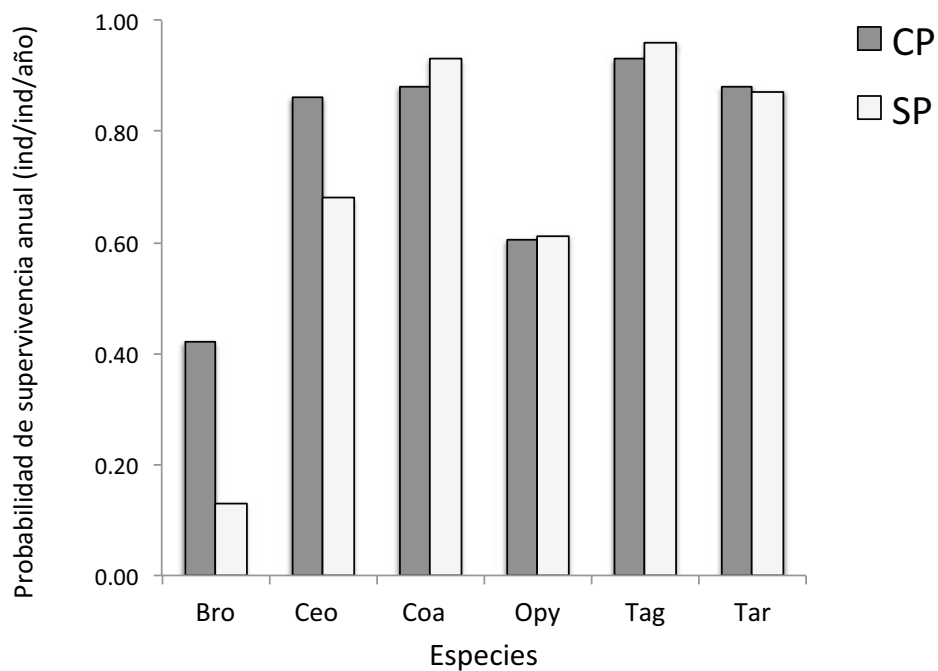


Figura 9. Probabilidad de supervivencia anual de plántulas de seis especies arbóreas nativas trasplantadas bajo la presencia (CP) y la remoción (SP) de la cobertura de *Pteridium aquilinum* en un campo infestado por este helecho en Marqués de Comillas, Chiapas. Especies: *Brosimum alicastrum* (Bro), *Cedrela odorata* (Ceo), *Cojoba arborea* (Coa), *Ochroma pyramidale* (Opy), *Tabebuia guayacana* (Tag) y *Tabebuia rosea* (Tar).

Crecimiento

Se obtuvieron las tasas absolutas de crecimiento en altura, diámetro, área foliar y número de hojas. Se hallaron diferencias significativas para éstas cuatro medidas, siendo mayor el crecimiento general de todas las especies en el tratamiento SP a través del tiempo (Anexo 3 B- Anexo 7 B).

Tasa relativa de crecimiento

Para todas las especies, los cuatro rasgos de tamaño (altura, diámetro, área foliar y número de hojas) mostraron diferencias significativas entre los tratamientos de cobertura de *P. aquilinum*, encontrándose una tasa relativa de crecimiento (TRC) mayor en el tratamiento SP (Figura 10).

Altura

En todas las especies, la tasa relativa de crecimiento en función de la altura fue mayor en el tratamiento SP. La mayor tasa relativa de crecimiento se registró en *Cojoba arborea*, mientras que la menor, se encontró en *Brosimum alicastrum* para ambos tratamientos (Figura 10).

Diámetro

Se observaron en todas las especies una mayor tasa relativa de crecimiento en función del diámetro en el tratamiento SP. *Cojoba arborea*, *Ochroma pyramidale* presentaron mayor incremento en ambos tratamientos, mientras que *C. odorata* y *T. Guayacan* mostraron las menores TRC en el tratamiento CP (Figura 10).

Número de hojas

La tasa relativa de crecimiento en función del número de hojas fue negativa en *Brosimum alicastrum* en el tratamiento CP, mientras que en las demás especies fue positiva en ambos tratamientos. La diferencia entre tratamientos fue significativa, hallando la mayor TRC en *Cedrela odorata* en el tratamiento SP, mientras que en el tratamiento CP, *Cojoba arborea*, fue la especie con mayor TRC (Figura 10).

Área foliar

Se registraron diferencias significativas en la tasa relativa de crecimiento en función del área foliar entre tratamientos y entre especies, siendo mayor en el tratamiento SP. *Brosimum alicastrum* tuvo un decremento en su TRC en el tratamiento CP. *Cedrela odorata* tuvo mayor TRC en el tratamiento SP, mientras que *Tabebuia rosea* fue la especie con mayor TRC en el tratamiento CP.

En general, se detectó que tanto *C. odorata* y *T. guayacan* fueron las especies con una mayor diferencia en la TRC entre tratamientos, es decir, tuvieron una mayor TRC en el tratamiento SP respecto al tratamiento CP (Figura 10).

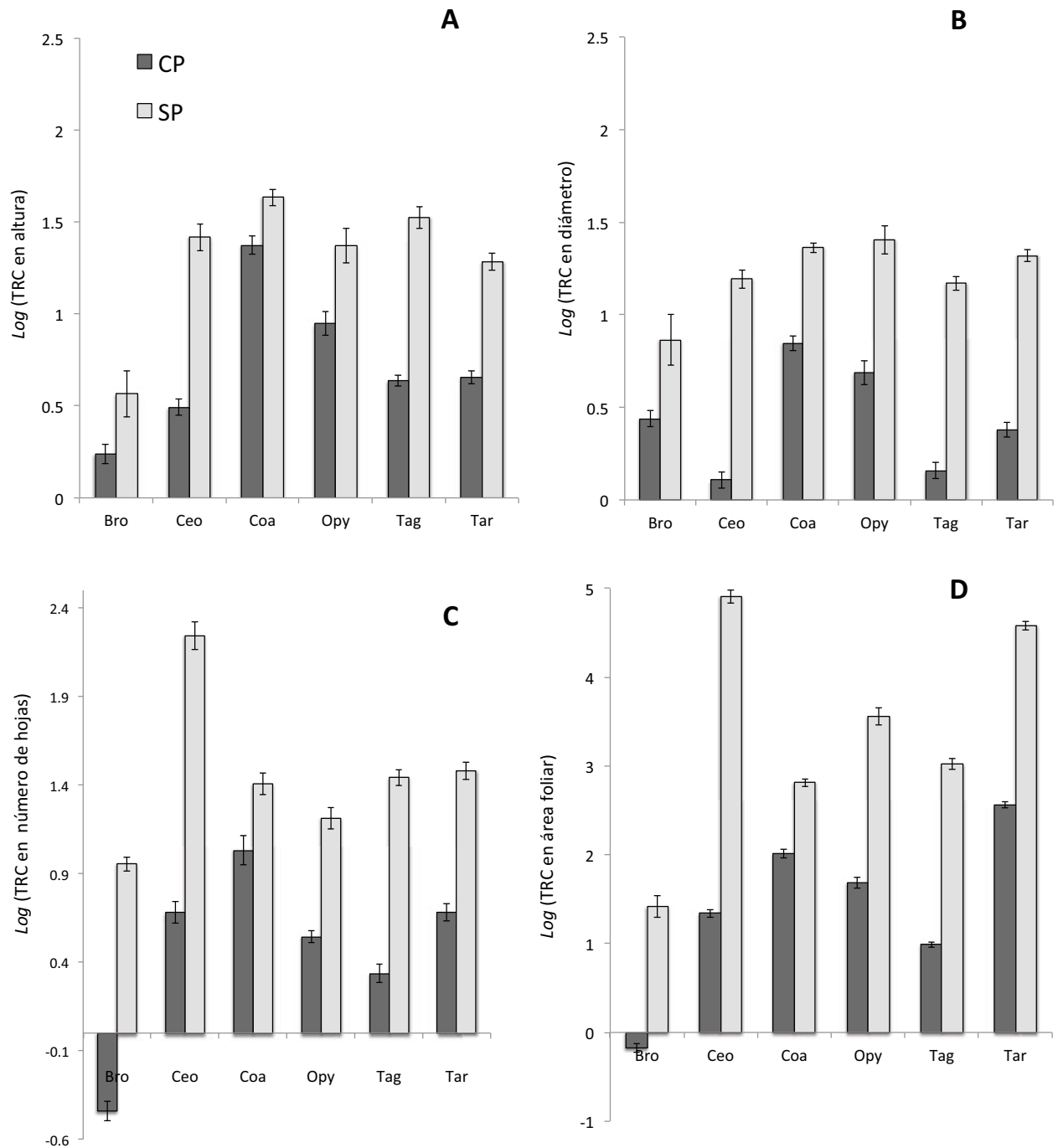


Figura 10. Tasas relativas de crecimiento anual en función de la altura (A), diámetro (B), número de hojas (C) y área foliar, bajo el tratamiento con *P. aquilinum* (CP) y sin *P. aquilinum* (SP), en un campo infestado por este helecho en Marqués de Comillas, Chiapas. Especies: *Brosimum alicastrum* (Bro), *Cedrela odorata* (Ceo), *Cojoba arborea* (Coa), *Ochroma pyramidale* (Opy), *Tabebuia guayacana* (Tag) y *Tabebuia rosea* (Tar) sometidos en el tratamiento con *Pteridium* (CP) y sin *Pteridium* (SP). Las barras indican el error estándar respecto al promedio.

Índice de rendimiento integral (IRI)

Se observó que la mayoría de las especies tienen un mayor rendimiento en el tratamiento SP a excepción de *Brosimum alicastrum* que mostró un mayor IRI en el tratamiento CP. *Cojoba arborea* obtuvo el mayor IRI en ambos tratamientos; *Tabebuia guayacan* y *Tabebuia rosea* también mostraron un alto rendimiento en el tratamiento SP (Figura 11). En la tabla 3 se puede observar el IRI calculado para cada especie en ambos tratamientos.

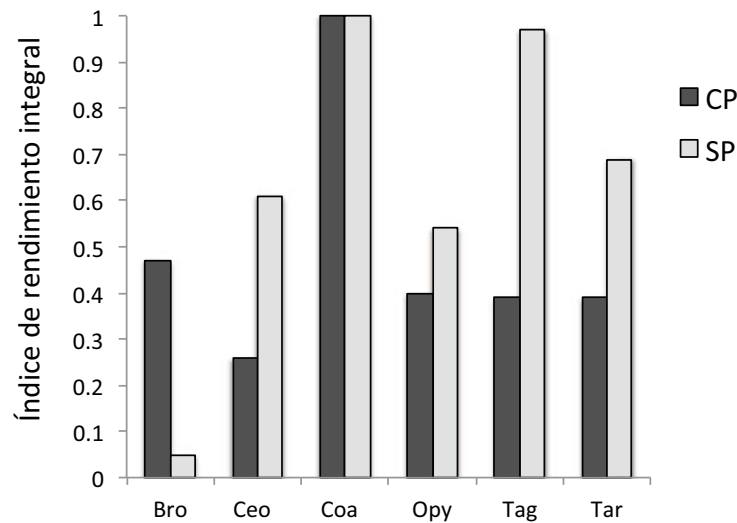


Figura 11. Índice de rendimiento integral (IRI) de plántulas de seis especies arbóreas nativas trasplantadas bajo la presencia (CP) y la remoción (SP) de la cobertura de *Pteridium aquilinum* en un campo infestado por este helecho en Marqués de Comillas, Chiapas. Especies: *Brosimum alicastrum* (Bro), *Cedrela odorata* (Ceo), *Cojoba arborea* (Coa), *Ochroma pyramidale* (Opy), *Tabebuia guayacan* (Tag) y *Tabebuia rosea* (Tar) sometidas en el tratamiento con *P. aquilinum* (CP) y sin *P. aquilinum* (SP) en un año.

Tabla 3. Índice de respuesta integral (IRI) para las especies *Brosimum alicastrum* (Bro), *Cedrela odorata* (Ceo), *Cojoba arborea* (Coa), *Ochroma pyramidale* (Opy), *Tabebuia guayacan* (Tag) y *Tabebuia rosea* (Tar) sometidas en el tratamiento con *Pteridium aquilinum* (CP) y sin *Pteridium aquilinum* (SP).

Especie	IRI	
	CP	SP
Bro	0.47	0.05
Ceo	0.26	0.61
Coa	1.00	1.00
Opy	0.40	0.54
Tag	0.39	0.97
Tar	0.39	0.69

Rasgos funcionales

Área foliar específica (AFE)

El área foliar específica es mayor para todas las especies en el tratamiento CP. *Cedrela odorata* y *Tabebuia guayacan* son las especies con mayor AFE en el tratamiento CP. El efecto del tratamiento y de la especie mostró diferencias fue significativas.

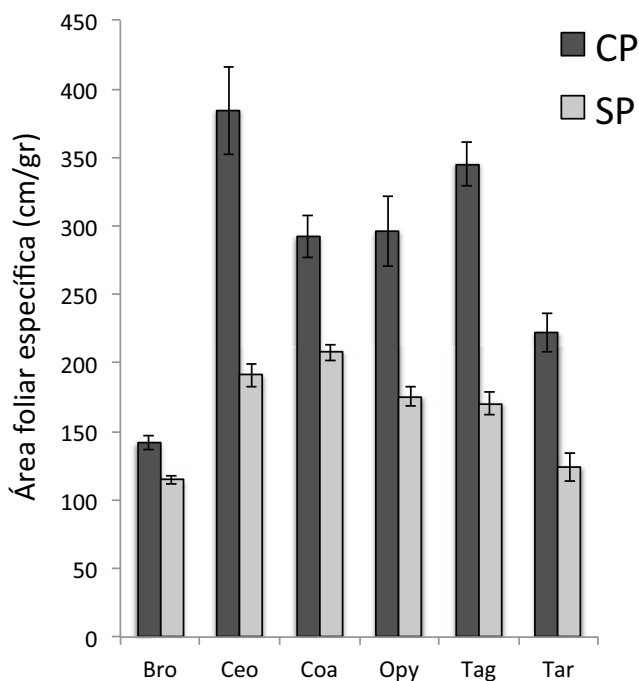


Figura 12. Área foliar específica promedio (\pm error estándar) de plántulas de seis especies arbóreas nativas trasplantadas en presencia (CP) y ausencia de la cobertura de *Pteridium aquilinum* (SP) en un campo agrícola abandonado e infestado por este helecho en Marqués de Comillas, Chiapas. Especies: *Brosimum alicastrum* (Bro), *Cedrela odorata* (Ceo), *Cojoba arborea* (Coa), *Ochroma pyramidale* (Opy), *Tabebuia guayacan* (Tag) y *Tabebuia rosea* (Tar).

Tabla 4. Modelo general del análisis de varianza del área foliar específica para las especies vegetales *Brosimum alicastrum*, *Cedrela odorata*, *Cojoba arborea*, *Ochroma pyramidale*, *Tabebuia guayacan* y *Tabebuia rosea*, sometidas al tratamiento con y sin interacción de *Pteridium aquilinum*, durante un año.

Nivel	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medio	F-ratio	P
Constante	1	1180000	11835100	2591.3	0.0001
Tratamiento	1	818110	818110	179.13	0.0001
Especie	5	726506	145301	31.81	0.0001
Trat. x esp.	5	190690	38137.9	8.35	0.0001
Error	230	1050000	4567.18		
Total	241	2781940			

Contenido de materia seca en hoja (CMSH).

Se halló un efecto significativo de la especie, el tratamiento y de la interacción de éstas variables (Tabla 5). La mayoría de las especies tienen un mayor CMSH en el tratamiento SP, a excepción de *Brosimum alicastrum*, la cual tiene un mayor CMSH en el tratamiento SP (Figura 13).

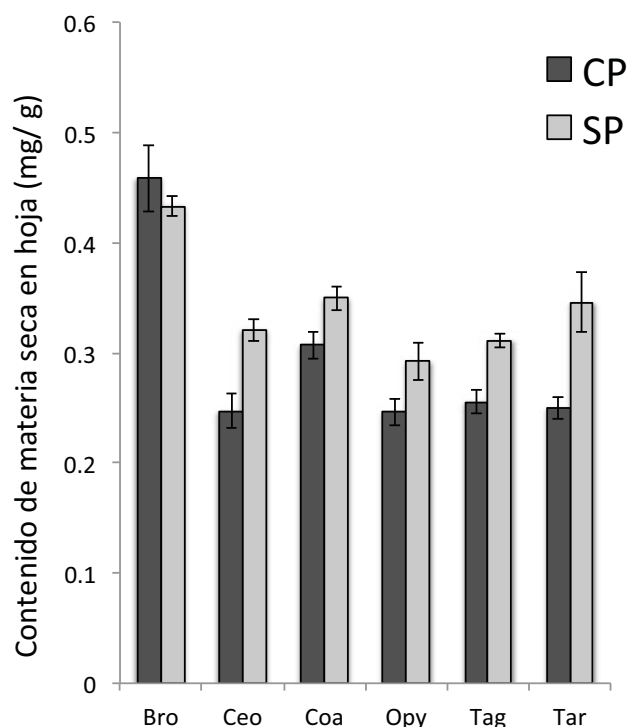


Figura 13. Contenido de materia seca foliar promedio (\pm error estándar) de plántulas de seis especies arbóreas nativas trasplantadas en presencia (CP) y ausencia de la cobertura de *Pteridium aquilinum* en un campo agrícola abandonado e infestado por este helecho en Marqués de Comillas, Chiapas. Especies: *Brosimum alicastrum* (Bro), *Cedrela odorata* (Ceo), *Cojoba arborea* (Coa), *Ochroma pyramidale* (Opy), *Tabebuia guayacan* (Tag) y *Tabebuia rosea* (Tar).

Tabla 5. Modelo general del análisis de varianza del contenido de materia seca en hoja para las especies vegetales *Brosimum alicastrum*, *Cedrela odorata*, *Cojoba arborea*, *Ochroma pyramidale*, *Tabebuia guayacan* y *Tabebuia rosea*, sometidas al tratamiento con interacción y sin interacción de *P. aquilinum*, durante un año.

Nivel	gl	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F-ratio	P
Constante	1	24.61	24.61	4866.2	0.0001
Tratamiento	1	0.13	0.13	27.64	0.0001
Especie	5	0.89	0.17	35.33	0.0001
Trat x Esp	5	0.08	0.01	3.40	0.0055
Error	230	1.16	0.005		
Total	241	2.27			

Densidad de tallo específica (DTE).

El análisis de varianza mostró que no hay diferencias significativas en la densidad de tallo específica entre tratamientos. *Ochroma pyramidale* es la única especie que mostró diferencias significativas, teniendo mayor CMSH en el tratamiento SP. Sin embargo, el modelo no es significativo para el tratamiento (Figura 14, tabla 6).

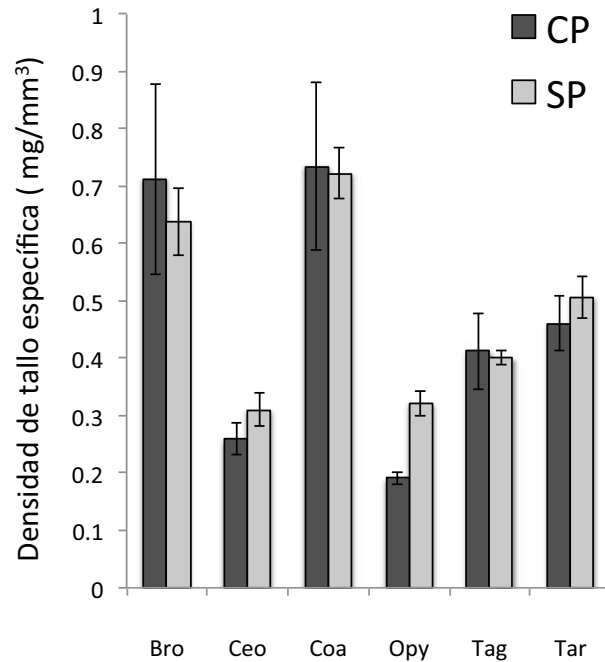


Figura14. Densidad de tallo específica promedio (\pm error estándar) de plántulas de seis especies arbóreas nativas trasplantadas en presencia (CP) y ausencia (SP) de la cobertura de *Pteridium aquilinum* en un campo agrícola abandonado e infestado por este helecho en Marqués de Comillas, Chiapas. Especies: *Brosimum alicastrum* (Bro), *Cedrela odorata* (Ceo), *Cojoba arborea* (Coa), *Ochroma pyramidale* (Opy), *Tabebuia guayacan* (Tag) y *Tabebuia rosea* (Tar).

Tabla 6. Modelo general del análisis de varianza de la densidad de tallo específica para las especies vegetales *Brosimum alicastrum*, *Cedrela odorata*, *Cojoba arborea*, *Ochroma pyramidale*, *Tabebuia guayacan* y *Tabebuia rosea*, sometidas al tratamiento con interacción y sin interacción de *Pteridium aquilinum*., durante un año.

Nivel	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F-ratio	P
Constante	1	31.74	31.74	402.54	0.0001
Tratamiento	1	0.01	0.01	0.20	0.65
Especie	5	4.55	0.91	11.55	0.0001
Trat x Esp	5	0.15	0.03	0.39	0.85
Error	131	10.33	0.07		
Total	142	15.22			

Contenido de agua en tallo (CAT)

Se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos, siendo mayor el contenido de agua en tallo en el tratamiento CP para la mayoría de las especies. Las especies que presentaron mayor CAT para ambos tratamientos fueron *Cedrela odorata* y *Ochroma pyramidale*. La única especie que tuvo mayor CAT en SP fue *Brosimum alicastrum* (Figura 15)

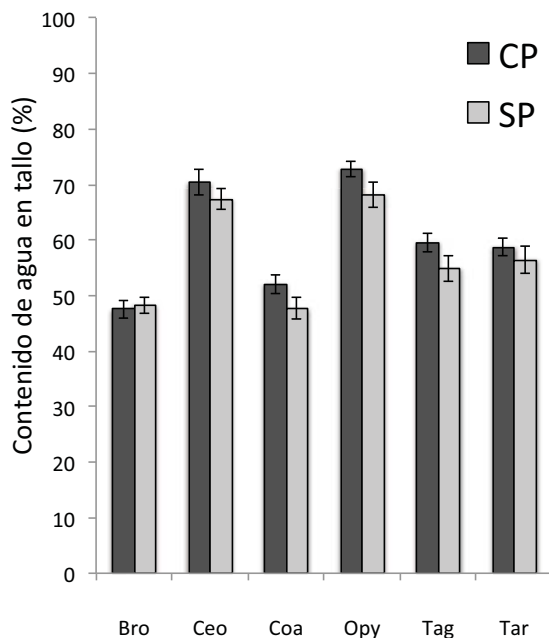


Figura 15. Contenido de agua en tallo promedio (\pm error estándar) de plántulas de seis especies arbóreas nativas trasplantadas en presencia (CP) y ausencia de la cobertura de *Pteridium aquilinum* (SP) en un campo agrícola abandonado e infestado por este helecho en Marqués de Comillas, Chiapas. Especies: *Brosimum alicastrum* (Bro), *Cedrela odorata* (Ceo), *Cojoba arborea* (Coa), *Ochroma pyramidale* (Opy), *Tabebuia guayacan* (Tag) y *Tabebuia rosea* (Tar).

Tabla 7. Modelo general del análisis de varianza del contenido de agua en tallo para las especies vegetales *Brosimum alicastrum*, *Cedrela odorata*, *Cojoba arborea*, *Ochroma pyramidale*, *Tabebuia guayacan* y *Tabebuia rosea*, sometidas al tratamiento con interacción y sin interacción de *Pteridium aquilinum*, durante un año.

Nivel	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F-ratio	P
Constante	1	492338	492338	11814	0.0001
Tratamiento	1	328.59	328.59	7.88	0.0057
Especie	5	10684.9	2136.97	51.27	0.0001
Trat x Esp	5	142.09	28.41	0.68	0.63
Error	131	5459.45	41.67		
Total	142	16849			

Relación de rasgos funcionales y desempeño

Las relaciones existentes entre los rasgos funcionales y las variables de desempeño se muestran en la tabla 8. Se puede observar que el contenido de materia seca en hoja (CMSH) es la variable que presenta correlación significativa con la supervivencia (PS) y el crecimiento (RGR) en ambos tratamientos (CP y SP). La correlación entre el CMSH y RGR-CP resultó positiva, mientras que las correlación entre CMSH y RGR-SP, PS-CP y PS-SP fueron negativas. con El área foliar específica (AFE) está correlacionada positivamente con la tasa relativa de crecimiento sin *P. aquilinum* (RGR-SP). La densidad específica del tallo (DET) muestra una correlación positiva con la tasa relativa de crecimiento con *P. aquilinum* (RGR-CP). Cabe señalar que el rasgo funcional de contenido de agua en tallo (CAT) no está relacionado con ninguna variable de desempeño

Tabla 8. Correlación de Pearson entre atributos funcionales y variables de desempeño de seis especies vegetales sometidas a tratamiento con y sin interacción de *Pteridium aquilinum*, durante un año. Los valores en negritas son significativos con $P < 0.005$, $gl=4$. Los rasgos funcionales evaluados fueron: contenido de materia seca en hoja (CMSH), área foliar específica (AFE), densidad específica de tallo (DET) y contenido de agua en tallo (CAT); las variables de desempeño fueron: tasa relativa de crecimiento (RGR), proporción de supervivientes (PS), con *P. aquilinum* (CP) y sin *P. aquilinum* (SP).

	CMSH	AFE	DET	CAT
RGR-CP	0.77	-0.62	0.80	-0.71
RGR-SP	-0.80	0.81	-0.31	0.42
PS-CP	-0.74	0.68	-0.17	0.20
PS-SP	-0.79	0.63	-0.19	0.23

5. DISCUSIÓN

1. Desempeño de plántulas de especies arbóreas nativas trasplantadas a campo infestado por *Pteridium aquilinum*

La presente investigación analizó el desempeño (supervivencia y crecimiento) de plántulas de seis especies arbóreas nativas trasplantadas a un campo agrícola infestado por el helecho *Pteridium aquilinum*, con el fin de explorar el potencial que tienen estas especies, como una medida de restauración activa de campos agropecuarios degradados. Los resultados obtenidos muestran diferencias importantes entre las especies arbóreas estudiadas bajo la presencia (CP) y ausencia (SP) de la cobertura de *P. aquilinum*. De acuerdo con el índice de rendimiento integral, *C. arborea* fue la especie con el mayor desempeño, tanto en el tratamiento CP como en el tratamiento SP. De igual manera, cuatro especies tuvieron mejor rendimiento en el tratamiento SP y una especie (*B. alicastrum*) en el tratamiento CP. El contenido de materia seca de las hojas (CMSH) fue un buen indicador del desempeño de las plántulas trasplantadas a nivel de especies, tanto en presencia como en ausencia de la cobertura de *P. aquilinum*. En general, los resultados obtenidos muestran el potencial de algunas especies arbóreas para ser usadas para restaurar sitios infestados con *P. aquilinum* utilizando sólo el trasplante de plántulas (e.g. *C. arborea*) o el trasplante de plántulas y la poda repetitiva de las frondas de este helecho maleza (e.g. *T. guayacan*). Los resultados también indican, la existencia de diferentes estrategias funcionales que resultan de ajustes diferenciales de las especies al ambiente que enfrentan en presencia y ausencia de la cobertura de *P. aquilinum*, como se discute en detalle a continuación.

Efecto de la poda de frondas de P. aquilinum en la supervivencia y crecimiento de plántulas

Supervivencia

La poda de frondas del helecho *P. aquilinum* no afectó la supervivencia de las plántulas de la mayoría de las especies, como fue también encontrado por Douterlungne et al. (2008) para plántulas trasplantadas de *Ochroma pyramidale* en campos agrícolas infestadas por este helecho. Inclusive la poda tuvo efectos negativos para la supervivencia de las plántulas de *Brosimum alicastrum* y *Ochroma pyramidale*. Estos resultados concuerdan con otros estudios que han encontrado que especies exóticas de pastos o helechos, producen sombra y favorecen la germinación de semillas y/o la supervivencia de

plántulas de especies arbóreas de bosque maduro (Gallegos et al. 2015). Además, la descomposición de la hojarasca del *P. aquilinum* puede proporcionar nutrientes que favorecen el reclutamiento de plántulas de especies arbóreas tolerantes a la sombra (Gallegos et al. 2015). En un estudio realizado en Reserva de la Biosfera La Amistad, Costa Rica, con plántulas de varias especies de bosque maduro (*Ocotea glaucosericea*, *Ocotea whitei*, *Sideroxylon portoricense* y *Vochysia allenii*), se encontró que las plántulas trasplantadas en pastizales abandonados bajo la sombra de árboles remanentes presentaron una mayor supervivencia que aquellas sembradas en el pastizal abierto con mucho mayor incidencia de luz (Loik and Holl 1999).

La frondas de *P. aquilinum* cubrieron en promedio el 41% del suelo, alcanzando una altura máxima promedio de 1.7 m. La poda de las frondas redujo casi a cero estos valores a lo largo del año de estudio (Figura 7). El hecho de que las plántulas de cuatro especies no tuvieran un efecto negativo en su supervivencia con la remoción de la cobertura de *P. aquilinum*, sugiere que estas especies tienen un alto potencial para ajustar su fisiología a sitios con ambientes contrastantes. Estas plántulas mostraron un aumento en el contenido de materia seca de las hojas y disminuyeron en su área foliar específica y en el contenido de agua en tallo con la remoción de la cobertura de los helechos (Figs. 12, 13, 15).

Las plántulas de algunas especies de árboles utilizan diversos mecanismos de aclimatación fotosintética, como el cambio en la estructura de los cloroplastos, el contenido de los pigmentos y/o el patrón de asignación de nutrientes (Loik and Holl 1999). La capacidad de adaptarse a diferentes intensidades de luz, resulta un atributo favorable para las especies, ya que pueden someterse a diferentes micro hábitats como la apertura claros en el dosel de la selva. En contraste, las plántulas de *B. alicastrum* mostraron una baja o nula variación en estos atributos funcionales con la remoción de la cobertura de *P. aquilinum*. (Martínez-Garza and Howe 2005). Esta baja plasticidad funcional pudo ser la causa del aumento de mortalidad al removerse la cobertura de helechos. Sin embargo, para las plántulas de *C. odorata*, que también mostraron mayor mortalidad con la remoción de las frondas del helecho, este no fue el caso ya que estas plántulas mostraron un cambio funcional entre tratamientos similar a aquellas que no fueron afectadas en su supervivencia por la eliminación de la cobertura de helechos. La causa del aumento en su mortalidad requiere de más investigación, ya que otros estudios han encontrado que la supervivencia de plántulas trasplantadas de *C. odorata* aumenta con la eliminación de la cobertura de pastos en praderas ganaderas degradadas (Rodríguez-Velázquez 2005). Considerando todos estos resultados, puede decirse que las plántulas de *Cojoba arborea*, *Ochroma*

pyramidale, *Tabebuia guayacan* y *Tabebuia rosea*, son candidatas ideales para restaurar sitios infestados por *P. aquilinum* ya que poseen alta plasticidad funcional para ajustarse a fuertes cambios como la radiación solar y la sombra

Crecimiento

En contraste con los resultados encontrados para la supervivencia de las plántulas, la poda periódica de las frondas de *P. aquilinum* tuvo un efecto positivo general sobre el crecimiento de las plántulas de las seis especies arbóreas que fueron evaluadas. Otro estudio similar, donde se realizaron podas de *P. aquilinum* durante un año, reportó altas tasas de crecimiento en biomasa de *Ochroma pyramidale* (Douterlungne et al. 2008). La poda de frondas del helecho aumenta la radiación solar lo cual puede favorecer un aumento en la actividad fotosintética de las plantas y por lo tanto en la tasa de crecimiento (Levy-Tacher et al. 2015). El cambio en los atributos funcionales, antes discutido, puede estar relacionado con ajustes que la plantas realizan en ambientes más ricos en recursos lumínicos pero reducidos en disponibilidad de agua. La remoción de las frondas de *P. aquilinum*, también pudo aumentar la disponibilidad de nutrientes en el suelo para las plántulas trasplantadas, sobre todo para las especies demandantes de luz como *Cedrela odorata*, *Ochroma pyramidale*, *Tabebuia rosea* y *Tabebuia guayacan*, las cuales presentaron mayores tasas de crecimiento respecto a las otras dos especies (*Brosimum alicastrum* y *Cojoba arborea*). Estos resultados coinciden con los hallazgos encontrados en un experimento en Marqués de Comillas, Chiapas con plántulas de especies demandantes de luz introducidas en pastizales ganaderos, las cuales tuvieron un mayor crecimiento con la remoción de pastos (Rodríguez Velázquez 2005).

Además de la cobertura de *P. aquilinum*, existen otros factores que pueden influir en la supervivencia y crecimiento de las plántulas de especies arbóreas nativas que se trasplantan a campos infestados por este helecho. Factores como la topografía del terreno, las propiedades físicas y químicas del suelo, la historia del uso del suelo, frecuentemente no son analizados en los experimentos de trasplante de plántulas en campos infestados por malezas (Román-Dañobeytia 2011). El tipo de suelo y su historia de uso está relacionado con la fertilidad de éste y con la posibilidad de establecimiento de especies de plantas que son malezas como el *P. aquilinum*. En un estudio realizado en cuatro comunidades de la selva Lacandona en Chiapas (Suazo-Ortuño et al. 2015), se encontró que los suelos arenosos y arcilloso eran los más propensos a ser infestados por *P. aquilinum*. Estos suelos son poco fértiles y ácidos (pH <

4.0), características que concuerdan con el pH y tipo de suelo encontrado en el análisis de las variables fisicoquímicas del sitio donde realizamos el experimento reportado en el presente estudio (resultados no reportados). Queda para el futuro el averiguar el efecto de estos atributos del suelo sobre el rendimiento de las plántulas de las seis especies analizadas en el presente estudio y de otras que quisieran ser utilizadas en la restauración de campos infestados por *P. aquilinum*.

Índice de respuesta integral (IRI)

Con la finalidad de evaluar el potencial para la restauración de las especies arbóreas nativas, se utilizó el índice de rendimiento integral (IRI) propuesto por Román-Dañobeytia et al. (2011), el cual integra en un solo valor relativo la supervivencia y el crecimiento de plantas en un ambiente degradado particular. Es importante señalar que este índice se obtuvo después de un año que las plántulas fueron trasplantadas a la parcela experimental, por lo que los resultados podrían variar con el tiempo. Este índice ha sido utilizado como una herramienta que permite predecir el desempeño de las especies para observar su respuesta en experimentos de restauración activa. El IRI es sencillo de utilizar para calcular el rendimiento de las especies, así como modificarlo, integrar variables para calcular los riesgos de trasplante de una especie (Román-Dañobeytia et al. 2012) o calcular los costos económicos asociados al establecimiento de plantaciones para la restauración de parcelas degradadas (Fuentealba-Durand y Martínez-Ramos 2014, Martínez-Ramos et al. 2016).

Los resultados del presente estudio muestran que para la mayoría de las especies analizadas el IRI fue mayor cuando se eliminan las frondas de *P. aquilinum*, ya que el crecimiento de las plántulas de todas las especies fue mayor en ese tratamiento y la supervivencia de 4 de las 6 especies no varió con la remoción de frondas. Cinco de seis especies tuvieron un IRI mayor con la remoción de la cobertura de *P. aquilinum*, lo que apoya la hipótesis de estudio, ya que el desempeño de las plántulas trasplantadas se ven favorecidas por la remoción de los tapetes que forma este helecho en los campos agropecuarios degradados. *Cojoba arbórea* (especie de bosque maduro), fue la especie con mayor potencial para ser usada en la restauración, ya que presentó el mayor IRI de las seis especies estudiadas tanto en presencia como en ausencia de la cobertura de *P. aquilinum*. Se ha reportado que esta especie presenta una alta dominancia natural en la región y presenta pocas limitaciones para ser propagada (Meli et al. 2017). Además, es una especie que posee cotiledones ocultos de reserva (Ibarra- Manríquez et al. 2001), atributo que favorece la supervivencia en ambientes estresantes con altas temperaturas o escasez de

recursos (agua, nutrientes, luz).

Otras dos especies con alto potencial de restauración, son *Tabebuia guayacan* y *Tabebuia rosea*, ya que mostraron un buen rendimiento cuando se eliminó la cobertura de *P. aquilinum*. Estas especies mostraron altas tasas crecimiento en altura y área foliar, variables que podría estar favoreciendo la supervivencia de sus plántulas, aún en zonas abiertas y con mucha luz. Como ya se discutió anteriormente, la plasticidad funcional mostrada por estas plantas puede conferirles el ajuste necesario para seguir creciendo, producir hojas y sobrevivir en ambientes sombríos o abiertos. Las especies con alta plasticidad funcional poseen potencial para restaurar sitios degradados. De manera coincidente, Berget (2012) recomendó el uso de *Tabebuia rosea* como especie para erradicar tapetes de *P. aquilinum* y para recuperar la funcionalidad del sitio degradado.

2. Relación de rasgos funcionales asociados a estrategias de adquisición de recursos

Los atributos funcionales de las plantas pueden ser indicadores del potencial de supervivencia y crecimiento que tienen las especies bajo condiciones ambientales particulares. Por ello, pueden ser usados como una herramienta que ayude a seleccionar especies con un uso potencial para la restauración. En esta sección se discute la relación existente entre los cuatro atributos funcionales de las plántulas de las seis especies arbóreas estudiadas y su desempeño bajo los ambientes contrastantes a las que fueron sometidas, en presencia y ausencia de la cobertura de *P. aquilinum*.

Rasgos funcionales asociados a estrategias adquisitivas

Los resultados muestran tendencias contrarias a la hipótesis que se planteó en este estudio, es decir, que especies con áreas foliares específicas (AFE) grandes, bajo contenido de materia seca en hoja (CMSH), baja densidad específica de tallo (DET) y alto contenido de agua en tallo (CAT), deberían mostrar un mayor rendimiento en ausencia de la cobertura de *P. aquilinum*, bajo un ambiente rico en recursos lumínicos. Sin embargo, aunque las plántulas de la mayoría las especies (cuatro de seis) si tuvieron su mejor rendimiento en los sitios sin cobertura, estas mostraron valores de los atributos funcionales contrarios a los esperados, es decir, valores de AFE bajos, CMSH altos y CAT bajos. Esto no concuerda con otros estudios que han encontrado que las especies de plantas que prosperan mejor en sitios

abiertos poseen valores de AFE grandes y valores de CSMH bajos, (Wright et al. 2004, Lavorel et al. 2007, Chave et al. 2009). Sin embargo, estas observaciones se han realizado comparando especies con diferentes estrategias de historia de vida (pioneras y no pioneras) y no a nivel intra-específico, es decir, entre individuos de la misma especie sujetas a diferentes ambientes como fue el caso en el presente estudio. Los sitios abiertos también están sujetos a mayor desecación y tasas de evapotranspiración, por lo que las plantas deben lidiar con el riesgo de pérdida de agua. Las plantas sujetas a esta presión ambiental tienden a mostrar valores de AFE reducidas y CSMH altos, como una estrategia de conservación de agua (Repetto-Giavelli et al. 2007). Es esperable entonces, que los atributos funcionales de las plántulas trasplantadas a los sitios desprovistos de cobertura de helechos reflejen una estrategia de conservación de agua más que de adquisición de recursos lumínicos. Algunos trabajos reportan valores de AFE más pequeños en plantas bajo sombra que en sitios abiertos (Parkhurst and Loucks 1972, Witkowski and Lamont 1991, Pearcy and Sims 1994, Repetto-Giavelli et al. 2007). La habilidad de las plantas para desarrollar estructuras (e.g. hojas y tallos) que se adaptan a altas tasas de radiación solar y elevadas temperaturas puede ser parte de una estrategia funcional a ambientes heterogéneos y cambiantes (Martínez-Garza et al. 2005).

Además de lo anterior, se ha documentado que existen diversas respuestas morfológicas, fisiológicas y/o demográficas de las plantas ante cambios micro-climáticos que puede experimentar de manera natural con la dinámica del dosel en el que habitan (Repetto-Giavelli et al. 2007). Cuando las plantas se exponen de manera directa a la radiación solar se inducen fenómenos de foto-inhibición en las hojas. El exceso de radiación solar también provoca estrés hídrico en las plantas, afectando la funcionalidad foliar. Bajo estas condiciones, las plantas se encuentran ante el compromiso de captar luz de manera eficiente o de conservar el agua de sus hojas (Valladares et al. 2004). Una de las modificaciones fisiológicas que sufren las hojas expuestas a una alta radiación solar, es el engrosamiento del parénquima, disminución del área y la densidad estomática y cierre de estomas que evitan la pérdida del agua en ambientes secos, además de modificar el grosor de la epidermis y el tejido fotosintético, que le confiere a las hojas una mayor resistencia ante situaciones de sequía y exposiciones altas a la luz (Repetto-Giavelli et al. 2007). Estos cambios en la estructura y funcionalidad foliar resultan en una reducción del AFE en sitios abiertos, como se encontró en este estudio en las plántulas trasplantadas a sitios sin cobertura de *P. aquilinum*. Asimismo, una mayor inversión de biomasa por unidad de área foliar da como resultado valores altos de CSMH, como también se observó en las plántulas sembradas en los sitios abiertos. Estas hojas con paredes lignificadas, mejoran la resistencia tisular contra el daño

provocado por sequía severa, por lo que las plantas con altos CMSH pierden menos agua de sus hojas y presentan mayor resistencia a la cavitación en condiciones de estrés hídrico. (Markestijn et al. 2011, Martínez-Garza et al. 2013). Además, las hojas con alto CMSH tienden a ser relativamente duras y por lo tanto más resistentes a daños físicos como la herbivoría o el viento (Pérez-Harguindeguy et al. 2013)

Así, la plasticidad en atributos funcionales observados en las plántulas de las especies bajo estudio, corresponden a estrategias en la eficiencia del uso del agua, que ocurren cuando la planta está sometida a un déficit hídrico. Una evidencia sobre el déficit hídrico a las que se vieron sometidas las plántulas en el sitio donde se eliminaron las frondas de *P. aquilinum*, es su menor contenido de agua en el tallo (CAT) respecto a aquella de las plántulas que crecieron bajo la cobertura del helecho. El CAT es un rasgo funcional que nos indica el contenido hídrico de un tejido y muestra la capacidad de almacenaje de agua por unidad de biomasa (Pinzón Pérez 2013). Las especies que tienen una baja capacidad de almacenamiento de agua, son menos propensas a sufrir daño en sus tejidos y pueden utilizar estrategias asociadas a ambientes áridos, como la pérdida de hojas o reducir la tasa fotosintética conforme se intensifica la sequía (Pineda-García et al. 2013).

El hecho de que la densidad específica de tallo (DET) no variase entre los tratamientos de cobertura de *P. aquilinum*, puede deberse a que el tiempo de monitoreo de las plántulas experimentales (1 año) fue muy corto para observar efectos importantes del cambio ambiental sobre los tejidos que conforman el tallo. No obstante, el DET es importante para la estabilidad, la arquitectura, la hidráulica, la ganancia de carbono y el potencial de crecimiento de las plantas (Pérez-Harguindeguy et al. 2013), el rendimiento de las plántulas de las seis especies estudiadas no tuvo relación con el DET (ver más adelante).

Rasgos funcionales asociados a estrategias conservativas

Se esperaba que las especies trasplantadas bajo la cobertura de *P. aquilinum* mostraran rasgos funcionales asociados a estrategias conservativas, es decir, valores bajos de AFE y valores altos de CMSH y DET y menor CAT, dado el ambiente de baja disponibilidad de recursos lumínicos y mayor competencia por recursos del suelo, generados por la cobertura de *P. aquilinum*. Contrario a la hipótesis planteada, los resultados mostraron que en presencia de las frondas del helecho las plántulas de las seis

especies estudiadas desarrollaron rasgos asociados a estrategias adquisitivas, es decir AFE grandes, bajo CMSH y alto CAT. Como se discutió anteriormente, estos atributos corresponden a plantas que se desarrollan en ambientes limitados en recursos, principalmente lumínicos (Wright et al. 2004, Lavorel et al. 2007, Chave et al. 2009). Considerando esto, se puede plantear que bajo el ambiente de sombra generado por la cobertura de la *P. aquilinum* las plántulas se ajustaron produciendo hojas que son más eficientes en la captura y uso de luz para la fotosíntesis. Una mayor disponibilidad de agua en el suelo bajo la cobertura de helecho, debido a una menor evaporación y posible evapotranspiración, puede explicar el mayor valor de CAT de las plántulas bajo la cobertura de los helechos. Por lo tanto, *P. aquilinum* puede proveer sombra, reducir la radiación térmica, mantener la humedad en suelo y aire, dar protección contra daños físicos y aportar materia orgánica en el suelo (Valladares et al. 2004), lo que puede favorecer la supervivencia de las plántulas trasplantadas, como se encontró en 2 de las 6 especies estudiadas.

Los resultados del presente estudio coinciden con una revisión realizada por Walters y Reich (1999), en la cual se encontró que el AFE es mayor para las especies que crecen bajo niveles de luz reducidos en comparación con las especies que crecen en ambientes más iluminados. Evans y Poorter (2001) encontraron los mismos resultados para especies que crecen en ambientes con bajas intensidades lumínicas, donde el AFE fue dos veces más grande que las especies creciendo en mayor luz. Además, las hojas que se producen bajo condiciones de sombra o poca luz, suelen ser hojas grandes y más delgadas, con mayor área para capturar una mayor cantidad de luz. (Martínez-Garza et al. 2005, Repetto-Giavelli et al. 2007). Esto genera que el CMSH sea menor respecto a las plantas que crecen con alta tasas de luz, como los resultados encontrados para este estudio en las plántulas que crecieron bajo la cobertura de *P. aquilinum*.

Relación de rasgos funcionales y variables de desempeño

El rasgo funcional que presentó relaciones significativas inter-específicas, tanto con la supervivencia como con el crecimiento, de las plántulas trasplantadas, en presencia y ausencia de la cobertura de *P. aquilinum*, fue el CMSH. Martínez-Garza et al. (2013), reportaron que el CMSH es un fuerte predictor del desempeño en especies no pioneras, ya que éste se relaciona positivamente con la tasas de crecimiento en altura y con la supervivencia. En el presente estudio, se encontró que el CMSH es también un buen indicador del desempeño de plántulas de especies no pioneras en ambientes

degradados.

La relación entre la supervivencia de las plántulas de las seis especies y el CMSH fue negativa en los dos ambientes experimentales. Esto implica que especies con bajos valores de CMSH podrían ser buenas candidatas para ser usadas en acciones de restauración de campos infestados por *P. aquilinum*. Sin embargo, la relación del crecimiento de las plántulas con el CMSH varió dependiendo de la presencia/ausencia de la cobertura de *P. aquilinum*; bajo la cobertura del helecho las especies con mayor CMSH crecieron mejor mientras lo contrario ocurrió en ausencia de la cobertura de helechos (Tabla 8). Esto implica que la selección de especies para ser utilizadas en la restauración, debería variar dependiendo de las circunstancias ambientales que operan en el sitio a restaurar. En un sitio desprovisto de vegetación las especies con plántulas cuyas hojas tienen valores bajos de CMSH serían las candidatas a ser seleccionadas mientras que en sitios con vegetación, se debe decidir entre seleccionar especies de plántulas con bajo CMSH que sobreviven bien pero que crecen lento, o bien, especies de plántulas que tienen alto CMSH que crecen rápido pero que están propensas a sufrir mayor mortalidad.

El área foliar específica (AFE) se relacionó (positivamente) sólo con el crecimiento en altura de las especies de plántulas en la ausencia de la cobertura de *P. aquilinum*. Este rasgo está asociado positivamente con la tasa de captura de carbón, con la ganancia en nitrógeno y con el crecimiento de las plantas (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Es un indicador de la capacidad que tienen las plantas para capturar luz y asignar recursos en biomasa (Poorter et al. 2008a). La mayor cantidad de energía lumínica en los sitios sin cobertura de *P. aquilinum* favoreció el crecimiento de las especies de plántulas con mayor AFE, lo cual es consistente con el hecho de que esas especies también tuvieron mayor supervivencia y crecimiento asociados a un menor contenido de materia seca en sus hojas (CMSH). Finalmente, la densidad específica de tallo (DET) se relacionó positivamente con el crecimiento sólo en presencia de la cobertura de *P. aquilinum*. Este resultado es contrario a la observación general de que entre especies arbóreas tropicales, las tasas de mortalidad y de crecimiento se encuentran asociados negativamente con el DET (Poorter et al. 2008a). Un aumento en la densidad de madera, da mayor estabilidad mecánica y mayores defensas contra enemigos naturales, con lo que se da una disyuntiva de aumentar la probabilidad de supervivencia a costa del crecimiento de la planta (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Para el caso del presente estudio, es posible que un aumento en la densidad específica del tallo represente parte de una estrategia conservativa de recursos, la cual disminuyó o desapareció en ausencia de la cobertura de este helecho (en este ambiente no existió

ninguna relación entre supervivencia o el crecimiento de las especies de plántulas con el DET).

Es importante mencionar que las relaciones entre el desempeño de las especies de plántulas y sus rasgos funcionales pueden variar dependiendo del ambiente y de la historia de vida de las especies (e.g. para especies arbóreas pioneras y no pioneras). Además, los valores de los rasgos funcionales pueden cambiar con la edad de la planta (Poorter et al. 2008b, Wright et al. 2010). En el caso de este estudio, los rasgos fueron medidos en plántulas de 1 año y el ambiente y los cambios ontogenéticos que las plantas experimentan a lo largo de su vida podría cambiar el valor los rasgos a través de los años subsecuentes, como lo reportan otros estudios (Martínez- Garza et al. 2005, Martínez-Garza et al. 2013). Así, el valor predictivo los rasgos funcionales sobre el desempeño de las especies podría cambiar dependiendo del ambiente en el que crecen las plantas y del estado de desarrollo de las mismas.

6. CONCLUSIONES

Considerando la probabilidad de supervivencia y el crecimiento de las especies de plántulas empleadas en el presente estudio, sus atributos funcionales y los efectos de la remoción de frondas del helecho *P. aquilinum* sobre el rendimiento, puede proponerse que la selección de especies de plántulas con valores de CSMH bajos y de AFE altos, así como la eliminación de frondas del helecho, deberían considerarse como parte de protocolos de restauración de campos agropecuarios infestados por *P. aquilinum*. En particular, de las seis especies evaluadas, dos resultaron con el mejor rendimiento, ya sea con o sin la cobertura del *P. aquilinum* (*Cojoba arborea*) o bajo la remoción de las frondas de este helecho (*Tabebuia guayacan*). Berget (2012) propuso la erradicación de *P. aquilinum* mediante la siembra de cultivos como la piña y la yuca con la finalidad de restaurar las zonas infestadas por el helecho, sin que esto implique los costos de poda o eliminación del helecho para los propietarios de los campos degradados. Al igual que en el presente estudio, Berget (2012) recomendó el uso de *Tabebuia roseae* como especie para erradicar el helecho y recuperar la funcionalidad del sitio degradado.

No obstante que la remoción de la cobertura de *P. aquilinum* es recomendable, en la literatura se ha documentado que esta cobertura también ofrece algunas ventajas ecológicas en terrenos de pendiente fuerte, como la protección del suelo contra la erosión, deslizamientos o deslaves. De igual manera, la presencia del helecho puede incrementar la cantidad de fosfatos, nitrógeno y potasio, mediante la lixiviación de la hojarasca que genera (Berget 2012). Estos procesos podrían favorecer a la acumulación de nutrientes en suelo y beneficiar el crecimiento de especies tardías que lograsen establecerse en estas sitios degradados. Si se desea conservar los tapetes de *P. aquilinum* para obtener estos beneficios, sería recomendable emplear para la restauración especies de plántulas con valores de CSMH altos, ya que en esas circunstancias tales especies tienen mayor supervivencia y crecimiento que especies con valores bajos de este atributo. A continuación se presentan conclusiones puntuales del presente estudio.

- 1) El trasplante experimental de plántulas de especies arbóreas nativas en campos agropecuarios infestadas por el helecho *P. aquilinum*, contribuye a entender respuestas ecológicas y funcionales de estas especies a ambientes degradados durante sus primeros meses de vida. Esta información debe considerarse como inicial considerando que tales respuestas pueden cambiar al avanzar la edad de las plantas.

2) El método de trasplante de plántulas producidas en viveros rústicos locales es una técnica viable de restauración ya que dichas plántulas presentaron, en general, una probabilidad de supervivencia anual alta. Por supuesto que para lograr esto, la germinación de las plántulas en el vivero y el trasplante deben realizarse con los cuidados necesarios, tomando en cuenta que los costos asociados a la producción y trasplante de las plántulas.

3) La remoción de frondas de *P. aquilinum* favorece el crecimiento de las especies de plántulas de especies con diferentes atributos funcionales e historias de vida (de sucesión intermedia y de bosque maduro) pero para algunas especies, la remoción puede ser negativa para la supervivencia. Por ello, estas podas deberían ser espaciadas en el tiempo (al menos bimestralmente) para generar un microclima que evite la muerte (por desecación o exposición a una radiación solar elevada) de las plántulas durante sus primeros meses de vida. De igual manera, la eliminación de frondas podría suspenderse en los meses de menor humedad y lluvia.

4) La cobertura de *P. aquilinum* provee sombra y humedad, por lo que es recomendable trasplantar plántulas de especies de sucesión tardía (bosque maduro) que logran establecerse y crecer gracias a su capacidad de tolerancia a la sombra. Esta estrategia de restauración activa, podría evitar los costos asociados a la poda frecuente, aunque este método daría resultados a mediano y/o largo plazo dado el lento crecimiento que en general tienen las especies de bosque maduro.

5) Índices que integran variables de desempeño, como la supervivencia y crecimiento, son una herramienta de gran utilidad en la selección de especies arbóreas nativas, candidatas a ser utilizadas en la restauración de campos infestados por *P. aquilinum*. Dada su simplicidad, estos índices también pueden ser empleados en otros contextos ambientales degradados o bien ser modificados para introducir otras variables de interés asociadas al desempeño de las plantas trasplantadas.

6) El uso de los rasgos funcionales como herramienta para la restauración, requiere del estudio de aquellos rasgos que mejor se relacionan con las variables de desempeño (crecimiento y supervivencia) de las plantas trasplantadas, considerando tanto la edad de las plantas como el ambiente de trasplante.

7) Los rasgos funcionales, como predictores del desempeño de las plantas, deben reevaluarse a través del tiempo ya que las características fisiológicas y las morfológicas se modifican con los cambios

ontogénicos y ambientales que estas experimentan a medida que avanzan en tamaño y edad.

Recomendaciones

1) La buena selección de especies arbóreas nativas es fundamental para lograr una restauración activa con mayores probabilidades de éxito. El aprecio de las especies por las comunidades rurales, dado su valor biológico, estético, medicinal o económico, facilita que las comunidades acepten y participen en programas de restauración. Otros factores importantes de selección son, la etapa sucesional a la que pertenecen las especies (e.g. demandantes de luz vs. tolerantes a la sombra), sus estrategias de adquisición de recursos y las características ambientales del sitio a restaurar. Generalmente, las especies pioneras podrían prosperar mejor en ambientes abiertos mientras que las tolerantes a la sombra en sitios con cobertura vegetal.

2) La poda regular o el deshierbe de especies malezas que forman parches mono dominantes, promueve un mejor crecimiento y un mayor rendimiento (considerando también la supervivencia) de las especies de plántulas trasplantadas. Se recomienda aplicar podas regulares según las variables ambientales, por ejemplo: en época de lluvias las podas podrían ser más frecuentes, evitando un alto crecimiento de las malezas, mientras que en época de sequía, podría podarse con menor frecuencia manteniendo sombra y humedad y evitando la desecación de las plántulas trasplantadas.

3) La siembra de especies en conjunto, de ambos grupos funcionales, puede contribuir en gran medida al buen establecimiento de estas, evitando la competencia entre especies de sucesión temprana en etapas iniciales de la siembra y generando condiciones favorables para las especies de sucesión tardía cuando las especies de sucesión temprana ya han crecido, como sombra, humedad y/o menor temperatura del ambiente.

4) Es importante trasplantar especies de bosque maduro (sucesión intermedia o tardía) de larga vida, dado el ciclo de vida relativamente corto de especies pioneras. Esto puede favorecer al proceso de regeneración natural a partir del establecimiento de árboles con flores que atraigan a polinizadores y produzcan frutos que atraigan a dispersores de semillas, generen bancos de semillas y el desarrollo de tapetes de plántulas.

5) El índice de rendimiento integral (IRI) de especies de plántulas trasplantadas es una herramienta recomendable para seleccionar las especies con buen potencial para la restauración de sitios degradados. Dado que el IRI se desarrolla para circunstancias ambientales particulares, las especies seleccionadas para la restauración (aquellas con el mayor valor de IRI) son propias para tales circunstancias. Esto implica que, en el protocolo de restauración de sitios degradados particulares, debe contemplarse un estudio piloto que determine el valor de IRI para una serie de especies que se piense pueden ser interesantes para la restauración.

7. LITERATURA.

- Abràmoff, M. D., P. J. Magalhães, and S. J. Ram. 2005. Image processing with ImageJ Part II. *Biophotonics International* 11:36–43.
- Alonso- Amelot, M. E., and S. Rodulfo- Baechler. 1996. Comparative spatial distribution, size, biomass and growth rate of two varieties of bracken fern (*Pteridium aquilinum* L . Kuhn) in a neotropical montane habitat. *Vegetatio* 125:137–147.
- Berget, C. 2012. Invasion of Bracken Fern in Southern Mexico : Local Knowledge and Perceptions in Two Indigenous Communities in the Chinantla Region , Oaxaca , Mexico. Florida International University.
- Bierregaard, R., V. Lovejoy, A. Kapos, A. dos Santos, and R. Hutchings. 1992. The biological dynamics of tropical rainforest fragments. *Bioscience* 42:859–866.
- Cairns, M., P. Haggerty, R. Alvarez, B. H. J. De Jong, and I. Olmsted. 2000. Tropical Mexico’s recent land-use change : a region’s contribution to the global carbon cycle. *Ecological Applications* 10:1426–1441.
- Chave, J., D. Coomes, S. Jansen, S. L. Lewis, N. G. Swenson, and A. E. Zanne. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12:351–366.
- Chazdon, R. L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Evolution and Systematics* 6:51–71.
- Cramer, V. A., R. J. Hobbs, and R. J. Standish. 2008. What’s new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends in Ecology & Evolution* 23:104–122.
- Dirzo, R., and A. Miranda. 1991. El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano. Contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia* 16:240–247.
- Douterlungne, D., S. I. Levy-Tacher, D. J. Golicher, and F. R. Dañobeytia. 2008. Applying Indigenous Knowledge to the Restoration of Degraded Tropical Rain Forest Clearings Dominated by Bracken Fern. *Restoration Ecology* 18:322–329.
- Evans, J. R., and H. Poorter. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant*, 24:755–767.
- Fuentealba Durand, B. 2014. Selección, manejo y adopción de especies leñosas nativas para el enriquecimiento de los sistemas ganaderos tropicales. Universidad Nacional Autónoma de México.

- Gallegos, S. C., I. Hensen, F. Saavedra, and M. Schleuning. 2015. Bracken fern facilitates tree seedling recruitment in tropical fire-degraded habitats. *Forest Ecology and Management* 337:135–143.
- García-Orth, X., and M. Martínez-Ramos. 2008. Seed Dynamics of Early and Late Successional Tree Species in Tropical Abandoned Pastures: Seed Burial as a Way of Evading Predation. *Restoration Ecology* 16:435–443.
- Gliessman, S. R., and C. H. Muller. 1978. The allelopathic mechanisms of dominance in bracken (*Pteridium aquilinum*) in Southern California. *Journal of Chemical Ecology* 4:337–362.
- Gordard, H., S. Haufrette, J. Aronson, and S. Lavorel. 2009. Plant functional types: a promising tool for management and restoration of degraded lands. *Applied Vegetation Science* 6:223–234.
- Griffiths, R. P., and T. Filan. 2007. Effects of bracken fern invasions on harvested site soils in Pacific Northwest (USA) coniferous forests. *Northwest Science* 81:191–198.
- Guariguata, M. R., and R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148:185–206.
- Hoffmann, W. A., and H. Poorter. 2002. Avoiding bias in calculations of relative growth rate. *Annals of Botany* 90:37–42.
- Holl, K. D., and K. D. Hoi. 2010. Factors Limiting Tropical Rain Forest Regeneration in Abandoned Pasture : Seed Rain , Seed Published by : The Association for Tropical Biology and Conservation Factors Limiting Tropical Rain Forest Regeneration in Abandoned Pasture : Seed Rain , Seed Germ 31:229–242.
- Ibarra- Manríquez, G., M. Martínez Ramos, and K. Oyama. 2001. Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. *American Journal of Botany* 88:1801–1812.
- De Jong, B. H. J., S. Ochoa-Goana, M. A. Castillo-Santiago, N. Ramirez-Marcial, and M. A. Cairns. 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in het Selva Lacandona, Mexico. *A Journal of the Human Environment* 29:504–511.
- Laurance, W. F., L. V. Ferreira, J. M. Rankin-de Merona, and S. G. Laurance. 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79:2032–2040.
- Lavorel, S., S. Díaz, J. H. C. Cornelissen, E. Garnier, S. P. Harrison, S. McIntyre, J. G. Pausas, N. Pérez-Harguindeguy, N. Roumet, and C. Urcelay. 2007. Plant functionl types: are we getting any closer to the Holy Grail? Pages 149–160 *in* J. Canadel, D. Pataki, and L. Pitelka, editors. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer-Verlag, Berlin Heilderberg.
- Levy-Tacher, S. I., I. Vleut, F. Román-Dañobeytia, and J. Aronson. 2015. Natural regeneration after long-term bracken fern control with balsa (*Ochroma pyramidale*) in the Neotropics. *Forests*

6:2163–2177.

- Lohbeck, M., L. Poorter, E. Lebrija-Trejos, M. Martínez-Ramos, J. A. Meave, H. Paz, E. . Pérez-García, I. . Romero-Pérez, A. Tauro, and F. Bongers. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* 94:1211–1216.
- Lohbeck, M., L. Poorter, H. Paz, L. Pla, M. van Breugel, M. Martínez-Ramos, and F. Bongers. 2011. Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14:89–96.
- Loik, M. E., and K. D. Holl. 1999. Photosynthetic responses to light for rainforest seedlings planted in abandoned pasture, Costa Rica. *Restoration Ecology* 7:382–391.
- López-Toledo, L., and M. Martínez-Ramos. 2011. El banco de semillas en pastizales tropicales abandonados: fuente de regeneración o de invasión? *Revista mexicana de biodiversidad* 82:663–678.
- Markesteyn, L., L. Poorter, H. Paz, L. Sack, and F. Bongers. 2011. Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell and Environment* 34:137–148.
- Martínez-Garza, C., V. Peña, M. Ricker, Á. Campos, and H. F. Howe. 2005. Restoring tropical biodiversity: Leaf traits predict growth and survival of late-successional trees in early-successional environments. *Forest Ecology and Management* 217:365–379.
- Martínez-Garza, C., F. Bongers, and L. Poorter. 2013. Are functional traits good predictors of species performance in restoration plantings in tropical abandoned pastures? *Forest Ecology and Management* 303:35–45.
- Martínez-Garza, C., and H. F. Howe. 2003. Restoring tropical diversity: Beating the time tax on species loss. *Journal of Applied Ecology* 40:423–429.
- Martínez-Garza, C., and H. F. Howe. 2005. Developmental strategy or immediate responses in leaf traits of tropical tree species? *International Journal of Plant Sciences* 166:41–48.
- Martínez-Garza, C., V. Peña, M. Ricker, A. Campos, and H. F. Howe. 2005. Restoring tropical biodiversity: leaf traits predict growth and survival of late-successional trees in early-successional environments. *Forest Ecology and Management* 217:365–379.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Reneneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54:179–224.
- Martínez-Ramos, M., and X. García-Orth. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80:69–84.

- Martinez-Ramos, M., A. Pingarroni, L. Rodríguez-Velázquez, Jorge Toledo-Chelala, I. Zermeño-Hernandez, and F. Bongers. 2016. Natural forest regeneration and ecological restoration in human-modified tropical landscapes. *Biotropica* 48:745–757.
- Meli, P., L. Ruiz, R. Aguilar, A. Rabasa, J. M. Rey- Benayas, and J. Carabias. 2017. Bosques ribereños del trópico húmedo de México: un caso de estudio y aspectos críticos para una restauración exitosa. *Madera y Bosques* 23:181–193.
- Parkhurst, D. F., and O. L. Loucks. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology* 60:505–537.
- Pearcy, R. W., and D. A. Sims. 1994. Photosynthetic acclimation to changing light environments: scaling from the leaf to the whole plant. Page *in* M. M. Caldwell and R. W. Pearcy, editors. *Exploitation of environmental heterogeneity by plants: Ecophysiological processes above and belowground*. Academic Press Inc, London.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. Bret-Harte, W. K. Cornwell, J. M. Craine, D. E. Gurvich, C. Urcelay, E. J. Veneklaas, P. B. Reich, L. Poorter, I. J. Wright, P. Ray, L. Enrico, J. G. Pausas, A. C. De Vos, N. Buchmann, G. Funes, F. Quétier, J. G. Hodgson, K. Thompson, H. D. Morgan, H. ter Steege, M. G. A. van der Heijden, L. Sack, B. Blonder, P. Poschlod, M. V Vaieretti, G. Conti, A. C. Staver, S. Aquino, and J. H. C. Cornelissen. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167–234.
- Pineda-García, F., H. Paz, and F. C. Meinzer. 2013. Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: The interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell and Environment* 36:405–418.
- Pinzón Pérez, L. F. 2013. Análisis morfo-funcional de plántulas para la selección de especies útiles en la restauración de bosques secos tropicales secundarios. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Poorter, L., S. J. Wright, H. Paz, D. D. Ackerly, R. Condit, G. Ibarra-Manríquez, K. E. Harms, J. C. Licona, M. Martínez-Ramos, S. J. Mazer, H. C. Muller-Landau, M. Peña-Claros, C. O. Webb, and I. J. Wright. 2008a. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology* 89:1908–1920.
- Poorter, L., S. J. Wright, H. Paz, D. D. Ackerly, R. Condit, G. Ibarra-Manríquez, K. E. Harms, J. C. Licona, M. Martínez-Ramos, S. J. Mazer, H. C. Muller-Landau, M. Peña-Claros, C. O. Webb, I. J. Wright, G. Ibarra-Manríquez, M. Martínez-Ramos, and M. Peña-Claros. 2008b. Are Functional

- Traits Good Predictors of Demographic Rates? Evidence From Five Neotropical Forests. *Ecology* 89:1908–1920.
- Quinn, G. P., and M. J. Keough. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, New York.
- Repetto-Giavelli, F., L. A. Cavieres, and J. A. Simonetti. 2007. Respuestas foliares de *Aristolelia chilensis* (Molina) Stuntz (Elaeocarpaceae) a la fragmentación del bosque maulino. *Revista Chilena de Historia Natural* 80:469–477.
- Rodríguez Cedillo, L. L. 2017. Gradientes de diversidad funcional de especies arbóreas en paisajes agropecuarios de una región neotropical. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rodríguez Velázquez, J. E. 2005. Desempeño de plántulas trasplantadas a praderas ganaderas abandonadas en la región de Marqués de Comillas, Chiapas. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Román-Dañobeytia, F. J. 2011. Plantaciones experimentales de restauración ecológica en la Selva Lacandona (Chiapas, Mexico). El Colegio de la Frontera Sur.
- Román-Dañobeytia, F. J., J. Castellanos-Albores, S. I. Levy-Tacher, J. Aronson, N. Ramírez-Marcial, and R. R. Rodrigues. 2012. Responses of transplanted native tree species to invasive alien grass removals in an abandoned cattle pasture in the lacandon region, Mexico. *Tropical Conservation Science* 5:192–207.
- Román-Dañobeytia, F. J., S. I. Levy-Tacher, J. Aronson, R. Ribeiro Rodrigues, and J. Castellanos-Albores. 2011. Testing the Performance of Fourteen Native Tropical Tree Species in Two Abandoned Pastures of the Lacandon Rainforest Region of Chiapas, Mexico. *Restoration Ecology* 20:378–386.
- Suazo-Ortuño, I., L. Lopez-Toledo, J. Alvarado-Díaz, and M. M.- Ramos. 2015. Land-use Change Dynamics , Soil Type and Species Forming Mono-dominant Patches : the Case of *Pteridium aquilinum* in a Neotropical Rain Forest Region. *Biotropica* 47:18–26.
- Uhl, C., R. Buschbacher, and E. A. S. Serrao. 1988. Abandoned pastures in Eastern Amazonia . I . Patterns of plant Succession. *Ecology* 76:663–681.
- Valladares, F., I. Aranda, and D. Sánchez- Gómez. 2004. La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. Pages 335–370 in F. Valladares, editor. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid.
- Violle, C., M.-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892.

- Walters, M. B., and P. B. Reich. 1999. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: Do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytologist* 143:143–154.
- Weiher, E., A. Van Der Werf, K. Thompson, M. Roderick, E. Garnier, and V. Der Werf. 2013. Challenging Theophrastus : A Common Core List of Plant Traits for Functional Ecology
Challenging Theophrastus : A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* 10:609–620.
- Witkowski, E. T. F., and B. B. Lamont. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88:486–493.
- Wright, I. J., D. D. Ackerly, F. Bongers, K. E. Harms, G. Ibarra-Manriquez, M. Martinez-Ramos, S. J. Mazer, H. C. Muller-Landau, H. Paz, N. C. a Pitman, L. Poorter, M. R. Silman, C. F. Vriesendorp, C. O. Webb, M. Westoby, and S. J. Wright. 2007. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany* 99:1003–1015.
- Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M.-L. Navas, Ü. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas, and R. Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827.
- Wright, S. J., K. Kitajima, N. J. B. Kraft, P. B. Reich, I. J. Wright, D. E. Bunker, R. Condit, J. W. Dalling, S. J. Davies, S. Díaz, B. M. J. Engelbrecht, K. E. Harms, S. P. Hubbell, C. O. Marks, M. C. Ruiz-Jaen, C. M. Salvador, and A. E. Zanne. 2010. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* 91:3664–3674.
- Zermeño-Hernández, I., M. Méndez-Toribio, S. Christina, J. Benítez-Malvido, and M. Martínez-Ramos. 2015. Ecological disturbance regimes caused by agricultural land uses and their effects on the tropical forest regeneration. *Applied Vegetation Science* 18:443–455.

8. ANEXOS

Anexo 1

Cobertura de la vegetación circundante a cada especie en el sitio con *Pteridium aquilinum*.

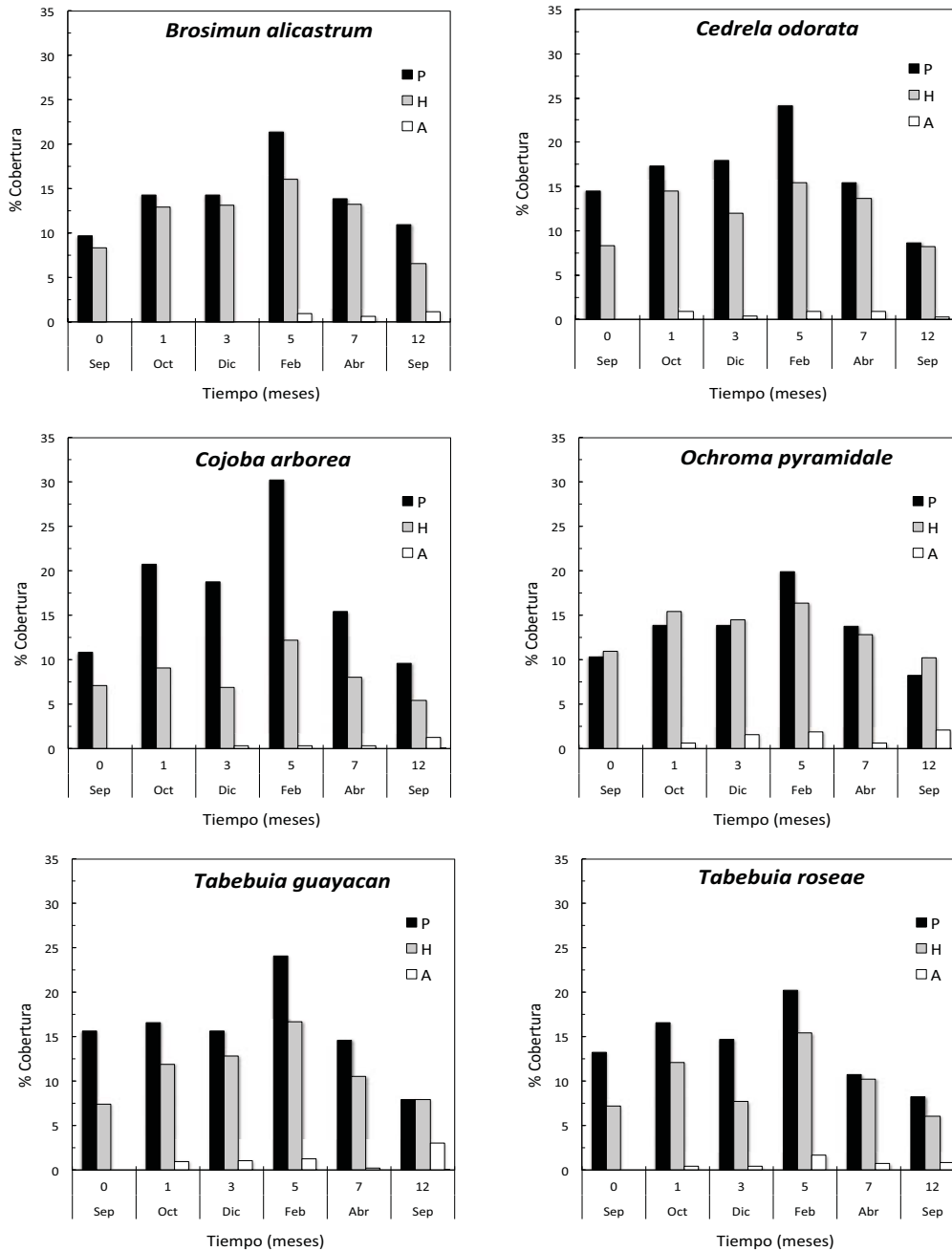


Figura A.1. Cobertura de la vegetación circundante en el tratamiento con *Pteridium aquilinum* para cada una de las especies. Las categorías de vegetación censadas fueron, *Pteridium aquilinum* (P), herbáceas (H), y árboles (A). La cobertura vegetal está representada en porcentaje para explicar la proporción de *P. aquilinum*, herbáceas, árboles y/o nada en cada uno de los censos.

Anexo 2

Supervivencia de seis especies vegetal en el tratamiento con y sin *Pteridium aquilinum*.

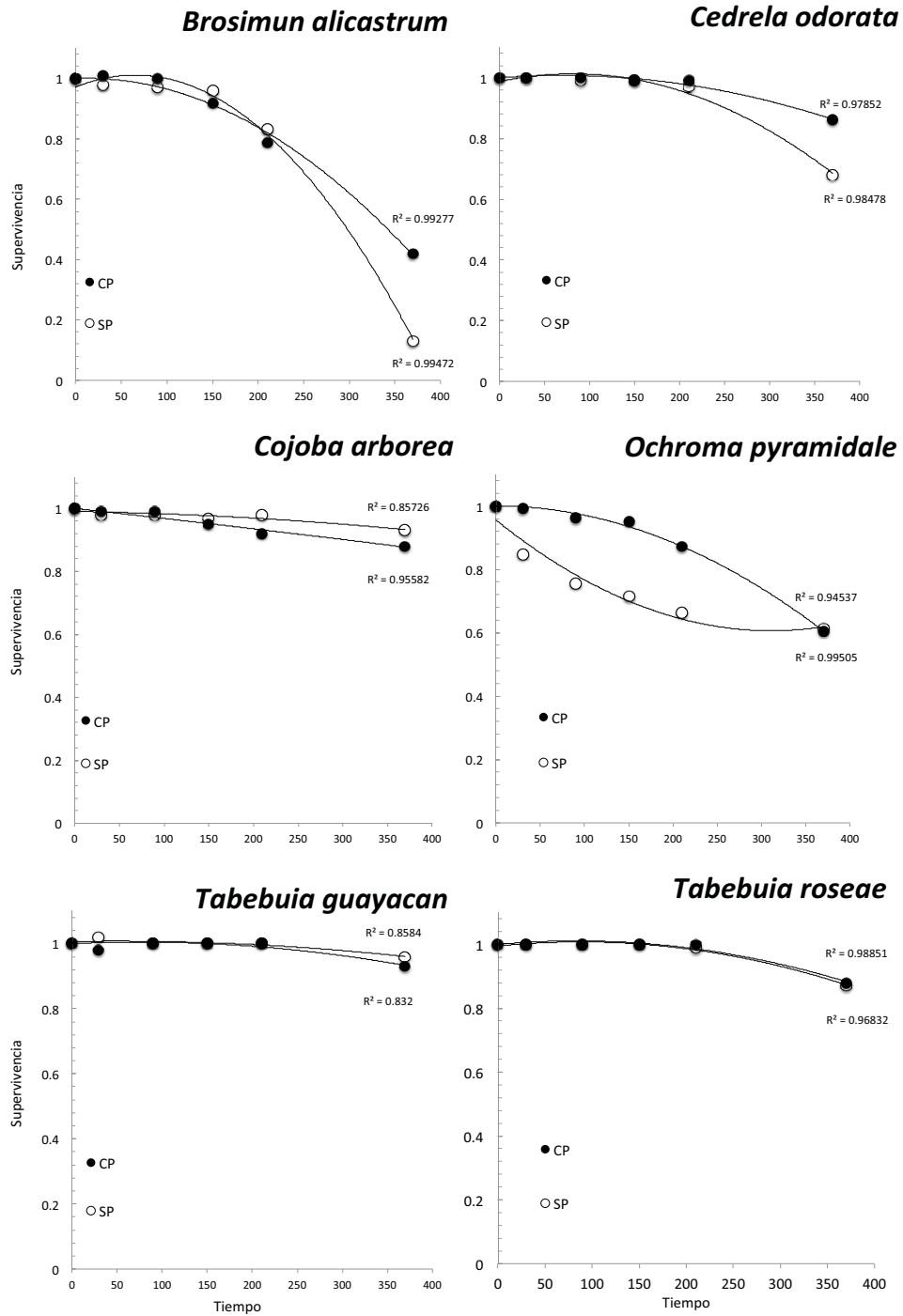


Figura A.2. Análisis de supervivencia de seis especies vegetales sometidas al tratamiento con interacción de *Pteridium aquilinum* (CP) y sin *Pteridium aquilinum* (SP) a través del tiempo.

Tabla A.2. Análisis de supervivencia de seis especies vegetales sometidas al tratamiento con interacción de *Pteridium aquilinum* (CP) y sin *Pteridium aquilinum* (SP) a través del tiempo. *Brosimum alicastrum* (Bro), *Cedrela odorata* (Ceo), *Cojoba arborea* (Coa), *Ochroma pyramidale* (Opy), *Tabebuia guayacan* (Tag) y *Tabebuia rosea* (Tar).

Nivel	Coefficiente	Error estándar	Wald	P
Bro, CP	0.03	0.003	96.02	≤ 0.0001
Bro, SP	-0.03	0.003	96.02	≤ 0.0001
Ceo, CP	0.02	0.003	37.89	≤ 0.0001
Ceo, SP	-0.02	0.003	37.89	≤ 0.0001
Coa, CP	-0.01	0.003	34.6	≤ 0.0001
Coa, SP	0.01	0.003	34.6	≤ 0.0001
Opy, CP	-0.01	0.003	21.1	0.0008
Opy, SP	0.01	0.003	21.1	0.0008
Tar, CP	-0.005	0.003	3.18	0.67
Tar, SP	0.0005	0.003	3.18	0.67
Tag, CP	-0.01	0.003	13.54	0.01
Tag, SP	0.01	0.003	13.54	0.01

Anexo 3

Altura de seis especies vegetales en el tratamiento con y sin *Pteridium aquilinum*.

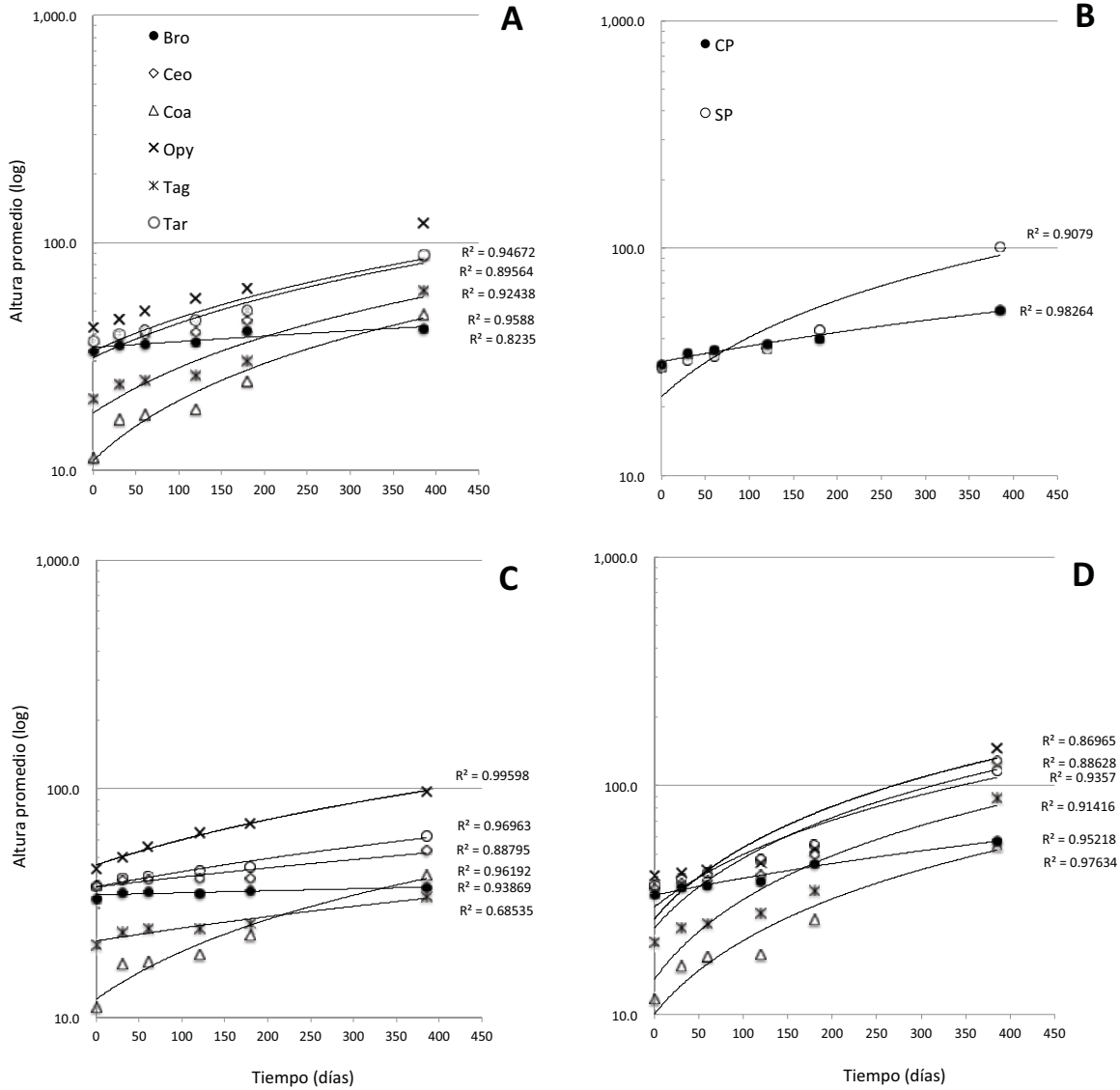


Figura A.3. Altura registrada durante un año de las especies vegetales *Brosimum alicastrum* (Bro), *Cedrela odorata* (Ceo), *Cojoba arborea* (Coa), *Ochroma pyramidale* (Opy), *Tabebuia guayacan* (Tag) y *Tabebuia rosea* (Tar). A) Altura general de todas las especies. B) Altura en ambos tratamientos con *Pteridium aquilinum* (CP) y sin *Pteridium aquilinum* (SP). C) Altura en el tratamiento con *Pteridium aquilinum*. D) Altura en el tratamiento sin *Pteridium aquilinum*.

Tabla A.3. Modelo general del análisis de varianza de medidas repetidas para evaluar la altura en las especies vegetales *Brosimum alicastrum*, *Cedrela odorata*, *Cojoba arborea*, *Ochroma pyramidale*, *Tabebuia guayacan* y *Tabebuia rosea*, sometidas al tratamiento con y sin interacción de *Pteridium aquilinum*, durante un año.

Fuente	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Constante	1	12350.2	12350.2	251190	0.0001
Tratamiento	1	1.39	1.39	28.46	0.0001
Especie	5	127.46	25.49	518.49	0.0001
Tratamiento x especie	5	2.89	0.57	11.78	0.0001
Individuos	857	42.13	0.04	5.91	0.0001
Tiempo	5	83.15	16.63	1999.3	0.0001
Tratamiento x tiempo	5	8.37	1.67	201.45	0.0001
Especie x tiempo	25	7.25	0.29	34.88	0.0001
Trat. x especie x tiempo	25	2.37	0.09	11.40	0.0001
Error	4285	35.64	0.008		
Total	5213	317.39			

Anexo 4

Diámetro de seis especies vegetal en el tratamiento con y sin *Pteridium aquilinum*.

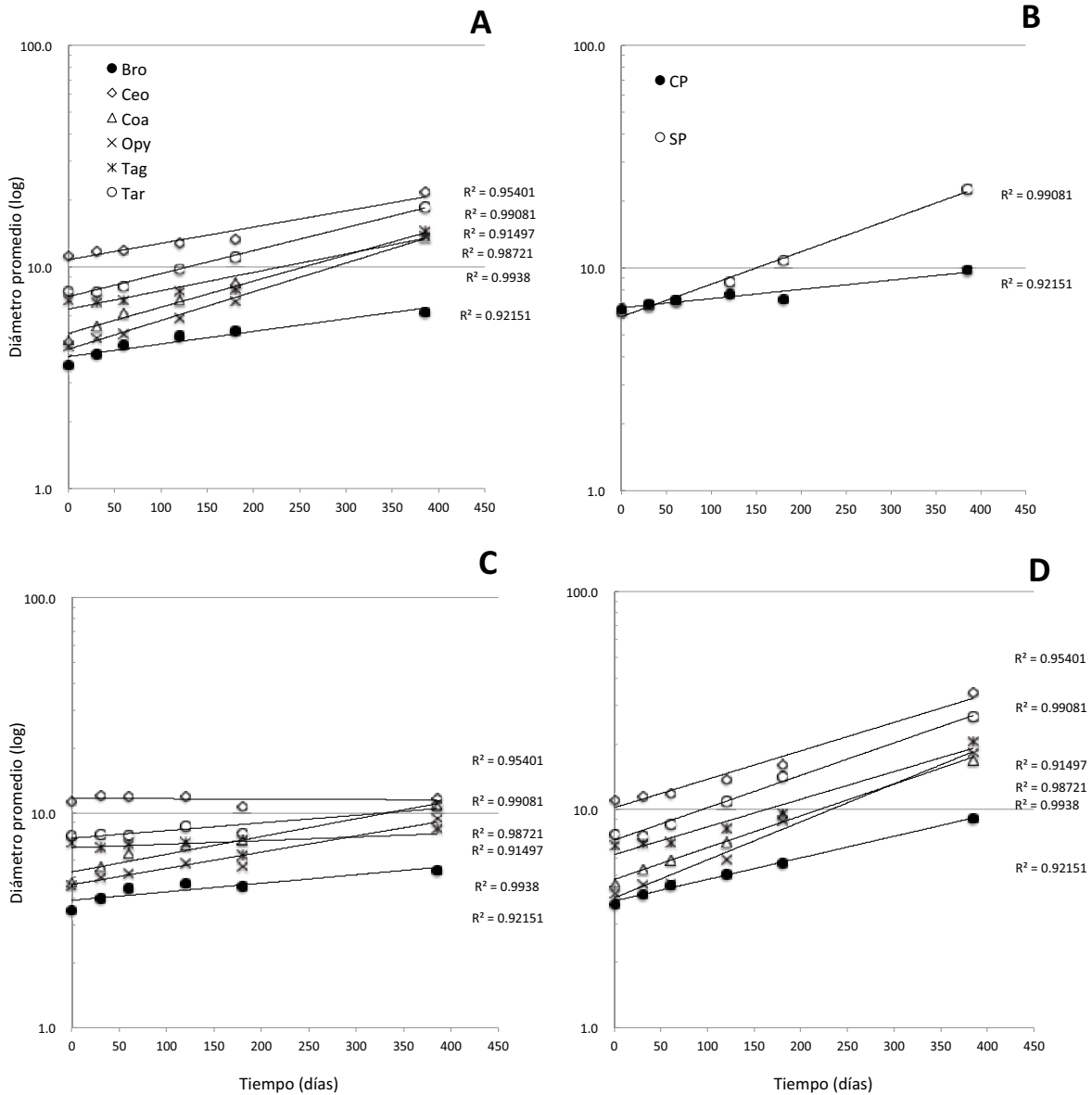


Figura A.4. Diámetro registrado durante un año de las especies vegetales *Brosimum alicastrum* (Bro), *Cedrela odorata* (Ceo), *Cojoba arborea* (Coa), *Ochroma pyramidale* (Opy), *Tabebuia guayacan* (Tag) y *Tabebuia rosea* (Tar). A) Diámetro general de todas las especies. B) Diámetro en ambos tratamientos, con *Pteridium aquilinum* (CP) y sin *Pteridium aquilinum* (SP). C) Diámetro en el tratamiento con *Pteridium aquilinum*. D) Diámetro en el tratamiento sin *Pteridium aquilinum*.

Tabla A.4. Modelo general del análisis de varianza de medidas repetidas para evaluar el diámetro en las especies vegetales *Brosimum alicastrum*, *Cedrela odorata*, *Cojoba arborea*, *Ochroma pyramidale*, *Tabebuia guayacan* y *Tabebuia rosea*, sometidas al tratamiento con interacción de *Pteridium aquilinum* y sin interacción, durante un año.

Fuente	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Constante	1	4283.52	4283.52	122960	0.0001
Tratamiento	1	6.27	6.27	180.19	0.0001
Especie	5	74.87	14.97	429.85	0.0001
Tratamiento x especie	5	1.53	0.30	8.82	0.0001
Individuos	857	29.85	0.03	4.05	0.0001
Tiempo	5	57.84	11.56	1348.2	0.0001
Tratamiento x tiempo	5	15.38	3.07	358.63	0.0001
Especie x tiempo	25	5.518	0.22	25.72	0.0001
Trat. x especie x tiempo	25	1.72	0.06	8.03	0.0001
Error	4285	36.77	0.008		
Total	5213	248.19			

Anexo 5

Número de hojas de seis especies vegetal en el tratamiento con y sin *Pteridium aquilinum*.

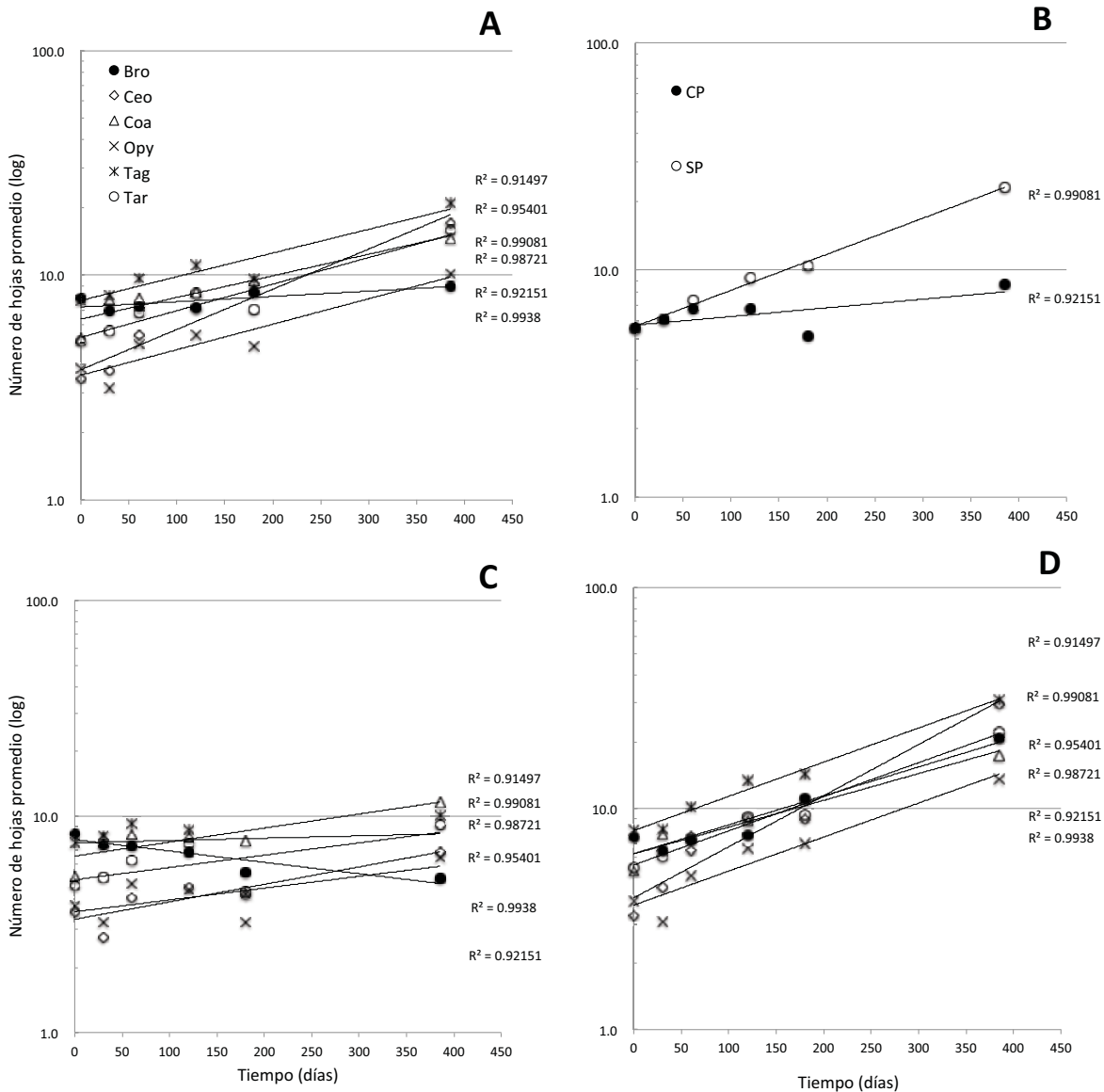


Figura A.5. Número de hojas registradas durante un año de las especies vegetales *Brosimum alicastrum* (Bro), *Cedrela odorata* (Ceo), *Cojoba arborea* (Coa), *Ochroma pyramidale* (Opy), *Tabebuia guayacan* (Tag) y *Tabebuia rosea* (Tar). A) Número de hojas de todas las especies. B) Número de hojas en ambos tratamientos, con *Pteridium aquilinum* (CP) y sin *Pteridium aquilinum* (SP). C) Número de hojas en el tratamiento con *Pteridium aquilinum*. D) Número de hojas en el tratamiento sin *Pteridium aquilinum*.

Tabla A.5. Modelo general del análisis de varianza de medidas repetidas para evaluar el número de hojas en las especies vegetales *Brosimum alicastrum*, *Cedrela odorata*, *Cojoba arborea*, *Ochroma pyramidale*, *Tabebuia guayacan* y *Tabebuia rosea*, sometidas al tratamiento con interacción de *Pteridium aquilinum* y sin interacción, durante un año.

Fuente	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Constante	1	3113.76	3113.76	46589	0.0001
Tratamiento	1	12.24	12.24	183.17	0.0001
Especie	5	35.93	7.18	107.55	0.0001
Tratamiento x especie	5	3.89	0.77	11.65	0.0001
Individuos	683	45.64	0.06	2.95	0.0001
Tiempo	5	79.06	15.81	698.27	0.0001
Tratamiento x tiempo	5	11.93	2.38	105.41	0.0001
Especie x tiempo	25	13.56	0.54	23.96	0.0001
Trat. x especie x tiempo	25	4.08	0.16	7.22	0.0001
Error	3415	77.33	0.02		
Total	4169	316.98			

Anexo 6

Área foliar de seis especies vegetal en el tratamiento con y sin *Pteridium aquilinum*.

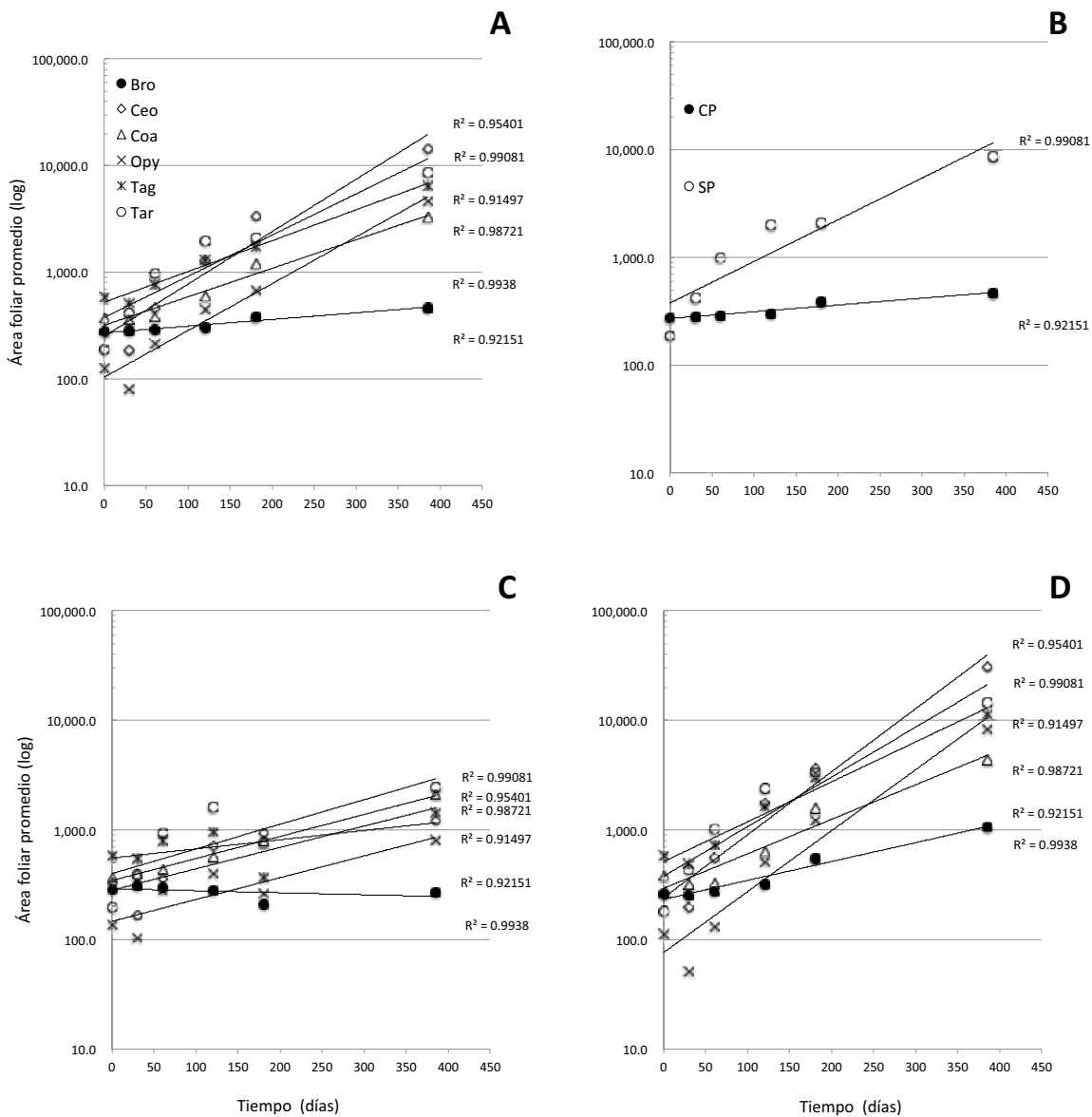


Figura A.6. Área foliar registrada durante un año de las especies vegetales *Brosimum alicastrum* (Bro), *Cedrela odorata* (Ceo), *Cojoba arborea* (Coa), *Ochroma pyramidale* (Opy), *Tabebuia guayacan* (Tag) y *Tabebuia rosea* (Tar). A) Área foliar de todas las especies. B) Área foliar en ambos tratamientos, con *Pteridium aquilinum* (CP) y sin *Pteridium aquilinum* (SP). C) Área foliar en el tratamiento con *Pteridium aquilinum*. D) Área foliar en el tratamiento sin *Pteridium aquilinum*.

Tabla A.6. Modelo general del análisis de varianza de medidas repetidas para evaluar el área foliar en las especies vegetales *Brosimum alicastrum*, *Cedrela odorata*, *Cojoba arborea*, *Ochroma pyramidale*, *Tabebuia guayacan* y *Tabebuia rosea*, sometidas al tratamiento con interacción de *Pteridium aquilinum* y sin interacción, durante un año.

Fuente	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Constante	1	32060.1	32060.1	113910	0.0001
Tratamiento	1	22.53	22.53	80.06	0.0001
Especie	5	167.58	33.51	119.08	0.0001
Tratamiento x especie	5	14.25	2.85	10.12	0.0001
Individuos	683	192.23	0.28	3.75	0.0001
Tiempo	5	573.85	114.77	1532.3	0.0001
Tratamiento x tiempo	5	50.07	10.01	133.71	0.0001
Especie x tiempo	25	85.17	3.40	45.48	0.0001
Trat. x especie x tiempo	25	13.45	0.53	7.18	0.0001
Error	3415	255.78	0.07		
Total	4169	1561.87			