



El Colegio de la Frontera Sur

Influencia de la morfología de árboles dispersos en potreros
sobre la regeneración vegetal bajo su copa

TESIS

presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestro en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural
Con orientación en Gestión de Ecosistemas y Territorios

Por

Alfonso Juárez García

2017



El Colegio de la Frontera Sur

Villahermosa, Tabasco, 31 de mayo de 2017.

Las personas abajo firmantes, integrantes del jurado examinador de:

Alfonso Juárez García

hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada:

“Influencia de la morfología de árboles dispersos en potreros sobre la regeneración vegetal bajo su copa”

para obtener el grado de **Maestro en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural.**

	Nombre	Firma
Director	Dr. Pablo Martínez Zurimendi	_____
Asesora	Dra. Marivel Domínguez Domínguez	_____
Asesor	Dr. Bruce G. Ferguson	_____
Asesor	Dr. Gilberto Villanueva López	_____
Sinodal adicional	Dr. Manuel J. Cach Pérez	_____
Sinodal adicional	Dr. José Luis Martínez Sánchez	_____
Sinodal suplente	Dr. Hans van der Wal	_____

Agradecimientos

Esta tesis es producto del trabajo y apoyo colectivo de varias personas, por lo cual es debido agradecerles y hacerlas parte del proyecto:

A mi comité tutorial: integrado por mi tutor, el Dr. Pablo Martínez Zurimendi, y mis asesores, la Dra. Marivel Domínguez Domínguez, Dr. Bruce G. Ferguson y el Dr. Gilberto Villanueva López que estuvieron en todo momento durante la realización de esta investigación. Estoy muy agradecido por sus atinadas observaciones y sus constantes motivaciones que me permitieron concluir esta etapa de mi formación profesional.

A los sinodales: Dr. Manuel J. Cach Pérez, Dr. José Luis Martínez Sánchez y Dr. Hans van der Wal que revisaron la tesis, y aportaron valiosos comentarios que ayudaron a mejorar sustancialmente este trabajo.

A mis compañeros de maestría del posgrado de Ecosur de la unidad Villahermosa y compañeros de curso en las demás unidades, así también a las personas con las que compartí mi estancia en el estado de Tabasco, que hicieron de esta temporada más amigable.

Estoy muy agradecido con El Colegio de la Frontera Sur, unidad Villahermosa por permitirme disponer de sus instalaciones y equipos, al personal que ahí labora, por hacer de mi tesis posible. De gran importancia fue la beca Conacyt, que me permitió estudiar el posgrado.

ÍNDICE DE CONTENIDO

RESUMEN.....	1
Capítulo I. INTRODUCCIÓN	2
Capítulo II. REGENERACIÓN FORESTAL EN SUELOS AGROPECUARIOS DEL NEOTRÓPICO	5
Regeneración natural y sucesión secundaria.....	5
Trayectoria sucesional del proceso de regeneración	6
Factores que influyen en la trayectoria sucesional y afectan el proceso regenerativo .	9
El papel de la vegetación remanente en la regeneración natural.....	13
La restauración ecológica como enfoque para alcanzar la regeneración.....	14
Síntesis	16
Capítulo III. Artículo sometido a la Revista Agrociencia: EFECTO DE ÁRBOLES NÚCLEO EN LA REGENERACIÓN DE ESPECIES ARBÓREAS EN POTREROS DEL SUROESTE DE MÉXICO.....	17
Capítulo IV. CONCLUSIONES	40
LITERATURA CITADA	41

RESUMEN

La sucesión forestal es el proceso de cambio gradual en el tiempo de atributos como la composición florística y estructura de la vegetación en sitios perturbados. La trayectoria de este proceso es complejo y difícil de predecir, ya que depende de factores como la calidad del sitio, disponibilidad de fuentes regenerativas, desempeño y rasgos funcionales de las especies, así como las interacciones inter e intraespecíficas. Es importante, considerar los factores que intervienen en la etapa inicial de la sucesión, ya que ello influirá en la posterior trayectoria. En potreros y campos agrícolas abandonados, hay una variedad de árboles remanentes (árboles núcleo), bajo los cuales llega una abundante y diversa lluvia de semillas que logran germinar y establecerse debido a las condiciones ambientales favorables bajo su copa. El uso de árboles núcleo para iniciar la sucesión implica conocer la influencia de la variedad de árboles en potreros, y el efecto del forrajeo del ganado sobre la vegetación que se establece bajo su copa. Para abordar este tópico, se planteó el objetivo de analizar la influencia de las características de árboles núcleo sobre la composición, la diversidad y el crecimiento de la comunidad arbórea incipiente debajo de sus copas. En seis potreros se seleccionaron cinco árboles de las especies *Andira inermis*, *Cordia alliodora*, *Tabebuia rosea*, *Sabal mexicana*, *Sapium lateriflorum* y *Zanthoxylum riedelianum*, de los cuales dos individuos se cercaron (para excluir el ganado) y tres no, durante un periodo de 11 meses. Se encontró que la especie de árbol núcleo y el efecto de cercado influyen en la estructura de la comunidad de plántulas arbóreas establecidas. El crecimiento de las plántulas fue dependiente del árbol núcleo y la riqueza de plántulas se relacionó con las variables de copa del árbol núcleo. El efecto del ganado no representó un factor limitante en la regeneración de plántulas arbóreas.

Palabras clave: regeneración natural, diversidad en potreros, arquitectura arbórea y sistema silvopastoril.

Capítulo I. INTRODUCCIÓN

Los sistemas silvopastoriles como los árboles dispersos en potreros y las cercas vivas, proveen una mayor productividad en la ganadería por mejorar el bienestar animal y ofrecer fuentes de forraje (Barragán-Hernández et al. 2015). La vegetación presente en los potreros permite el reciclaje de nutrientes por el aporte de hojarasca y evitan la erosión del suelo (Jose 2009). La cobertura arbórea de las pasturas también favorece una mejor calidad del aire y agua, se mitigan inundaciones, se captura carbono y se promueve la conservación de la biodiversidad por la disponibilidad de hábitat (Jose 2009).

La composición arbórea de los potreros es diversa, y varía entre regiones y sistemas de manejo (Harvey et al. 2011; Juárez-García y Saragos-Méndez 2015), en general son árboles que han sido dejados por el productor en la etapa de desmonte y árboles que se establecen por semillas o por rebrote. Las especies arbóreas que logran establecerse en las condiciones ambientales y de manejo predominantes en los potreros (e.g. altos niveles de radiación solar, ramoneo del ganado y daños ocasionados por el manejo del potrero), deben cumplir además con los requerimientos del productor (e.g. uso maderable, frutal, forrajero o de sombra para el ganado), para evitar ser removidos por chapeo o uso de herbicidas (Esquivel et al. 2008; Martínez-Encino et al. 2013).

El mosaico formado por los diferentes sistemas productivos, la vegetación ribereña, los remanentes forestales y áreas en procesos de regeneración, forman un paisaje agropecuario heterogéneo (Guevara y Laborde 2012). Este paisaje proporciona una variedad de hábitats para la flora y fauna, permite la conectividad de los fragmentos forestales y facilita la recuperación de la vegetación en sitios abandonados (Fahrig et al. 2011).

En el contexto de la restauración ecológica y para este caso, los árboles en potreros serán considerados como árboles núcleo (Guevara et al. 1986), haciendo referencia a aquellos árboles aislados que facilitan el establecimiento de la vegetación bajo su copa y generan núcleos de regeneración (nucleación) (Yarranton y Morrison 1974). Los árboles núcleo atraen dispersores (e.g. aves y pequeños mamíferos) que favorece la llegada de una gran diversidad y abundancia de semillas de especies arbóreas (Guevara y Laborde 1993; Galindo-González et al. 2000), además de que bajo su copa se generan

microambientes propicios para la germinación y establecimiento de las plántulas (Belsky et al. 1993; Vieira et al. 1994).

La composición y diversidad de la comunidad de especies arbóreas establecidas bajo los árboles núcleo depende de los rasgos individuales y la especie núcleo en cuestión (Derroire et al. 2016a). Las especies que presentan frutos carnosos atraen mayor abundancia y variedad de dispersores, que resulta en una mayor abundancia y diversidad de semillas (Guevara et al. 1986; Carrière et al. 2002a), lo cual posibilita el establecimiento de una mayor diversidad y abundancia de especies arbóreas (Cottee-Jones et al. 2016; Derroire et al. 2016a). Las dimensiones estructurales del árbol núcleo (dependientes de la altura y tamaño de la copa) se relacionan con la capacidad de generar un nicho para las plántulas (Toh et al. 1999; Duarte et al. 2010; Cottee-Jones et al. 2016). En términos generales, un mayor tamaño puede significar mayor visibilidad y protección, resultando en una mayor atracción de dispersores (Zahawi y Augspurger 2006; Vergne et al. 2016).

En potreros activos (potreros que se encuentran en uso ganadero), el ganado es otro factor que influye de manera directa en la dispersión de semillas y el establecimiento de las plántulas, ya que realiza un forrajeo selectivo sobre algunas especies y promueve la dispersión de otras (Griscom et al. 2009; de Souza Olivera et al. 2010). Entonces, el efecto del ganado actúa como filtro en el establecimiento de las plántulas (Posada et al. 2000).

Conocer cómo las características de distintas especies de árboles núcleo en los potreros y la exclusión e inclusión del ganado influyen sobre las plantas reclutadas será de gran importancia, ya que permite comprender la sucesión inicial y posterior trayectoria (Mesquita et al. 2001; Slocum 2001); así como las especies de plántulas que no son limitadas por el efecto del ganado y que puedan iniciar la nucleación (Esquivel et al. 2008; Cottee-Jones et al. 2015).

A partir del contexto anterior, si un grupo de árboles núcleo de diferentes especies y tamaños son cercados para excluir el ganado y otros no, surgen las siguientes interrogantes: ¿La estructura y el crecimiento de la comunidad de plántulas establecidas bajo la copa será diferente entre los árboles núcleo? ¿El efecto del ganado influye en la

composición y diversidad de las plántulas establecidas? ¿Existe relación entre las variables de copa del árbol núcleo con la diversidad de plántulas establecidas?

Se plantearon las siguientes hipótesis: el factor árbol núcleo influirá en la estructura y el crecimiento de la comunidad de plántulas establecida bajo su copa, la segunda hipótesis fue: el efecto del cercado influirá en la estructura de la comunidad de plántulas establecida bajo su copa.

El objetivo general del presente estudio es analizar la influencia de las características de árboles núcleo sobre la composición, diversidad y el crecimiento de la comunidad arbórea incipiente debajo de sus copas. Específicamente se busca analizar la composición y diversidad de las especies arbóreas establecidas; comparar el crecimiento de las plántulas arbóreas establecidas bajo distintos árboles núcleo; analizar la relación de la diversidad de la vegetación regenerada con variables de copa de los árboles núcleo. Este conocimiento será de utilidad en la recomendación de especies núcleos útiles para iniciar la recuperación de potreros abandonados y determinar las especies arbóreas que mejor desempeño presentan en potreros activos y que puedan utilizarse para enriquecer la cobertura arbórea en los potreros o en programas de reforestación.

La presente tesis es de tipo no monográfica. El capítulo II presenta una revisión de la trayectoria sucesional y los factores que intervienen en la regeneración de selvas tropicales, luego del uso agropecuario que ayudarán a comprender este complejo proceso. El capítulo III corresponde al artículo sometido a la revista científica Agrociencia, y finalmente en el capítulo IV se presentan las conclusiones de la tesis.

Capítulo II. REGENERACIÓN FORESTAL EN SUELOS AGROPECUARIOS DEL NEOTRÓPICO

Regeneración natural y sucesión secundaria

La regeneración natural es el proceso que permite a los ecosistemas forestales recuperar su cobertura vegetal luego de sufrir eventos de perturbación antrópicas o naturales de gran magnitud, es decir, auxilia al ecosistema a volver al estado anterior a la perturbación (Martínez-Ramos 1994; Chazdon y Guariguata 2016). En las selvas tropicales por ejemplo, los frecuentes disturbios ocasionados por la caída de grandes árboles o ramas crean claros al interior de la selva que ocasionan un cambio drástico en las condiciones ambientales (Denslow 1987), dicho cambio genera nuevos hábitats para el establecimiento de especies demandantes de luz y la liberación del crecimiento de especies ya establecidas (Brienen et al. 2010). Así, esta serie de disturbios naturales propios del ecosistema y su recuperación por medio de la regeneración permiten la coexistencia de una gran diversidad de especies de plantas (Denslow 1987; Martínez-Ramos 1994). La propiedad de los ecosistemas que permite su recuperación después de los disturbios, es su capacidad de resiliencia (que sucede por mecanismos de regeneración natural y sucesión ecológica) y se refiere a que los ecosistemas no son entes estáticos sino que se encuentran en constante cambio y tienden a autoorganizarse (Clewel y Aronson 2013; Chazdon 2014).

La descripción del proceso (fases o etapas) de la regeneración natural se asemeja y está relacionado con la sucesión, que se entiende como los cambios en la composición y estructura ecosistémica en una escala espacial y temporal (Finegan 1984). La sucesión puede ser de dos formas de acuerdo al ecosistema en que se desarrolla: la primaria que ocurre en sitios donde anteriormente no había suelo, ni vegetación; y la secundaria que sucede en sitios que sí albergaban vegetación con anterioridad (por ejemplo la sucesión en campos agropecuarios que fueron abandonados) (Finegan 1984; Guariguata y Ostertag 2001).

La sucesión es un proceso difícil de predecir. Se han propuesto varios modelos teóricos para explicar la trayectoria sucesional. Estos modelos coinciden en que la sucesión

resulta de una combinación de mecanismos que son influidos por eventos estocásticos intrínsecos al sitio (Pickett et al. 1987; Guariguata y Ostertag 2001; Norden et al. 2015; Arroyo-Rodríguez et al. 2015). Connell y Slatyer (1977) proponen la existencia de tres mecanismos por los cuales se desarrolla la sucesión: facilitación, tolerancia e inhibición, que pueden actuar en cualquiera de estos modelos.

La sucesión en tierras agrícolas sucede en su fase inicial por mecanismos de facilitación (modelo de facilitación), donde la vegetación leñosa remanente y pionera favorece la colonización de especies vegetales que mejoran las condiciones para el establecimiento de grupos posteriores (Connell y Slatyer 1977; Denslow 1987; Pickett et al. 1987; Martínez-Ramos 1994). En etapas intermedias, la tolerancia (modelo de tolerancia) permite la coexistencia de los diferentes grupos funcionales de plantas (e.g. herbáceas, arbustivas, lianas y árboles), pero el ajuste de la comunidad sucederá por efectos de denso-dependencia o competencia intra- e interespecífica que conllevará a una alta tasa de mortalidad. En etapas avanzadas o de clímax, donde los niveles de luz del sotobosque son muy bajos y tienden a inhibir el establecimiento de otras plantas. El establecimiento de especies arbóreas en el sotobosque dependerá de la abertura de claros (que puede suceder por la mortalidad de los árboles del dosel o perturbaciones naturales) que proporcionan nichos para la germinación de nuevas plántulas, su establecimiento y el crecimiento de la regeneración de avanzada (Connell y Slatyer 1977; Denslow 1987; Pickett et al. 1987; Martínez-Ramos 1994).

Trayectoria sucesional del proceso de regeneración

El modelo de sucesión esperado es aquel donde la sucesión forestal ocurre de manera gradual y ordenada respecto a la composición y estructura florística que permite alcanzar un estado maduro o pre disturbio (Pickett et al. 1987; Guariguata y Ostertag 2001).

En las primeras etapas de sucesión hay una relación positiva creciente con la edad sucesional del sitio en regeneración respecto a la abundancia, biomasa y riqueza de especies arbóreas, tanto especies comunes y raras, mientras que esta relación suele ser negativa para especies herbáceas (Uhl et al. 1988; Aide et al. 1995; Cheung et al. 2010;

Lohbeck et al. 2015; Rocha et al. 2016). Las variables altura y diámetro de las plantas arbóreas también aumentan (Uhl et al. 1988; Aide et al. 1995) y ocurren cambios en el área basal y volumen de fustales por el mecanismo de auto aclareo (Rocha et al. 2016). Dichos cambios ocurridos por la sucesión influyen en la mejora de los nutrientes del suelo, lo que está relacionado con la acumulación de biomasa vegetal y reciclaje de nutrientes (Buschbacher et al. 1988; Lohbeck et al. 2015).

La descripción del proceso de regeneración y las etapas sucesionales ha hecho necesario la clasificación de la vegetación regenerada en grupos o gremios, para tal caso se utilizará la clasificación en plantas pioneras y no pioneras (Swaine y Whitmore 1988). Las plantas pioneras son especies de vida corta y crecimiento rápido, se dispersan en grandes distancias por mecanismos como el viento y vertebrados voladores, poseen semillas pequeñas con cotiledones mayormente fotosintéticos, las cuales reaccionan a los cambios de temperatura y luz para germinar. Las no pioneras son de vida larga y crecimiento lento, se dispersan a distancias cortas, principalmente por mamíferos grandes, roedores y aves, sus semillas son de tamaño superior, con cotiledones de reserva, y en ellas la luz no influye de manera importante en la germinación (Bazzaz 1979; Finegan 1984).

La información florística obtenida por medio de cronosecuencias y parcelas de monitoreo a largo plazo en sitios en regeneración ha permitido definir etapas de la sucesión, composición y estructura florística asociada (Finegan 1996; Guariguata y Ostertag 2001):

Colonización inicial (1-5 años). Es la primera etapa de sucesión e inicia con el establecimiento de especies herbáceas, arbustos y helechos que crean condiciones adecuadas para el establecimiento de otras especies sucesionales más avanzadas. En esta etapa comienza el establecimiento de las primeras especies arbóreas pioneras (considerado como mecanismo de facilitación) (Finegan 1996; Guariguata y Ostertag 2001). Especies arbóreas comunes de bajo porte son de los géneros *Piper* y *Solanum*.

Desarrollo temprano (5-20 años). Dominado por especies pioneras de corta vida que logran establecerse en conjunto con las herbáceas que predominaban en la etapa inicial. En esta etapa se crea un dosel que inhibe el establecimiento de especies herbáceas y el

crecimiento o la supervivencia de las existentes. La riqueza y abundancia de especies y la biomasa aumentan, y la calidad del suelo mejora por el aporte de hojarasca y restos vegetales provenientes de la mortalidad de individuos debido al autoaclareo (Finegan 1996; Guariguata y Ostertag 2001; Rocha et al. 2016). Algunas de estas especies son de los géneros *Cecropia*, *Ochroma*, *Heliocarpus*, *Trichospermum*, *Myriocarpa*, *Urera* y *Solanum*.

Desarrollo tardío (20-100 años). La vegetación predominante son especies pioneras de vida larga, usualmente de mayor altura que las pioneras de corta vida, la diversidad de plantas arbóreas suele ser alta. En esta etapa hay presencia de perturbaciones en pequeña escala (claros del bosque), regeneración de avanzada (banco de plántulas), almacenamiento de nutrientes en la biomasa vegetal, baja heterogeneidad espacial en los niveles de luz del sotobosque (Finegan 1996; Guariguata y Ostertag 2001). Las especies típicas de esta fase son principalmente de los géneros *Alchornea*, *Cordia*, *Rollinia*, *Guazuma*, *Goupia*, *Inga*, *Jacaranda*, *Laetia*, *Simarouba*, *Spondias*, *Trema*, *Vochysia*, *Vismia*, y otras de mayores tallas como *Ceiba* y *Ficus* (Finegan 1996; Finegan y Delgado 2000; Guariguata y Ostertag 2001).

Bosque maduro (100-400 años). Es la etapa avanzada de la sucesión, se caracteriza por un dosel estratificado compuesto por especies tolerantes a la sombra, la presencia de grandes árboles y la presencia de claros debido a la caída de árboles maduros (Finegan 1984; Guariguata y Ostertag 2001). Los géneros de especies arbóreas comunes son *Calycophyllum*, *Pseudolmedia*, *Brosimum*, *Nectandra*, *Pouteria*, *Psychotria* y *Guarea*. El dosel formado presenta una alta heterogeneidad en los niveles de luz que llegan al sotobosque, lo cual permite el desarrollo de la regeneración de avanzada por especies tolerantes a la sombra (Guariguata y Ostertag 2001). En los claros formados se establecen especies pioneras y se libera el crecimiento de especies no pioneras, lo cual genera la dinámica sucesional típica de las selvas tropicales y su característica riqueza de plantas (Denslow 1987; Martínez-Ramos 1994; Brienen et al. 2010).

Factores que influyen en la trayectoria sucesional y afectan el proceso regenerativo

Son muchos los condicionantes que influyen en el desarrollo sucesional, pero se pueden agrupar en cuatro grandes factores (calidad del sitio, disponibilidad de fuentes regenerativas, desempeño y rasgos funcionales de las especies e interacciones inter e intraespecíficas) que afectan de manera significativa en la etapa inicial de la regeneración. Además, los factores mencionados podrán interactuar con los demás y se desarrollarán en escalas espaciales y temporales (Pickett et al. 1987; Guariguata y Ostertag 2001; Martínez-Ramos y Ximena 2007; Chazdon 2014). Tales procesos subyacen a la trayectoria sucesional.

Calidad del sitio. La trayectoria sucesional es influida en gran magnitud por las condiciones ambientales del sitio, los niveles de degradación que presente y la capacidad de ofrecer condiciones adecuadas (temperatura, humedad, nutrientes, etc.) para la germinación y establecimiento de las plantas que colonizan el sitio (Finegan 1996; Guariguata y Ostertag 2001; Martínez-Ramos y Ximena 2007; Arroyo-Rodríguez et al. 2015).

La historia de uso del suelo o legado representan las condiciones sobre las cuales el sitio ha estado sometido a perturbaciones, y la extensión y magnitud de éstas (Mesquita et al. 2015; Norden et al. 2015). Los usos del suelo que han sido leves y por poco tiempo en terrenos inmersos en una matriz que garantizan una fuente de propágulos, tiene alta capacidad regenerativa (Uhl et al. 1988). Usos intensivos y prolongados del suelo reducen la capacidad regenerativa, ya que los mecanismos de dispersión como el banco de semillas y rebrotes permanecen ausentes y las condiciones del suelo pobre en nutrientes y compactado limitan el desarrollo de la vegetación (Buschbacher et al. 1988; Holl 1999; Guevara et al. 2005).

Disponibilidad de fuentes regenerativas. Las fuentes de propágulos por medio de los cuales inicia la regeneración (banco de semillas, lluvia de semillas, rebrotes o banco de plántulas) dependen del paisaje donde se encuentran, del sitio, de la composición y estructura de los remanentes forestales, y de su conectividad. En los casos favorables

facilitan una pronta recuperación de la vegetación ya que representan la fuente y el origen del flujo de propágulos (Fahrig et al. 2011; Arroyo-Rodríguez et al. 2015; Charles et al. 2016).

La intensidad y frecuencia del uso en las pasturas debilita los mecanismos de regeneración, y con ello se favorece una dominancia de plantas herbáceas, malezas y plantas no nativas (Guevara et al. 2005; López-Toledo y Martínez-Ramos 2011). Cuando los mecanismos de regeneración local no están disponibles, la regeneración dependerá de propágulos provenientes de la vegetación local remanente o del paisaje y de la actividad de los dispersores (Guevara y Laborde 1993; Laborde et al. 2008; Herrera y Garcia 2009).

La riqueza y abundancia con que lleguen las semillas al sitio en regeneración es dependiente de la distancia a los remanentes forestales, la mayor parte de las semillas se dispersan a unos cuantos metros del borde del bosque a sitios abiertos (Holl 1999; Martinez-Garza y Gonzalez-Montagut 1999; Cubiña y Aide 2001; Vergne et al. 2016). La escases de dispersión de propágulos de los remantes forestales a sitios abiertos es amortiguado por la vegetación remanente en el sitio, como los árboles o arbustos aislados que proporcionan propágulos y además atraen fauna dispersora que deposita semillas bajo sus copas (Guevara y Laborde 1993; Vieira et al. 1994; Carrière et al. 2002a; Vieira y Gandolfi 2006; Martin et al. 2009).

Desempeño y rasgos funcionales de las especies. El desempeño de las diferentes especies de plantas en el proceso de regeneración depende de sus ciclos de vida (por ejemplo, floración, fertilización, fructificación, diseminación de las semillas; y la germinación, supervivencia, crecimiento y establecimiento de las plántulas) y de los rasgos o atributos funcionales que presentan en las condiciones ambientales donde se establezcan (Jordano et al. 2004; Villar et al. 2004). En este caso, las etapas analizadas corresponden a procesos de dispersión de semillas, germinación, supervivencia y crecimiento en estado de plántulas, el estado más crítico del ciclo de reproducción de las plantas (Holl et al. 2000; Dalling y Hubbell 2002; De la Peña-Domene et al. 2016).

La capacidad y eficiencia en la producción de frutos es indispensable para disponer de semillas fértiles que se diseminarán para poder colonizar nuevos sitios de acuerdo a su

mecanismo de dispersión (Ramírez 1997; Jordano et al. 2004). El mecanismo de dispersión es importante para la colonización: es el caso de las semillas dispersadas por fauna (dispersión zoócora), en específico aves y murciélagos que consumen una gran riqueza de frutos de plantas arbóreas y dispersan las semillas por amplias áreas (Galindo-González 1998; Ortiz-pulido et al. 2000). Las semillas dispersadas por viento (anemócoras) no necesitan de agentes dispersores específicos, y su pequeño tamaño, abundante producción y capacidad de dormancia les permite formar un banco de semillas viable (Howe y Smallwood 1982; Cubiña y Aide 2001; Dalling y Hubbell 2002; De la Peña-Domene et al. 2016).

Las plantas arbóreas con semillas pequeñas (mayormente pioneras) (Ressel et al. 2004; Wright et al. 2010) tienen bajas probabilidades de germinar y establecerse (Hooper, Condit, y Legendre 2002; Ceccon et al. 2016; De la Peña-Domene et al. 2016). Estas plantas presentan latencia dependiente de la luz que inhibe la germinación en ambientes con poca luz (Pearson et al. 2002), sufren altas tasas de depredación y mortalidad, pero presentan tasas de crecimiento rápido (Dalling y Hubbell 2002; Wright et al. 2010). La abundante producción y facilidad de dispersión de semillas de plantas pioneras las hace presentes en todas partes, dispuestas para aprovechar cualquier perturbación que les proporcione un lugar adecuado para establecerse (Hubbell et al. 1999; Wright et al. 2010). Por otra parte, las plantas arbóreas con semillas grandes (especies no pioneras) (Ressel et al. 2004; Wright et al. 2010) poseen cotiledones de reserva que les confieren mayor capacidad de germinar en capas profundas de hojarasca (Pearson et al. 2002) y sobrevivir en ambientes de poca luz (Hooper et al. 2002; Ceccon et al. 2016; De la Peña-Domene et al. 2016). Las semillas con grandes reservas tienen la capacidad de resistir la remoción y/o el ataque de insectos depredadores (Baraloto y Pierre-Michel 2007). Sin embargo las plantas de semillas grandes presentan en general un crecimiento lento (Baraloto y Pierre-Michel 2007; Wright et al. 2010).

La plasticidad fenotípica de las plántulas es de gran importancia, ya que les permite adaptarse a las condiciones imperantes del sitio donde emergen (Loik y Holl 1999; Piña y Arboleda 2010). Las plántulas con plasticidad fenotípica elevada son capaces de tirar las hojas en condiciones de alta luminosidad y de conservarlas en ambientes de sombra, lo cual les permite una mayor posibilidad de colonizar sitios con ambientes de luz

heterogéneos (Martínez-Garza et al. 2005; Martínez-Garza y Howe 2010). Las características distintivas de las diversas especies de plantas representan compromisos (trade-off) entre las diferentes etapas de desarrollo de las especies arbóreas (Dalling y Hubbell 2002; Wright et al. 2010; Ley-López et al. 2016).

En el caso de los árboles y arbustos remanescentes en los sitios en regeneración, se ha encontrado evidencia que los rasgos funcionales influyen en la composición y diversidad de la lluvia de semillas y el establecimiento de plántulas bajo su copa (Guevara et al. 1986; Carrière et al. 2002b; Guevara et al. 2004; Derroire et al. 2016a). Los árboles que poseen frutos carnosos y grandes dimensiones, suelen atraer mayor abundancia y diversidad de fauna que deposita una gran diversidad de semillas (principalmente de plantas zoócoras) en comparación con otros árboles (Guevara et al. 1986; Toh et al. 1999; Galindo-González et al. 2000; Slocum 2001; Carrière et al. 2002a; Cottee-Jones et al. 2016). Cuando los árboles son dioicos, la lluvia de semillas estará sesgada hacia los individuos femeninos, pues son los que presentan los frutos (Morelato Begnini y Tarabini Castellani 2013; Méndez-Toribio et al. 2014).

Interacciones intra e interespecíficas. Las interacciones negativas como la competencia (en especial por luz) con herbáceas y pastos afectan negativamente la germinación, la supervivencia, el crecimiento en diámetro y la altura de las plántulas arbóreas (Holl 1998; van Breugel et al. 2012). En otros casos, la vegetación herbácea y arbustiva pueden reducir la depredación de las semillas (Holl 2002), facilitar la germinación de semillas recalcitrantes (Holl 1999) y mejorar el desempeño y supervivencia de las plántulas pioneras o no pioneras, por reducción de la temperatura y luz en el sitio (Román Dañobeytia et al. 2007). En consecuencia cuando la competencia con otras plantas como hierbas, lianas o gramíneas sea un impedimento para el establecimiento de plántulas, será necesaria la remoción de éstas, sea por métodos de deshierbe manual, mecánico o con uso de herbicidas (Hooper et al. 2002; Elgar et al. 2014; César et al. 2016).

La dominancia de cohortes de poblaciones arbóreas de una sola especie influye en el establecimiento de otras especies, ya que las condiciones ambientales que se generan bajo el estrato arbóreo no son propicias para una gran variedad de plantas arbóreas

(Mesquita et al. 2001). La dominancia de un estrato compuesto por pocas especies arbóreas puede retrasar o modificar la sucesión en su composición y estructura vegetal, por lo cual deben contemplarse en esos casos aclareos de la especies más abundantes que favorezcan a las más escasas, para permitir el establecimiento de una mayor riqueza de especies (Finegan y Delgado 2000; Mesquita et al. 2015).

El papel de la vegetación remanente en la regeneración natural

La vegetación presente en los sitios sujetos a regeneración cumple una función importante, tanto en la sucesión primaria como en la sucesión secundaria y en diferentes ecosistemas. Los árboles que facilitan el establecimiento de otras especies, por mejora de las condiciones ambientales bajo su copa y/o atraen fauna dispersora de semillas, son considerados árboles núcleo (Yarranton y Morrison 1974; Guevara et al. 1986).

Diversos estudios han demostrado la influencia de la vegetación remanente sobre la lluvia y el banco de semillas (Guevara y Laborde 1993; Carrière et al. 2002a; Guevara et al. 2004), ya que al comparar con sitios abiertos, la diversidad y abundancia es mayor bajo el dosel de los árboles (Guevara et al. 1992; Zahawi y Augspurger 1999; Elmqvist et al. 2001; Guevara et al. 2004). La abundancia y diversidad de la lluvia de semillas es atribuida a la fauna dispersora, como las aves y murciélagos que perchan sobre los árboles, se alimentan de los frutos (también los utilizan como áreas de nidación, protección, etc.) y dispersan las semillas a otros sitios (Guevara y Laborde 1993; Guevara et al. 2004).

La aminoración de las condiciones ambientales estresantes y la mayor disponibilidad de nutrientes (mayores contenidos de nitrógeno, materia orgánica, fosforo, menor compactación) bajo la copa de los árboles (Belsky et al. 1993; Vieira et al. 1994; Rhoades 1997; Rhoades et al. 1998) favorece la emergencia y el establecimiento de las semillas que llegan, mientras la sombra del árbol inhiben el establecimiento de plantas herbáceas (Guevara et al. 1992; Carrière et al. 2002b; Guevara et al. 2004; Schlawn y Zahawi 2008; de Souza Olivera et al. 2010; Cottee-Jones et al. 2016). El efecto de los árboles núcleo será mayor en sitios con condiciones más limitantes en humedad (Derroire et al. 2016b).

La restauración ecológica como enfoque para alcanzar la regeneración

La regeneración natural ante las perturbaciones, sean naturales o antrópicas dependerá de la magnitud de éstas y, en muchos casos los factores que interactúan y afectan la trayectoria sucesional, pueden hacer este proceso lento (pudiendo tomar siglos), interrumpirlo o conducir a condiciones muy diferentes del sistema pre-disturbio (Finegan 1996; Aide et al. 2000; Guariguata y Ostertag 2001). Es necesario asistir la regeneración o restauración cuando el sitio o ecosistema no es capaz de recuperarse por sus propios mecanismos. La Sociedad Internacional para la Restauración Ecológica (SER 2004, pp 3) define la restauración como “el proceso de ayudar el restablecimiento de un ecosistema que se ha degradado, dañado o destruido”. “Un ecosistema se habrá recuperado cuando contenga suficientes recursos bióticos y abióticos que permitan continuar su desarrollo sin ayuda externa” (SER 2004, pp3). Los ecosistemas restaurados deben presentar atributos ecológicos propios de los ecosistemas de referencia (SER 2004; Clewell y Aronson 2013). Algunos de esos atributos primordiales son la composición de especies, la estructura de la comunidad, las condiciones ambientales similares a los ecosistemas de referencia y la integración de manera armoniosa en el contexto paisajístico, que en conjunto permitan lograr la funcionalidad ecológica y alcanzar un estado resiliente.

Existen varios enfoques para ayudar al restablecimiento de los ecosistemas, de acuerdo a Clewell y Aronson (2013) se pueden clasificar en cuatro, dependiendo de la intensidad del esfuerzo:

- Regeneración natural prescrita. La recuperación se debe al proceso de regeneración natural, las actividades básicas realizables son la eliminación del agente perturbador y la protección del sitio.
- Regeneración natural asistida. Se realizan esfuerzos mínimos para recuperar el medio físico, cuando éste está dañado. Se realizan deshierbe, liberación de las especies deseables y uso de diversas técnicas de nucleación.
- Reconstrucción parcial. Se opta por soluciones técnicas y asistencia de la regeneración mediante uso de maquinaria para abrir flujos o la siembra o plantación mecánicas.

- Reconstrucción completa. Hace uso completo de soluciones técnicas en general.

Los enfoques de restauración ecológica más ampliamente usados han sido la regeneración natural asistida y la reconstrucción parcial mediante el uso de plantaciones (Shoo y Catterall 2013; Bechara et al. 2016; Meli et al. 2017). La mayor cantidad de trabajos se han realizado en suelos con uso anterior agrícola y en áreas de aprovechamiento forestal (Meli et al. 2017). El enfoque a usar debe considerar una serie de factores para la planeación de la restauración ecológica (Martínez-Ramos y Ximena 2007). La intensidad de esfuerzo, dependerá en primera instancia de la resiliencia del ecosistema, de la historia de uso de la tierra y del paisaje que rodea al sitio (capacidad regenerativa del sitio) (Chazdon 2008; Holl y Aide 2011). En última instancia la intervención será definida por los resultados buscados en el proyecto y de la disponibilidad de los recursos (tiempo, dinero y mano de obra) (Chazdon 2008; Holl y Aide 2011).

Algunas técnicas basadas en mecanismos de facilitación como el uso de plantas nodrizas, que ofrecen condiciones ambientales favorables para el desarrollo de otras plantas bajo su dosel (Ren et al. 2008) han proporcionado mayores beneficios respecto al crecimiento y supervivencia, mejorando el desempeño en plantaciones de reforestación (Gómez-Aparicio et al. 2004; Padilla y Pugnaire 2006; Encino-Ruiz et al. 2013). Otro enfoque es la nucleación que parte de los procesos naturales de facilitación de la sucesión secundaria, el uso de esta técnica propicia una mayor lluvia de semillas, e incrementa la diversidad y supervivencia de las plántulas dentro de la cobertura vegetal núcleo (Yarranton y Morrison 1974; Reis et al. 2010; Bechara et al. 2016).

En sitios que aún cuentan con una alta capacidad regenerativa (Aide et al. 2000; Martínez-Ramos y Ximena 2007), muchas veces solo será necesario eliminar la perturbación, proteger el sitio (por ejemplo cercando contra herbívoros como el ganado), la remoción de herbáceas, gramíneas y de las lianas (Aide et al. 2000; Shoo y Catterall 2013). En otros casos será necesario realizar plantaciones de enriquecimiento y técnicas de nucleación (e.g. perchas artificiales, madrigueras, transposición de suelos, núcleo de diversidad o plantaciones en islas y lluvia de semillas) para facilitar el establecimiento de una mayor diversidad florística (Reis et al. 2010; Elgar et al. 2014; Bechara et al. 2016).

El uso combinado de varias técnicas de restauración resulta efectiva para acelerar la regeneración de ecosistemas degradados, y logra los objetivos de la restauración mientras que requiere de baja inversión en recursos (Reis et al. 2010; Shoo y Catterall 2013; Bechara et al. 2016).

La importancia de hacer restauración ecológica y los motivos para realizarla son variados, desde aspectos personales, culturales, socioeconómicos y ecológicos (Clewel y Aronson 2013). La valoración de los diversos ecosistemas (selvas tropicales, bosques templados, humedales, arrecifes, etc.) y su recuperación radica en la biodiversidad y los servicios ecosistémicos que proporcionan y su beneficio de manera directa o indirecta al bienestar humano (Millennium Ecosystem Assessment 2005). Además de que muchas selvas tropicales se encuentran en regeneración, en estado de bosques secundarios, y tienen el potencial de recuperar de manera rápida altos niveles de biomasa, lo cual permite mitigar los efectos del cambio climático por la absorción de dióxido de carbono (Chazdon et al. 2016; Poorter et al. 2016). Así, la manera de hacer de la restauración ecológica un proceso factible es crear redes de trabajo, hacer partícipes a todos los actores sociales y hacer hincapié en los beneficios ambientales que nos proveen los ecosistemas (Meli et al. 2016).

Síntesis

La recuperación de la vegetación en suelos agrícolas abandonados es un proceso que depende de factores como calidad del sitio, disponibilidad de fuentes regenerativas, desempeño y rasgos funcionales de las especies e interacciones inter e intraespecíficas. La interacción y estado de los factores determinantes de la regeneración definirán la capacidad de regeneración del sitio en cuestión. La vegetación remanente como los árboles aislados cumple un papel esencial para acelerar la regeneración, ya que son fuente de propágulos y bajo su copa se genera una abundante y diversa lluvia de semillas producto de la atracción de dispersores. Cuando la capacidad de regeneración del sitio sea baja se tendrá que hacer uso de una combinación de diversas técnicas de restauración ecológica de acuerdo a la capacidad regenerativa del sitio, la disponibilidad de recursos y los objetivos planteados en los proyectos de restauración.

**Capítulo III. Artículo sometido a la Revista Agrociencia: EFECTO DE ÁRBOLES
NÚCLEO EN LA REGENERACIÓN DE ESPECIES ARBÓREAS EN POTREROS DEL
SUROESTE DE MÉXICO**

EFFECTO DE ÁRBOLES NÚCLEO EN LA REGENERACIÓN DE ESPECIES ARBÓREAS EN POTREROS DEL SUROESTE DE MÉXICO

Alfonso Juárez-García¹, Pablo Martínez-Zurimendi*^{1,2}, Bruce G. Ferguson³, Marivel
Domínguez-Domínguez⁴ y Gilberto Villanueva-López¹

RESUMEN

Los árboles que facilitan el establecimiento de especies arbóreas bajo su copa (árboles núcleo) y favorecen la creación de núcleos de regeneración, se han empleado en proyectos de restauración ecológica en potreros y tierras agrícolas abandonadas. Sin embargo, el uso de árboles núcleo implica conocer la influencia de la variedad de especies de árboles en potreros y el efecto del forrajeo del ganado en la vegetación que se establece bajo la copa. El objetivo del estudio fue analizar la composición, diversidad y el crecimiento de plántulas de especies arbóreas establecidas bajo árboles núcleo en potreros. La hipótesis fue que el factor árbol núcleo y el efecto del cercado influyen en la estructura y el crecimiento de la comunidad de plántulas establecida bajo su copa. El diseño experimental fue de la siguiente manera: se seleccionaron cinco árboles de seis especies (*Andira inermis*, *Cordia alliodora*, *Tabebuia rosea*, *Sabal mexican*, *Sapium lateriflorum* y *Zanthoxylum riedelianum*), de cada especie se cercaron dos individuos (para excluir el ganado) por 11 meses y tres permanecieron sin cercar. El estudio se realizó en seis potreros. La composición de plántulas arbóreas respecto al factor árbol núcleo y cercado se evaluó mediante estadística multivariante (test ANOSIM y gráficos de ordenación y clasificación), el crecimiento en altura fue analizado mediante análisis de varianza y la relación de variables de copa del árbol núcleo con la diversidad de plantas registradas mediante correlación. La especie de árbol núcleo y el efecto de cercado influyeron en la estructura de la comunidad de plántulas arbóreas establecidas. El crecimiento de las plántulas dependió del árbol núcleo y la riqueza se relacionó con las variables

¹ El Colegio de la Frontera Sur, Carretera a Reforma km 15.5 s/n Ra Guineo 2a sección, 86280 Villahermosa, Tabasco, México (pmartinez@ecosur.mx).

² Sustainable Forest Management Research Institute Uva-INIA, ETS Ingenierías Agrarias, Universidad de Valladolid, Av. de Madrid núm. 57, Palencia, España, 34007.

³ Departamento de agricultura, sociedad y ambiente, El Colegio de la Frontera Sur, Carretera Panamericana y Periférico Sur S/N, Barrio María Auxiliadora, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas CP 29290, México.

⁴ Colegio de Postgraduados, Campus Tabasco. Perif. Carlos A. Molina, Km. 3.5, Carr. Cárdenas-Huimanguillo, AP 24, H. Cárdenas, Tabasco, México 86500, 86500.

de copa del árbol núcleo. El efecto de inclusión del ganado (cercado) no limitó el establecimiento de plántulas arbóreas como *T. rosea*, *C. odorata*, *S. lateriflorum* y *G. ulmifolia*. Especies arbóreas con regeneración activa tienen el potencial para la implementación y enriquecimiento de sistemas silvopastoriles en potreros o iniciar la regeneración del sitio en potreros abandonados. Es evidente la importancia de considerar una diversidad de especies de árboles núcleo que varíen en su arquitectura arbórea.

Palabras clave: *Andira inermis*, *Cordia alliodora*, *Tabebuia rosea*, *Sabal mexican*, *Sapium lateriflorum* y *Zanthoxylum riedelianum*.

INTRODUCCIÓN

Los sitios de pastoreo del ganado bovino, conocidos localmente como potreros, permiten el desarrollo de sistemas silvopastoriles como árboles dispersos en potreros y cercos vivos, que en conjunto con la vegetación ribereña, los remanentes forestales y áreas en procesos de regeneración forman un paisaje agropecuario (Guevara y Laborde, 2012). Esto permite la conectividad de los fragmentos forestales, y crean variedad de hábitats para la flora y fauna (Fahrig *et al.*, 2011).

La composición arbórea de los potreros es diversa, y varía entre regiones y sistemas de manejo (Harvey *et al.*, 2011; Juárez-García y Saragos-Méndez, 2015). En general son árboles que el productor ha dejado en la etapa de desmonte y árboles de especies pioneras que tienen la capacidad de establecerse en las condiciones microambientales dominantes en los potreros y que el productor decide retener porque representa algún uso maderable, frutal, forrajero o de sombra para el ganado (Esquivel *et al.*, 2008; Martínez-Encino *et al.*, 2013).

La inclusión de árboles en la ganadería (sistemas silvopastoriles) proporciona servicios ambientales a escala local, regional y global (Jose, 2009). Localmente (en los potreros) hay reciclaje de nutrientes del suelo, que se favorece por el aporte de hojarasca de la cobertura arbórea y evita la erosión del suelo (Jose, 2009). Árboles y arbustos palatables son fuente de forraje y sombra para el ganado, lo cual mejora la ganancia de carne y leche (Barragán-Hernández *et al.*, 2015). En una escala regional o global se favorece una mejor calidad del aire y agua, se mitigan inundaciones, se captura carbono y se promueve la conservación de la biodiversidad por la disponibilidad de hábitat (Jose, 2009).

En el contexto de la restauración ecológica y para este caso, los árboles en potreros serán considerados como árboles núcleo (Guevara *et al.*, 1986), en relación a aquellos árboles aislados que facilitan el establecimiento de la vegetación bajo su copa, creando núcleos de regeneración

(nucleación) (Yarranton y Morrison, 1974). Los árboles núcleo atraen una variedad de dispersores que favorecen la llegada de una gran riqueza de semillas de especies arbóreas (Guevara y Laborde, 1993; Galindo-González *et al.*, 2000) y bajo su copa se generan microambientes propicios para la germinación y establecimiento de plántulas (Belsky *et al.*, 1993; Vieira *et al.*, 1994).

La composición y diversidad de la comunidad de plantas arbóreas establecidas bajo los árboles núcleo depende de los rasgos individuales y las especies núcleo en cuestión (Derroire *et al.*, 2016). Las especies que presentan frutos carnosos atraen mayor abundancia de dispersores, que resulta en una mayor abundancia y diversidad de semillas (Guevara *et al.*, 1986; Carrière *et al.*, 2002a), lo cual posibilita el establecimiento de una mayor diversidad y abundancia de plantas arbóreas (Cottee-Jones *et al.*, 2016; Derroire *et al.*, 2016). Otros rasgos del árbol núcleo son las dimensiones estructurales (dependientes de la altura y tamaño de la copa) que se relacionan con la capacidad de generar un mayor nicho para las plántulas (Toh *et al.*, 1999; Duarte *et al.*, 2010; Cottee-Jones *et al.*, 2016). Mientras que un mayor tamaño puede significar mayor visibilidad y protección para la atracción de dispersores (Zahawi y Augspurger, 2006; Vergne *et al.*, 2016).

En los potreros, el ganado es otro factor que influye de manera directa en la dispersión de semillas y el establecimiento de las plántulas, ya que realiza un forrajeo selectivo sobre algunas especies y promueve la dispersión de otras (Griscom *et al.*, 2009; de Souza Olivera *et al.*, 2010). El pastoreo por parte del ganado actúa como filtro en el establecimiento de las plántulas (Posada *et al.*, 2000).

Es relevante entonces considerar las especies de árboles núcleo en los potreros y el efecto de exclusión e inclusión del ganado en las plantas reclutadas, ya que esto permite describir la sucesión inicial y trayectoria posterior (Mesquita *et al.*, 2001; Slocum, 2001) y cómo las plántulas que no son limitadas por el efecto del ganado pudieran iniciar la nucleación (Esquivel *et al.*, 2008; Cottee-Jones *et al.*, 2015). Este conocimiento será de utilidad en la recomendación de especies núcleos útiles para iniciar la recuperación de potreros abandonados y determinar las especies arbóreas que mejor desempeño presentan en potreros activos y que puedan utilizarse para enriquecer la cobertura arbórea en los potreros o en programas de reforestación. El objetivo del estudio fue analizar la composición, diversidad y el crecimiento de plántulas de especies arbóreas establecidas bajo árboles núcleo en potreros activos. La hipótesis fue que el factor árbol núcleo y el efecto del cercado influyen en la estructura y el crecimiento de la comunidad de plántulas establecida bajo su copa.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio es la región Bajo Mixe del estado de Oaxaca, en el municipio de San Juan Mazatlán, en el Suroeste de México (Figura 1). La vegetación remanente comprende selva alta y mediana perennifolia, suelos predominantes de tipo luvisol, con clima cálido húmedo. La temperatura media anual es de 24 a 28 °C, y la precipitación media anual fluctúa entre los 2,000 y 3,000 mm (INEGI, 2017).

Selección de los potreros y árboles núcleo

Los potreros seleccionados se encuentran en una matriz agropecuaria compuesta por árboles dispersos en potreros, cercas vivas, remanentes de selva y vegetación secundaria. El rango altitudinal varía de los 85 m a 160 m. El ganado es cruce de cebú x suizo, con pasto inducido (*Brachiaria brizantha*). La ganadería es de doble propósito, de tipo extensiva, con pastoreo alterno y una carga animal de 1-2 cabezas por ha (Juárez-García y Saragos-Méndez, 2015).

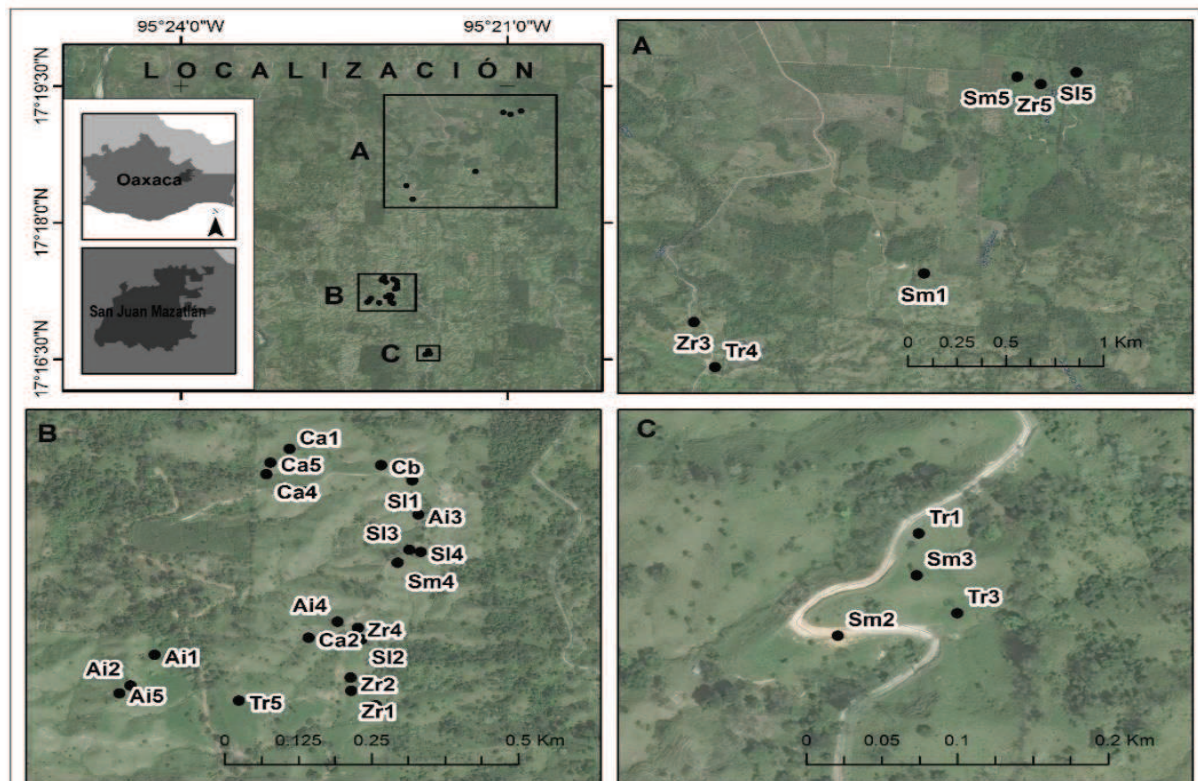


Figura 1. Ubicación del área de estudio y los sitios de muestreo

Las especies núcleo se seleccionaron por variar en forma y tamaño de copa, su mecanismo de dispersión, duración del follaje, la existencia de individuos aislados en la cantidad necesaria para el experimento y que representaran usos locales para el productor (Cuadro 1). Los criterios considerados para la selección de los individuos fueron: árboles maduros de diferentes tamaños, buen porte, sanos y libres de plagas, no ser sitios de descanso ni caminos del ganado y estar completamente aislados (que no se crucen las copas con las de los árboles vecinos).

El diseño se conformó por seis especies diferentes y de cada especie se seleccionaron cinco árboles; dos individuos fueron cercados y tres no. Se incluyó además un individuo previamente cercado en la etapa preexperimental de la especie *Coccoloba barbadensis* Jacq., esto con la finalidad de aprovechar la mayor cantidad de árboles cercados y la información del reclutamiento de plantas arbóreas obtenida de esta especie. Este diseño con individuos cercados y sin cercar, permitió aumentar la muestra y la información obtenida sin aumentar en exceso el costo de dicho estudio, además permite documentar el efecto del ganado sobre el establecimiento de las plántulas. En total se dispuso de 31 árboles núcleo (referido también como parcela núcleo), 13 cercados y 18 no cercados (Cuadro 1).

Cuadro 1. Características de los árboles núcleo, rasgos funcionales y su diseño respecto al factor cercado.

Especie	Individuos		Tipo de copa	Follaje	Modo de dispersión
	Cercados	No cercados			
<i>Andira inermis</i> (W. Wright) Kunth ex DC.	2	3	Densa	Caducifolio	Zoocoria
<i>Coccoloba barbadensis</i> Jacq.	1	0	Densa	Perenne	Zoocoria
<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz y Pav.) Oken	2	3	Liviana	Caducifolio	Anemocoria
<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) DC.	2	3	Liviana	Caducifolio	Anemocoria
<i>Sabal mexicana</i> Mart.	2	3	Densa	Perenne	Zoocoria
<i>Sapium lateriflorum</i> Hemsl.	2	3	Moderada	Caducifolio	Zoocoria
<i>Zanthoxylum riedelianum</i> Engl.	2	3	Moderada	Subperennifolio	Zoocoria

Información de las especies obtenida de Pennington y Sarukhan (2005) complementada con la observación en campo.

Caracterización dasométrica de los árboles núcleo

Se obtuvieron las siguientes variables: diámetro del tronco a la altura del pecho (DAP), medido con cinta diamétrica (cm); altura total del árbol (m), largo de copa, y altura de inserción de copa medidos con un relascopeo electrónico (Criterion RD1000), y diámetro de copa (m) medido con cinta métrica (diámetro medio obtenido de cuatro radios N-S, E-O). Con las variables anteriores se calculó el porcentaje de copa con la siguiente ecuación (Arias, 2005):

$$\frac{\text{Largo de copa}}{\text{Altura total}} * 100 = \text{Porcentaje de copa} \quad (1)$$

El área de proyección de copa se estimó con la fórmula de la elipse, considerando el radio medio en dos ejes (Esquivel-Mimenza *et al.*, 2011):

$$AC = \pi * r_1 * r_2 \quad (2)$$

donde AC es el área de copa (m²), r₁ es el radio medio del eje este-oeste (m) y r₂ es el radio medio del eje norte-sur (m).

También se midió la proporción de sombra bajo los árboles, mediante un promedio de las lecturas obtenidas en cuatro orientaciones y a diferentes distancia del centro del árbol (al centro de cada subparcela instalada), usando un densiómetro convexo (Lemmon, 1956).

Cercado de las parcelas núcleo y actividades de restauración

Mediante el cercado se conformaron parcelas circulares, el radio de cada parcela se corresponde con el radio mayor de la copa del árbol núcleo (Figura 2). El cerco se elaboró con postes de madera y alambre de púas. Se instaló en los meses de agosto y septiembre de 2015. Las parcelas núcleo sin cercado fueron marcadas y delimitadas en su área de proyección de copa mediante estacas y se excluyeron las prácticas de chapeo y uso de herbicidas (Guevara *et al.*, 2004). Se asistió la regeneración de las especies arbóreas mediante la remoción selectiva de los pastos, lianas y hierbas exóticas cuando representaban una competencia a las plántulas.

Instalación de subparcelas de muestreo e inventario florístico

Dentro de cada parcela núcleo se instalaron 12 subparcelas de muestreo mediante la delimitación de un transecto de un metro de ancho, que inicia en la base del tronco del árbol hacia la periferia de la copa en las cuatro orientaciones Norte, Sur, Este y Oeste (Figura 2). Los transectos se dividieron en tres partes de igual longitud (subparcelas) dependiendo de la longitud del mismo, las subparcelas se nombraron como: subparcela A (junto al tronco), subparcela B (bajo la copa) y subparcela C (próxima a la periferia).

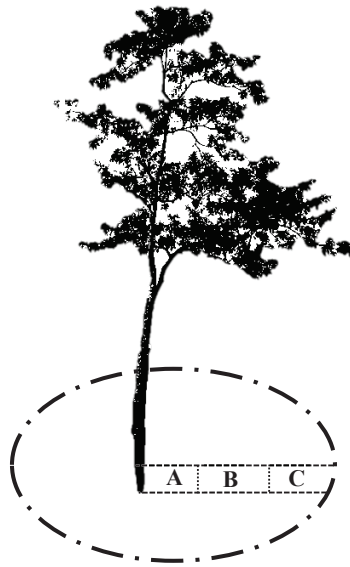


Figura 2. Diseño del cercado y delimitación de la parcela núcleo (círculo discontinuo). Las letras A, B y C representan las subparcelas de muestreo en uno de los transectos.

En cada subparcela se hizo un inventario de toda plántula mayor a 10 cm de altura, se etiquetó, se identificó y se realizaron mediciones bimestrales de la altura, iniciando los primeros días del mes de febrero hasta agosto de 2016 (periodos febrero-marzo, abril-mayo y junio-julio). En el resto del área de la parcela se realizaron inventarios al iniciar el mes de abril y el mes de agosto.

La identificación de las plántulas se realizó por medio de sus características dendrológicas (Pennington y Sarukhan, 2005), utilizando claves (Duke, 1965), guías de plántulas (Toledo *et al.*, 2005) y revisión de material botánico y cotejo en el herbario XAL (INECOL). Además se comparó con la vegetación arbórea del área circundante (Juárez-García y Saragos-Méndez, 2015) y se acudió al conocimiento de los propietarios de los potreros.

Análisis de la diversidad de plántulas establecidas

Para cada parcela núcleo se obtuvo la riqueza estimada mediante el índice de Chao-1 implementado en el software Past (Hammer *et al.*, 2009):

$$Chao1 = S + F_1(F_1 - 1) / (2(F_2 + 1)) \quad (3)$$

La diversidad se estimó con el índice de Shannon:

$$H = -\sum p_i \ln p_i \quad (4)$$

donde S es el número de especies, F_1 es el número de especies representadas con solo un individuo, F_2 es el número de especies representadas con solo dos individuos, p_i es la proporción de individuos de la especie i y \ln es el logaritmo natural.

Análisis de la comunidad de plántulas arbóreas establecidas en las parcelas núcleo y relación con variables del árbol

La composición florística entre las parcelas núcleo se analizó y comparó mediante análisis multivariante. Se creó una matriz con datos de abundancia de las plántulas por cada parcela núcleo para un análisis de ordenación y clasificación, la matriz se transformó con raíz cuarta (el criterio usado fue la observación gráfica de los datos), luego se calcularon los índices de similitud Bray-Curtis (Clarke, 1993). Con esta matriz se obtuvo un escalado multidimensional no métrico (MDS) y un análisis clúster usando la distancia promedio de grupos no ponderado (UPGMA). Con la matriz de similitudes se realizó la prueba ANOSIM (Análisis de similitud) de dos vías con el factor especie y cercado, esta prueba obtiene un p-valor por medio de permutaciones y permite detectar diferencias en la composición de grupos de una comunidad biológica. Para comparar la contribución de las especies de plántulas establecidas asociadas a cada factor se obtuvo el análisis SIMPER (porcentajes de similitud) con la matriz transformada (Clarke, 1993). Para estos análisis se dispuso del software PRIMER 6.0 (Clarke y Gorley, 2005). Para el análisis multidimensional no se incluyó la parcela núcleo *Coccoloba*.

Se analizó la relación de la diversidad de plántulas con variables del árbol núcleo mediante análisis de regresión y correlación usando el software R (R Core Team, 2016).

Análisis del crecimiento de las plántulas reclutadas

Se realizaron pruebas de hipótesis usando Kruskal-Wallis para analizar la dependencia del crecimiento de la especie *S. lateriflorum* (ya que fue la especie reclutada más abundante y presente en la mayoría de las parcelas núcleo) entre los factores parcela núcleo, subparcela y periodo de medición. Para el factor parcela núcleo solo se pudo realizar en *Coccoloba*, *Cordia* 1, *Sapium* 1 y *Sapium* 2, ya que fueron las parcelas que contaban con una muestra relativamente grande (>30 datos). El análisis se realizó en el software R (R Core Team, 2016), usando como variable dependiente la tasa de crecimiento relativo en altura (TCR en $\text{cm cm}^{-1} \text{mes}^{-1}$) obtenido por la siguiente ecuación (Hoffmann y Poorter, 2002):

$$\text{TCR} = \frac{\ln(h_2) - \ln(h_1)}{m_2 - m_1} \quad (5)$$

donde TCR es la tasa de crecimiento relativo en altura ($\text{cm cm}^{-1} \text{mes}^{-1}$), \ln es el logaritmo natural, h_1 es la altura inicial (cm), h_2 es la altura final (cm), m_1 es el mes inicial, m_2 es el mes final.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Estructura de la comunidad de plántulas arbóreas

Dos mil novecientos ochenta y tres individuos, pertenecientes a 43 especies y 23 familias botánicas, se identificaron en 1490.7 m² de área total de muestreo. Las especies más abundantes fueron *Sapium lateriflorum* (36 %), *T. rosea* (11 %), *Cedrela odorata* (10 %), *S. mexicana* (8 %), *Bursera simaruba* (7 %), *Guazuma ulmifolia* (6 %) y *Trichilia havanensis* (4 %). Las familias más abundantes fueron Euphorbiaceae (38 %), Meliaceae (14 %), Bignoniaceae (11 %), Arecaceae (9 %) y Burseraceae (7 %).

La abundancia (73 %) y riqueza (63 %) de las plántulas establecidas correspondieron a especies dispersadas por animales; alrededor de 24 % se identificó como especies que se dispersan por el viento. Del total de individuos, el 66 % son plántulas establecidas en parcelas cercadas, en las parcelas no cercadas se registraron un 34 % (Cuadros 2 y 3). Los resultados anteriores son similares con los encontrados por Guevara y Laborde (1993), Carrière *et al.* (2002b) y Guevara *et al.* (2004), estos autores mencionan que bajo la copa de los árboles, la mayor proporción de semillas que llegan son zoócoras y por lo tanto las especies con esa característica tienen mayor probabilidad de establecerse bajo árboles núcleo en comparación a otras especies (Vieira y Gandolfi, 2006). La mayor riqueza y abundancia de plántulas establecidas en las parcelas núcleo cercadas, puede asociarse al impacto negativo que el ganado ejerce sobre las parcelas no cercadas, tanto el ramoneo como el daño mecánico, como lo ha reportado Griscom *et al.* (2009) y Cottee-Jones *et al.* (2015).

Composición y diversidad de plántulas en las parcelas núcleo y efecto del cercado

Las parcelas núcleo cercadas con mayor diversidad corresponden a *Tabebuia* 1, *Cordia* 2, *Andira* 1 y *Coccoloba*. En las parcelas no cercadas la mayor diversidad corresponde a *Sapium* 5, *Zanthoxylum* 5 y *Zanthoxylum* 3 (Cuadro 3), dichas parcelas núcleo presentan las mayores áreas de copa, aspecto concordante con lo reportado por Toh *et al.* (1999), Carrière *et al.* (2002b), Duarte *et al.* (2010) y Cottee-Jones *et al.* (2016).

Cuadro 2. Listado florístico de las plántulas establecidas en las parcelas núcleo.

Familia	Especie	Abundancia	Mecanismo de dispersión
Annonaceae	<i>Rollinia membranacea</i> Triana y Planch	14	Zoocoria
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana alba</i> Mill.	88	Zoocoria
Arecaceae	<i>Attalea butyracea</i> (Mutis ex L. f.) Wesss. Boer.	19	Zoocoria
	<i>Sabal mexicana</i> Mart.	247	Zoocoria
Bignoniaceae	<i>Spathodea campanulata</i> P. Beauv	7	Anemocoria
	<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) DC.	332	Anemocoria
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz y Pav) Oken	49	Anemocoria
Bursaceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	208	Zoocoria
Calophyllaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess	10	Zoocoria
Cannabaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	27	Zoocoria
Caricaceae	<i>Carica papaya</i> L.	10	Zoocoria
Euphorbiaceae	<i>Alchornea latifolia</i> Swartz.	28	Zoocoria
	<i>Croton draco</i> Schlttdl. y Cham.	18	Barocoria
	<i>Sapium lateriflorum</i> Hemsl.	1081	Zoocoria
Fabaceae	<i>Acosmium panamense</i> (Benth.) Yakovlev	3	Anemocoria
	<i>Andira inermis</i> (W. Wright) Kunth ex DC.	6	Zoocoria
	<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	1	Zoocoria
	<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Steud.	3	Barocoria
	<i>Inga vera</i> Willd.	3	Zoocoria
	<i>Lonchocarpus</i> sp.	21	Anemocoria
Malpighiaceae	<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) S.F. Blake	15	Anemocoria
	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	1	Zoocoria
Malvaceae	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn	13	Anemocoria
	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	167	Zoocoria
	<i>Heliocarpus</i> sp.	1	Anemocoria
	<i>Luehea speciosa</i> Willd.	1	Anemocoria
Melastomataceae	<i>Miconia argentea</i> (Sw.) DC.	12	Zoocoria
Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i> L.	285	Anemocoria
	<i>Guarea glabra</i> Vahl	5	Zoocoria
	<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.	124	Zoocoria
Moraceae	<i>Ficus</i> sp	3	Zoocoria
Muntingiaceae	<i>Muntingia calabura</i> L.	3	Zoocoria
Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i> L.	20	Zoocoria
No determinada	Morfoespecie 1	23	Zoocoria
	Morfoespecie 2	10	Zoocoria
	Morfoespecie 3	27	Zoocoria
	Morfoespecie 4	4	Zoocoria
Polygonaceae	<i>Coccoloba barbadensis</i> Jacq.	5	Zoocoria
Rutaceae	<i>Citrus limonia</i> (L.) Osbeck	9	Zoocoria
	<i>Zanthoxylum riedelianum</i> Engl.	28	Zoocoria
Sapindaceae	<i>Cupania dentata</i> DC.	4	Zoocoria
Solanaceae	<i>Cestrum nocturnum</i> L.	2	Zoocoria
Urticaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	46	Zoocoria

Cuadro 3. Variables dendrométrías del árbol núcleo y la abundancia y diversidad de las plántulas establecidas.

Parcela	Variables del árbol núcleo					Regeneración		
	Altura (m)	Alt. IC (m)	% de copa	Área de copa (m ²)	Cobertura de copa (%)	Chao 1	Densidad Ind/m ⁻²	H'
Parcelas núcleo cercadas								
<i>Andira</i> 1(Ai1)	10.0	1.5	85.0	59.0	94.8	16	1.7	2.3
<i>Andira</i> 2(Ai2)	6.1	0.8	86.9	11.8	75.2	16	2.8	1.5
<i>Coccoloba</i> (Cb)	4.2	1.4	66.7	12.6	55.3	18	2.7	2.2
<i>Cordia</i> 1(Ca1)	12.4	4.4	64.5	34.6	46.3	15	1.9	1.5
<i>Cordia</i> 2(Ca2)	9.4	0.8	91.5	36.1	60.1	25	1.2	2.2
<i>Sabal</i> 1(Sm1)	10.9	5.0	54.1	12.1	37.4	13	8.7	1.0
<i>Sabal</i> 2(Sm2)	8.1	2.6	68.5	11.3	58.8	15	3.1	1.4
<i>Sapium</i> 1(SI1)	11.0	0.8	92.7	50.0	84.9	19	8.3	0.5
<i>Sapium</i> 2(SI2)	8.8	0.6	93.8	25.6	86.5	14	8.9	0.3
<i>Tabebuia</i> 1(Tr1)	14.0	1.5	89.5	52.3	86.1	23	3.2	2.2
<i>Tabebuia</i> 2(Tr2)	8.6	0.9	89.7	51.7	80.9	18	1.4	1.7
<i>Zanthoxylum</i> 1(Zr1)	13.3	5.2	60.9	46.1	39.3	9	1.0	1.8
<i>Zanthoxylum</i> 2(Zr2)	7.9	3.2	59.5	18.2	54.3	10	2.2	1.8
Parcelas núcleo sin cercar								
<i>Andira</i> 3(Ai3)	7.3	1.4	80.8	30.2	98.5	9	2.7	1.4
<i>Andira</i> 4(Ai4)	7.0	1.6	77.1	23.8	46.8	7	1.7	1.3
<i>Andira</i> 5(Ai5)	9.3	1.0	88.9	41.3	88.4	20	0.8	2.0
<i>Cordia</i> 3(Ca3)	9.8	4.2	57.1	36.4	40.6	6	0.4	1.5
<i>Cordia</i> 4(Ca4)	10.1	4.8	52.5	15.4	25.0	7	0.8	1.2
<i>Cordia</i> 5(Ca5)	11.3	6.8	39.8	17.1	16.6	3	0.8	0.7
<i>Sabal</i> 3(Sm3)	18.1	12.3	32.0	6.2	10.7	3	1.8	1.0
<i>Sabal</i> 4(Sm4)	13.6	5.5	59.6	21.6	47.8	7	3.8	1.7
<i>Sabal</i> 5(Sm5)	14.6	8.1	44.5	11.2	16.4	4	4.3	0.8
<i>Sapium</i> 3(SI3)	8.1	1.5	82.1	18.4	68.1	5	2.5	1.1
<i>Sapium</i> 4(SI4)	8.7	1.5	83.3	35.9	85.3	7	3.2	1.4
<i>Sapium</i> 5(SI5)	14.7	1.3	91.0	55.5	97.0	25	2.3	2.3
<i>Tabebuia</i> 3(Tr3)	15.1	3.2	78.8	57.3	48.1	6	0.2	1.4
<i>Tabebuia</i> 4(Tr4)	19.0	2.7	85.8	49.1	74.1	15	0.4	2.1
<i>Tabebuia</i> 5(Tr5)	19.9	2.4	87.9	65.7	83.2	14	1.6	1.7
<i>Zanthoxylum</i> 3(Zr3)	15.6	2.7	82.9	79.0	89.4	16	1.2	2.2
<i>Zanthoxylum</i> 4(Zr4)	8.4	2.5	70.7	18.2	45.0	3	0.9	1.0
<i>Zanthoxylum</i> 5(Zr5)	28.4	2.3	92.0	255.2	98.5	15	0.6	2.3

Alt. IC es la altura a inserción de la copa viva del árbol núcleo, Chao-1 es la riqueza estimada de especies, y (H') el índice de Shannon.

Se registraron plántulas exclusivas de acuerdo al factor especie núcleo, por ejemplo en parcelas de *Andira* se encontró *A. inermis*, y *Calophyllum brasiliense* que es una de las pocas especies de bosque maduro reclutadas. En parcelas de *Sabal* se registró *Ficus*. En parcelas de *Sapium* se encontró *Inga vera* y en las parcelas de *Zanthoxylum* se registraron especies exclusivas de manera abundante como *Attalea butyracea* y una especie herbácea *Capsicum sp*, la cual posee frutos atractivos para las aves. La presencia de especies exclusivas puede asociarse a una mayor disponibilidad de fuentes regenerativas (Derroire *et al.*, 2016) y a condiciones microambientales específicas generadas bajo cada árbol núcleo que actúan como filtro para el establecimiento de una mayor o menor diversidad de plantas regeneradas (Carrière *et al.*, 2002; Vieira y Gandolfi, 2006). Sin embargo, estas hipótesis deben ser planteadas mediante más trabajos de experimentación y observación en campo.

El análisis de clasificación y ordenación muestra de manera general un patrón de separación de las parcelas núcleo cercadas, respecto de las no cercadas (Figuras 3 y 4), y dichas diferencias en cuanto a su composición resultaron significativas en el test ANOSIM para el factor “especie núcleo” $R = 0.394$ $p = 0.01$ y factor “cercado” $R = 0.417$ $p = 0.02$. En el factor “especie núcleo” *Andira* y *Sabal* se separan del resto (*Cordia*, *Zanthoxylum*, *Tabebuia* y *Sapium*), posiblemente debido al modo de dispersión y la presencia de frutos carnosos, como ya había sido reportado por Guevara *et al.* (1986), Vieira y Gandolfi (2006), Cottee-Jones *et al.* (2016) y Derroire *et al.* (2016).

Las diferencias en la composición de especies para el efecto del cercado se pueden atribuir al ramoneo realizado por el ganado sobre especies como *C. obtusifolia*, que no abunda en los sitios sin cercar. Otras plantas forrajeadas como *G. ulmifolia* que sí están presentes en abundancia en los dos tipos de parcelas puede explicarse por una resistencia al ramoneo, mientras se beneficia de la dispersión efectuada por el ganado (Griscom *et al.*, 2009).

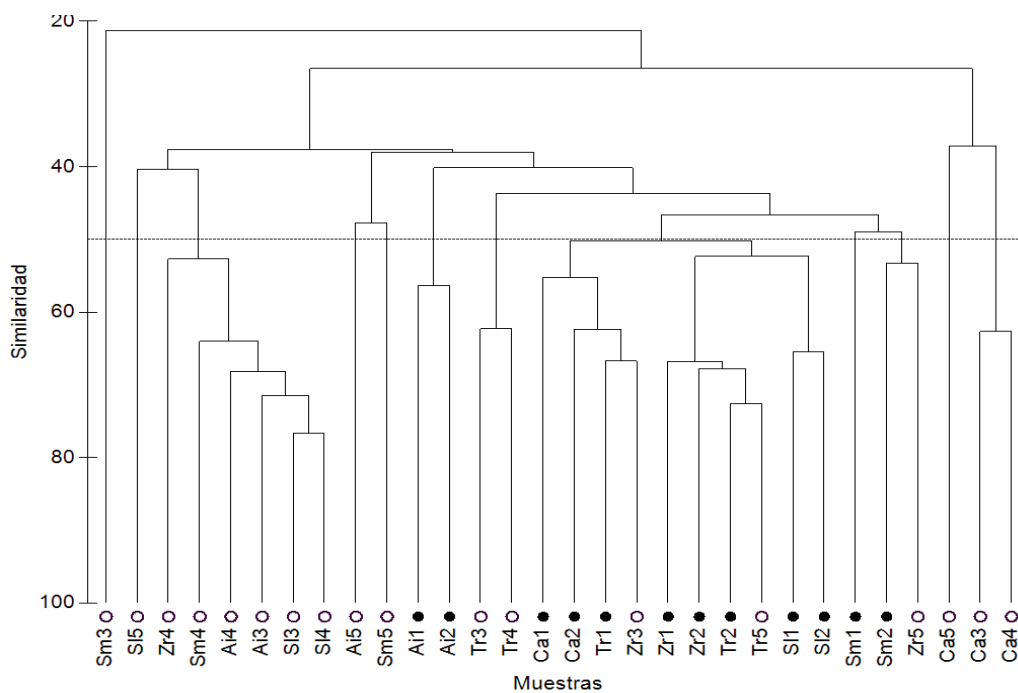


Figura 3. Clúster de las parcelas núcleo, círculos rellenos se refiere a parcelas cercadas, círculos vacíos son parcelas no cercadas. Ver codificación en el cuadro 3.



Figura 4. Escalamiento multidimensional no métrico de las parcelas núcleo. Círculos rellenos se refiere a parcelas cercadas, círculos vacíos son parcelas no cercadas. Ver codificación en el cuadro 3.

Las plantas no palatables tienen mayor supervivencia ante el efecto del ganado y otras posiblemente no toleran los daños mecánicos, lo cual resulta en un filtro ecológico para estas especies (Posada *et al.*, 2000). La contribución de las especies de plántulas establecidas, obtenida por el análisis SIMPER se presenta en el Cuadro 4. Unas pocas especies (9) explican un 50 % de la composición de la comunidad regenerada, y esas especies son diferentes en función de la especie de árbol de la parcela núcleo y de los efectos del cercado. La mayoría de esas especies son dispersadas por el viento y por el ganado, y presentan una alta capacidad de regeneración (regeneración activa) sin importar el efecto del ganado (Esquivel *et al.*, 2008).

Cuadro 4. Especies que contribuyen con más del 50 % en abundancia de acuerdo al tipo de parcela núcleo, obtenido en el análisis SIMPER.

Parcela núcleo	Especie
<i>Andira</i>	<i>B.simaruba</i> , <i>C.odorata</i> y <i>S.lateriflorum</i>
<i>Cordia</i>	<i>B.simaruba</i> y <i>C.alliodora</i>
<i>Sabal</i>	<i>G.ulmifolia</i> , <i>S.mexicana</i> y <i>T.alba</i>
<i>Sapium</i>	<i>C.odorata</i> , <i>S.lateriflorum</i> y <i>T.rosea</i>
<i>Tabebuia</i>	<i>C.obtusifolia</i> , <i>T.rosea</i> y <i>T. alba</i>
<i>Zanthoxylum</i>	<i>C.odorata</i> , <i>G.ulmifolia</i> y <i>T.rosea</i>
Cercado	<i>C.obtusifolia</i> , <i>S.mexicana</i> , <i>S.lateriflorum</i> , <i>T.rosea</i> y <i>T.havanensis</i>
No cercado	<i>B.simaruba</i> , <i>C.odorata</i> , <i>G.ulmifolia</i> y <i>T.rosea</i>

Regeneración de plántulas por subparcelas de muestreo

En las subparcelas instaladas bajo los árboles núcleo se registró un total de 41 especies y 1369 individuos. Las subparcelas A –las más cercanas al tronco del árbol núcleo- tuvieron la mayor riqueza (39 especies) y abundancia (672 individuos), las subparcelas B tuvieron 25 especies y 435 individuos y las subparcelas C tuvieron la menor riqueza (19) y abundancia (262). Las subparcelas A presentaron 11 especies exclusivas, las subparcelas C tuvieron dos, y las subparcelas B ninguna.

La presencia de especies exclusivas, especialmente en la subparcela A es indicativo de sitios más adecuados para la mayoría de las plántulas, lo cual ha sido también reportado para situaciones similares por Guevara *et al.* (1992), Elmqvist *et al.* (2001) y Schlawin y Zahawi (2008), ya que las condiciones de humedad, temperatura y disponibilidad de nutrientes es más favorable (Guevara *et al.*, 2004; García-Orth y Martínez-Ramos, 2011). Sin embargo también puede ser atribuido a que es el área más central del árbol, donde los dispersores como las aves y el ganado prefieren perchar o descansar (Carrière *et al.*, 2002a; de Souza Olivera *et al.*, 2010; Cottee-Jones *et al.*, 2016), lo que

genera una mayor proporción de semillas y mayor posibilidad de reclutamiento para especies como *A. panamense*, *C. nocturnum*, *C. dentata*, *E. cyclocarpum*, *Ficus*, *G. sepium*, *Heliocarpus* y *P. guajava*.

Las especies que abundan en todas las subparcelas son *S. lateriflorum* (32%), *T. rosea* (11%), *S. mexicana* (10%), *C. odorata* (9%), *B. simaruba* (8%) y *G. ulmifolia* (5%), dichas especies se dispersan eficientemente (Esquivel *et al.*, 2008), mientras su plasticidad fenotípica les permite establecerse en las condiciones donde germinan (Loik y Holl, 1999; Martínez-Garza y Howe, 2010). La combinación de éstas características les permite estar presentes en los sitios en regeneración y adaptarse a todas las condiciones, lo cual posibilita abarcar todo el nicho de regeneración presente bajo el árbol núcleo (Poorter, 2007).

Variación de la tasa de crecimiento y altura de las plántulas

En el análisis de varianza se encontraron diferencias significativas del crecimiento relativo en altura (TCR) para los factores periodo de muestreo y parcela núcleo (Cuadro 5). En la figura 5 se presenta la dispersión de los datos de las variables TCR y altura. Ambas variables presentaron mayores valores en la parcela núcleo con la menor cobertura de copa (*Cordia* 1 y *Coccoloba*) y menor en las parcelas que presentan mayor cobertura (*Sapium* 1 y *Sapium* 2). La altura y TCR no varían significativamente entre subparcelas, lo cual indica que las condiciones microambientales no son significativamente diferentes para influir en el crecimiento de las plántulas, o que las condiciones microambientales entre subparcelas no son tan influyente en esta etapa de las plántulas. En el periodo de medición junio-agosto se registró el mayor valor en altura y TCR, que coinciden con el periodo de inicio de lluvias en la región. La cobertura de copa determina la disponibilidad de luz en cada parcela, lo cual influye en el crecimiento de las plántulas (Vivar y Chazdon, 2005; Piotto, 2007; Ley-López *et al.*, 2016). Los árboles núcleo con copas ligeras (por ejemplo *Cordia*) mejoran el desempeño en crecimiento de las plántulas comparado con sitios abiertos (Loik y Holl, 1999; García-Orth y Martínez-Ramos, 2011).

Cuadro 5. Estadísticos del test Kruskal-Wallis para la especie *S. lateriflorum*.

Factor	Test	Estadístico Chi	Grados libertad	Valor p
Parcela núcleo		133.71	3	0.000
Subparcela	Kruskal-Wallis	0.009	2	0.995
Periodo de medición		285.17	2	0.000

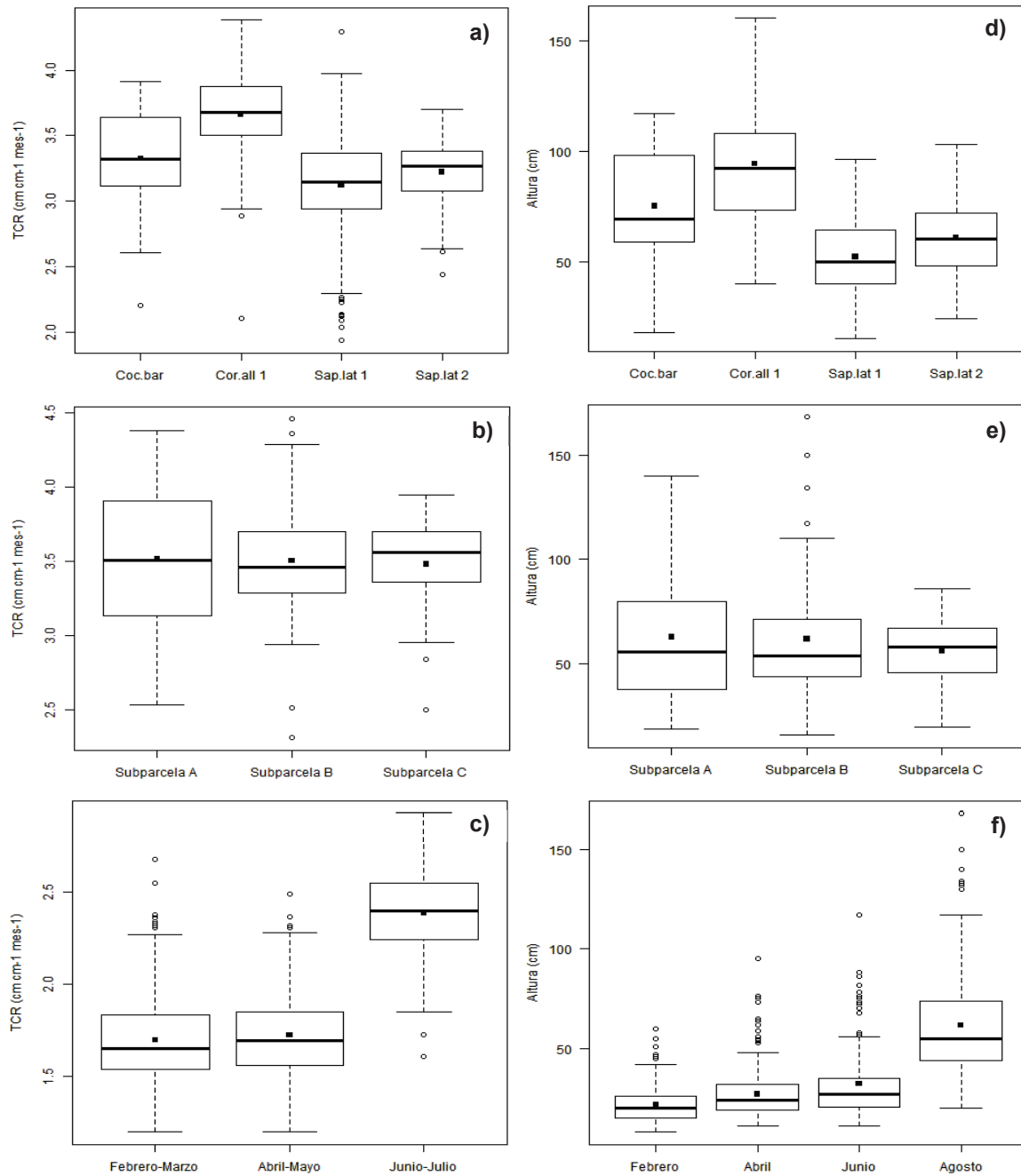


Figura 5. Diagramas de caja de la dispersión de los datos usados en el test estadístico para la especie *S. lateriflorum*. a) TCR por parcela núcleo, b) TCR por subparcelas, c) TCR por periodo de medición, d) altura por parcela núcleo, e) altura por subparcela y f) altura por periodo de medición.

Relación de las variables de la parcela núcleo con la diversidad de plántulas

La riqueza estimada presentó una correlación positiva con la cobertura, el porcentaje y el área de copa del árbol núcleo y se correlaciona de manera negativa con la altura a inserción de copa (Figura 6). Otros estudios de Toh *et al.* (1999) y Cottee-Jones *et al.* (2016) también encontraron relación de la riqueza de especies establecidas con variables del árbol núcleo.

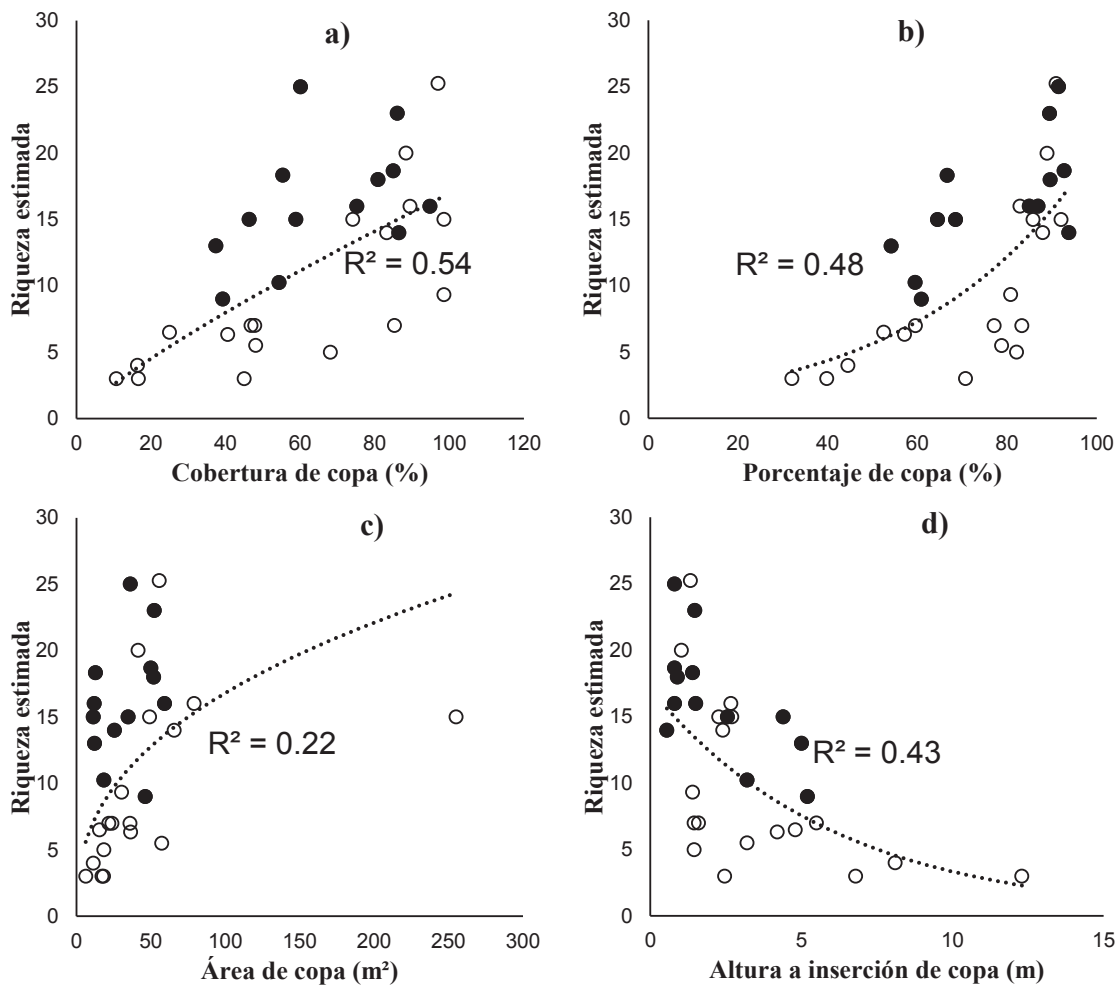


Figura 6. Variables de copa del árbol núcleo que muestran correlación con la riqueza estimada (Chao 1) de especies establecidas. a) Relación con la cobertura de copa, b) porcentaje de copa, c) área de copa y d) altura a inserción de copa. Los círculos rellenos se refiere a las parcelas núcleo cercadas, los círculos vacíos representan las parcelas sin cercar.

CONCLUSIONES

La especie de árbol núcleo y el efecto de cercado influyen en la estructura de la comunidad de plántulas arbóreas establecidas, el crecimiento de las plántulas fue dependiente del árbol núcleo y, la riqueza se relacionó con las variables de copa del árbol núcleo. Si se quiere iniciar la sucesión mediante el uso de árboles núcleo, es importante considerar una variedad de especies de árboles que además varíen en su arquitectura arbórea. Las especies núcleo *C. alliodora*, *T. rosea* y *S. lateriflorum* fueron asociadas con la mayor diversidad de plántulas regeneradas. El acceso del ganado a los sitios en regeneración no fue limitante en el establecimiento de plántulas arbóreas como *T. rosea*, *C. odorata*, *S. lateriflorum* y *G. ulmifolia*, las cuales fueron abundantes en todos los sitios de muestreo. Las especies de plántulas con regeneración activa tienen el potencial para la implementación y enriquecimiento de sistemas silvopastoriles en potreros e iniciar la regeneración del sitio en potreros abandonados.

AGRADECIMIENTOS

El primer autor agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para realizar los estudios de maestría y por la beca mixta para realizar una estancia en INECOL, y a El Colegio de la Frontera Sur por el uso de las instalaciones y facilitación de instrumentos y recursos económicos para llevar a cabo el trabajo de campo. Los autores estamos también muy agradecidos con los productores que facilitaron sus terrenos para llevar a cabo la investigación: Alfonso Juárez Pérez, Marcos Juárez Pérez, Ambrosio Juárez Pérez y Edgardo Juárez García. Los comentarios y sugerencias del Dr. Klaus V. Mehlreter del INECOL fueron muy valiosos.

LITERATURA CITADA

- Arias, D. 2005. Morfometría del árbol en plantaciones forestales tropicales. Kurú: Revista Forestal 2:1–13. *carriere*
- Barragán-Hernández, W. A., L. Mahecha-Ledesma, y Y. S. Cajas-Girón. 2015. Variables fisiológicas-metabólicas de estrés calórico en vacas bajo silvopastoreo y pradera sin árboles. *Agronomía Mesoam.* 26:211–223.
- Belsky, A. J., S. M. Mwonga, R. G. Amundson, J. M. Duxbury, and A. R. Ali 1993. Comparative effects of isolated trees on their undercanopy environments in high- and low-rainfall savannas. *Journal of Applied Ecology* 30:143–155.
- Carrière, S. M., M. André, P. Letourmy, I. Olivier, and D. B. Mckey. 2002a. Seed rain beneath

- remnant trees in a slash-and-burn agricultural system in southern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 18:353–374.
- Carrière, S. M., P. Letourmy, and D. B. McKey. 2002b. Effects of remnant trees in fallows on diversity and structure of forest regrowth in a slash-and-burn agricultural system in Southern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 18:375–396.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18:117–143.
- Clarke, K. R., and R. N. Gorley. 2005. *PRIMER V6: user manual-tutorial*. PRIMER-E, Plymouth UK. 192 p.
- Cottee-Jones, H. E. W., O. Bajpai, L. B. Chaudhary, and R. J. Whittaker. 2015. Isolated ficus trees deliver dual conservation and development benefits in a rural landscape. *Ambio* 44:678–684.
- Cottee-Jones, H. E. W., O. Bajpai, L. B. Chaudhary, and R. J. Whittaker. 2016. The importance of ficus (Moraceae) trees for tropical forest restoration. *Biotropica* 0:1–7.
- Derroire, G., R. Coe, and J. R. Healey. 2016. Isolated trees as nuclei of regeneration in tropical pastures: testing the importance of niche-based and landscape factors. *Journal of Vegetation Science* 0:1–13.
- De Souza O., L.K., R. Quaresma M., T. Pereira G., and A. Araujo de Castro. 2010. Regeneração natural abaixo da copa de árvores dispersas em pastagens no P. A. Belo Horizonte I, São Domingos Do Araguaia-PA. *Agroecossistemas* 2:22–31.
- Duarte, L. S., G. S. Hofmann, M. M. G. Dos Santos, S. M. Hartz, and V. D. Pillar. 2010. Testing for the influence of niche and neutral factors on sapling community assembly beneath isolated woody plants in grasslands. *Journal of Vegetation Science* 21:462–471.
- Duke, J. A. 1965. Keys for the identification of seedlings of some prominent woody species in eight forest types in Puerto Rico. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 52:314–350.
- Elmqvist, T., M. Wall, A. L. Berggren, L. Blix, Å. Fritioff, and U. Rinman. 2001. Tropical forest reorganization after cyclone and fire disturbance in Samoa: Remnant trees as biological legacies. *Conservation Ecology* 5:10.
- Esquivel, M. J., C. A. Harvey, B. Finegan, F. Casanoves, and C. Skarpe. 2008. Effects of pasture management on the natural regeneration of neotropical trees. *Journal of Applied Ecology* 45:371–380.

- Esquivel-Mimenza, H., M. Ibrahim, C. A. Harvey, T. Benjamin, and F. L. Sinclair. 2011. Dispersed trees in pasturelands of cattle farms in a tropical dry ecosystem. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 14:933–941.
- Fahrig, L., J. Baudry, L. Brotons, F. G. Burel, T. O. Crist, R. J. Fuller, C. Sirami, G. M. Siriwardena, and M. Jean-Louis. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14:101–112.
- Galindo-González, J., S. Guevara, and V. J. Sosa. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* 14:1693–1703.
- García-Orth, X., and M. Martínez-Ramos. 2011. Isolated trees and grass removal improve performance of transplanted *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae) saplings in tropical pastures. *Restor. Ecol.* 19:24–34.
- Griscom, H. P., B. W. Griscom, and M. S. Ashton. 2009. Forest regeneration from pasture in the dry tropics of Panama: Effects of cattle, exotic grass, and forested riparia. *Restoration Ecology* 17:117–126.
- Guevara, S., and J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* 107:319–338.
- Guevara, S., and J. Laborde. 2012. The Mesoamerican rain forest environmental history. *Livestock and landscape biodiversity at los Tuxtlas, México*. *Pastos* 42:219–248.
- Guevara, S., J. Laborde, and G. Sánchez-Ríos. 2004. Rain forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of los tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 36:99–108.
- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola, and J. Laborde. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science* 3:655–664.
- Guevara, S., S. E. Purata, and E. Van Der Maarel. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio*:77–84.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper, and P. D. Ryan. 2009. *PAST-PAlaeontological STatistics*. 92 p.
- Harvey, C. A., C. Villanueva, H. Esquivel, R. Gómez, M. Ibrahim, M. Lopez, J. Martinez, D. Muñoz, C. Restrepo, J. C. Saénz, J. Villacís, and F. L. Sinclair. 2011. Conservation value of dispersed tree cover threatened by pasture management. *Forest Ecology and Management* 261:1664–1674.
- Hoffmann, W. A., and H. Poorter. 2002. Avoiding bias in calculations of relative growth rate.

- Annals of Botany 90:37–42.
- INEGI. 2017. Mapa digital de México. <http://gaia.inegi.org.mx/>. (Consultado: enero 2017).
- Jose, S. 2009. Agroforestry for ecosystem services and environmental benefits : an overview. *Agroforest Syst* 76:1–10.
- Juárez-García, A., y Saragos-Méndez, J. 2015. Estructura diamétrica de árboles en potreros de la región del bajo Mixe del estado de Oaxaca. *Teoría y Praxis* 18:131–151.
- Lemmon, P. E. 1956. A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *Forest science* 2:314–320.
- Ley-López, J. M., G. Avalos, and E. Chacón-Madrugal. 2016. Seedling growth and survival of five tree species in secondary forests and adjacent pastures in the montane rain forests of southern costa rica . *Rev. Biol. Trop.* 64:1565–1583.
- 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.
- Martínez-Encino, C., G. Villanueva-López, y F. Casanova-Lugo. 2013. Densidad y composición de árboles dispersos en potreros en la sierra de tabasco, méxico. *Agrociencia* 47:483–496.
- Martínez-Garza, C., y H. F. Howe. 2010. Características foliares y tasas vitales de árboles sucesionales tardíos de un bosque tropical perennifolio. *Bol.Soc.Bot.Méx.* 86:1–10.
- Mesquita, R. C. G., K. Ickes, G. Ganade, and G. B. Williamson. 2001. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology* 89:528–537.
- Pennington, T. D, y J. Sarukhan. 2005. Árboles tropicales de México: manual para la identificación en campo de los principales especies. 3ra ed. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica, México D. F.. 511 p.
- Piotto, D. 2007. Growth of native tree species planted in open pasture, young secondary forest and mature forest in humid tropical costa rica. *Journal of Tropical Forest Science* 19:92–102.
- Poorter, L. 2007. Are species adapted to their regeneration niche, adult niche, or both? *The American naturalist* 169:433–442.
- Posada, J. M., T. M. Aide, and J. Cavelier. 2000. Cattle and weedy shrubs as restoration tools of tropical montane rainforest. *Restoration Ecology* 8:370–379.
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria.
- Rodríguez V., J., P. Sinaca C., y G. Jamangapé G. 2009. Frutos y semillas de árboles tropicales de México. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (Semarnat), Instituto

- Nacional de Ecología (INE), México D. F. 119 p.
- Schlawin, J. R., and R. A. Zahawi. 2008. "Nucleating" succession in recovering neotropical wet forests: The legacy of remnant trees. *Journal of Vegetation Science* 19:485–492.
- Slocum, M. G. 2001. How tree species differ as recruitment foci in a tropical pasture. *Ecology* 82:2547–2559.
- Toh, I., M. Gillespie, and D. Lamb. 1999. The role of isolated trees in facilitating tree seedling recruitment at a degraded sub-tropical rainforest site. *Restoration Ecology*. 7:288–297.
- Toledo, M., M. Cruz, W. Pariona, and B. Mostacedo. 2005. Plántulas de 60 especies forestales de Bolivia, Guía ilustrada. IBIF, WWF, CIFOR, Santa Cruz, Bolivia. 72 p.
- Vergne, de C., D., H. Almeida S., C. C. Campos F., N. Martins S., and F. Ramos N. 2016. Isolated trees with high crown coverage and densities increase pasture seed rain. *Acta Botanica Brasilica* 30:486–494.
- Vieira G., I. C., C. Uhl, and D. Nepstad. 1994. The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. as a "succession facilitator" in an abandoned pasture, Paragominas, Amazonia. *Vegetatio* 115:91–99.
- Vieira M., D. C., and S. Gandolfi. 2006. Chuva de sementes e regeneração natural sob três espécies arbóreas em uma floresta em processo de restauração. *Revista Brasil. Bot.* 29:541–554.
- Vivar B., S. I., and R. L. Chazdon. 2005. Light-dependent seedling survival and growth of four tree species in Costa Rican second-growth rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 21:383–395.
- Yarranton, G. A., and R.G. Morrison. 1974. Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. *J Journal of Ecology* 62:417–428.
- Zahawi, R. A., and C.K. Augspurger. 2006. Tropical forest restoration: Tree islands as recruitment foci in degraded lands of Honduras. *Ecological Applications* 16:464–478.

Capítulo IV. CONCLUSIONES

La especie de árbol núcleo y el efecto de cercado influyen en la estructura de la comunidad de plántulas arbóreas establecidas, el crecimiento de las plántulas fue dependiente del árbol núcleo y, la riqueza se relacionó con las variables de copa del árbol. Las especies núcleo *C. alliodora*, *T. rosea* y *S. lateriflorum* estuvieron asociadas con la mayor diversidad de plántulas regeneradas. El efecto del ganado no representó un factor limitante en la regeneración de plántulas arbóreas como *T. rosea*, *C. odorata*, *S. lateriflorum* y *G. ulmifolia*, las cuales fueron abundantes en todos los sitios de muestreo. En el uso de árboles núcleo como mecanismos para iniciar la sucesión será importante considerar una diversidad de especies de árboles que varíen en tamaño y forma de copa. Las especies de plántulas con regeneración activa tienen potencial para la implementación y enriquecimiento de sistemas silvopastoriles en potreros e iniciar la regeneración del sitio en potreros abandonados. Los árboles núcleo en combinación con otras técnicas de restauración representan una opción viable para alcanzar los objetivos de proyectos de restauración. A partir de los resultados y conclusiones obtenidos, surgen nuevas interrogantes sobre el uso de árboles núcleo como mecanismos para iniciar la sucesión y recuperación de la vegetación en pasturas tropicales ¿Hasta qué momento de la sucesión las interacciones entre el árbol núcleo y las plantas regeneradas serán positivas? ¿De qué manera sucederá el desarrollo de la comunidad de plántulas regeneradas en etapas más avanzadas? Responder a estos cuestionamientos implica realizar investigación en campo de largo plazo en pasturas tropicales.

LITERATURA CITADA

- Aide TM, Zimmerman JK, Herrera L, Rosario M, Serrano M. 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *For. Ecol. Manage.* 77:77–86.
- Aide TM, Zimmerman JK, Pascarella JB, Rivera L, Marcano-Vega H. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: Implications for restoration ecology. *Restor. Ecol.* 8(4):328–338.
- Arroyo-Rodríguez V, Melo FPL, Martínez-Ramos M, Bongers F, Chazdon RL, Meave JA, Norden N, Santos BA, Leal IR, Tabarelli M. 2015. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biol. Rev.*:000–000.
- Baraloto C, Pierre-Michel F. 2007. Seed size, seedling morphology, and response to deep shade and damage in Neotropical rain forest trees. *Am. J. Bot.* 94(6):901–911.
- Barragán-Hernández WA, Mahecha-Ledesma L, Cajas-Girón YS. 2015. Variables fisiológicas-metabólicas de estrés calórico en vacas bajo silvopastoreo y pradera sin árboles. *Agron. Mesoam.* 26 (2):211–223.
- Bazzaz FA. 1979. Physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:351–371.
- Bechara FC, Dickens SJ, Farrer EC, Larios L, Spotswood EN, Mariotte P, Suding KN. 2016. Neotropical rainforest restoration: comparing passive, plantation and nucleation approaches. *Biodivers Conserv* 25(11):2021–2034.
- Belsky AJ, Mwonga SM, Amundson RG, Duxbury JM, Ali AR. 1993. Comparative effects of isolated trees on their undercanopy environments in high-and low-rainfall savannas. *J. Appl. Ecol.* 30(1):143–155.
- Brienen RJW, Zuidema PA, Martínez-Ramos M. 2010. Attaining the canopy in dry and moist tropical forests: strong differences in tree growth trajectories reflect variation in growing conditions. *Oecologia* 163:485–496.
- Buschbacher R, Uhl C, Serrao EAS. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. II. Nutrient stocks in the soil and vegetation. *J. Ecol.* 76(3):682–699.
- Carrière SM, André M, Letourmy P, Olivier I, Mckey DB. 2002a. Seed rain beneath remnant trees in a slash-and-burn agricultural system in southern Cameroon. *J. Trop. Ecol.* 18(3):353–374.

- Carrière SM, Letourmy P, McKey DB. 2002b. Effects of remnant trees in fallows on diversity and structure of forest regrowth in a slash-and-burn agricultural system in Southern Cameroon. *J. Trop. Ecol.* 18(3):375–396.
- Ceccon E, González EJ, Martorell C. 2016. Is direct seeding a biologically viable strategy for restoring forest ecosystems? Evidences from a meta-analysis. *L. Degrad. Dev.* 27:511–520.
- César RG, Holl KD, Girão VJ, Mello FNA, Vidal E, Alves MC, Brancalion PHS. 2016. Evaluating climber cutting as a strategy to restore degraded tropical forests. *Biol. Conserv.* 201:309–313.
- Charles LS, Dwyer JM, Mayfield MM. 2016. Rainforest seed rain into abandoned tropical Australian pasture is dependent on adjacent rainforest structure and extent. *Austral Ecol.*:1–12.
- Chazdon RL, Broadbent EN, Rozendaal DMA, Bongers F, Almeyda Zambrano AM, Aide TM, Balvanera P, Becknell JM, Boukili V, Brancalion PHS, et al. 2016. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Sci. Adv.* 2:1–10.
- Chazdon RL, Guariguata MR. 2016. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: Prospects and challenges. *Biotropica* 48(6):716–730.
- Chazdon RL. 2008. Beyond forests deforestation: and ecosystem lands degraded restoring services. *Science* 320(5882):1458–1460.
- Chazdon RL. 2014. *Second growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. Chicago, Illinois: The University of Chicago Press.
- Cheung KC, Liebsch D, Marques MCM. 2010. Forest recovery in newly abandoned pastures in southern Brazil: Implications for the Atlantic rain forest resilience. *Nat. Conserv.* 8(1):66–70.
- Clewell AF, Aronson J. 2013. *Ecological restoration: Principles, values, and structure of an emerging profession*. 2da ed. Washington, DC: Island Press.
- Connell JH, Slatyer RO. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.* 111(982):1119–1144.
- Cottee-Jones HEW, Bajpai O, Chaudhary LB, Whittaker RJ. 2015. Isolated *ficus* trees deliver dual conservation and development benefits in a rural landscape. *Ambio*

44:678–684.

- Cottee-Jones HEW, Bajpai O, Chaudhary LB, Whittaker RJ. 2016. The importance of *ficus* (Moraceae) trees for tropical forest restoration. *Biotropica* 0(0):1–7.
- Cubiña A, Aide TM. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* 33(2):260–267.
- Dalling JW, Hubbell SP. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *J. Ecol.* 90:557–568.
- De la Peña-Domene M, Howe HF, Cruz-León E, Jiménez-Rolland R, Lozano-Huerta C, Martínez-Garza C. 2016. Seed to seedling transitions in successional habitats across a tropical landscape. *Ecography*.
- De Souza Olivera LK, Quaresma Maneschy R, Pereira Guimarães T, Araujo de Castro A. 2010. Regeneração natural abaixo da copa de árvores dispersas em pastagens no P. A. Belo Horizonte I, São Domingos Do Araguaia-PA. *Agroecossistemas* 2(1):22–31.
- Denslow JS. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18:431–451.
- Derroire G, Coe R, Healey JR. 2016a. Isolated trees as nuclei of regeneration in tropical pastures: Testing the importance of niche-based and landscape factors. *J. Veg. Sci.*:1–13.
- Derroire G, Tigabu M, Odén PC, Healey JR. 2016b. The effects of established trees on woody regeneration during secondary succession in tropical dry forests. *Biotropica* 0(0):1–11.
- Duarte LS, Hofmann GS, Dos Santos MMG, Hartz SM, Pillar VD. 2010. Testing for the influence of niche and neutral factors on sapling community assembly beneath isolated woody plants in grasslands. *J. Veg. Sci.* 21:462–471.
- Elgar AT, Freebody K, Pohlman CL, Shoo LP, Catterall CP. 2014. Overcoming barriers to seedling regeneration during forest restoration on tropical pasture land and the potential value of woody weeds. *Front. Plant Sci.* 5:1–10.
- Elmqvist T, Wall M, Berggren AL, Blix L, Fritioff Å, Rinman U. 2001. Tropical forest reorganization after cyclone and fire disturbance in Samoa: Remnant trees as biological legacies. *Conserv. Ecol.* 5(2):10.

- Encino-Ruiz L, Lindig-Cisneros R, Gómez-Romero M, Blanco-García A. 2013. Desempeño de tres especies arbóreas del bosque tropical caducifolio en un ensayo de restauración ecológica. *Bot. Sci.* 91(1):107–114.
- Esquivel MJ, Harvey CA, Finegan B, Casanoves F, Skarpe C. 2008. Effects of pasture management on the natural regeneration of Neotropical trees. *J. Appl. Ecol.* 45:371–380.
- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, Burel FG, Crist TO, Fuller RJ, Siriwardena GM, Jean-Louis M. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.* 14:101–112.
- Finegan B, Delgado D. 2000. Structural and floristic heterogeneity in a 30-year-old Costa Rican rain forest restored on pasture through natural secondary succession. *Restor. Ecol.* 8(4):380–393.
- Finegan B. 1984. Forest succession. *Nature* 311(8):109–114.
- Finegan B. 1996. Pattern and process in Neotropical secondary rain forests: The first 100 years of succession. *TREE* 11(3):119–124.
- Galindo-González J, Guevara S, Sosa VJ. 2000. Bat-and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conserv. Biol.* 14(6):1693–1703.
- Galindo-González J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: Su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zool. Mex.* 73:57–74.
- Gómez-Aparicio L, Zamora R, Gómez JM, Hódar JA, Castro J, Baraza E. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: A meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecol. Appl.* 14(4):1128–1138.
- Griscom HP, Griscom BW, Ashton MS. 2009. Forest regeneration from pasture in the dry tropics of Panama: Effects of cattle, exotic grass, and forested riparia. *Restor. Ecol.* 17(1):117–126.
- Guariguata MR, Ostertag R. 2001. Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *For. Ecol. Manage.* 148:185–206.
- Guevara S, Laborde J, Sánchez-Ríos G. 2004. Rain forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, México. *Biotropica* 36(1):99–108.
- Guevara S, Laborde J. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in

- tropical pastures: Consequences for local species availability. *Vegetatio* 107/108:319–338.
- Guevara S, Laborde J. 2012. The Mesoamerican rain forest environmental history. Livestock and landscape biodiversity at los Tuxtlas, México. *Pastos* 42(2):219–248.
- Guevara S, Meave J, Moreno-Casasola P, Laborde J. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in Neotropical pastures. *J. Veg. Sci.* 3(5):655–664.
- Guevara S, Moreno-Casasola P, Sánchez-Ríos G. 2005. Soil seed banks in the tropical agricultural fields of Los Tuxtlas, México. *Trop. Ecol.* 46(2):219–227.
- Guevara S, Purata SE, Van Der Maarel E. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66:77–84.
- Harvey CA, Villanueva C, Esquivel H, Gómez R, Ibrahim M, Lopez M, Martinez J, Muñoz D, Restrepo C, Saénz JC, et al. 2011. Conservation value of dispersed tree cover threatened by pasture management. *For. Ecol. Manage.* 261:1664–1674.
- Herrera JM, Garcia D. 2009. The role of remnant trees in seed dispersal through the matrix: Being alone is not always so sad. *Biol. Conserv.* 142:149–158.
- Holl KD, Aide TM. 2011. When and where to actively restore ecosystems? *For. Ecol. Manage.* 261:1558–1563.
- Holl KD, Loik ME, Lin EH V., Samuels IA. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: Overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restor. Ecol.* 8(4):339–349.
- Holl KD. 1998. Effects of above-and below-ground competition of shrubs and grass on *Calophyllum brasiliense* (Camb.) seedling growth in abandoned tropical pasture. *For. Ecol. Manage.* 109:187–195.
- Holl KD. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: Seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31(2):229–242.
- Holl KD. 2002. Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *J. Ecol.* 90:179–187.
- Hooper E, Condit R, Legendre P. 2002. Responses of 20 native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in Panama. *Ecol. Appl.* 12(6):1626–1641.

- Howe HF, Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13:201–228.
- Hubbell SP, Foster RB, O'Brien S. T, Harms K. E, Condit R, Wechsler B, Wright SJ, de Lao SL. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a Neotropical forest. *Science* 283:554–557.
- Jordano P, Pulido F, Arroyo J, García-Castaño JL, García-Fayos P. 2004. Procesos de limitación demográfica. En: Valladares F, editor. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A. p. 229–248.
- Jose S. 2009. Agroforestry for ecosystem services and environmental benefits: An overview. *Agroforest Syst* 76:1–10.
- Juárez-García A, Saragos-Méndez J. 2015. Estructura diamétrica de árboles en potreros de la región Bajo Mixe del estado de Oaxaca. *Teoría y Prax.* (18):131–151.
- Laborde J, Guevara S, Sánchez-Rios G. 2008. Tree and shrub seed dispersal in pastures: The importance of rainforest trees outside forest fragments. *Ecoscience* 15(1):6–16.
- Ley-López JM, Avalos G, Chacón-Madrugal E. 2016. Seedling growth and survival of five tree species in secondary forests and adjacent pastures in the montane rain forests of Southern Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 64(4):1565–1583.
- Lohbeck M, Poorter L, Martínez-Ramos M, Bongers F, Craft NJB. 2015. Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. *Ecology* 96(5):1242–1252.
- Loik ME, Holl KD. 1999. Photosynthetic responses to light for rainforest seedlings planted in abandoned pasture, Costa Rica. *Restor. Ecol.* 7(4):382–391.
- López-Toledo L, Martínez-Ramos M. 2011. The soil seed bank in abandoned tropical pastures: Source of regeneration or invasion? *Rev. Mex. Biodivers.* 82:663–678.
- Martin EA, Ratsimisetra L, Laloe F, Carrière SM. 2009. Conservation value for birds of traditionally managed isolated trees in an agricultural landscape of Madagascar. *Biodivers Conserv* 18:2719–2742.
- Martínez-Encino C, Villanueva-López G, Casanova-Lugo F. 2013. Densidad y composición de árboles dispersos en potreros en la Sierra de Tabasco, México.

Agrociencia 47(5):483–496.

- Martinez-Garza C, Gonzalez-Montagut R. 1999. Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, México. *Plant Ecol.* 145:255–265.
- Martínez-Garza C, Howe HF. 2010. Características foliares y tasas vitales de árboles sucesionales tardíos de un bosque tropical perennifolio. *Bol.Soc.Bot.Méx.* 86:1–10.
- Martínez-Garza C, Peña V, Ricker M, Campos A, Howe HF. 2005. Restoring tropical biodiversity: Leaf traits predict growth and survival of late-successional trees in early-successional environments. *For. Ecol. Manage.* 217:365–379.
- Martínez-Ramos M, Ximena G-O. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Bol.Soc.Bot.Méx.* 80:69–84.
- Martínez-Ramos M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Bol.Soc.Bot.Méx.* 54:179–224.
- Meli P, Herrera FF, Melo F, Pinto S, Aguirre N, Musálem K, Minaverry C, Ramírez W, Brancalion PHS. 2016. Four approaches to guide ecological restoration in Latin America. *Restor. Ecol.*:1–8.
- Meli P, Holl KD, Rey Benayas JM, Jones HP, Jones PC, Montoya D, Moreno Mateos D. 2017. A global review of past land use, climate, and active vs. passive restoration effects on forest recovery. *PLoS One* 12(2):1–17.
- Méndez-Toribio M, González-Di Pierro AM, Quesada M, Benítez-Malvido J. 2014. Regeneration beneath a dioecious tree species (*Spondias purpurea*) in a Mexican tropical dry forest. *J. Trop. Ecol.* 30:265–268.
- Mesquita R de CG, Massoca PEDS, Jakovac CC, Bentos TV, Williamson GB. 2015. Amazon rain forest succession: stochasticity or land-use legacy? *Bioscience* 65(9):849–861.
- Mesquita RCG, Ickes K, Ganade G, Williamson GB. 2001. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *J. Ecol.* 89:528–537.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. Ecosystems and human well-being. Health synthesis.
- Morelato Begnini R, Tarabini Castellani T. 2013. Seed rain under the canopies of female and male *Myrsine coriacea*, a pioneer tree from the Brazilian Atlantic forest. *J. Trop.*

Ecol. 29:391–399.

- Norden N, Angarita HA, Bongers F, Martínez-ramos M, Granzow-de la Cerda I, van Breugel M, Lebrija-Trejos E, Meave JA, Vandermeer J, Williamson GB, et al. 2015. Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. PNAS 112(26):8013–8018.
- Ortiz-pulido R, Laborde J, Guevara S. 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: Consecuencias en la dispersión de semillas. Biotropica 32(3):473–488.
- Padilla FM, Pugnaire FI. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. Front. Ecol. Environ. 4(4):196–202.
- Pearson TRH, Burslem DFRP, Mullings CE, Dalling JW. 2002. Germination ecology of Neotropical pioneers: Interacting effects of environmental conditions and seed size. Ecology 83(10):2798–2807.
- Pickett STA, Collins SL, Armesto JJ. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. Bot. Rev. 53(3):335–371.
- Piña M, Arboleda ME. 2010. Efecto de dos ambientes lumínicos en el crecimiento inicial y calidad de plantas de *Crescentia cujete*. Biagro 22(1):61–66.
- Poorter L, Bongers F, Aide TM, Almeyda Zambrano AM, Balvanera P, Becknell JM, Boukili V, Brancalion PHS, Broadbent EN, Chazdon RL, et al. 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. Nature 530:211–214.
- Posada JM, Aide TM, Cavelier J. 2000. Cattle and weedy shrubs as restoration tools of tropical montane rainforest. Restor. Ecol. 8(4):370–379.
- Ramírez N. 1997. Biología reproductiva y selección de especies nativas para la recuperación de áreas degradadas: métodos y significado. ACTA BOT. VENEZ. 20(1):43–66.
- Reis A, Bechara FC, Tres DR. 2010. Nucleation in tropical ecological restoration. Sci. Agric. 67(2):244–250.
- Ren H, Yang L, Liu N. 2008. Nurse plant theory and its application in ecological restoration in lower subtropics of China. Prog. Nat. Sci. 18:137–142.
- Ressel K, Guilherme F a. G, Schiavini I, Oliveira PE. 2004. Ecología morfofuncional de plântulas de espécies arbóreas da Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, Minas

- Gerais. *Rev. Bras. Bot.* 27(2):311–323.
- Rhoades CC, Eckert GE, Coleman DC. 1998. Effect of pasture trees on soil nitrogen and organic matter: implications for tropical montane forest restoration. *Restor. Ecol.* 6(3):262–270.
- Rhoades CC. 1997. Single-tree influences on soil properties in agroforestry: lessons from natural forest and savanna ecosystems. *Agrofor. Syst.* 35:71–94.
- Rocha GPE, Vieira DLM, Simon MF. 2016. Fast natural regeneration in abandoned pastures in southern Amazonia. *For. Ecol. Manage.* 370:93–101.
- Román Dañobeytia F, Levy Tacher S, Perales Rivera H, Ramírez Marcial N, Douterlungne D, López Mendoza S. 2007. Establecimiento de seis especies arbóreas nativas en un pastizal degradado en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Ecol. Apl.* 6:1–8.
- Schlawin JR, Zahawi RA. 2008. “Nucleating” succession in recovering Neotropical wet forests: The legacy of remnant trees. *J. Veg. Sci.* 19:485–492.
- SER. 2004. Principios de SER international sobre la restauración ecológica. Tucson.
- Shoo LP, Catterall CP. 2013. Stimulating natural regeneration of tropical forest on degraded land: Approaches, outcomes, and information gaps. *Restor. Ecol.* 21(6):670–677.
- Slocum MG. 2001. How tree species differ as recruitment foci in a tropical pasture. *Ecology* 82(9):2547–2559.
- Swaine MD, Whitmore TC. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81–86.
- Toh I, Gillespie M, Lamb D. 1999. The role of isolated trees in facilitating tree seedling recruitment at a degraded sub-tropical rainforest site. *Restor. Ecol.* 7(3):288–297.
- Uhl C, Buschbacher R, Serrao EAS. 1988. Abandoned pastures in Eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *J. Ecol.* 76(3):663–681.
- Van Breugel M, van Breugel P, Jansen PA, Martínez-Ramos M, Bongers F. 2012. The relative importance of above-versus belowground competition for tree growth during early succession of a tropical moist forest. *Plant Ecol.* 213:25–34.
- Vergne D de C, Souza Almeida H, Furtado Campos CC, Martins NS, Nunes Ramos F. 2016. Isolated trees with high crown coverage and densities increase pasture seed rain. *Acta Bot. Brasilica* 30(3):486–494.

- Vieira DCM, Gandolfi S. 2006. Chuva de sementes e regeneração natural sob três espécies arbóreas em uma floresta em processo de restauração. *Rev. Bras. Bot.* 29(4):541–554.
- Vieira ICG, Uhl C, Nepstad D. 1994. The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. as a “succession facilitator” in an abandoned pasture, Paragominas, Amazonia. *Vegetatio* 115:91–99.
- Villar R, Ruiz-Robledo J, Quero JL, Poorter H, Valladares F, Marañón T. 2004. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: Valladares F, editor. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A. p. 191–227.
- Wright SJ, Kitajima K, Kraft NJB, Reich PB, Wright IJ, Bunker DE, Condit R, Dalling JW, Davies SJ, Díaz S, et al. 2010. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* 91(12):3664–3674.
- Yarranton GA, Morrison RG. 1974. Spatial dynamics of a primary succession: Nucleation. *J. Ecol.* 62(2):417–428.
- Zahawi RA, Augspurger CK. 1999. Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador. *Biotropica* 31(4):540–552.
- Zahawi RA, Augspurger CK. 2006. Tropical forest restoration: Tree islands as recruitment foci in degraded lands of Honduras. *Ecol. Appl.* 16(2):464–478.