



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS



**CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN
BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**

TÍTULO DE LA TESIS

**ATRIBUTOS DE LA VEGETACIÓN EN PARCELAS DE RESTAURACIÓN
ECOLOGICA DE 11 AÑOS EN LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRO EN BIOLOGÍA INTEGRATIVA DE
LA BIODIVERSIDAD Y LA CONSERVACIÓN**

PRESENTA: ERIC ANTONIO GAMBOA BLANCO

DIRECTOR: DRA. CRISTINA MARTINEZ GARZA

CUERNAVACA, MORELOS.

MAYO, 2019

Agradecimientos

A la maestría en Biología Integrativa y Conservación de la Biodiversidad, CIBYC:

Gracias por darme la oportunidad de realizar mi maestría, permitirme aprender cosas nuevas y ayudarme a crecer en el ámbito académico.

Al PNPC de CONACYT:

Gracias por la beca que me permitió dedicarme de tiempo a la investigación, sin este apoyo económico este trabajo no hubiera sido posible.

A Paisajes Integrales A.C.:

Por el apoyo otorgado para la realización del trabajo de campo, sin su valiosa ayuda hubiese sido muy complicado medir tantos árboles y tomar tantos datos.

A la *National Science Foundation* de Estados Unidos (NSF-DEB # 0516259):

Por el apoyo financiero otorgado a la Dra. Cristina Martínez Garza y al Dr. Henry F. Howe, para el establecimiento de este importante experimento de restauración.

Al Laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima del Instituto de Ecología de la UNAM a cargo del Dr. Homero Julio Eudes Campo Alves:

Gracias por prestarme material para concretar uno de los objetivos de este trabajo.

A la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, UNAM y muy especialmente a su jefa de estación la bióloga Rosamond Coates Lutes:

Gracias por permitirme usar sus instalaciones y darme todas las facilidades para poder sacar adelante todo el trabajo de campo.

Agradecimientos personales

A mis padres Paty y Eric:

Gracias de todo corazón por estar siempre ahí, por creer en mí y echarme porras, por todo su apoyo a lo largo de mi vida y por siempre apoyarme en todos mis proyectos.

A mi esposa Denisse:

Gracias por creer en mí, agradezco que estés conmigo en las buenas y en las malas. Sé que estos meses separados han sido difíciles y aprecio que aun así hayas estado ahí para mí, ayudándome a crecer, por tanto, este logro es de los dos.

A la Dra. Cristina:

Gracias por permitirme ser parte de su equipo y por ayudarme a dar estos primeros pasos en esta tan compleja y emocionante actividad llamada ciencia, agradezco que me enseñara a hacer investigación y que estuviera ahí para ayudarme en cada etapa de este proceso de crecimiento que fue la maestría.

A la Dra. Marcela:

Gracias por apoyarme durante mi paso por la maestría, por mostrarme la importancia de tener siempre presente a los animales, por sus atinados comentarios, recomendaciones y consejos, por siempre ayudarme a la mejora continua del trabajo.

Al Dr. Julio:

Gracias por sin conocerme y estando lejos aceptar ser parte de mi comité, agradezco todos sus consejos y recomendaciones sin los cuales este proyecto no sería el mismo.

A la Dra. Lynna:

Gracias por tu invaluable ayuda en este gran universo llamado estadística, agradezco tu paciencia a la hora de enseñarme a usar R y mostrarme todo el potencial que tiene en la investigación, gracias por todas esas horas ayudándome en el procesamiento de los datos.

Al técnico de campo Erli Velasco:

Gracias por todo el apoyo en campo, agradezco tus platicas, tu entusiasmo y todas las ganas que le dedicabas al trabajo en campo, la verdad es que no sé qué hubiera hecho yo solo ni cuánto tiempo hubiera tenido que trabajar para conseguir todas las muestras.

A la Bióloga Rosy:

Gracias por todo el apoyo y las atenciones en la estación, Rosy siempre atenta siempre al frente de todo. Gracias por hacerme sentir en casa mientras estuve en la estación de Los Tuxtlas.

A Don Benito:

Gracias por permitirnos trabajar en sus tierras, agradezco que permita que los biólogos entremos a examinar y estudiar cuanto ser vivo hay en sus potreros. Sin su valioso apoyo este experimento no habría sido posible.

Citar como:

Gamboa-Blanco, E., A. (2019). Atributos de la vegetación en parcelas de restauración ecológica de 11 años en los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de Maestría. Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, Morelos, México. 124 pp.

Índice general	
Resumen	12
Abstract	13
Introducción	14
Antecedentes	17
Objetivos	30
Objetivo general	30
Objetivos específicos	30
Hipótesis	31
Métodos	32
Sitio de estudio	32
Historia de uso de suelo	36
Diseño experimental	37
Muestreos	41
Índices de diversidad	41
Biomasa aérea	45
Resultados	52

Composición.....	52
Nivel de intervención.....	53
Densidad y riqueza por historia de vida.....	59
Densidad por historia de vida	59
Riqueza por historia de vida.....	62
Densidad y riqueza por vector de dispersión	65
Densidad por vector de dispersión	65
Riqueza por vector de dispersión.....	68
Índices de diversidad alfa y beta.....	71
Índice de Shannon.....	71
Índice de Simpson	71
Índice de Pielou.....	71
Índice de Whittaker.....	74
Biomasa aérea	74
Discusión.....	77
Bibliografía	91

Bibliografía91

Apéndices111

Índice de cuadros

Cuadro	Página
Cuadro 1. Familia e historia de vida de 24 especies con dispersión biótica o abiótica plantadas en 16 parcelas experimentales en los Tuxtlas, Veracruz, México.	40
Cuadro 2. Resultado del Modelo Lineal Generalizado (GLM) para la densidad por nivel de intervención (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La diferencia de las medias entre los grupos (Estimación), el valor de Z y su significancia (P) se muestran.	54
Cuadro 3. Resultado del Modelo Lineal Generalizado (GLM) para la riqueza por nivel de intervención (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La diferencia de las medias entre los grupos (Estimación), el valor de Z y su significancia (P) se muestran.	57
Cuadro 4. Resultado del Modelo Lineal Generalizado (GLM) para la densidad por historia de vida (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La diferencia de las medias entre los grupos (Estimación), el valor de Z y su significancia (P) se muestran.	60
Cuadro 5. Resultado del Modelo Lineal Generalizado (GLM) para la riqueza por historia de vida (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La diferencia de las medias entre los grupos (Estimación), el valor de Z y su significancia (P) se muestran.	63
Cuadro 6. Resultado del Modelo Lineal Generalizado (GLM) para la densidad por vector de dispersión (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La diferencia de las medias entre los grupos (Estimación), el valor de Z y su significancia (P) se muestran.	66
Cuadro 7. Resultado del Modelo Lineal Generalizado (GLM) para la riqueza por vector de dispersión (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La diferencia de las medias entre los grupos (Estimación), el valor de Z y su significancia (P) se muestran.	69
Cuadro 8. Resultado del Modelo Lineal (LM) para la biomasa aérea (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La diferencia de las medias entre los grupos (Estimación), el valor de Z y su significancia (P) se muestran.	75

Índice de figuras

Figura	Página
Figura 1. Localización geográfica del sitio de estudio en la colonia ganadera Adolfo Ruíz Cortínez, aledaño a la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, dentro de la región de Los Tuxtlas, en el estado de Veracruz, México (Modificado de González-Soriano, Dirzo & Vogt, 1997).	33
Figura 2. Climograma (2006-2017) de la Estación meteorológica de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” (18° 35.11' latitud Norte y 95° 04.45' longitud Oeste; altitud 130 m; R. Coates, comunicación personal).	35
Figura 3. Diseño experimental de 24 parcelas excluidas de ganado en dos niveles de intervención (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]. Modificado de: De la Peña-Domene, 2010).	39
Figura 4. Densidad de reclutas por nivel de intervención (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada representa un rango de 1.5 veces el rango intercuartílico, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) mostradas en el Modelo lineal generalizado (GLM).	55
Figura 5. Riqueza de reclutas por nivel de intervención (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada representa un rango de 1.5 veces el rango intercuartílico, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) mostradas en el Modelo lineal generalizado (GLM).	58
Figura 6. Densidad por historia de vida (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada representa un rango de 1.5 veces el rango intercuartílico, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) mostradas en el Modelo lineal generalizado (GLM).	61
Figura 7. Riqueza de reclutas por historia de vida (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada representa un rango de 1.5 veces el rango intercuartílico, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) mostradas en el Modelo lineal generalizado (GLM).	64
Figura 8. Densidad de reclutas por vector de dispersión (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada representa un rango de 1.5 veces el rango intercuartílico, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes	67

indican diferencias significativas ($p < 0.05$) mostradas en el Modelo lineal generalizado (GLM).	
Figura 9. Riqueza reclutas por vector de dispersión (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada representa un rango de 1.5 veces el rango intercuartílico, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) mostradas en el Modelo lineal generalizado (GLM).	70
Figura 10. Índices de diversidad alfa (a.-Shannon, b.-Simpson y c.-Pielou) por vector de dispersión (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada representa un rango de 1.5 veces el rango intercuartílico, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) mostradas en el Modelo lineal generalizado (GLM).	73
Figura 11. Logaritmo natural de la biomasa aérea de especies por nivel de intervención (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada representa un rango de 1.5 veces el rango intercuartílico, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) mostradas en el Modelo lineal (LM).	76

Índice de apéndices

Apéndice	Página
Apéndice 1. Superficie (ha), porcentaje de bosque maduro [%maduro], porcentaje de bosque secundario [% secundario], biomasa aérea [BA], biomasa seca [BS] y biomasa muerta [Bmu] relacionadas con el cambio en la cobertura del bosque tropical perennifolio en México durante los años 1993, 2002, 2007 y 2011 (Tomado del Informe Nacional Mexicano de la Evaluación de los Recursos Forestales Mundiales 2015).	111
Apéndice 2. Variables químicas en suelos de un pastizal activo, plantaciones de restauración y regeneración natural de un año. Las letras diferentes muestran diferencias entre hábitats (Tomado de Tobón <i>et al</i> , 2011).	112
Apéndice 3. Densidad de madera de 31 especies reclutadas en las 24 parcelas experimentales. Valores medios (V me), mínimos (V mi) y máximos (V ma) de densidad (g/cm ³) por especie, número de ejemplares (#) utilizados para calcular la densidad y desviación estándar (De).	113
Apéndice 4. Abundancia, familia, historia de vida (HV: No pionera [NP] y Pionera [P]) y vector de dispersión (VD: Biótico [B] y Abiótico [A]) de 38 especies reclutadas con un diámetro a la altura del pecho >3 cm.	115
Apéndice 5. Número de especies de 23 familias reclutadas en: todo el experimento (Total), por nivel de intervención (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]).	118
Apéndice 6. Análisis factoriales por a) nivel de intervención (mínimo [verde], máxima con plantaciones bióticas [rojo] y con plantaciones abióticas [azul]), b) nivel de intervención para especies pioneras, c) nivel de intervención para especies no pioneras, d) nivel de intervención para especies con dispersión biótica y e) nivel de intervención para especies con dispersión abiótica.	119
Apéndice 7. Porcentaje de complementariedad de Whitaker, comparación pareada entre parcelas de Intervención mínima.	122
Apéndice 8. Porcentaje de complementariedad de Whitaker, comparación pareada entre parcelas de Intervención máxima, plantaciones con dispersión biótica.	123
Apéndice 9. Porcentaje de complementariedad de Whitaker, comparación pareada entre parcelas de Intervención máxima, plantaciones con dispersión abiótica.	124

Resumen

La deforestación del bosque tropical reduce la biodiversidad y el almacenamiento de carbono. La magnitud de la deforestación genera la necesidad de restaurar el ecosistema. México tiene diversos compromisos internacionales en materia de conservación y restauración y para cumplirlos se necesita información de la ecología de la restauración. En este contexto se realizó un experimento en un pastizal de la colonia ganadera Adolfo Ruíz Cortines en Los Tuxtlas, Veracruz, México. El diseño experimental consistió en 24 parcelas excluidas de ganado, ocho bajo intervención mínima, donde se favorece la sucesión natural y 16 bajo intervención máxima con dos composiciones de plantación; ocho parcelas tienen plantaciones de árboles con dispersión biótica y ocho parcelas tienen árboles con dispersión abiótica. Cada combinación de plantaciones incluye ocho especies no-pioneras y cuatro especies pioneras. Para analizar la respuesta de algunos atributos de la vegetación a 11 años de la intervención, se evaluó la incorporación de nuevos individuos a la población a partir de la germinación de semillas (reclutas; árboles ≥ 3 cm de diámetro a la altura del pecho). Los atributos de la vegetación se analizaron utilizando modelos lineales generalizados y análisis factoriales para la composición. La composición y la densidad fueron estadísticamente iguales entre niveles de intervención. Una composición similar sugiere condiciones microambientales similares entre niveles de intervención. La riqueza de reclutas fue mayor en la sucesión natural y menor en la plantación con dispersión biótica. La densidad de reclutas no-pioneras fue igual a la de pioneras en los dos niveles de intervención. La riqueza de no-pioneras fue menor a la de pioneras en la sucesión natural y en la plantación con dispersión abiótica. La riqueza de no-pioneras fue igual a la de pioneras en la plantación con dispersión biótica. La densidad y riqueza de reclutas con dispersión biótica fue mayor que la de reclutas con dispersión abiótica en los dos niveles de intervención. Los índices de diversidad alfa fueron similares entre niveles de intervención. La diversidad beta mostró mayor porcentaje de especies complementarias entre las dos composiciones de plantaciones y menor con la sucesión natural. Los mayores valores de biomasa aérea se encontraron en la sucesión natural. El resultado de la composición puede explicarse en parte por la edad del reclutamiento, el tamaño de los reclutas evaluados parece no haber tenido efecto. Los resultados de riqueza y densidad pueden ser debidos al tamaño de los reclutas evaluados y a la edad del reclutamiento. Los resultados de diversidad alfa y beta no pudieron ser explicados a partir del tamaño de los reclutas ni de la edad del reclutamiento. Los resultados de biomasa aérea podrían deberse al tamaño de los reclutas evaluados. Después de más una década de iniciado el reclutamiento el efecto de las plantaciones se diluye en algunas variables más rápido que en otras.

Abstract

The tropical forest deforestation reduces the biodiversity for the isolation of the populations and the storage of carbon for the reduction of coverage. The scale of the deforestation generated the need of restoring the ecosystem. The restoration might be with different levels of intervention. Mexico has many international commitments of restoration, for which it needed information of the ecological restoration for efficiently the processes. In this context an ecological restoration experiment was carried out in a grassland of the Adolfo Ruiz Cortines cattle ranch in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. The experimental design consisted of 24 plots without cattle, eight with minimum intervention (natural succession) and 16 with maximum intervention (eight with plantations with biotic dispersion and eight with abiotic dispersion); each plot with eight no pioneer species and four pioneer species. For evaluate the response of many attributes of the vegetation with 11 years this study used a census of the recruitment of trees bigger than 3 cm of diameter at chest, this mean the incorporation of new individuals in the population from the germination of seeds. The attributes of vegetation were evaluated using generalized linear models and linear models except the composition that analyzed using factorial analysis. The experiment don't show significant differences in the composition and density. The lack of difference in the composition suggest the lack of difference in the recruitment limitations between levels of intervention. The richness of recruitments was greater in the natural succession and smaller in the plantation with biotic dispersion. The density of no pioneers' recruitments was equal to the pioneers in both levels of intervention. The richness of no pioneers was smaller than the pioneers in the natural succession and in the plantation with abiotic dispersion; the richness of no pioneers was equal in the plantation with biotic dispersion. of the recruitment with biotic dispersion was greater than recruitment with abiotic dispersion in both levels of intervention. The alpha diversity index was significant equal between levels of intervention. The beta's diversity show greater percent of complementary species between both compositions of plantations and less between plantations and natural succession. The greater values of above ground biomass were in the natural succession. Different studies show the plantations increase the rain of seeds with biotic dispersion and improve the conditions for the establishment of the seedlings (extreme microclimate conditions) for this reason weigh in the density and richness. In conclusion, the result of the composition can be partly explained by the age of the recruitment, the size of the recruits evaluated seems to have had no effect. The results of richness and density may be due to the size of the recruits evaluated and the age of the recruitment. The results of alpha and beta diversity could not be explained from the size of the recruits or the age of recruitment. The results of above ground biomass could be due to the size of the recruits evaluated. After a decade of beginning the recruitment the effect of the plantations was dilute in any variables more quickly than in others.

Introducción

La eliminación del bosque afecta la biodiversidad y la capacidad para almacenar carbono. Un bosque es aquella área de más de 0.5 hectáreas, cubierta de árboles de >5 m y con una cubierta de dosel superior al 10 % (FAO, 2014). La deforestación, que es la conversión antrópica del bosque en tierra no boscosa (CMNUCC, 2002), provoca la fragmentación de la cubierta forestal (Sánchez Colón *et al.*, 2009; Turner, 1996). La fragmentación ocasiona extinciones locales debido a la rareza inherente de las especies y al aislamiento de las poblaciones (Hannah *et al.*, 1995; Turner, 1996; Maina & Howe, 1998). El aislamiento de las poblaciones reduce la regeneración natural e incrementa la tasa de mortalidad cerca del borde (Turner, 1996). Además, la fragmentación afecta los sumideros de carbono que se definen como cualquier depósito natural o artificial que remueve carbono de la atmósfera (PNUMA, 1992). El bosque tropical es el principal sumidero terrestre de Carbono (Pan *et al.*, 2011). Un bosque tropical maduro concentra dos terceras partes de la biomasa total de los sumideros de carbono (Pan *et al.*, 2011). En los primeros siete años de la década del 2000, el almacenamiento de carbono en el bosque tropical maduro se redujo un 23% respecto a los niveles en la década anterior (Pan *et al.*, 2011). La deforestación provoca la fragmentación de la cubierta forestal con consecuencias negativas para la biodiversidad y el almacenamiento de carbono.

Las altas tasas de deforestación del bosque tropical perennifolio (BTP; *sensu* Rzedowski, 2006) hacen urgente la búsqueda de su recuperación. En México, la cobertura del BTP era de 4,582,495 ha del 1970 a 1979 y se redujo a 3,207,225 ha en el 2011 (FAO, 2014; Sánchez Colón *et al.*, 2009). La biomasa aérea del BTP se redujo

un 15 % durante el periodo 1993-2011 (FAO, 2014; Apéndice 1). En este escenario es urgente el desarrollo de estrategias de recuperación (López-Barrera, Martínez-Garza & Ceccon, 2017). La restauración ecológica es el proceso de asistir la recuperación de un ecosistema que ha sido dañado, degradado o destruido (SER, 2004). Dependiendo de las metas y de los recursos disponibles, las acciones de restauración se pueden realizar en diferentes niveles: en el nivel de intervención mínimo se detiene la perturbación para favorecer los procesos naturales de recuperación; los niveles de intervención medio y máximo involucran acciones encaminadas a acelerar el proceso de sucesión natural, como la remoción de especies exóticas y el establecimiento de plantaciones (Martínez-Garza, *et al.*, 2016). Favorecer la recuperación de la cobertura forestal puede aumentar el porcentaje de vegetación secundaria y reducir el aislamiento poblacional (FAO, 2014; Rudel *et al.*, 2005). Las acciones de restauración pueden contrarrestar los efectos negativos de la pérdida de cubierta forestal mediante diferentes niveles de intervención.

México firmó ambiciosos compromisos de restauración. El gobierno mexicano, a través de acuerdos internacionales se comprometió a restaurar todos los ecosistemas prioritarios y el 15 % de sus ecosistemas degradados mediante las metas Aichi 14 y 15 del Convenio de Diversidad Biológica (López-Barrera, Martínez-Garza & Ceccon, 2017): También, ante el Desafío de Bonn, México se comprometió a restaurar 7.5 millones de ha y mediante la Iniciativa 20x20, nuestro país se comprometió a restaurar 8.5 millones de ha (Méndez-Toribio *et al.*, 2018). Además, mediante la Estrategia Mexicana para la Conservación de la Diversidad Vegetal se comprometió a restaurar la mitad de sus

ecosistemas degradados para 2030 (Ceccon & Martínez-Garza, 2016). El cumplimiento de estos compromisos requiere información científica (Ceccon & Martínez-Garza, 2016; López-Barrera, Martínez-Garza & Ceccon, 2017). La ecología de la restauración es una disciplina científica que a partir de la teoría ecológica desarrolla principios para guiar la práctica de la restauración (SER, 2004). La información científica suficiente en materia de restauración ayudará a que México cumpla con sus compromisos internacionales.

El presente trabajo busca generar información científica derivada de acciones de restauración. Si se conoce la efectividad e incertidumbre de diferentes niveles de intervención es posible tomar mejores decisiones en términos de acciones. La meta de este trabajo es evaluar el efecto de acciones de restauración en la recuperación de la estructura de un BTP después de 11 años de intervención.

Antecedentes

El Bosque tropical perennifolio (BTP) está siendo afectado por las actividades económicas. El BTP, también llamado selva alta perennifolia (*sensu* Miranda & Hernández X., 1963) es una formación vegetal muy densa, dominada por arboles altos de > 30 m, con abundantes bejucos, plantas epifitas y plantas trepadoras leñosas, que permanece verde todo el año (Miranda & Hernández X., 1963; Rzedowski, 2006). En México, este es el ecosistema más rico en especies (Challenger & Soberón, 2008; Wilson, 1988); las especies de árboles se agrupan en tres estratos, los arbustos en otros tres y además existe un estrato herbáceo (Rzedowski, 2006). En el estado de Veracruz, bordeando el Golfo de México, el BTP ocupa actualmente el 3.47 % de la superficie estatal, principalmente en la región de Los Tuxtlas (CONABIO, 2011); este BTP cuenta con 52 taxas endémicos (Castillo-Campos *et al*, 2005). En este estado, el sector agropecuario desempeña un papel importante dentro de la actividad económica (Hernández *et al.*, 2013). El incremento de las áreas de cultivo y de los pastizales de pastos exóticos ha reducido la vegetación natural (Ellis *et al.*, 2011; Toledo & Ordoñez, 1998). Entre 1960 y 1976, los municipios de San Andrés y Catemaco, ubicados al sur de Veracruz, en la región de los Tuxtlas, duplicaron su población; en ese mismo periodo se incrementó el número de personas dedicadas a la extracción maderera y a la ganadería; así, la ganadería se convirtió en la actividad principal y ocasionó la deforestación del BTP (Dirzo & García, 1992). El BTP de Veracruz, ecosistema de alta complejidad y nivel de endemismo, está desapareciendo debido a la ganadería.

Después de una perturbación comienzan los procesos naturales de recuperación del ecosistema. La sucesión natural es el recambio de especies a través del tiempo después de una perturbación natural o antrópica; mediante este recambio de especies se recupera la estructura y función del ecosistema (Boucher *et al.*, 2001; Connell & Slatyer 1977; Horn, 1974; Prach & Walker, 2011; Whitmore, 1978). Un bosque secundario es aquel que se desarrolla mediante procesos de sucesión natural después de que la vegetación original ha sido destruida por la actividad humana; un bosque maduro se encuentra en su estado natural, libre de intervención humana conocida (Finegan & Sabogal, 1988). La vegetación puede recuperarse mediante procesos de sucesión natural que llevan a un bosque secundario a regresar a su estado de bosque maduro.

El número de especies leñosas aumenta con el tiempo de sucesión. Por ejemplo, en un BTP en Venezuela, la riqueza de árboles alcanzó los valores del bosque maduro después de entre 60 y 80 años de sucesión (Saldarriaga, *et al*, 1988). En un BTP en Panamá, la riqueza de árboles fue igual a la de un bosque maduro después de entre 50 y 65 años de sucesión (Knight, 1975). En Puerto Rico, un bosque secundario recuperó la densidad y riqueza del bosque maduro después de 40 años mientras que la composición se recuperó después de 60 años (Aide *et al*, 2000). Una revisión de los primeros 100 años de sucesión natural mostró que la riqueza de un BTP puede parecerse a la de un bosque maduro antes de que la composición sea similar (Finegan,

1996). Durante el proceso de sucesión natural en el BTP se recupera antes la riqueza y densidad de leñosas que la composición del bosque original.

Durante la sucesión natural ocurre un recambio de especies leñosas en función de su historia de vida. Hay un gradiente de atributos de historia de vida donde en un extremo están las especies llamadas pioneras y en el otro, las especies llamadas no-pioneras (Swaine & Whitmore, 1988). Las especies pioneras, por la duración de su ciclo de vida, pueden dividirse en pioneras de vida corta y de vida larga (Finegan, 1992; Finegan, 1996). Las especies pioneras dependen de la luz solar para germinar y establecerse; las especies no-pioneras pueden germinar y establecerse bajo la sombra pero también bajo la luz directa (Whitmore, 1989; Swaine & Whitmore, 1988). Generalmente, las especies pioneras tienen una gran cantidad de semillas pequeñas con latencia prolongada y su dispersión es amplia; las especies no-pioneras tienen pocas semillas grandes de viabilidad corta y su dispersión es más restringida (Horn, 1974; Ibarra-Manríquez & Oyama, 1992; Martínez-Ramos, 1985). En el BTP, las no-pioneras representan más del 80% de las especies del bosque maduro (Bongers et al, 1988). Los primeros 100 años de sucesión natural pueden ser divididos en dos fases: la primera fase es dominada por especies pioneras de vida corta y la segunda fase por especies pioneras de vida larga (Finegan, 1992; Finegan, 1996). La colonización de especies no-pioneras es continua durante toda la sucesión (Finegan, 1992; Finegan, 1996; Condit et al., 2000; Connell & Slatyer, 1977). Durante el proceso de sucesión

natural, las especies pioneras de larga vida reemplazan a las pioneras de corta vida, al final, las especies no-pioneras, dominan la comunidad.

Uno de los elementos clave de la sucesión natural es el crecimiento de las poblaciones. El reclutamiento se define como la incorporación de nuevos individuos a las poblaciones a partir de la germinación de semillas (Ricklefs & Miller, 1999). El reclutamiento depende de las semillas que llegan por eventos de dispersión a un sitio dado, lo que se llama lluvia de semillas (Harper, 1977). Los eventos de dispersión se refieren a la separación de la diáspora o unidad de dispersión, de la planta madre (Howe y Smallwood, 1982). La dispersión se puede dar por medios bióticos, cuando es mediada por animales, o abióticos cuando se da mediante el viento, el agua o la gravedad (Howe & Smallwood, 1982; Harms & Timothy, 2003). La morfología de frutas o semillas usualmente indica su mecanismo general de dispersión (Howe & Smallwood, 1982). Las frutas o semillas con dispersión biótica tienen frutos nutritivos para atraer consumidores animales (Howe & Vande Kerckhove, 1981). Las frutas o semillas con dispersión abiótica tienen alas o plumas que permiten el transporte aéreo o frutos balísticos que pueden arrojar las semillas a muchos metros (Burrows, 1975). En el BTP, del 50% al 80% de las especies de árboles son dispersados por medios bióticos (Howe & Smallwood, 1982). En la lluvia de semillas se esperan más especies dispersadas por medios bióticos debido a su alta representación en el BTP.

Una vez que llegan las semillas, estas pueden germinar y pasar a la comunidad de reclutas dependiendo de sus requerimientos microambientales. Durante la sucesión, la cantidad de energía que alcanza la superficie del suelo varía mucho (Bazzaz, 1979). Las semillas de especies pioneras pueden permanecer latentes en el suelo por mucho tiempo y germinan cuando aumenta la intensidad de luz, hay alta fluctuación de temperaturas y disminuyen las concentraciones de CO₂, lo que está relacionado a una apertura del dosel (Whitmore, 1989; Swaine & Whitmore, 1988; Bazzaz, 1968). Las semillas de especies no-pioneras pueden germinar con o sin luz, al poco tiempo de ser dispersadas, ya que pierden su viabilidad rápidamente (Barton, 1961; Whitmore, 1989; Swaine & Whitmore, 1988). Después de la germinación, las plántulas de especies pioneras alcanzan tasas fotosintéticas mayores que las plántulas de las especies no-pioneras (Bazzaz, 1979); entonces, bajo altas intensidades de luz, la tasa de crecimiento de las pioneras es mayor que la de las no-pioneras (Walters, Kruger & Reich, 1993). En estados tempranos de la sucesión, en condiciones de alta luminosidad, se espera una mayor representación de especies y reclutas pioneros.

Conforme aumenta la cobertura vegetal durante la sucesión, disminuye la cantidad de luz disponible. Los reclutas que se establecen primero (pioneras) reducen los recursos lumínicos para las plantas que llegan después (Peterson & Bazzaz, 1978). Desde un punto de vista fisiológico, el subproceso de la fotosíntesis en que se fija el dióxido de carbono atmosférico en hidratos de carbono (tasa de respiración oscura; (Mathews, Van Holde, & Ahern, 2002) es más rápido en las especies pioneras que en

las no-pioneras (Bazzaz, 1979). También, el proceso metabólico de fotorrespiración que ocurre cuando hay niveles altos de O₂ y bajos de CO₂ y las plantas consumen O₂ y liberan CO₂ (Mathews, Van Holde, & Ahern, 2002), es más rápido en las pioneras bajo altas intensidades de luz (Bazzaz, 1979). Mas tarde, cuando disminuye la cantidad de luz debido a la presencia de un dosel, las especies no-pioneras son fotosintéticamente más eficientes que las pioneras (Bacone, Bazzaz & Boggess, 1976). Así, con el tiempo de sucesión, las no-pioneras se vuelven mejores competidoras mientras que las pioneras se vuelven inactivas (Peterson & Bazzaz, 1978). Durante los estados intermedios y tardíos de la sucesión, las especies no-pioneras se vuelven dominantes debido a que son mejores competidores en condiciones de sombra.

En sitios degradados, la sucesión natural puede no proceder debido a obstáculos bióticos y abióticos. Al iniciar la sucesión natural, las condiciones microambientales actúan como filtro para la llegada, establecimiento y sobrevivencia de los individuos (Finegan, 1996). La restauración ecológica del BTC en pastizales agropecuarios tiene como principal obstáculo la ausencia de semillas de especies del bosque maduro (Guevara *et al*, 2005). En los pastizales, el banco de semillas y plántulas es eliminado debido principalmente al repetido uso repetido del fuego (Uhl, 1987). El reclutamiento de especies del BTP en pastizales esta limitado por el número de semillas que llegan y la alta mortalidad de semillas y plántulas (Schupp, *et al.*, 1989). Por ejemplo, la dispersión de semillas, en Santa Marta, Colombia fue el principal obstáculo para la sucesión natural del BTP (Aide & Cavelier, 1994). La forma más confiable de alcanzar la

recuperación del BTC es asistir los procesos de sucesión natural (SER, 2016). La restauración ecológica busca acelerar el proceso de sucesión natural (SER, 2004). La restauración realiza acciones en tres niveles de intervención: mínimo, medio y máximo (Martínez-Garza, *et al.*, 2016). La intervención máxima se refiere al establecimiento de plantaciones de especies con características deseables, por ejemplo: tasas altas de desempeño en áreas degradadas (sobrevivencia y crecimiento); desarrollo rápido de la copa que suprime hierbas nativas o exóticas de competencia agresiva, y especies que brindan alimento y perchas a la fauna dispersora de semillas (Goosem y Tucker, 1995). Para las plantaciones de restauración se recomienda sembrar una mezcla de especies pioneras que detengan la erosión y de no-pioneras que aumenten la biodiversidad (Martínez Garza & Howe, 2010). Las especies no-pioneras con alta plasticidad foliar en la producción y supervivencia de sus hojas, tienen mayores posibilidades de crecer y sobrevivir en áreas bajo sucesión inicial (Martínez Garza & Howe, 2010). Para las plantaciones se recomiendan también especies con semillas grandes, dispersadas por animales para enriquecer la comunidad y atraer agentes dispersores que aceleren la sucesión natural (Martínez-Garza & Howe, 2003). Para superar los obstáculos de la sucesión natural hay que complementar los procesos de sucesión natural mediante el establecimiento de plantaciones mixtas.

La diversidad alfa y beta cambian con el tiempo de sucesión natural o asistida. La diversidad alfa representa el número de especies de un taxón superior presente en una localidad (Koleff et al, 2008). Por ejemplo, en la Estación Biológica de la Selva, Costa Rica la mayor diversidad alfa de Shannon se obtuvo en una plantación mixta de siete años (1.93 nats/individuo) y la menor en sitios bajo sucesión natural (0.01 nats/individuo; (Carnevale & Montagnini, 2002). Otro estudio en la Estación Biológica de la Selva en Costa Rica mostró que el índice de Shannon y Pielou fueron mayores en plantaciones mixtas de 11 especies a los seis años que en sitios bajo sucesión natural (Haggar, Wightman & Fisher, 1997). Un tercer experimento en la Estación Biológica de la Selva en Costa Rica reveló que los índices de diversidad alfa de Simpson y Shannon presentaron valores mayores en plantaciones de 10 años que en sitios bajo sucesión natural (Cusack & Montagnini, 2004). La diversidad beta representa la magnitud de cambio en la composición o el grado de complementariedad entre comunidades en relación con un gradiente ambiental complejo o a patrones ambientales (Whittaker, 1960). El concepto de complementariedad se refiere al grado de similitud en la composición de especies entre pares de biotas (Moreno, 2001). En la Estación Biológica de las Cruces, Costa Rica se encontró que a los cuatro años hay mayor complementariedad de especies arbóreas en islas de cuatro especies arbóreas que en la sucesión natural (Zahawi et al, 2013). En un BTP en Costa Rica se encontró que hubo mayor complementariedad en el reclutamiento en plantaciones de cuatro especies a los 11 años, intermedia complementariedad entre islas de vegetación con cuatro

especies y menor en sitios bajo sucesión natural (Holl et al, 2017). La diversidad alfa aumenta más rápidamente y hay mayor complementariedad en plantaciones mixtas que en sitios bajo sucesión natural.

La biomasa aérea cambia con el tiempo de sucesión natural o asistida. La biomasa aérea representa el peso seco del material vegetal que se localiza arriba de la superficie del suelo (IPCC, 2006). Un meta-análisis global, elaborado a partir de 140 estudios, en el trópico y subtropico de África, Asia, Australia y América reveló que en monocultivos de 18 años, la tasa de acumulación de biomasa aérea fue mayor que la acumulación en áreas bajo sucesión natural (Bonner, Schmidt & Shoo, 2013). En Costa Rica la tasa promedio de fijación de biomasa aérea y la biomasa aérea fueron mayores en plantaciones de *Vochysia guatemalensis* y *Hieronyma alchorneoides* (166.2 y 202.0 t C/ha a los 14 años) que en sitios bajo sucesión natural (154.9 t C/ha a los 18 años de edad; Fonseca et al, 2008). En la Estación Biológica de la Selva, Costa Rica, la biomasa aérea de plantaciones mixtas de cuatro especies fue igual a la biomasa en monocultivos después de 12 años (Redondo-Brenes & Montagnini, 2006; Shepherd & Montagnini, 2001). En Atherton, Australia la biomasa aérea en monocultivos y plantaciones con diferente riqueza reveló que los monocultivos almacenaron menos biomasa aérea (62 ± 4.2 t carbón/ha) después de 21 años en comparación con las plantaciones de seis a 10 especies (83 ± 12 t carbón/ha) y las de plantaciones 20 a 50 especies (103 ± 9.0 t carbón/ha; Kanowski & Catterall, 2010). En la amazonia brasileña, la tasa de recuperación, de la biomasa aérea durante la sucesión natural fue del 70%

en los primeros 25 años y el otro 30% en los siguientes 50 años (Houghton et al., 2000). En un BTP en el Santuario de Vida Silvestre Nongkhylllem en la India, el bosque conservado tuvo una biomasa aérea menor (323.9 Mg/ha) que plantaciones de 34 años (406.4 Mg/ha); los árboles con un DAP > 60 cm contribuyeron con un 49% de la biomasa aérea en el bosque conservado mientras que en la plantación contribuyeron con un 24% (Baishya, Barik, & Upadhaya, 2009). La biomasa aérea es mayor en plantaciones que en sitios bajo sucesión natural, además, la riqueza en las plantaciones incrementa la biomasa aérea.

La finalidad de este estudio es evaluar el reclutamiento de especies del BTP en un paisaje agropecuario permanente en el mediano y largo plazo. Este estudio se realizó en el marco de un experimento de restauración de largo aliento iniciado en el 2006 (Howe et al, 2010). El objetivo principal es restaurar los procesos de dispersión en un paisaje agropecuario permanente (de la Peña Domene et al., 2018). El diseño del experimento incluye la evaluación de las dinámicas sucesionales en 24 parcelas excluidas de ganado en dos niveles de intervención de restauración: ocho parcelas plantadas con 12 especies de árboles con dispersión biótica (intervención máxima, combinación 1: plantaciones con dispersión biótica), ocho parcelas plantadas con 12 especies con dispersión abiótica (intervención máxima, combinación 2: plantaciones con dispersión abiótica) y ocho parcelas bajo sucesión natural (intervención mínima, exclusiones; Martínez-Garza, et al., 2011). La lluvia de semillas medida al inicio del experimento reveló que la abundancia de semillas con dispersión abiótica (98.5 % de

las cuales eran de especies pioneras) fue cuatro veces mayor de la abundancia de semillas con dispersión biótica (77 % de las cuales eran no-pioneras; Martínez-Garza et al., 2009). Así, en los primeros años, las especies no-pioneras y las de dispersión biótica tuvieron la mayor limitación en la dispersión hacia las parcelas excluidas; esta limitación disminuyó con el tiempo de sucesión (de la Peña Domene et al., 2018). En contraste, la limitación en el establecimiento fue más alta para las especies pioneras y para las de dispersión abiótica (de la Peña Domene et al., 2018). Además, la cantidad de semillas necesarias para lograr un reclutamiento disminuyó cuando aumentó la masa de las semillas que llegaban (de la Peña-Domene et al., 2017). El reclutamiento inicial, entre junio de 2007 y junio de 2008 fue de 12.8 ± 3.5 plántulas por parcela; en ese tiempo se registró el doble de reclutas con dispersión biótica (de las cuales el 63% eran no-pioneras), que de reclutas con dispersión abiótica (de las cuales el 82.5% eran pioneras; Howe et al, 2010). A los 30 meses, las pioneras plantadas tuvieron una mayor tasa de crecimiento en altura (104 ± 51 cm/año), diámetro (29 ± 13 mm/año) y mayor sobrevivencia ($72 \pm 13\%$) en comparación con las no-pioneras (55 ± 27 cm/año, 13 ± 5 mm/año y $40 \pm 21\%$ respectivamente); además, la sobrevivencia estuvo negativamente correlacionada con el área foliar, la altura máxima y la masa de los frutos (Martínez-Garza, Bongers & Poorter, 2013). A los cinco años, las especies reclutadas tuvieron mayor sobrevivencia y crecimiento en altura que las plantadas (Guzmán-Luna & Martínez-Garza, 2016). A los seis años, las pioneras plantadas tuvieron una tasa de crecimiento a la base mayor que la de las no-pioneras; las no-pioneras fijadoras de

nitrógeno tuvieron una tasa de crecimiento similar a la de las pioneras (Martínez-Garza et al., 2016). Entre los 20 y 60 meses, la riqueza y densidad de reclutas fue mayor en las plantaciones; la riqueza de pioneras fue mayor que la de no-pioneras mientras que la densidad de pioneras y no-pioneras fue similar; la densidad y riqueza de reclutas con dispersión biótica fue mayor que la de reclutas con dispersión abiótica; la densidad de pioneras fue similar en las plantaciones y las exclusiones, la densidad de no-pioneras con dispersión biótica fue 10 veces mayor en las plantaciones que en las exclusiones; la densidad de no-pioneras con dispersión abiótica fue similar en las plantaciones y las exclusiones (de la Peña-Domene, Martínez-Garza & Howe, 2013). Setenta y seis meses después, las reclutas con dispersión biótica fueron en su mayoría dispersadas exclusivamente por aves; la riqueza de no-pioneras dispersadas exclusivamente por aves fue cinco veces mayor que la de aquellas dispersadas por aves y murciélagos (de la Peña-Domene et al, 2014). El patrón de reclutamiento de *Ocotea uxpanapana* sugirió que las plantaciones incrementan la dispersión y el establecimiento de árboles con semillas grandes dispersadas por aves (de la Peña-Domene, Minor & Howe, 2016). Acorde con esto, del 2007 a 2016 se registró un incremento en la densidad y riqueza de aves frugívoras en las parcelas, además se observaron más aves en las plantaciones con dispersión biótica (Howe, 2017). También, en las exclusiones se han detectado tucanes que usualmente dispersan semillas grandes (Davlanes & Howe, 2018). Durante los primeros 80 meses del experimento, la abundancia de reclutas fue mayor en las plantaciones con dispersión abiótica (912 reclutas), menor en las exclusiones

(400 reclutas) mientras que las plantaciones con dispersión biótica mostraron valores intermedios (676 reclutas); el crecimiento de los reclutas fue mayor en las plantaciones que en las exclusiones mientras que la sobrevivencia de los reclutas y el número de individuos reproductivos fueron mayores en las exclusiones (Caughlin, de la Peña-Domene & Martínez-Garza, 2019). Finalmente, a 10 años de la exclusión se registró que la riqueza de escarabajos coprófagos aún es menor en las exclusiones en comparación con el bosque conservado (González-Tokman et al., 2018). La presente investigación busca evaluar el comportamiento de algunos atributos de la vegetación a 11 años de iniciadas las acciones de restauración en estas 24 parcelas experimentales.

Objetivos

Objetivo general

Evaluar atributos de la vegetación de 11 años en plantaciones con dos combinaciones de especies (intervención máxima) y bajo intervención mínima de restauración en Los Tuxtlas, Veracruz, México.

Objetivos específicos

1. Evaluar la composición de la comunidad de reclutas en plantaciones con dos combinaciones de especies y en intervención mínima de restauración.
2. Evaluar la riqueza y densidad de la comunidad de reclutas en plantaciones con dos combinaciones de especies y en intervención mínima de restauración.
3. Evaluar la riqueza y densidad por historia de vida de la comunidad de reclutas plantaciones con dos combinaciones de especies y en intervención mínima de restauración.
4. Evaluar la riqueza y densidad por vector de dispersión de la comunidad de reclutas en plantaciones con dos combinaciones de especies y en intervención mínima de restauración.
5. Evaluar la diversidad alfa y la beta de la comunidad de reclutas en plantaciones con dos combinaciones de especies y en intervención mínima de restauración.
6. Evaluar la biomasa aérea en la comunidad de reclutas en plantaciones con dos combinaciones de especies y en intervención mínima de restauración.

Hipótesis

1. La composición de la comunidad de reclutas difiere por nivel de intervención y combinación de especies en las plantaciones.
2. La riqueza y densidad de la comunidad de reclutas son mayores en la intervención máxima, en las plantaciones de árboles dispersadas por animales.
3. La riqueza y densidad de la comunidad de reclutas no pioneras es mayor en la intervención máxima, en las plantaciones de árboles dispersados por animales.
4. La riqueza y densidad de la comunidad de reclutas dispersadas por animales es mayor en la intervención máxima, en las plantaciones de árboles dispersados por animales.
5. La diversidad alfa de la comunidad de reclutas es mayor en la intervención máxima, en las plantaciones de árboles dispersados por animales. La diversidad beta de la comunidad de reclutas muestra mayor complementariedad de especies entre la intervención máxima.
6. El almacenamiento de biomasa aérea de la comunidad de reclutas es mayor en la intervención máxima, en las plantaciones de árboles dispersados por animales.

Métodos

Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en un predio de la colonia ganadera Adolfo Ruíz Cortínez, en la región de Los Tuxtlas, en el estado de Veracruz, México (Figura 1). La región de Los Tuxtlas, ubicada en la llanura costera del golfo sur, se compone de una cadena montañosa de origen volcánico, relativamente restringida geográficamente con orientación diagonal NO-SE (González-Soriano *et al.*, 1997). El sitio de estudio se encuentra adyacente a la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” (EBTLT) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) (18°35′18.7″N y 95°06′25.7″O).

El bosque tropical perennifolio es el ecosistema original desde el nivel del mar hasta 700 m de altitud (Guevara *et al.*, 1994). El actual límite norte del bosque tropical perennifolio en el continente americano se encuentra en esta región (Dirzo & Miranda, 1992). Este ecosistema se caracteriza por tener un dosel cerrado de 30 a 35 m. y por la relativa dominancia de *Nectandra ambigens* (S. F. Blake) C. K. Allen en el dosel, *Pseudolmedia oxyphyllaria* Donn. Sm. en el dosel medio y *Astrocaryum mexicanum* Liebm. en el sotobosque (Bongers, Popma, Meave-del-Castillo & Carabias, 1988).

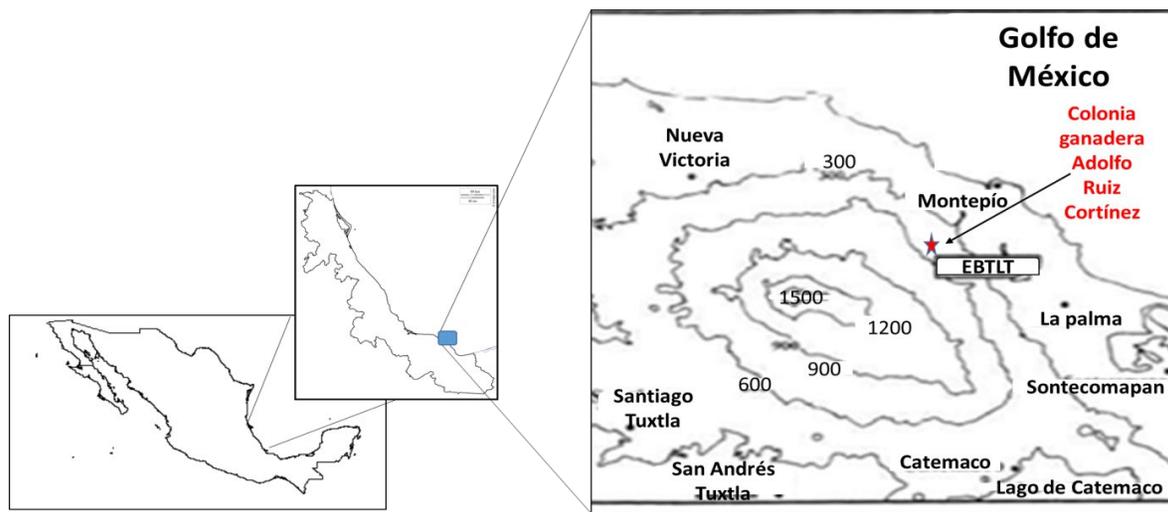


Figura 1. Localización geográfica del sitio de estudio en la colonia ganadera Adolfo Ruíz Cortínez, aledaño a la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, dentro de la región de Los Tuxtlas, en el estado de Veracruz, México (Modificado de González-Soriano, Dirzo & Vogt, 1997).

El bosque tropical perennifolio continuo ha sido fragmentado por pastizales: áreas abiertas de aspecto sabanoide dedicadas al pastoreo bovino (Guevara *et al*, 1994; Lira-Noreiga *et al*, 2007). Estos pastizales están dominados por gramíneas nativas o introducidas de África (Lira-Noreiga *et al*, 2007) aunque también tienen árboles aislados (Guevara *et al*, 2005). Los dos tipos de pastizales más comunes en esta región son los sembrados con el pasto estrella (*Cynodon plectostachyus* (K. Schum.) Pilg.) y los pastizales inducidos donde no se siembran pastos exóticos (Lira-Noreiga *et al*, 2007).

El clima corresponde a *Af(m)* según la clasificación de Köppen modificada por García (García, 1973). La temperatura media anual durante el periodo 2006-2017 fue de 24.6 °C (R. Coates, comunicación personal). La precipitación pluvial promedio anual durante ese periodo fue de 3,322.36 mm (R. Coates, comunicación personal). Durante el año de estudio (2017), la precipitación pluvial total fue de 3,146 mm; durante el periodo 2006-2017 el año más seco fue el 2007 con una precipitación de 2,727.33 mm mientras que el año más húmedo fue el 2013 con una precipitación de 4,134.5 mm (R. Coates, comunicación personal). En la zona se presenta una estación seca de febrero a mayo y una estación húmeda de junio a enero, sin presencia de periodos de aridez durante el año (R. Coates, comunicación personal; Figura 2).

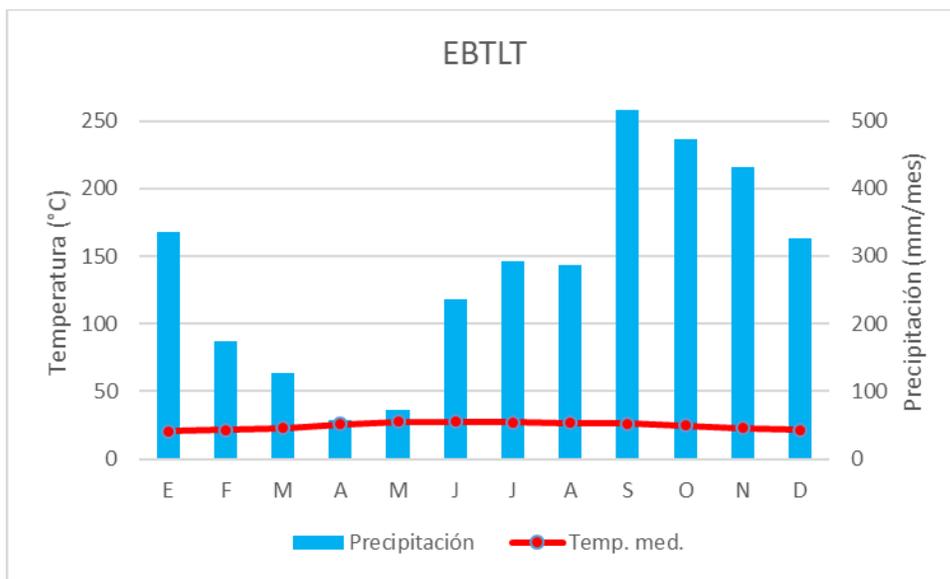


Figura 2. Climograma (2006-2017) de la Estación meteorológica de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles" (18° 35.11' latitud Norte y 95° 04.45' longitud Oeste; altitud 130 m; R. Coates, comunicación personal).

Los suelos en la región han sido clasificados como entisoles (Tobón *et al*, 2011). El material parental está formado por un sustrato de rocas ígneas (basalto y andesitas) mezcladas con ceniza volcánica (González-Soriano *et al.*, 1997). La profundidad del suelo varía de 50 a 60 cm en pendientes elevadas o medias y es de 150 cm en pendientes bajas (Tobón *et al*, 2011). La textura es principalmente arcillosa (48.5%), con pH de carácter ácido en la selva (4.9; González-Soriano *et al.*, 1997). El suelo tiene un alto contenido de materia orgánica y presentan horizontes poco desarrollados (Guevara *et al*, 1994). No se encontraron diferencias en el carbono orgánico, el nitrógeno total, la relación carbono/nitrógeno, el nitrato, el amonio, la relación nitrato/amonio, el fósforo total y el fósforo extraíble entre el suelo de plantaciones de un año de edad y el suelo en sitios bajo sucesión natural (Apéndice 2; Tobón *et al*, 2011).

Historia de uso de suelo

El terreno donde se encuentra el sitio de estudio es propiedad del Sr. Benito Palacios. Esta área comenzó a ser deforestado en 1973 para ser convertida en pastizal ganadero. Después de la tala y la quema se sembró maíz de temporal; entre los surcos del maíz se sembró *Cynodon plectostachyus* (K. Schum.) Pilg. (pasto Estrella) y *Digitaria decumbens* Stent (pasto Pangola). Luego de la primera cosecha, ya no se volvió a sembrar maíz. El pasto *Cynodon plectostachyus* fue reemplazado con pastos exóticos como *Cynodon dactylon* (L.) Pers. (pasto Grama) y *Brachiaria brizantha* (Hochst. Ex A. Rich.) Stapf. (pasto Insurgente) debido a la afectación de plagas. Los

siguientes años fueron introducidos otros dos pastos exóticos: *Brachiaria decumbens* Stapf. (zacate Señal) y *Panicum maximum* Jacq. (pasto Mombasa o Tanzania); y dos pastos nativos: *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv.) (pasto Alfombra) y *Paspalum conjugatum* P.J. Bergius. (zacate Grama). Cuando los árboles rebrotaba se utilizaban herbicidas para eliminarlos y mantener limpio el terreno; al inicio, el uso de estos productos fue cada tres meses, pero se ha ido espaciando más porque cada vez son menos los árboles que aparecen. En los primeros años, después de la formación del pastizal, la producción de pasto permitía un índice de agostadero de tres vacas/ ha, luego debido a la disminución en la producción de pasto, el índice disminuyó a dos vacas/ ha; las vacas se cambian de pastizal diariamente. Cuando disminuye mucho la biomasa de pasto, dependiendo del tipo de pasto que tenga el terreno, se hacen rotaciones cada tres o cuatro meses, para favorecer la recuperación (De la Peña-Domene, 2010). En 12 ha de pastizal, en julio del 2006, fueron excluidas del ganado 24 parcelas de 30 x 30 m; en octubre y noviembre de ese mismo año los arboles remanentes fueron identificados, su localización anotada y los arboles cortados; los cercos vivos de *Bursera simaruba* (L.) Sarg. (Burseraceae) fueron retirados o podados para evitar su fructificación (Howe, *et al.*, 2010).

Diseño experimental

La exclusión de las 24 parcelas se realizó con un cercado de alambre de púas a tres niveles y estacas vivas del árbol con frutos secos *Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth ex

Walp. (Fabaceae); las ramas de este árbol son podadas frecuentemente para evitar que produzcan frutos que puedan dispersarse a las parcelas (Howe *et al.*, 2010; Figura 3). Las parcelas se ubican en un rango de 500 a 1,200 m de distancia respecto al borde de la EBTLT, a no más de 90 m del bosque secundario y están separadas 35 m entre sí. Las parcelas se encuentran distribuidas a lo largo de un gradiente altitudinal formando una cuadrícula rectangular de ocho filas y tres columnas. Cada fila incluye dos parcelas de intervención máxima con dos combinaciones de especies y una parcela de intervención mínima. La disposición de las parcelas es tal que minimiza que dos parcelas con igual combinación estén próximas (Howe *et al.*, 2010). Una combinación de plantación incluye 12 especies de árboles dispersados abióticamente, de ahora en adelante llamada *plantaciones abiótica*; la otra combinación incluye 12 especies de árboles dispersados bióticamente, de ahora en adelante llamada *plantaciones biótica* (Martínez-Garza, *et al.*, 2011). En ambas combinaciones de plantación se usaron cuatro especies pioneras y ocho especies no pioneras (Cuadro 1). Cada parcela está subdividida en cuatro subparcelas separadas por un pasillo central de dos metros de ancho; adicionalmente, hay un pasillo de un metro a partir de la cerca donde no se sembraron plantas ni se registra el reclutamiento (Howe, *et al.*, 2010).

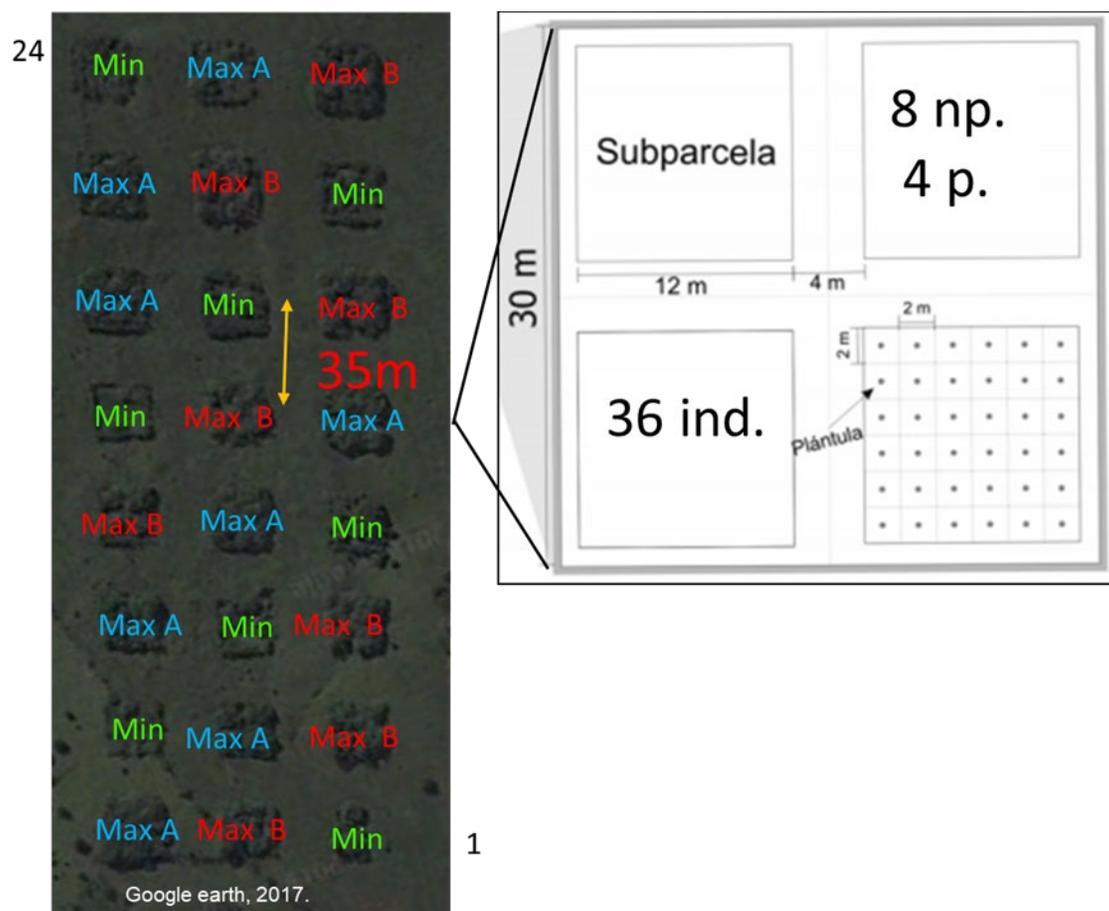


Figura 3. Diseño experimental de 24 parcelas excluidas de ganado en dos niveles de intervención (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). Modificado de: De la Peña-Domene, (2010).

Cuadro 1. Familia e historia de vida (H Vida) de 24 especies con dispersión biótica o abiótica plantadas en 16 parcelas experimentales en los Tuxtlas, Veracruz, México.

Especies	Familia	H Vida
Dispersión biótica		
<i>Cojoba arbórea</i> (L.) Britton & Rose	<i>Mimosaceae</i>	No pionera
<i>Inga sinacae</i> M. Sousa & Ibarra Manriquez	<i>Mimosaceae</i>	No pionera
<i>Amphitecna tuxtlenis</i> A.H. Gentry	<i>Bignoniaceae</i>	No pionera
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	<i>Moraceae</i>	No pionera
<i>Dussia mexicana</i> (Standl.) Harms	<i>Fabaceae</i>	No pionera
<i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl.	<i>Moraceae</i>	No pionera
<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn	<i>Sapotaceae</i>	No pionera
<i>Guarea glabra</i> Kunth	<i>Meliaceae</i>	No pionera
<i>Ficus yoponensis</i> Desv.	<i>Moraceae</i>	Pionera
<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	<i>Cecropiaceae</i>	Pionera
<i>Rollinia jimenezii</i> Saff.	<i>Annonaceae</i>	Pionera
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i> (Rose) Woodson	<i>Apocynaceae</i>	Pionera
Dispersión abiótica		
<i>Albizia purpusii</i> Britton y Rose.	<i>Mimosaceae</i>	No pionera
<i>Platymiscium pinnatum</i> (Jacq.) Dugand	<i>Fabaceae</i>	No pionera
<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Müll. Arg.	<i>Apocynaceae</i>	No pionera
<i>Bernoullia flamea</i> Oliver	<i>Bombacaceae</i>	No pionera
<i>Cordia megalantha</i> S.F. Blake	<i>Boraginaceae</i>	No pionera
<i>Tabebuia guayacan</i> Hemsl.	<i>Bignoniaceae</i>	No pionera
<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.	<i>Vochysiaceae</i>	No pionera
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth.	<i>Fabaceae</i>	No pionera
<i>Cedrela odorata</i> L.	<i>Meliaceae</i>	Pionera
<i>Heliocarpus appendiculata</i> (Donn. Sm.) Standl.	<i>Tiliaceae</i>	Pionera
<i>Ochroma pyramidale</i> Cav. ex. Lam	<i>Bombacaceae</i>	Pionera
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	<i>Bombacaceae</i>	Pionera

En cada subparcela de la intervención máxima se plantaron 36 plántulas de 12 especies. Las plántulas fueron distribuidas sistemáticamente para evitar que dos individuos de la misma especie estuvieran juntos, cada plántula en el centro de un cuadro de 2×2 m. Mensualmente se removió toda la vegetación ubicada en un radio de 50 cm desde la base de las plántulas, hasta que las plántulas sobrepasaron la altura de los pastos (aprox. 1.5 m) (De la Peña-Domene, 2010; Howe *et al.*, 2010).

Muestreos

Para el presente estudio, entre mayo y agosto del 2017 se realizó un censo de la comunidad de reclutas en las 24 parcelas experimentales (área de muestreo=13,824 m²). Para este censo se contó e identificó a todos los individuos reclutados con un diámetro a la altura del pecho (DAP) > 3 cm. Con este censo se evaluó la composición y abundancia de reclutas por especie, su historia de vida y vector de dispersión; también se calculó la riqueza Y densidad por metro cuadrado de reclutas por historia de vida y vector de dispersión para los niveles de intervención.

Índices de diversidad

La diversidad es un componente de la comunidad vegetal. La diversidad representa la complejidad presente en la estructura de una comunidad o el promedio de su rareza (Jost & González-Oreja, 2012; Patil & Taile, 1982). Hay tres niveles de diversidad: a) la diversidad alfa o diversidad local, b) la diversidad beta o el grado de diferenciación de las comunidades a lo largo de un gradiente de hábitats y c) la diversidad gamma o

diversidad regional (Ellison, 2010). La diversidad alfa y gamma se miden con el número de especies (Moreno & Rodríguez, 2010). Una alta diversidad alfa se suele asociar con alta riqueza, baja dominancia y alta equitatividad (Jost & González-Oreja, 2012). Una forma matemática relativamente sencilla de medir la diversidad se logra mediante el uso de índices de diversidad de especies (Jost & González-Oreja, 2012). Los índices combinan dos elementos de la estructura de las comunidades, el número de especies (riqueza) y la abundancia relativa (equitatividad) de cada especie (Krebs, 1999). Existen una gran cantidad de índices de diversidad, cada uno difiere en la forma en que es medida la rareza de las especies (Bouza & Covarrubias, 2005). Mediante el uso del programa Past versión 3.21 se calcularon por parcela los índices de diversidad alfa de Shannon, Inverso de Simpson y Pielou. El índice Beta de Whittaker se calculó por nivel de intervención y para cada combinación de intervención máxima.

Los índices de diversidad alfa calculados se describen a continuación:

a.- Shannon (Shannon & Weaver, 1964):

Varia de 0 a logaritmo natural del número de especies censadas. El índice de Shannon mide el grado de incertidumbre (entropía) asociado a la selección aleatoria de un individuo en la comunidad. Cuando todas las especies tiene una abundancia relativa igual, el valor de H es mayor (entropía alta) y cuando una especie es muy abundante y las demás muy poco abundantes el valor de H es bajo (entropía baja).

El índice de Shannon se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$H = - \sum_{i=1}^S \pi_i \ln \pi_i$$

Donde:

H' = Entropía, como se utilizó logaritmo natural, la unidad utilizada es nats/individuo.

S = Número de especies.

π_i = Proporción de individuos de la especie i respecto al total de individuos.

b.- Simpson (Simpson, 1949):

El índice de Dominancia de Simpson varía entre cero y uno. Representa la probabilidad de un encuentro intraespecífico (dos organismos de la misma especie) en la comunidad. Cuando el hábitat está ocupado por una sola especie la diversidad será mínima y el valor del índice será de cero, cuando todas las especies tienen el mismo número de individuos la diversidad será máxima y el valor de este índice será uno.

El índice de Simpson se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$\lambda = 1 - \sum_{i=1}^S \pi_i^2$$

Donde:

λ = Dominancia, no tiene unidades.

S=Número de especies

π_i^2 = Proporción de individuos de la especie i respecto al total de individuos al cuadrado.

c.- Pielou (Pielou, 1975):

El índice de Pielou mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada. El valor máximo (1) corresponde a situaciones donde todas las especies son igual de abundantes.

El índice de Pielou se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$J = \frac{H}{H_{max}}$$

H= La entropía o incertidumbre, en nats/individuo.

Hmax =entropía máxima, es decir el logaritmo natural del número de especies.

El índice de beta usado se describe a continuación:

a.- Beta de Whittaker (Calderon-Patron, Moreno & Zuria, 2012):

Este índice nos muestra el porcentaje de especies complementarias entre dos comunidades. El valor de cero indica que las dos comunidades son iguales. El índice de reemplazo de especies de Whittaker se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$\beta = \gamma/\alpha,$$

β = diversidad beta

γ = número de especies registradas en un conjunto de muestras (diversidad gamma).

α = diversidad alfa

Biomasa aérea

El método más preciso para estimar la biomasa es el directo mediante el corte de árboles y el pesado de sus partes (Clark, *et al.* 2001; Wang, *et al.* 2003). Después del método directo, el uso de ecuaciones alométricas locales es el más preciso para estimar la biomasa (Yerena-Yamallel *et al.*, 2014). Las ecuaciones alométricas permiten vincular una magnitud difícil de medir con una magnitud más fácil de medir como el DAP y la altura (Picard, Saint-André & Henry, 2012). Las ecuaciones alométricas fueron desarrolladas con datos de muestreos destructivos (Basuki, *et al.*, 2009). Para este estudio, durante los muestreos de marzo y agosto de 2017 se midieron los DAP de todos los individuos > 3 cm DAP, en caso de no poder usar el vernier, se usó una cinta métrica para medir la circunferencia y posteriormente se convirtió a diámetro. Durante el mes de marzo del 2018, mediante el uso de un taladro de Pressler, se tomaron muestras de madera. Las muestras de madera fueron obtenidas de árboles de > 10 cm de DAP, 10 tallos de cada especie a una altura de 1.30 m. Las muestras

fueron guardadas en popotes de plástico colocados en bolsas de papel de estraza, para su posterior traslado y procesamiento.

De las muestras de madera se obtuvo la densidad mediante el método empírico (Valencia Manzo & Vargas Hernández, 1997). Para este método, cada viruta, se consideró como un cilindro perfecto con un diámetro igual al diámetro interior del taladro y una longitud igual al largo de cada viruta. La longitud de la viruta se midió con un vernier. La densidad de la madera se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$D = P_s / V$$

Donde:

D= densidad de la madera (g/cm³).

P_s= peso seco de la muestra

V= volumen de la madera

El peso seco se obtuvo en una balanza analítica después de deshidratar las muestras en una estufa eléctrica del herbario del Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos por 72 horas. Con los valores de la longitud de la muestra y del diámetro interior del taladro se obtuvo el volumen de cada muestra usando la siguiente fórmula:

$$V = (\pi D^2) (L/4)$$

donde:

V= volumen estimado del cilindro de madera (cm³)

D= diámetro interior del cilindro del taladro de Pressler (0.5 cm)

L= largo de la muestra de madera (cm)

De los datos de densidad por muestra se calculó la media y la desviación estándar de cada especie (Apéndice 3). La densidad de ejemplares de especies no identificadas se estimó con la media de la densidad de las especies presentes (0.50 g/cm³). La densidad de las especies, de las que no se logró obtener muestras de madera, se tomó de la “*Global Wood density database*”; cuando la especie no estaba registrada en la base de datos se tomó el promedio para el género.

La biomasa aérea por parcela se calculó con los valores del DAP y la densidad de la madera mediante el uso de dos ecuaciones alométricas generales para la zona de Los Tuxtlas (Hughes *et al*, 1999). La diferencia entre las dos ecuaciones utilizadas fue el DAP de los árboles medidos.

Las fórmulas fueron:

- a) Biomasa aérea para árboles con DAP ≥10 cm con un coeficiente de determinación r²=0.99

$$B = \left(e(-2.409 + 0.9522 \ln(DAP^2 * H * D)) \right) FC / 10^3$$

b) Biomasa aérea para árboles con $DAP < 10$ cm con un coeficiente de determinación

$$r^2 = 0.93$$

$$B = (e^{(4.9375 + 1.0583 \ln(DAP^2))})FC / 10^6$$

Donde:

B= Biomasa aérea en peso seco expresada en Mg (megagramos)

DAP= diámetro a la altura del pecho (1.3 m)

H= Altura para árboles con $DAP \geq 10$ cm $H = 4.722 \ln(DAP^2) - 13.323$

D= densidad de la madera (g/cm^3)

FC= factor de corrección 1.03 para arboles con un $DAP \geq 10$ cm y 1.14 para arboles con un $DAP < 10$ cm.

Análisis estadísticos

En este estudio hicimos los análisis estadísticos utilizando la parcela como unidad experimental. Para evaluar la composición de la comunidad de reclutas se utilizaron análisis factoriales. El análisis factorial es una técnica de reducción de datos que agrupa de manera gráfica un conjunto de objetos en el mejor orden posible a partir de los atributos que ellos exhiben (Hill, 1974). Este análisis permite encontrar grupos de variables homogéneas reduciendo de esa manera el número de dimensiones necesarias para explicar la respuesta de estas variables (Hill, 1974). Para este trabajo se realizaron tres análisis factoriales. Los factores de variación utilizados fueron: el nivel

de intervención, el nivel de intervención por historia de vida y el nivel de intervención por vector de dispersión. Las variables de respuesta utilizadas para cada análisis fueron: la composición y abundancia del total de especies reclutadas, la composición y abundancia de las especies pioneras y no pioneras y, la composición y abundancia de las especies con dispersión biótica y abiótica por parcela. Los análisis se realizaron usando el programa STATISTICA 8 (StatSoft, Tulsa, OK, E.U.A.).

Para evaluar la densidad por hectárea, riqueza, diversidad y biomasa aérea de la comunidad de reclutas se usaron modelos lineales generalizados (GLM). Los GLM son una generalización paramétrica flexible de la regresión lineal ordinaria que permite utilizar variables de respuesta con modelos de distribución de errores distintos a la distribución normal y con varianza no constante (Crawley, 2013). Estos modelos permiten evitar el uso de métodos no paramétricos y la transformación de la variable de respuesta (Crawley, 2013). Los GLM tiene tres propiedades importantes, a) la estructura de probabilidad del error, el predictor lineal y la función de enlace (Crawley, 2013).

Para analizar la densidad se realizaron tres GLM, cuyos factores independientes fueron: el nivel de intervención, el nivel de intervención por historia de vida y el nivel de intervención por vector de dispersión. Las variables de respuesta utilizadas fueron: densidad del total de especies reclutadas, de las especies pioneras y no pioneras (HV) y, de las especies con dispersión biótica y abiótica (VD). Los tres modelos utilizaron una

estructura de probabilidad de error de tipo binomial negativo: GLM1.- Densidad<- glm.nb. Individuos ~nivel de intervención); GLM2.- Densidad<- glm.nb. (Individuos ~HV*nivel de intervención); y GLM3.- Densidad<- glm.nb. (Individuos ~VD*nivel de intervención).

Para analizar la riqueza se realizaron tres GLM cuyos factores independientes fueron: el nivel de intervención, el nivel de intervención por historia de vida y el nivel de intervención por vector de dispersión. Las variables de respuesta utilizadas fueron: riqueza del total de especies reclutadas, riqueza de las especies pioneras y no pioneras y, riqueza de las especies con dispersión biótica y abiótica. Los tres modelos utilizaron una estructura de probabilidad de error de tipo poisson: GLM1.- Riqueza<-glm (Especies ~nivel de intervención); GLM2.- Riqueza<- glm (especies ~HV*nivel de intervención); y GLM3.- Riqueza<- glm (especies ~VD*nivel de intervención).

Para analizar los Índices de diversidad alfa de Shannon, Simpson y Pielou se realizó un modelo lineal (LM) para cada índice cuyo factor independiente común fue el nivel de intervención. La variable de respuesta utilizada fue el valor de cada índice por parcela. Los modelos usados fueron: lm1.- (Shannon~Nivel de intervención); lm2.- (Simpson~Nivel de intervención) y lm3.- (Pielou~Nivel de intervención). Para analizar la diversidad beta de Whitaker se realizó la comparación pareada de los valores del índice por niveles de intervención y las combinaciones de intervención máxima. Para evaluar la biomasa aérea dentro de la comunidad de reclutas se utilizó un LM cuyo factor

independiente fue el nivel de intervención. El logaritmo natural de la biomasa aérea se usó como variable de usó como variable de respuesta. El modelo usado fue: $\text{lm1}(\text{Log.Biomasa} \sim \text{Tratamiento})$. Los GLM y LM se realizaron mediante el uso del programa R (R Core Team, 2017).

Resultados

Después de 11 años de establecidas las 24 exclusiones se registraron 855 individuos de > 3 cm DAP. Del total de reclutas registrados, 842 fueron identificados a nivel de especie, dos fueron identificados a nivel de género y 11 no pudieron ser identificados. Un total de 39 especies de 35 géneros en 23 familias fueron registrados. Las especies se clasificaron por historia de vida y vector de dispersión (Apéndice 4). Las familias mejor representadas fueron la Malvaceae y la Leguminosaceae (Apéndice 5). Las tres especies más abundantes fueron *Bursera simaruba* (L.) Sarg (Burseraceae), con 195 individuos seguida de *Alchornea latifolia* Sw. (Euphorbiaceae) y *Cecropia obtusifolia* Bertol. (Urticaceae) con 123 y 88 individuos respectivamente.

Composición

Los análisis factoriales con el nivel de intervención, el nivel de intervención por historia de vida y el nivel de intervención por vector de dispersión como factores no mostraron diferencias en la composición entre los niveles de intervención ni entre las combinaciones de la intervención máxima (Apéndice 6).

Nivel de intervención

Densidad. En promedio, la densidad de reclutas fue mayor en la intervención mínima (169.27 ± 118.98 individuos/ha; media \pm desviación estándar) en comparación con la plantación abiótica (163.30 ± 170.60 individuos/ha; media \pm desviación estándar) y la plantación biótica (126.95 ± 169.61 individuos/ha; media \pm desviación estándar). El GLM por nivel de intervención reveló que no hay diferencia significativa en la densidad de reclutas por nivel de intervención (Cuadro 2; Figura 5).

Cuadro 2. Resultado del Modelo Lineal Generalizado (GLM) para la densidad por nivel de intervención (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La diferencia de las medias entre los grupos (Estimación), el valor de Z y su significancia (P) se muestran.

Factor	Estimación	Z	P
Intercepto	2.27	11.49	<<0.0001***
Max A	-0.03	-0.12	0.89
Max B	-0.28	-1.02	0.30
Intercepto	2.24	0.19	<<0.0001***
Max B	-0.25	0.28	0.37
Min	0.03	0.28	0.89
Intercepto	1.98	9.90	<<0.0001***
Min	0.28	1.02	0.30
Max A	0.25	0.89	0.37

* P < 0.05, ** P < 0.01, *** P < 0.001

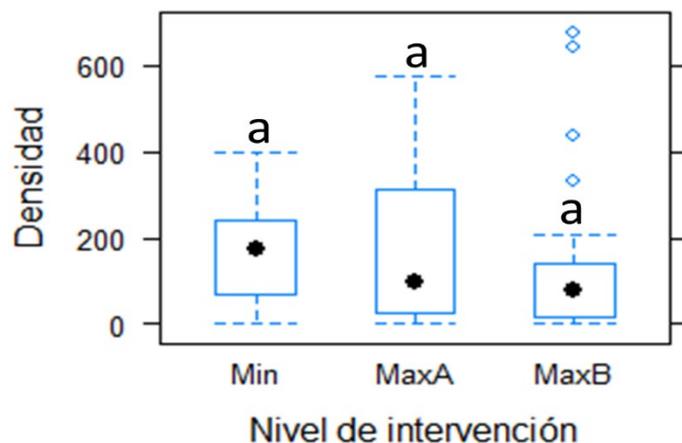


Figura 4. Densidad de reclutas por nivel de intervención (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada representa un rango de 1.5 veces el rango intercuartílico, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) mostradas en el Modelo lineal generalizado (GLM).

Riqueza. En promedio, la riqueza de reclutas fue mayor en la intervención mínima (53.71 ± 33.97 especies/ha; media \pm desviación estándar) en comparación con la plantación abiótica (50.46 ± 36.19 especies/ ha; media \pm desviación estándar) y la plantación biótica (39.61 ± 29.66 especies/ha; media \pm desviación estándar). El GLM por nivel de intervención reveló que la intervención mínima y la plantación biótica difieren significativamente entre ellas mientras que las dos combinaciones de plantaciones entre sí y la intervención mínima con la plantación abiótica no difieren significativamente (Cuadro 3; Figura 6).

Cuadro 3. Resultado del Modelo Lineal Generalizado (GLM) para **Cuadro 3.** Resultado del Modelo Lineal Generalizado (GLM) para la riqueza por nivel de intervención (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La diferencia de las medias entre los grupos (Estimación), el valor de Z y su significancia (P) se muestran. la riqueza por nivel de intervención (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La diferencia de las medias entre los grupos (Estimación), el valor de Z y su significancia (P) se muestran.

Factor	Estimación	Z	P
Intercepto	1.12	11.23	<<0.0001***
Max A	-0.06	-0.43	0.66
Max B	-0.30	-1.97	0.04*
Intercepto	0.82	7.04	<<0.0001***
Min	0.30	1.97	0.04*
Max A	0.24	1.54	0.12
Intercepto	1.06	10.28	<<0.0001***
Max B	-0.24	-1.54	0.12
Min	0.06	0.43	0.66

* P < 0.05, ** P < 0.01, *** P < 0.001

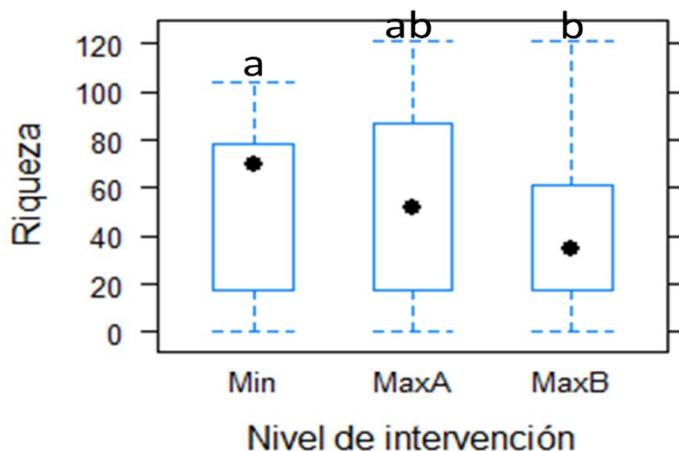


Figura 5. Riqueza de reclutas por nivel de intervención (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada representa un rango de 1.5 veces el rango intercuartílico, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) mostradas en el Modelo lineal generalizado (GLM).

Densidad y riqueza por historia de vida

Densidad por historia de vida

En la intervención mínima la densidad de pioneros (195.3 ± 103.29 individuos/ha; media \pm desviación estándar) fue igual a la densidad de no pioneros (143.23 ± 130.92 individuos/ha; media \pm desviación estándar). En la combinación de plantación abiótica de la intervención máxima la densidad de pioneros (149.74 ± 142.16 individuos/ha; media \pm desviación estándar) fue menor que la densidad de los no pioneros (176.87 ± 198.88 individuos/ha; media \pm desviación estándar). En la combinación de plantación biótica de la intervención máxima la densidad de pioneros (97.66 ± 106.81 individuos/ha; media \pm desviación estándar) fue igual a la de no pioneros (156.25 ± 214.98 individuos/ha; media \pm desviación estándar). El GLM para la densidad por historia de vida reveló que no existe diferencia significativa entre niveles de intervención ni entre las combinaciones de la intervención máxima (Cuadro 4; Figura 7).

Cuadro 4. Resultado del Modelo Lineal Generalizado (GLM) para la densidad por historia de vida (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La diferencia de las medias entre los grupos (Estimación), el valor de Z y su significancia (P) se muestran.

Factor	Estimación	Z	P
Intercepto	2.11	0.27	<<0.0001***
Pionero	0.31	0.39	0.42
Max A	0.21	0.39	0.51
Max B	0.08	0.39	0.82
Pionero Max A	-0.47	0.55	0.39
Pionero Max B	-0.78	0.55	0.16

* P < 0.05, ** P < 0.01, *** P < 0.001

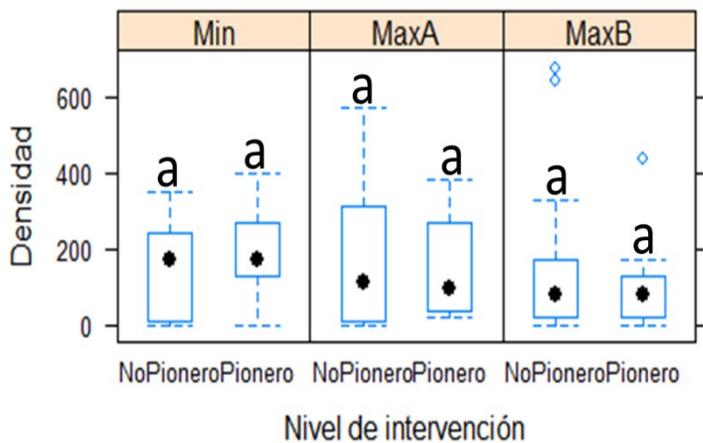


Figura 6. Densidad por historia de vida (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada representa un rango de 1.5 veces el rango intercuartílico, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) mostradas en el Modelo lineal generalizado (GLM).

Riqueza por historia de vida

En la intervención mínima la riqueza de pioneros (72.70 ± 25.53 especies/ha; media \pm desviación estándar) fue mayor a la riqueza de no pioneros (34.72 ± 31.06 especies/ha; media \pm desviación estándar). En la combinación de plantación abiótica de la intervención máxima la riqueza de pioneros (64.02 ± 31.52 especies/ha; media \pm desviación estándar) fue mayor a la riqueza de no pioneros 26.04 ± 36.35 especies/ha; media \pm desviación estándar). En la combinación de plantación biótica de la intervención máxima la riqueza de pioneros (43.40 ± 29.05 especies/ha; media \pm desviación estándar) fue mayor a la riqueza de no pioneros (35.81 ± 30.71 especies/ha; media \pm desviación estándar). El GLM para la riqueza por historia de vida reveló que en la intervención mínima y en la combinación de plantación abiótica fue mayor la riqueza de especies pioneras mientras que en la combinación de plantación biótica no hay diferencias entre pioneros y no pioneros (Cuadro 5; Figura 8).

Cuadro 5. Resultado del Modelo Lineal Generalizado (GLM) para la riqueza por historia de vida (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La diferencia de las medias entre los grupos (Estimación), el valor de Z y su significancia (P) se muestran.

Factor	Estimación	Z	P
Intercepto	0.75	4.39	<<0.0001***
Pionero	0.55	2.56	0.01*
Max B	-0.02	-0.12	0.90
Min	-0.06	-0.24	0.80
Pionero Max B	-0.35	-1.12	0.26
Pionero Min	0.18	0.61	0.53
Intercepto	0.72	4.15	<<0.0001***
Pionero	0.19	0.81	0.41
Max A	0.02	0.12	0.90
Min	-0.03	-0.12	0.90
Pionero Max A	0.35	1.12	0.26
Pionero Min	0.54	1.71	0.08
Intercepto	0.69	3.92	<<0.0001***
Pionero	0.73	3.43	0.0005***
Max A	0.06	0.24	0.80
Max B	0.03	0.12	0.90
Pionero Max A	-0.18	-0.61	0.53
Pionero Max B	-0.54	-1.71	0.08

* P < 0.05, ** P < 0.01, *** P < 0.001

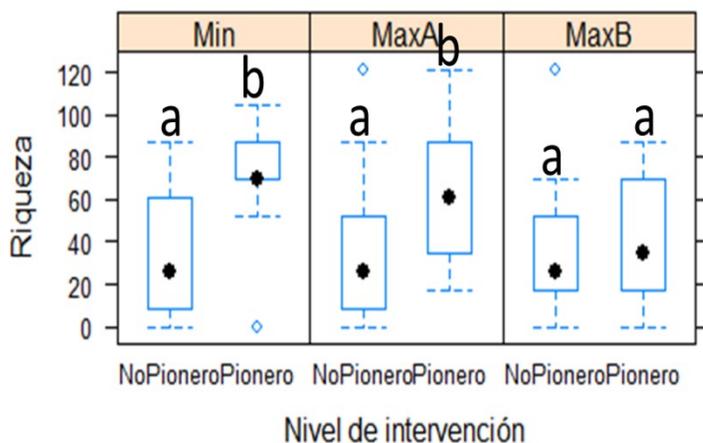


Figura 7. Riqueza de reclutas por historia de vida (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada representa un rango de 1.5 veces el rango intercuartílico, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) mostradas en el Modelo lineal generalizado (GLM).

Densidad y riqueza por vector de dispersión

Densidad por vector de dispersión

En la intervención mínima la densidad de reclutas con dispersión biótica (246.3 ± 83.19 individuos/ha; media \pm desviación estándar) fue mayor a la densidad de reclutas con dispersión abiótica (92.23 ± 98.36 individuos/ha; media \pm desviación estándar). En la combinación de plantación abiótica de la intervención máxima la densidad de reclutas con dispersión biótica (290.80 ± 155.09 individuos/ha; media \pm desviación estándar) fue mayor a la densidad de reclutas con dispersión abiótica (35.81 ± 37.75 individuos/ha; media \pm desviación estándar). En la combinación de plantación biótica de la intervención máxima la densidad de reclutas con dispersión biótica (218.1 ± 200.77 individuos/ha; media \pm desviación estándar) fue mayor a la densidad de reclutas con dispersión abiótica (35.81 ± 37.75 individuos/ha; media \pm desviación estándar). El GLM para la densidad por vector de dispersión reveló mayor densidad de reclutas dispersados bióticamente en ambos niveles de intervención (Cuadro 6; Figura 9).

Cuadro 6. Resultado del Modelo Lineal Generalizado (GLM) para la densidad por vector de dispersión (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La diferencia de las medias entre los grupos (Estimación), el valor de Z y su significancia (P) se muestran.

Factor	Estimación	Z	P
Intercepto	0.72	2.96	0.003**
Biótica	2.09	6.88	<<0.0001***
Max B	0.00	0.00	1.00
Min	0.94	2.98	0.002**
Biótica Max B	-0.28	-0.66	0.50
Biótica Min	-1.11	-2.71	0.006**
Intercepto	0.72	2.96	0.003**
Biótica	1.80	5.89	<<0.0001***
Max A	0.00	0.00	1.00
Min	0.94	2.98	0.002**
Biótica Max A	0.28	0.66	0.50
Biótica Min	-0.82	-2.00	0.04*
Intercepto	1.67	8.24	<<0.0001***
Biótica	0.98	3.59	0.0003***
Max A	-0.94	-2.98	0.002**
Max B	-0.94	-2.98	0.002**
Biótica Max A	1.11	2.71	0.006**
Biótica Max B	0.82	2.00	0.04*

* P < 0.05, ** P < 0.01, *** P < 0.001

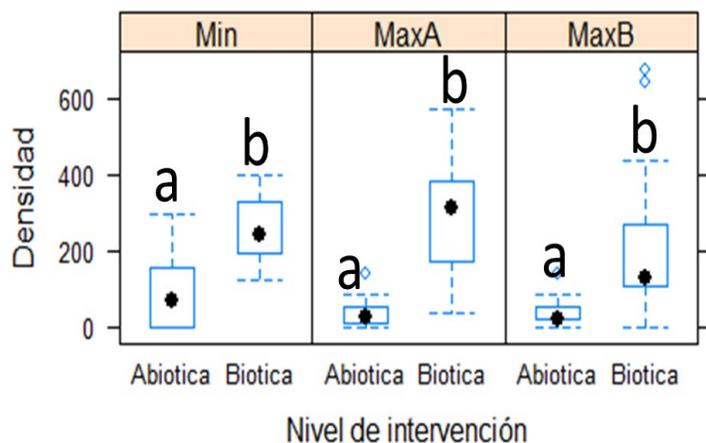


Figura 8. Densidad de reclutas por vector de dispersión (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada representa un rango de 1.5 veces el rango intercuartílico, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) mostradas en el Modelo lineal generalizado (GLM).

Riqueza por vector de dispersión

En la intervención mínima la riqueza de reclutas con dispersión biótica (71.61 ± 22.75 especies/ha; media \pm desviación estándar) fue mayor a la densidad de reclutas con dispersión abiótica (35.81 ± 34.41 especies/ha; media \pm desviación estándar). En la combinación de plantación abiótica de la intervención máxima la riqueza de reclutas con dispersión biótica (74.87 ± 28.85 especies/ha; media \pm desviación estándar) fue mayor a la riqueza de reclutas con dispersión abiótica (26.04 ± 24.55 especies/ha; media \pm desviación estándar). En la combinación de plantación biótica de la intervención máxima la riqueza de reclutas con dispersión biótica (59.68 ± 27.61 especies/ha; media \pm desviación estándar) fue mayor a la riqueza de reclutas con dispersión abiótica (19.53 ± 14.00 especies/ha; media \pm desviación estándar). El GLM para la riqueza por vector de dispersión reveló mayor riqueza de reclutas dispersados bióticamente en ambos niveles de intervención (Cuadro 7; Figura 10).

Cuadro 7. Resultado del Modelo Lineal Generalizado (GLM) para la riqueza por vector de dispersión (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La diferencia de las medias entre los grupos (Estimación), el valor de Z y su significancia (P) se muestran.

Factor	Estimación	Z	P
Intercepto	0.11	0.50	0.61
Biótica	1.11	4.11	<<0.0001***
Min	0.60	2.06	0.03*
Max A	0.28	0.92	0.35
Biótica Min	-0.42	-1.22	0.21
Biótica Max A	-0.06	-0.16	0.86
Intercepto	0.40	1.98	0.04*
Biótica	1.05	4.45	<<0.0001***
Max B	-0.28	-0.92	0.35
Min	0.31	1.18	0.23
Biótica Max B	0.06	0.16	0.86
Biótica Min	-0.36	-1.13	0.25
Intercepto	0.72	4.15	<<0.0001***
Biótica	0.69	3.25	0.001 **
Max A	-0.31	-1.18	0.23
Max B	-0.60	-2.06	0.03*
Biótica Max A	0.36	1.13	0.25
Biótica Max B	0.42	1.22	0.21

* P < 0.05, ** P < 0.01, *** P < 0.001

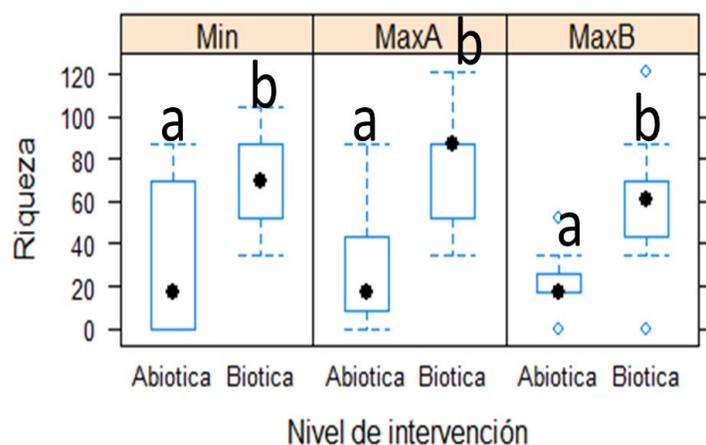


Figura 9. Riqueza reclutas por vector de dispersión (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada representa un rango de 1.5 veces el rango intercuartílico, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) mostradas en el Modelo lineal generalizado (GLM).

Índices de diversidad alfa y beta

Índice de Shannon

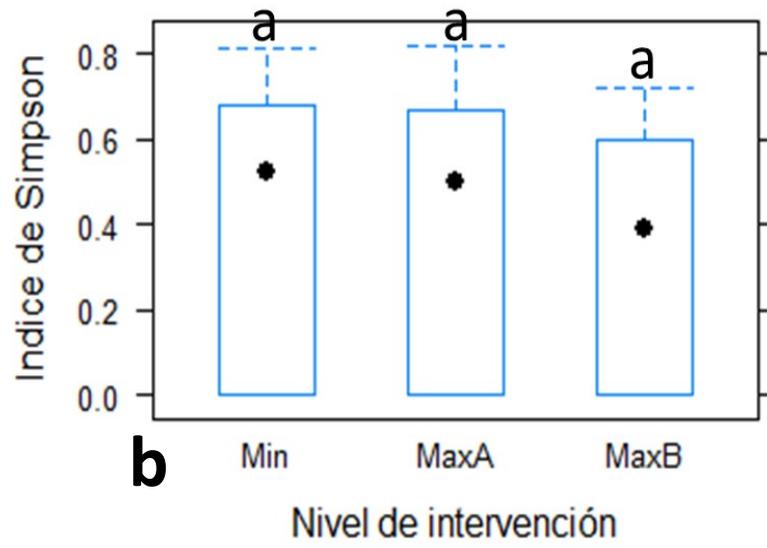
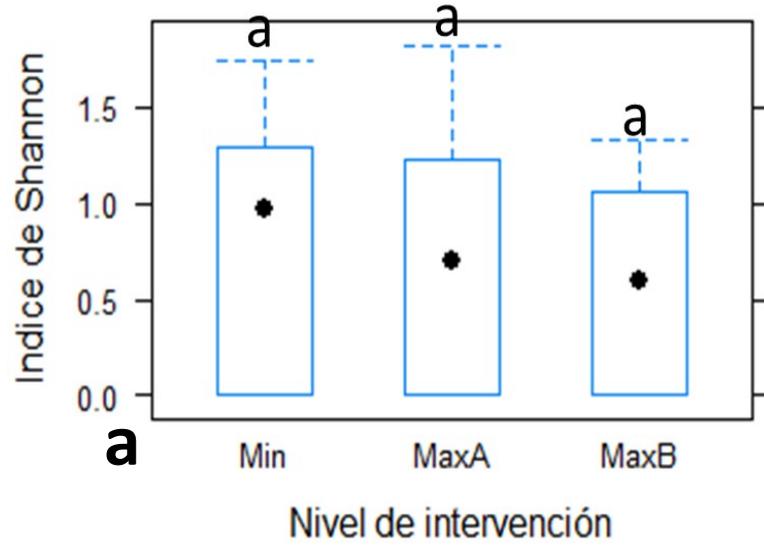
El índice de Shannon fue mayor en la plantación biótica (0.56 ± 0.37 nats/individuo; media \pm desviación estándar) en comparación con la plantación abiótica (0.74 ± 0.52 nats/individuo; media \pm desviación estándar) y la intervención mínima (0.81 ± 0.64 nats/individuo; media \pm desviación estándar). El LM por nivel de intervención reveló que no hay diferencia en el índice de Shannon entre niveles de intervención (Figura 11a).

Índice de Simpson

El índice de Simpson fue mayor en la plantación biótica (0.32 ± 0.18 ; media \pm desviación estándar) en comparación con la plantación abiótica (0.4 ± 0.30 ; media \pm desviación estándar) y la intervención mínima (0.43 ± 0.33 ; media \pm desviación estándar). El LM por nivel de intervención reveló que no hay diferencia en el índice de Simpson entre niveles de intervención (Figura 11b).

Índice de Pielou

El índice de Pielou fue mayor en la plantación biótica (0.5 ± 0.24 ; media \pm desviación estándar) en comparación con la plantación abiótica (0.57 ± 0.48 ; media \pm desviación estándar) y la intervención mínima (0.59 ± 0.43 ; media \pm desviación estándar). El LM por nivel de intervención reveló que no hay diferencia en el índice de Pielou entre niveles de intervención (Figura 11c).



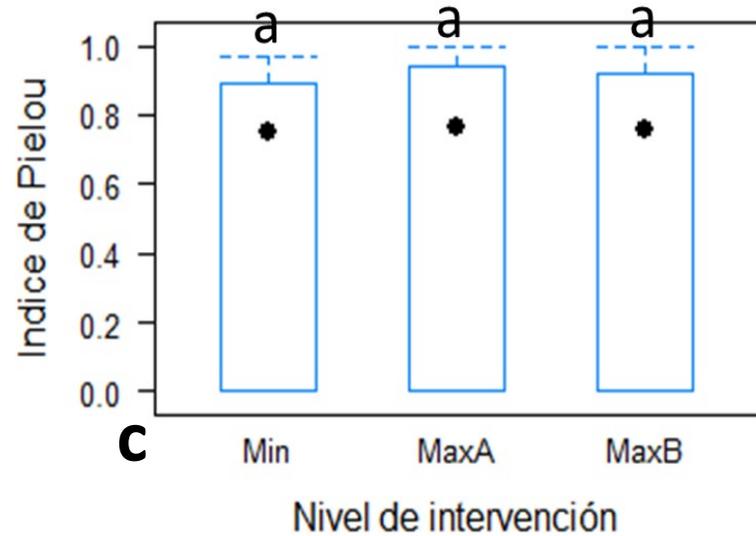


Figura 10. Índices de diversidad alfa (a.-Shannon, b.-Simpson y c.-Pielou) por vector de dispersión (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada representa un rango de 1.5 veces el rango intercuartílico, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) mostradas en el Modelo lineal generalizado (GLM).

Índice de Whittaker

El índice de Whittaker muestra que hay mayor porcentaje de especies complementarias en la intervención máxima, en la plantación con dispersión biótica y menor en la intervención mínima (Apéndices 7, 8 y 9).

Biomasa aérea

La biomasa fue mayor en la intervención mínima (947 ± 1213.18 Mg/ha; media \pm desviación estándar) en comparación con la plantación abiótica (174.72 ± 272.61 Mg/ha; media \pm desviación estándar) y la plantación biótica (312.69 ± 567.84 Mg/ha; media \pm desviación estándar). El LM por nivel de intervención reveló que hay diferencia en la biomasa entre niveles de intervención, pero no entre combinaciones en el nivel máximo (Cuadro 8; Figura 12).

Cuadro 8. Resultado del Modelo Lineal (LM) para la biomasa aérea (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La diferencia de las medias entre los grupos (Estimación), el valor de Z y su significancia (P) se muestran.

Factor	Estimación	Z	P
Intercepto	0.03	7.16	<<0.0001***
Max A	-0.02	-4.05	0.0001***
Max B	-0.02	-3.31	0.001**
Intercepto	0.00	1.42	0.15
Max B	0.00	0.74	0.46
Min	0.02	4.05	0.0001***
Intercepto	0.01	2.47	0.01*
Min	0.02	3.31	0.0013**
Max A	-0.00	-0.74	0.46

* P < 0.05, ** P < 0.01, *** P < 0.001

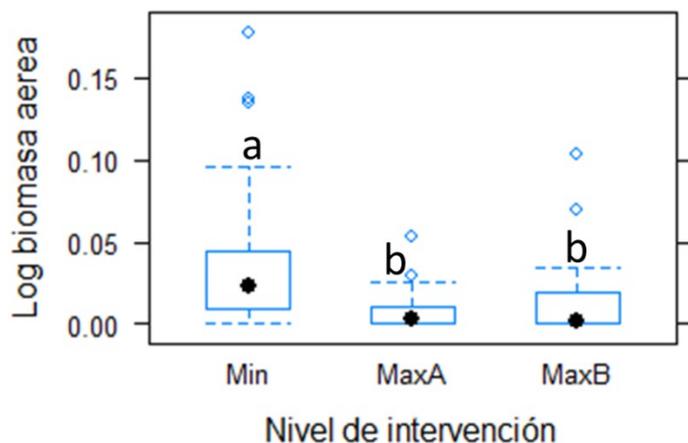


Figura 11. Logaritmo natural de la biomasa aérea de especies por nivel de intervención (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada representa un rango de 1.5 veces el rango intercuartílico, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) mostradas en el Modelo lineal (LM).

Discusión

En este experimento la riqueza de reclutas no-pioneros fue menor a la de pioneros en ambos niveles de intervención; la densidad de reclutas pioneros y no-pioneros fue igual en ambos niveles de intervención. La riqueza y densidad de reclutas dispersados por medios bióticos fue mayor a la riqueza y densidad de reclutas dispersados por medios abióticos en ambos niveles de intervención. La diversidad beta mostró mayor porcentaje de especies complementarias en la plantación con dispersión biótica y menor bajo la sucesión natural. El almacenamiento de biomasa fue mayor bajo la sucesión natural.

Composición

Contrario a nuestra hipótesis, la composición fue igual en los tres hábitats evaluados. Mis resultados contrastaron con un estudio en pastizales en el sur de Costa Rica donde después de 11 años de ser excluidos del ganado la composición de reclutas de ≥ 20 cm de altura fue diferente en plantaciones mixtas de cuatro especies, islas de vegetación de cuatro especies y bajo la sucesión natural (Holl et al., 2017). También, en pastizales en Limón, Costa Rica después de ocho años la composición de reclutas de ≥ 2 cm de DAP fue diferente en dos monocultivos y bajo sucesión natural (Longworth & Williamson, 2018). En un pastizal en la Estación Biológica de la Selva, Costa Rica después de 15 años la composición de reclutas de ≥ 20 cm de altura fueron iguales en un monocultivo y en una plantación mixta de tres especies y ambas fueron diferente a la

composición bajo sucesión natural (Butler, Montagnini & Arroyo, 2008). Mis resultados fueron similares a lo encontrado en pastizales en Heredia, Costa Rica después de cinco años la composición de reclutas de ≥ 1 cm de DAP fue igual en plantaciones mixtas (3-6-9-12 especies) y bajo la sucesión natural (Gilman et al., 2016). La composición de reclutas bajo plantaciones y exclusiones después de ocho, 11 y 15 años es diferente, pero en plantaciones y exclusiones de cinco años fue igual como en mi experimento de 11 años, el tamaño de los reclutas evaluados parece no haber influido en la composición entre hábitats por lo que debe haber otro factor que explique esa variación.

Riqueza y densidad por nivel de intervención

Contrario a nuestra hipótesis, la riqueza y la densidad fueron mayores bajo la sucesión natural. Mis resultados contrastaron con un estudio en pastizales de la Estación Biológica las Cruces, Costa Rica que fueron evaluados a los cuatro, nueve y 11 años de ser excluidos del ganado la riqueza y densidad de reclutas de ≥ 20 cm de altura fue mayor en plantaciones mixtas de cuatro especies y menor bajo la sucesión natural (Holl et al., 2017; Zahawi et al., 2013). También, en pastizales de la Estación Biológica de la Selva, Costa Rica después de 16 años la riqueza y densidad de reclutas de ≥ 20 cm de altura fueron iguales en monocultivo y plantación mixta de tres especies y mayores que bajo la sucesión natural (Butler, Montagnini & Arroyo, 2008). En un pastizal aledaño al parque nacional Pico Bonito, Honduras después de dos años la riqueza de reclutas ≥ 20 cm de altura fue mayor en monocultivos y menor bajo la

sucesión natural mientras la densidad de reclutas ≥ 20 cm de altura fue igual en los monocultivos y bajo la sucesión natural (Zahawi & Augspurger, 2006). Mis resultados fueron similares en la densidad a lo encontrado en pastizales en Limón, Costa Rica después de ocho años la riqueza de reclutas de ≥ 2 cm DAP fue igual en monocultivos y bajo la sucesión natural mientras que la densidad fue mayor bajo la sucesión natural y menor en los monocultivos (Longworth & Williamson, 2018). La diferencia en la densidad y riqueza en el reclutamiento entre las plantaciones y bajo sucesión natural es más fuerte en las plántulas y menos fuerte en los árboles mayores porque las plántulas fueron reclutadas cuando las plantaciones tuvieron bien establecido el dosel (Zahawi et al., 2013). La riqueza y densidad de reclutas bajo plantaciones y exclusiones después de dos, cuatro, nueve, 11 y 16 años fue mayor en las plantaciones, pero en plantaciones y exclusiones de ocho años como en mi experimento a los 11 años fue mayor la densidad en la sucesión natural, el tamaño de los reclutas evaluados fue el factor que ocasiono esa diferencia.

Riqueza y densidad por historia de vida

Contrario a nuestra hipótesis, la riqueza de no-pioneros fue menor a la de pioneros y la densidad de no-pioneros y pioneros fueron iguales en los tres hábitats evaluados. Mis resultados contrastaron con resultados anteriores del mismo experimento donde después de cinco años después de ser excluidos del ganado la riqueza y densidad de reclutas no-pioneros dispersados por animales de ≥ 10 cm de altura creció diez veces

más rápido en plantaciones mixtas de 12 especies que bajo la sucesión natural (De la Peña-Domene, Martínez-Garza & Howe, 2013). También, en pastizales de la Estación Biológica las Cruces, Costa Rica después de cuatro años la riqueza y densidad de reclutas no-pioneros de ≥ 20 cm de altura fue nula bajo la sucesión natural y baja en plantaciones mixtas de cuatro especies (Zahawi et al., 2013). Mis resultados fueron similares a lo encontrado en pastizales en Limón, Costa Rica donde después de ocho y 15 años la riqueza y densidad de reclutas no-pioneros de ≥ 2 cm DAP fue igual en monocultivos y bajo la sucesión natural (Longworth & Williamson, 2018). La sucesión natural permite mayor abundancia de especies pioneras mientras que las plantaciones favorecen la presencia de especies no pioneras (Butler, Montagnini & Arroyo, 2008). Esto puede ser debido al incremento de la dispersión de especies no pioneras en las plantaciones en comparación con la sucesión natural (Reid, Holl & Zahawi, 2015). El efecto de las plantaciones en el reclutamiento se vuelve más fuerte con el tiempo, por lo que, el incremento de individuos y especies no pioneras es más evidente en plántulas y arboles pequeños que en arboles grandes (Zahawi et al., 2013). La riqueza y densidad de reclutas no-pioneros bajo plantaciones y exclusiones después de cuatro y cinco años fue mayor en las plantaciones que en la sucesión natural, pero en plantaciones y exclusiones de ocho y 15 años como en mi experimento a los 11 años fue igual la densidad en la sucesión natural, el tamaño de los reclutas evaluados y la edad de las plantaciones pueden ser los factores que ocasionan esa diferencia.

Riqueza y densidad por vector de dispersión

Contrario a nuestra hipótesis, la riqueza y densidad de reclutas con dispersión biótica fue mayor que la de reclutas con dispersión abiótica en los tres hábitats evaluados. Mis resultados contrastan con los resultados anteriores del mismo experimento donde después de cinco años de ser excluidos del ganado la riqueza y densidad de reclutas con dispersión biótica de ≥ 10 cm de altura el incremento de riqueza y densidad de especies dispersadas por animales fue más rápido en las dos plantaciones que bajo la sucesión natural, aunque en los tres hábitats la riqueza y densidad de reclutas dispersados por animales fue mayor (De la Peña-Domene, Martínez-Garza & Howe, 2013). También, en pastizales de la Estación Biológica las Cruces, Costa Rica después de 11 años la riqueza y densidad de reclutas dispersados por animales de ≥ 20 cm de altura fue mayor en plantaciones mixtas de cuatro especies y menor bajo la sucesión natural, en ambos casos los individuos con dispersión abiótica fueron minoría (Holl et al., 2017). En pastizales en Limón, Costa Rica después de ocho y de 15 años la riqueza y densidad de reclutas dispersados por animales de ≥ 2 cm DAP fue igual en monocultivos y bajo la sucesión natural, sin embargo, los individuos y especies dispersados por viento fueron minoría en ambos ecosistemas (Longworth & Williamson, 2018). Mis resultados fueron similares a lo encontrado en un pastizal aledaño al parque nacional Pico Bonito, Honduras donde después de dos años la densidad de reclutas ≥ 20 cm de altura dispersados por animales no difiere entre un monocultivo y bajo la sucesión natural (Zahawi & Augspurger, 2006). También, en pastizales de la Estación

Biológica de la Selva, Costa Rica después de 16 años la riqueza y densidad de reclutas dispersadas por animales de ≥ 20 cm de altura fue igual en monocultivos y plantaciones mixtas de tres especies y bajo la sucesión natural, aunque en los tres hábitats fue mayor el reclutamiento biótico (Butler, Montagnini & Arroyo, 2008). Las plantaciones arbóreas promueven el reclutamiento de árboles dispersados por animales (de la Peña-Domene, Martínez-Garza & Howe 2013). Las plantaciones aumentan la densidad y riqueza de reclutas dispersados bióticamente con semillas medianas y grandes (Reid, Holl & Zahawi, 2015). La diferencia en la densidad entre plantaciones y bajo la sucesión natural se explica por patrones contrastantes en la densidad de tres grupos de reclutas dispersados por animales: los reclutas con semillas pequeñas que presentan densidades más bajas bajo la sucesión natural debido a limitaciones en el reclutamiento; los reclutas con semillas medianas y grandes que muestran una abundancia y riqueza más baja bajo la sucesión natural debido a limitaciones en la dispersión (Holl et al., 2017). La riqueza y densidad de reclutas bajo plantaciones y exclusiones con dispersión biótica después de cinco y 11 años fue mayor en las plantaciones, pero en plantaciones y exclusiones de dos, ocho, 15 y 16 años como en mi experimento a los 11 años fue igual la riqueza y densidad en ambos hábitats, el tamaño de los reclutas evaluados y la edad fue el factor que ocasiono esa diferencia.

Diversidad alfa

Contrario a nuestra hipótesis, la diversidad alfa no varió en los tres hábitats evaluados. Mis resultados contrastaron con un estudio en la Estación Biológica Las Cruces, Costa Rica donde después de cinco años de ser excluidos del ganado el índice de Shannon y Simpson de reclutas de ≥ 20 cm de altura fue igual en plantaciones e islas de vegetación de cuatro especies y menor bajo la sucesión natural (Holl *et al.*, 2013). También, en la Estación Biológica la Selva, Costa Rica después de seis años el índice de Shannon y el de Pielow de reclutas de ≥ 30 cm de altura fueron mayores en plantaciones mixtas de 11 especies y menores bajo la sucesión natural (Haggar, Wightman & Fisher, 1997). Mis resultados fueron similares a lo encontrado en un metaanálisis que incluye estudios en cuatro continentes y 54 países con una media de diez años la diversidad alfa fue igual en plantaciones y bajo la sucesión natural (Barral, *et al.*, 2015). La competencia limita la diversidad cuando un competidor superior incrementa su abundancia hasta que otras especies son excluidas (Wright, 2002). Un metaanálisis encontró que la sobrevivencia de plántulas tropicales cerca de adultos de su misma especie fue baja cuando su principal herbívoro era un invertebrado y alta cuando era un vertebrado (Hammond & Brown, 1998). La parcial reducción del reclutamiento de plántulas cerca de adultos de su misma especie incrementa la diversidad alfa (Wright, 2002). La herbivoría, reduce la densidad de plántulas; la densidad de plántulas fue 230 % mayor en bosques tropicales donde mamíferos herbívoros están ausentes (Dirzo & Miranda, 1991). La herbivoría, incrementa la

diversidad alfa al reducir la competencia de las especies dominantes (Wright, 2002). La diversidad alfa de reclutas bajo plantaciones y exclusiones después de cinco y seis años fue mayor en las plantaciones y menor en la sucesión natural, pero en plantaciones y exclusiones de diez años fue igual como en mi experimento de 11 años, el tamaño de los reclutas evaluados podría haber influido en la composición entre hábitats sin embargo no hay datos para afirmar eso.

Diversidad beta

De acuerdo con nuestra hipótesis, el mayor porcentaje de especies complementarias se encontró en la plantación con dispersión biótica y el menor en la intervención mínima. Mis resultados fueron similares a lo encontrado en el trópico húmedo australiano con cronosecuencias donde después de 25 años luego de ser excluidos del ganado el porcentaje de especies complementarias de los reclutas de ≥ 1 m de altura fue mayor en los sitios con plantación que en los sitios con sucesión natural (Shoo et al., 2015). Mis resultados contrastaron con un estudio en un pastizal del parque regional Ucumarí, Colombia donde después de 30 años la diversidad beta de Whittaker de los reclutas de ≥ 2.5 cm de DAP fue mayor bajo la sucesión natural (1.29) y menor (0.93) en monocultivos de *Alnus acuminata* (Murcia, 1997). También, en un pastizal y un cafetal bajo sombra abandonado en Utuado y Jayuya, Puerto Rico después de 20 y 40 años la diversidad beta de reclutas de ≥ 1 cm DAP fue mayor en los pastizales abandonados (Marcano-Vega, Aide & Baez, 2002). La diversidad beta es el

componente menos comprendido y estudiado de la diversidad de especies (Gaston & Blackburn, 2008). El impacto del cambio en la configuración de los hábitats en la diversidad beta está pobremente entendido particularmente en los trópicos (Karp et al., 2012). Las publicaciones que comparan la diversidad beta, entre plantaciones y sucesión natural, en el bosque tropical perennifolio son escasas y generalmente enfocadas en grupos taxonómicos diferentes al evaluado en esta publicación, por ejemplo: en el bosque tropical perennifolio en Nigeria, en el estado de Edo, evaluaron caracoles (Oke & Chokor, 2009); en el bosque tropical perennifolio en el área del río Jari, en la Amazonia, brasileña, lagartijas y anfibios (Gardner et al., 2007). En Veracruz, México evaluaron ranas, murciélagos y escarabajos coprófagos (Pineda, & Halffter, 2004; Pineda et al., 2005). Los paisajes tropicales, modificados por el hombre, muestran una homogenización biótica que reduce la biodiversidad beta (Karp et al., 2012). La homogeneización biótica es conducida por la pérdida de la vegetación pre-disturbio seguida por la colonización de especies generalistas con alta capacidad de dispersión (Bengtsson 2010). Por lo tanto, la intensificación del uso del suelo reduce la diversidad beta (Solar et al., 2015). Los bosques secundarios mantienen una elevada diversidad beta entre sitios lo cual refleja la importancia de la variación introducida por diferentes patrones sucesionales (Norden et al., 2015). La variabilidad en el régimen de disturbio incrementa la diversidad beta a través de patrones sucesionales diferidos entre fragmentos de bosque (Arroyo-Rodríguez et al., 2012). En bosques tropicales, una alta diversidad beta refleja una fuerte limitación en la dispersión de especies (Myers et al.,

2013). El porcentaje de especies complementarias de reclutas bajo plantaciones y exclusiones después de 25 años fue mayor en los sitios con plantación igual como en mi experimento de 11 años, pero en plantaciones y exclusiones de 20, 30 y 40 años fue mayor en la sucesión natural, el tamaño de los reclutas reclutados puede no haber influido en la diversidad beta sin embargo no hay datos para explicar que es lo que causo esta variación.

Biomasa aérea

Contrario a nuestra hipótesis, la biomasa aérea fue mayor bajo la sucesión natural. Mis resultados contrastaron con un estudio en la Reserva de la Biosfera Bosque Experimental de Lujillo, Puerto Rico después de cuatro y 18 años de ser excluidos del ganado la biomasa aérea de reclutas de ≥ 4 cm de DAP fue significativamente mayor en un monocultivo de *Pinus caribaea*, 40 y 171 Mg/ha/año, que bajo la sucesión natural 32 y 109 Mg/ha/año; y después de 17 y 49 años de ser excluidos del ganado la biomasa aérea fue significativamente mayor en un monocultivo de *Swietenia macrophylla*, 102 y 125 Mg/ha/año, que, bajo la sucesión natural, 72 y 80 Mg/ha/año (Cuevas, Brown & Lugo, 1991; Lugo, 1992). También, un meta análisis en zonas tropicales encontró que la tasa de acumulación de biomasa aérea fue mayor en monocultivos que bajo la sucesión natural (Booner, Schmidt & Shoo, 2013). Un estudio basado en diferentes cronosecuencias en el neotrópico húmedo y seco mostró que la acumulación de biomasa aérea fue mayor en plantaciones que en la regenera natural (Marín-Spiotta et

al., 2008). En la Estación Biológica de las Cruces, Costa Rica después de seis y ocho años la biomasa aérea en plantaciones, islas de vegetación y la sucesión natural fue igual en todos los casos (Holl & Zahawi, 2014). La biomasa aérea generalmente incrementa cuando aumenta la riqueza de especies (Ewel, Celis & Schreeg, 2015; Huang et al, 2018). La disminución de reclutas con dispersión biótica disminuye la biomasa aérea (Osuri et al, 2016). Los resultados basados en cronosecuencias, adicionan la variación inherente de cada sitio lo que dificulta explicar el motivo de la variación en la biomasa aérea (Booner, Schmidt & Shoo, 2013; Marín-Spiotta et al, 2008). Los estudios que analizan el cambio en la biomasa aérea a lo largo del tiempo abarcan diferentes tallas arbóreas lo que también dificulta explicar la variación de la biomasa aérea (Cuevas, Brown & Lugo, 1991; Holl & Zahawi, 2014; Lugo, 1992). La biomasa aérea de reclutas bajo plantaciones y exclusiones después de cuatro, 17, 18 y 49 fue mayor en plantaciones en otros casos después de seis y ocho años fue igual en plantaciones y en la sucesión natural y en mi experimento de 11 años, la biomasa aérea fue mayor bajo sucesión natural por lo que el tiempo de las plantaciones no explica el comportamiento de la biomasa aérea y debe haber otro factor que lo explique implicaciones para el manejo y la restauración

Mis resultados, 11 años después de iniciados los tratamientos experimentales, en el reclutamiento arbóreo con un DAP ≥ 3 cm muestra que las plantaciones con dispersión biótica son mejores para incrementar la diversidad beta, pero disminuyen la acumulación de biomasa aérea. Sin embargo, hay que ampliar el análisis a los

diferentes grupos de tallas para el reclutamiento \leq a 3 cm de DAP para evaluar si el efecto de las dos combinaciones de intervención máxima en el reclutamiento se vuelve más fuerte con el tiempo, lo cual podría explicar que en las tallas analizadas no haya cambio en algunas variables, pero quizá en tallas más pequeñas sí lo haya.

Perspectivas a futuro

La tierra agropecuaria sujeta a restauración ecológica, en zonas tropicales, proporciona una oportunidad para realizar estudios que permitan entender el proceso de recuperación de los bosques tropicales (Holl, 2007). Pocos estudios de largo plazo evalúan en un mismo sitio el comportamiento de la sucesión natural (Holl, 2007). El evaluar en un mismo sitio la sucesión natural es importante para comparar la tasa y la trayectoria de la composición de la comunidad (Corbin & Holl, 2012). Es recomendable continuar evaluando las variables ya medidas y registrar su cambio a lo largo del tiempo. También es importante realizar la evaluación utilizando un procedimiento de muestreo estratificado. Debido a que se ha encontrado que la respuesta de las variables cambia entre los diferentes tamaños de árboles reclutados (Zahawi et al., 2013). Y es importante también incluir comparaciones donde se incluya a los árboles de la plantación. Además, es necesario realizar nuevos estudios de largo plazo donde se evalué: a) el efecto de diferentes matrices de uso de suelo alrededor de la matriz de restauración (cultivos agrícolas intensivos, vegetación secundaria, bosque maduro, etc.), b) el efecto de diferentes distancias del borde del bosque en la matriz de sucesión,

c) el efecto de diferentes composiciones iniciales tanto en número de especies, como por especies (especies que puedan facilitar o inhibir el establecimiento de otras especies) o por la presencia o ausencia de diferentes grupos funcionales (plantas fijadoras de nitrógeno) en la trayectoria sucesional, d) el efecto de un gradiente de intensidad de uso del pastizal previos al abandono (ligero, moderado, intenso) y tiempo de uso del sitio (número de años), e) el efecto de un diferente gradiente de disponibilidad de nutrientes previo (N y P) en el suelo para la tasa y trayectoria de la sucesión, f) y evaluar de manera más fina cada una de las diferentes variables como el vector de dispersión. Los patrones de la diversidad beta en relación con la historia de vida y al vector de dispersión casi no han sido analizados por lo que se sugiere analizar la relación entre ellos.

Conclusiones

Después de una década de iniciada la restauración se observó que el efecto de las plantaciones se diluye en el reclutamiento arbóreo con un DAP ≥ 3 cm, por lo cual:

los niveles de intervención no generaron diferencia en la composición, la densidad, densidad por historia de vida, densidad por vector de dispersión, riqueza por vector de dispersión, entropía, dominancia y equitatividad.

la intervención mínima se asemejó a la combinación abiótica de la intervención máxima, pero difirió de la combinación animal en la riqueza de especies y en la riqueza por historias de vida.

la intervención mínima difirió completamente de la intervención máxima en el porcentaje de especies complementarias (diversidad b) y en la biomasa aérea del reclutamiento.

Bibliografía

Bibliografía

- Aide, T. M. & Cavelier, J. (1994). Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology*, 2, 219-229.
- Aide, T.M. Zimmerman, J.K., Pascarella, J.B., Rivera, L. & Marcano-Vega, H. (2000) Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology*, 8, 328–338.
- Arroyo-Rodríguez, V., Roes, M., Escobar, F., Melo, F.P.L., Santos, B.A. & Tabarelli, M. (2013). Plant beta-diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *Journal of Ecology*, 101, 1449-1458.
- Bacone, J., Bazzaz, F. A., Boggess, W. R. (1976). Correlated photosynthetic responses and habitat factors of two successional tree species. *Oecologia*, 23, 63-74.
- Baishya, R., Barik, S. K., & Upadhaya, K. (2009). Distribution pattern of aboveground biomass in natural and plantation forests of humid tropics in northeast India. *Tropical Ecology*, 50, 295.
- Barton, L. V. (1961). *Seed Preservation and Longevity*. NY: Interstate. 216 pp.
- Mathews, C.K., Van Holde, K.E. & Ahern, K.G. (2002). *Bioquímica*. 3ª Edición. Pearson Educación. 1335 pp.
- Bazzaz, F. A. (1968). Succession on abandoned fields in the Shawnee Hills, southern Illinois. *Ecology*, 49, 924-936.

- Bazzaz, F. A. (1979). The physiological ecology of plant succession. *Annual review of Ecology and Systematics*, 10, 351-371.
- Barral, M.P., Rey Benayas, J.M., Meli, P. & Maceira, N.O. (2015). Quantifying the impacts of ecological restoration on biodiversity and ecosystem services in agroecosystems: A global meta-analysis. *Agriculture, ecosystems and environment*. 202, 223-231.
- Basuki, T. M., Van Laake, P. E., Skidmore, A. K., & Hussin, Y. A. (2009). Allometric equations for estimating the above-ground biomass in tropical lowland Dipterocarp forests. *Forest Ecology and Management*, 257, 1684-1694.
- Bengtsson, J. (2010). Applied (meta)community ecology: diversity and ecosystem services at the intersection of local and regional processes. In: *Community Ecology: Processes, Models and Applications* (eds. Verhoef, H, A. & Morin, PJ). Oxford University Press Oxford, pp. 115-130.
- Bongers, F., Popma, J., Meave-del-Castillo, J. y Carabias J. (1988). Structure and floristic composition on the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Plant Ecology*, 74, 55-80.
- Bonner, M. T., Schmidt, S., & Shoo, L. P. (2013). A meta-analytical global comparison of aboveground biomass accumulation between tropical secondary forests and monoculture plantations. *Forest Ecology and Management*, 291, 73-86.
- Boucher, D. H., Vandermeer, J. H., Granzow de la Cerda, I., Mallona, M. A., Perfecto, I. & Zamora, N. (2001). Post-agriculture versus post-hurricane succession in southeastern Nicaraguan rain forest. *Plant Ecology*, 156, 131-137.

- Bouza, C.N & Covarrubias, D. (2005). Estimación del índice de diversidad de Simpson en m sitios de muestreo. *Revista investigación operacional*. 26,187-197.
- Burrows, F. (1975). Wind-borne seed and fruit movement. *New phytologist*: 75, 405-418.
- Butler, R., Montagnini, F., & Arroyo, P. (2008). Woody understory plant diversity in pure and mixed native tree plantations at La Selva Biological Station, Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 255, 2251-2263.
- Calderón Patrón, J.M., Moreno, C.E. & Zuria, I. (2012). La diversidad beta medio siglo de avances. *Revista mexicana de biodiversidad*, 83, 1-16.
- Castillo-Campos, G., Medina Abreo, M. A., Dávila Aranda, P.D. & Zavala Hurtado, J. A. (2005). Contribución al conocimiento del endemismo de la flora vascular en Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana*, 73, 19-57.
- Caughlin, T., de la Peña-Domene, M., & Martínez-Garza, C. (2019). Demographic costs and benefits of natural regeneration during tropical forest restoration. *Ecology letters*, 22, 34-44.
- Ceccon, E. & Martínez-Garza, C., (Ed.). (2016). *Experiencias mexicanas en la restauración de los ecosistemas*. Cuernavaca, México: Universidad Nacional Autónoma de México; Universidad Autónoma del estado de Morelos; Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad.
- Challenger, A. & Soberón, J. (2008). Los ecosistemas terrestres. En Comisión Nacional de Biodiversidad. (Ed.), *Capital natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. (pp. 87-108). México.

- Clark, D.A., Brown, S., Kicklighter, D.W., Chambers, J.Q., Thomlinson, J.R., Ni, J. & Holland, E.A. (2001). Net primary production in tropical forests: an evaluation and synthesis of existing field data. *Ecological applications* 11, 371– 384.
- Condit, R., Ashton, P. S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hubbell, S. P., Foster, R. B., Itoh, A., La Frankie, J. V., Lee, H. S. & Losos, E. (2000). Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 288, 1414-1418.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111, 1119-1144.
- Convención marco de la Organización de Naciones Unidas sobre Cambio Climático (CMNUCC). (2002). Informe de la conferencia de las partes sobre su séptimo periodo de sesiones, celebrado en Marrakech del 29 de octubre al 10 de noviembre del 2001.
- Corbin, J.D. & Holl, K.D. (2012). Applied nucleation as a forest restoration strategy, *Forest Ecology and management*. 265, 37-46.
- Crawley, M.J. (2013). *The R book*. 2 Edition. John Wiley & Sons, Ltd.
- Cuevas, E., Brown, S., & Lugo, A. E. (1991). Above-and belowground organic matter storage and production in a tropical pine plantation and a paired broadleaf secondary forest. *Plant and soil*, 135, 257-268.
- Davlanter, J. & Howe, H. F. (2018). Keel-billed Toucans (*Ramphastos sulfuratus*) on the ground in a tropical forest restoration experiment. *The Wilson Journal of Ornithology*, 130, 770-773.

- De la Peña-Domene, M. (2010). Reclutamiento de plántulas en plantaciones jóvenes de especies arbóreas con diferente síndrome de dispersión. Tesis de Maestría. UNAM.
- De la Peña-Domene, M., Martínez-Garza, C. & Howe, H. F. (2013). Early recruitment dynamics in tropical restoration. *Ecological Society of America*, 23, 1124-1134.
- De la Peña-Domene, M., Martínez-Garza, C., Palmas-Pérez, S., Rivas-Alonso E., & Howe, H.F. (2014). Roles of birds and bats in early tropical-forest restoration. *Plos one* 9, 1-6.
- De la Peña-Domene, M., Minor, E. S. & Howe, H. F. (2016). Restored connectivity facilitates recruitment by an endemic large-seeded tree in a fragmented tropical landscape. *Ecology*, 97, 2511-2517.
- De la Peña-Domene, M., Howe, H. F., Cruz-León, E., Jiménez-Rolland, R., Lozano-Huerta, C. & Martínez-Garza, C. (2017). Seed to seedling transitions in successional habitats across a tropical landscape. *Oikos*, 126, 410-419.
- De la Peña-Domene, M., Martínez-Garza, C., Ayestarán-Hernández, L. & Howe, H. (2018). Plant attributes that drive dispersal and establishment limitation in tropical agricultural landscapes. *Forests*, 9, 620.
- De la Peña-Domene, M., & Martínez-Garza, C. (2018). Integrating Density into Dispersal and Establishment Limitation Equations in Tropical Forests. *Forests*, 9, 570.

- Dirzo, R., & Miranda, A. (1991). Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley, New York, 273-287.
- Dirzo, R. & García, M.C. (1992). Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical área in southeast Mexico. *Conservation Biology*, 6, 84-90.
- Dirzo, R. & Miranda, A. (1992). El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano: contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia*, 16, 240-247.
- Ellis, E. A., Martínez-Bello, M.; Monroy-Ibarra, R. (2011). Focos rojos para la conservación de la biodiversidad en el estado de Veracruz. En: Cruz-Angón, A. (Ed.). *La biodiversidad en Veracruz: estudio de Estado*. México: CONABIO; Gobierno del Estado de Veracruz; Universidad Veracruzana; Instituto de Ecología, 2011. p. 351-368.
- Ellison, A.M. (2010). Partitioning diversity. *Ecological society of America*.
- Ewel, J. J., Celis, G., & Schreeg, L. (2015). Steeply increasing growth differential between mixture and monocultures of tropical trees. *Biotropica*, 47, 162-171.
- FAO (2014). *Evaluación de los recursos forestales mundiales 2015. Informe nacional México*. Roma (Italia). 261 p.
- Finegan, B. (1992). The management potential of Neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management*, 47, 295–321.

- Finegan, B. (1996). Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Tree*, 11, 119-124.
- Finegan, B. & Sabogal, C. (1988). El desarrollo de sistemas de producción sostenible en bosques tropicales húmedos de bajura: un estudio de caso en Costa Rica. *El Chasqui (CATIE)* 17, 3-24.
- Fonseca, W., Benayas, J. M. R., & Alice, F. E. (2011). Carbon accumulation in the biomass and soil of different aged secondary forests in the humid tropics of Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 262, 1400-1408.
- García, E. (1973). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana.) 2nd Ed. Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F., México, 246 pp.
- Gardner, T. A., Ribeiro-Júnior, M. A., Barlow, J., Ávila-Pires, T. C. S., Hoogmoed, M. S., & Peres, C. A. (2007). The Value of Primary, Secondary, and Plantation Forests for a Neotropical Herpetofauna. *Conservation Biology*, 21, 775–787.
- Gaston, K., & Blackburn, T. (2008). *Pattern and process in macroecology*. John Wiley & Sons. 392 pp.
- Gilman, A. C., Letcher, S. G., Fincher, R. M., Perez, A. I., Madell, T. W., Finkelstein, A. L., & Corrales-Araya, F. (2016). Recovery of floristic diversity and basal area in natural forest regeneration and planted plots in a Costa Rican wet forest. *Biotropica*, 48, 798-808.

- González-Soriano, E., Dirzo, R. & Vogt R. (1997). Historia natural de Los Tuxtlas. Ciudad de México. México: Universidad Nacional Autónoma de México. CONABIO. México DF.
- González-Tokman, D., Cultid-Medina, C., Díaz, A., Escobar, F., Ocampo-Palacio, L. & Martínez-Garza, C. (2018). Success or failure: the role of ecological restoration on the recovery of dung beetle diversity and function in a tropical rainforest. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89, 232-242.
- Goosem, S. P. & Tucker, N. I. J. (1995). Repairing the Rainforest. Theory and Practice of Rainforest Re-establishment in North Queensland's Wet Tropics. Casswary publications. Cairns, Australia. 71 p.
- Guevara, S., Laborde, J. & Sánchez-Ríos, G. (2005). Los árboles que la selva dejó atrás. *Interciencia*, 30, 595-601.
- Guevara, S., Meave, J., Moreno-Casasola, P., Laborde, J. & Castillo, S. (1994). Vegetación y flora de potreros en la sierra de Los Tuxtlas, México. *Acta botánica Mexicana*. 28, 1-27.
- Guzmán-Luna, A. & Martínez-Garza, C. (2016). Desempeño de 15 especies de árboles tropicales reclutados o trasplantados en áreas de restauración. *Botanical Sciences*, 94, 757-773.
- Haggar, J., Wightman, K., & Fisher, R. (1997). The potential of plantations to foster woody regeneration within a deforested landscape in lowland Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 99, 55-64.

- Hammond, D. S., & Brown, V. K. (1998). Disturbance, phenology and life-history characteristics: factors influencing distance/density-dependent attack on tropical seeds and seedlings. *Disturbance, phenology and life-history characteristics: factors influencing distance/density-dependent attack on tropical seeds and seedlings.*, 51-78.
- Hannah, L., Carr, J.L. & Lankerani, A. (1995). Human disturbance and natural habitat: a biome level analysis of a global data set. *Biodiversity and conservation*, 4,128-155.
- Harms, E. K. & Timothy P. E. C. (2003). Regeneración de árboles tropicales e implicaciones para el manejo de bosques naturales. *Ecosistemas*,12, 1-16.
- Harper, J.L. (1977). *Population biology of plants*. Academic Press. California, EUA. 892 pp.
- Hill, M. O. (1974). Correspondence analysis: a neglected multivariate method. *Applied statistics*, 23, 340-354.
- Hernández, I. U., Ellis, E. A., Gallo, C. A. (2013). Aplicación de teledetección y sistemas de información geográfica para el análisis de deforestación y deterioro de selvas tropicales en la región Uxpanapa, Veracruz. *GeoFocus*, 13, 1-24, 2013.
- Holl, K. 2007. Old field vegetation succession in the Neotropics. En: Cramer, V.A., Holl, Hobbs, R.J. (Eds.), *Old fields: Dynamics, Restoration of Abandoned Farmland*. Society for Ecological Restoration.
- Holl, K. D., Reid, J. L., Chaves-Fallas, J. M., Oviedo-Brenes, F. & Zahawi, R. A. (2017). Local tropical forest restoration strategies affect tree recruitment more strongly than does landscape forest cover. *Journal of applied ecology*, 54, 1091-1099.

- Holl, K.D., Stout, V.M., Leighton-Reid, J. & Zahawi, R.A. (2013). Testing heterogeneity diversity relationships in tropical forest restoration. *Oecologia*.
- Holl, K & Zahawi, R.A. (2014). Factors explaining variability in woody above-ground biomass accumulation in restored tropical forest. *Forest ecology and management*, 319, 36-43.
- Horn, H.S. (1974). The ecology of secondary succession. *Annual Review of Ecology and systematics*, 5, 25-37.
- Houghton, R., Skole, D., Nobre, C., Hackler, J., Lawrence, K., Chementowski, W., 2000. Annual fluxes of carbon from deforestation and regrowth in the Brazilian Amazon. *Nature* 403, 301–304.
- Howe, H. F. & Vande Kerckhove, G. A. (1981). Removal of wild nutmeg (*Virola surinamensis*) crops by birds. *Ecology*, 62, 1093-1106.
- Howe, H. F. & Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Review Ecology and Systematic*, 13, 201-228.
- Howe, H. F., Urincho-Pantaleon, Y., de la Peña-Domene, M. & Martínez-Garza, C. (2010). Early seed fall and seedling emergence: precursors to tropical restoration. *Oecologia*, 164, 731-740.
- Howe, H. F. (2017). Fruit-eating birds in experimental plantings in southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 33, 83-88.

- Huang, Y., Chen, Y., Castro-Izaguirre, N., Baruffol, M., Brezzi, M., Lang, A. & Liu, X. (2018). Impacts of species richness on productivity in a large-scale subtropical forest experiment. *Science*, 362, 80-83.
- Hughes, R. F., Kauffman, J. B. & Jaramillo, V. J. (1999), Biomass, carbon and nutrient dynamics of secondary forest in a humid tropical region of Mexico. *Ecology*, 80: 1892-1907.
- Ibarra-Manriquez, G. & Oyama, K. (1992). Ecological correlates of reproductive traits of Mexican rain forest trees. *American Journal of botany*, 79, 383-394.
- IPCC. (2006). Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories, Prepared by the National Greenhouse Gas Inventories Programme, Eggleston H.S., Buendia L., Miwa K., Ngara T. and Tanabe K. (eds). Published: IGES, Japan.
- Jost, L. & González-Oreja, J. A. (2012). Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta zoológica lilloana*, 56, 3-14.
- Kanowski, J., & Catterall, C. P. (2010). Carbon stocks in above-ground biomass of monoculture plantations, mixed species plantations and environmental restoration plantings in north-east Australia. *Ecological Management & Restoration*, 11, 119-126.
- Karp, D.S., Rominger, A.J., Zook, J., Ranganathan, J., Ehrlich, P.R. & Daily, G.C. (2012) Intensive agriculture erodes b-diversity at large scales. *Ecology Letters*, 15, 963–970.
- Knight, D.H. (1975) A phytosociological analysis of species-rich tropical forest on Barro Colorado Island, Panama, *Ecological Monographs*, 45, 259-284.

- Koleff, P., Soberón, J., Arita, H.T., Dávila, P., Flores-Villela, O., Golubov, J., Halffter, G., Lira-Noriega, A., Moreno, C.E., Moreno, E. & Munguía, M. (2008). Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. *Capital natural de México*, 1, 323-364.
- Krebs, C. (1999). *Ecological Methodology*, 2da. Edition, Adison Wesley, London.
- Lira-Noriega, A., Guevara, S., Laborde, J. & Sánchez-Ríos, G. (2007). Composición florística en potreros de Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Acta botánica Mexicana*, 80, 59-87.
- Longworth, J.B. & Williamson, G. B. (2018). Composition and Diversity of Woody Plants in Tree Plantations Versus Secondary Forests in Costa Rican Lowlands. *Tropical Conservation Science*, 11, 1–13.
- López-Barrera, F., Martínez-Garza, C. & Ceccon, E. (2017). Ecología de la restauración en México: Estado actual y perspectivas. *Revista Mexicana de biodiversidad*, 88, 97-112.
- Lugo, A.E. (1992). Comparison of tropical tree plantations with secondary forest of similar age. *Ecological monographs*, 62, 1-42.
- Maina, G.G. & Howe, H.F. (1998). Inherent rarity in community restoration. *Conservation Biology*, 14, 1335-1340.
- Marcano-Vega, H., Aide, T. M., & Báez, D. (2002). Forest regeneration in abandoned coffee plantations and pastures in the Cordillera Central of Puerto Rico. *Plant Ecology*, 161, 75-87.

- Marín-Spiotta, E., Cusack, D. F., Ostertag, R., & Silver, W. L. (2008). Trends in above and belowground carbon with forest regrowth after agricultural abandonment in the neotropics. In *Post-agricultural succession in the neotropics* (pp. 22-72). Springer, New York, NY.
- Martínez-Garza, C. & Howe, H.F. (2003). Restoring tropical diversity: beating the time tax on species loss. *Journal of Applied Ecology*, 40, 423-4
- Martínez-Garza, C., Tobon, W., Campo, J. y Howe, H. F. (2011). Drought mortality of tree seedlings in an eroded tropical pasture. *Land Degradation and Development*. 24, 287-295.
- Martínez-Garza, C., Flores-Palacios, A., De La Pena-Domene, M., & Howe, H. F. (2009). Seed rain in a tropical agricultural landscape. *Journal of Tropical Ecology*, 25, 541-550.
- Martínez-Garza, C. & Howe, H. F. (2010). Características foliares y tasas vitales de árboles sucesionales tardíos de un bosque tropical perennifolio. *Boletín de la sociedad botánica Mexicana*, 86, 1-10.
- Martínez-Garza, C., Bongers, F. & Poorter, L. (2013). Are functional traits good predictors of species performance in restoration plantings in tropical abandoned pastures? *Forest Ecology and Management*, 303, 35-45.
- Martínez-Garza, C., Osorio-Beristain, M., Alcalá-Martínez, R., Valenzuela-Galván, D. & Mariano, N. (2016). Ocho años de restauración experimental en las selvas estacionales de México. En Ceccon, E. & Martínez-Garza, C., (Ed.). *Experiencias mexicanas en la restauración de los ecosistemas*. (pp. 385-405). Cuernavaca, México: Universidad

Nacional Autónoma de México; Universidad Autónoma del estado de Morelos; Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad.

Martínez-Ramos, M. (1985). Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En Gómez-Pompa, A. & Amo, S. (Eds.), *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México* (pp. 191-221). México: Continental.

Mathews, C.K., Van Holde, K.E. & Ahern, K.G. (2002). *Bioquímica*. 3ª Edición. Pearson Educación. 1335 pp.

Méndez-Toribio, M., Martínez-Garza, C., Ceccon, E., & Guariguata, M. R. (2018). *La restauración de ecosistemas terrestres en México: Estado actual, necesidades y oportunidades*. CIFOR.

Miranda, F. & Hernández X., E. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la sociedad botánica de México*, 28, 29-179.

Moreno, C.E. *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T–Manuales y Tesis SEA, 84 pp.

Moreno, C.E. & Rodríguez, P. (2010). A consistent terminology for quantifying species diversity? *Oecologia*, 163: 279-282.

Murcia, C. (1997). Evaluation of Andean alder as a catalyst for the recovery of tropical cloud forests in Colombia. *Forest Ecology and Management*, 99, 163-170.

Myers, J. A., Chase, J. M., Jiménez, I., Jørgensen, P. M., Araujo-Murakami, A., Paniagua-Zambrana, N. & Seidel, R. (2013). Beta-diversity in temperate and tropical

forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecology letters*, 16, 151-157.

Oke, O. C., & Chokor, J. U. (2009). The effect of land use on snail species richness and diversity in the tropical rainforest of south-western Nigeria. *African Scientist*, 10, 95-108.

Osuri, A. M., Ratnam, J., Varma, V., Alvarez-Loayza, P., Astaiza, J. H., Bradford, M., & Marshall, A. R. (2016). Contrasting effects of defaunation on aboveground carbon storage across the global tropics. *Nature communications*, 7, 11351.

Pan, Y., Birdsey, R.A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W.A., Phillips, O.L., Shvidenko, A., Lewis, S. L., Canadell, J.G., Ciais, P., Jackson, R.B., Pacala, S., McGuire, A.D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S. & Hayes, D. (2011). A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Scienceexpress*. 1-11

Norden, N., Angarita, H.A., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., Granzow-de la Cerda, I. & van Breugel, M. (2015). Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112, 8013-8018.

Patil, G.P. & Taile, C. (1982). Diversity as a concept and its measurement. *Journal of the American Statistical Association*. 77: 548-567.

Peterson, D.L. & Bazzaz, F. A. (1978). Life cycle characteristics of *Aster pilosus* in early successional habitats. *Ecology*, 59: 1005-1013.

Picard, N., Saint-André, L., & Henry, M. (2012). *Manual de construcción de ecuaciones alométricas para estimar el volumen y la biomasa de los árboles*. Rome, Italy: FAO.

- Pielou, E. C. (1975). *Ecological Diversity*. John Wiley & Sons, Inc. New York, 165 pp
- Pineda, E., & Halffter, G. (2004). Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biological Conservation*, 117, 499–508.
- Pineda, E., Moreno, C., Escobar, F., & Halffter, G. (2005). Frog, bat, and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Conservation Biology*, 19, 400-410.
- Prach, K. & Walker, L. R. (2011). Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends in Ecology and Evolution*, 26, 119-123.
- R Core Team (2017). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Reid, J. L., Holl, K. D. & Zahawi, R. A. (2015). Seed dispersal limitations shift over time in tropical forest restoration. *Ecological Applications*, 25, 1072-1082.
- Rudel, T. K., Coomes, O. T., Moran, E., Achard, F., Angelsen, A., Xu, J. & Lambin, E. (2005). Forest transitions: towards a global understanding of land use change. *Global Environmental Change*, 15, 23-31.
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, 504pp.
- Saldarriaga, J. G., West, D. C., Tharp, M. L., & Uhl, C. (1988). Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *The Journal of Ecology*, 938-958.

- Sánchez Colón, S., Flores Martínez, A., Cruz-Leyva, I. A. & Velázquez, A. (2009). Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas. En Comisión Nacional de Biodiversidad. (Ed.), *Capital natural de México*, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. (pp. 75-129). México.
- Shepherd, D., & Montagnini, F. (2001). Above ground carbon sequestration potential in mixed and pure tree plantations in the humid tropics. *Journal of tropical forest Science*, 450-459.
- Schupp, E. W., Howe, H. F., Augspurger, C. K. & Levey, D. J. (1989). Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70:562–564.
- Shannon, C. E. & Weaver, W. (1964). *The mathematical theory of communication*. The University of Illinois Press.
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity, *Nature* 163, 688.
- Society for Ecological Restoration (SER) International, Grupo de trabajo sobre ciencia y políticas. (2004). *Principios de SER International sobre la restauración ecológica*.
- Society for Ecological Restoration (SER). (2016). *International standards for the practice of ecological restoration including principles and key concepts*. Society for Ecological Restoration, Washington, D.C.
- Swaine, M. D. & Whitmore, T.C. (1988). On the definition of ecological species groups in tropical rain forest. *Plant ecology*, 75, 81-86.

- Tobón, W., Martínez-Garza, C. & Campo, J. (2011). Soil responses to restoration of a tropical pasture in Veracruz, south-eastern Mexico. *Journal of tropical forest science*, 23, 1-7.
- Toledo, V. M., Ordóñez, M. J. (1998). El panorama de la biodiversidad de México: una revisión de los hábitats terrestres. En: Ramamoorthy, T. P., Bye, R., Lot, A. & Fa, Y. A. (Eds.). *Diversidad biológica de México*. México: Instituto de Biología, UNAM. p. 739-757.
- Turner, I.M. (1996). Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of applied ecology*. 33, 200-209.
- Uhl, C. (1987). Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology*. 75, 377-407.
- PNUMA. (1992). *Convención Marco de las Naciones Unidas sobre Cambio Climático*. Nueva York.
- Redondo-Brenes, A., & Montagnini, F. (2006). Growth, productivity, aboveground biomass, and carbon sequestration of pure and mixed native tree plantations in the Caribbean lowlands of Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 232, 168-178.
- Ricklefs, R. E., & Miller, G. L. (1999). *Ecology*. 1999. WH Fr. and C. New York, 898.
- Rzedowsky, J. (2006). *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México
- Shoo, L. P., Freebody, K., Kanowski, J., & Catterall, C. P. (2015). Slow recovery of tropical old-field rainforest regrowth and the value and limitations of active restoration. *Conservation Biology*, 30, 121–132.

- Solar, R. R. D. C., Barlow, J., Ferreira, J., Berenguer, E., Lees, A. C., Thomson, J. R. & Chaul, J. C. (2015). How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? *Ecology Letters*, 18, 1108-1118.
- Statsoft, inc., Tulsa, ok. Statistica, version 8. *Asta Advances in Statistical Analysis*, 91(3), 339-341.
- Valencia Manzo, S. & Vargas Hernández, J. (1997). Método empírico para estimar la densidad de madera básica en muestras pequeñas de madera. *Madera y bosques*, 3, 81-87.
- Walters, M. B., Kruger, E. L. & Reich, P. B. (1993). Growth, biomass distribution and CO₂ exchange of northern hardwood seedlings in high and low light: relationships with successional status and shade tolerance. *Oecologia*, 94, 7-16.
- Wang, H., Hall, C. A., Scatena, F. N., Fetcher, N., & Wu, W. (2003). Modeling the spatial and temporal variability in climate and primary productivity across the Luquillo Mountains, Puerto Rico. *Forest ecology and management*, 179, 69-94.
- Whitmore, T. (1978). Gaps in the forest canopy. En Tomlinson, P. & Zimmerman, M. (Ed.), *Tropical trees as living systems*. (pp. 639-655). Cambridge: University Press.
- Whitmore, T. (1989). Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, 70, 536-538.
- Wilson E.O. 1988. The current state of biological diversity. En: Wilson E.O. Ed. *Biodiversity*, pp. 3-18, National Academic Press, Washington, D.C.

- Wright, J. S. (2002). Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130, 1-14.
- Yerema-Yamallel, J. I., Jiménez Pérez, J., Alanís Rodríguez, E., Aguirre Calderón, O.A., González Tagle, M. A. & Treviño Garza, E. J. (2014). Dinámica de la captura de carbono en pastizales abandonados del noreste de México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 17, 113-121.
- Zahawi, R.A. & Augspurger, C.K., 2006. Tropical forest restoration: tree islands as recruitment foci in degraded lands of Honduras. *Ecological applications*, 16, 464-478.
- Zahawi, R.A., Holl, K.D., Cole, R.J., Reid, J.L. (2013). Testing applied nucleation as a strategy to facilitate tropical forest recovery. *Journal of applied ecology*, 50, 88-96.

Apéndices

Apéndice 1. Superficie (ha), porcentaje de bosque maduro [%maduro], porcentaje de bosque secundario [% secundario], biomasa aérea [BA], biomasa seca [BS] y biomasa muerta [Bmu] relacionadas con el cambio en la cobertura del bosque tropical perennifolio en México durante los años 1993, 2002, 2007 y 2011 (Tomado del Informe Nacional Mexicano de la Evaluación de los Recursos Forestales Mundiales 2015).

Cobertura del Bosque tropical perennifolio en México				
Año	1993	2002	2007	2011
Superficie ha	3,772,081.4	3,386,230.	3,263,188.21	3,207,225.42
	1	35		
% Maduro	45.85	41.89	41.09	41.20
%Secundario	54.15	58.11	58.91	58.8
BA (1000 Mg materia seca)	190,394	170,919	164,708	161,884
BS (1000 Mg materia seca)	45,954	41,253	39,754	39,072
Bmu (1000 Mg materia seca)	137.4	123.3	118.8	116.8

Apéndice 2. Variables químicas en suelos de un pastizal activo, plantaciones de restauración y regeneración natural de un año. Las letras diferentes muestran diferencias entre hábitats (Tomado de Tobón *et al*, 2011).

Variabes del suelo	Pastizal activo	Plantaciones	Regeneración natural	F	P
C orgánico (Mg ha ⁻¹)	18.1 ± 1.0 a	17.5 ± 0.6 a	17.9 ± 2.5 a	0.27	0.61
N total (Mg ha ⁻¹)	1.45 ± 0.07 a	1.62 ± 0.07 a	1.55 ± 0.04 a	1.27	0.27
C: N	13 ± 0.4 a	11 ± 0.2 b	12 ± 0.3 ab	6.75	0.01**
NO ₃ ⁻ (Kg ha ⁻¹)	10.46 ± 0.74 a	8.16 ± 0.25 b	7.33 ± 0.53 b	16.4	<0.001***
NH ₄ ⁺ (Kg ha ⁻¹)	1.87 ± 0.27 a	1.42 ± 0.16 a	1.56 ± 0.32 a	2.99	0.09
NO ₃ : NH ₄	5.6 ± 0.7 a	5.3 ± 0.3 a	4.9 ± 0.6 a	0.46	0.50
Total P (Kg ha ⁻¹)	120 ± 13 a	116 ± 7 a	113 ± 11 a	0.35	0.56
P extraíble (Kg ha ⁻¹)	3.21 ± 0.13 a	1.98 ± 0.07 b	2.23 ± 0.16 b	16.4	<0.001***

* P < 0.05, ** P < 0.01, *** P < 0.001

Apéndice 3. Densidad de madera de 31 especies reclutadas en las 24 parcelas experimentales. Valores medios (V me), mínimos (V mi) y máximos (V ma) de densidad (g/cm³) por especie, número de ejemplares (#) utilizados para calcular la densidad y desviación estándar (De).

Especie	#	V me (g/cm³).	V mi (g/cm³).	V ma (g/cm³).	De
<i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd.	10	0.63	0.48	0.85	0.12
<i>Albizia purpusii</i> Britton & Rose	10	0.61	0.46	0.76	0.11
<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	10	0.34	0.25	0.53	0.08
<i>Amphitecna tuxtensis</i> A.H. Gentry	1	0.56	0.56	0.56	-
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	10	0.43	0.36	0.52	0.05
<i>Cecropia optusifolia</i> Bertol.	10	0.46	0.37	0.54	0.07
<i>Cedrela odorata</i> L.	10	0.47	0.36	0.56	0.07
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	10	0.27	0.21	0.35	0.05
<i>Cestrum racemosum</i> Ruiz & Pav	4	0.40	0.33	0.46	0.05
<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton & Rose.	10	0.63	0.46	0.79	0.10
<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav). Oken	10	0.48	0.37	0.57	0.07
<i>Cupania glabra</i> Sw.	1	0.59	0.59	0.59	
<i>Eupatorium galeotti</i> B. L. Rob	7	0.55	0.48	0.61	0.05
<i>Ficus aurea</i> Nutt.	10	0.35	0.31	0.40	0.03
<i>Gliricidia sepium</i> (Jacquin) Kunth ex Walpers.	10	0.61	0.50	0.69	0.07
<i>Hampea nutricia</i> Fryxell	11	0.38	0.21	0.51	0.09

Especie	#	V me (g/cm³).	V mi (g/cm³).	V ma (g/cm³).	De
<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz	10	0.34	0.27	0.40	0.04
<i>Heliocarpus donnellsmithii</i> Rose	10	0.38	0.28	0.45	0.06
<i>Mangifera indica</i> L.	2	0.64	0.64	0.64	0.00
<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. ex Lam.) Urb.	10	0.28	0.24	0.35	0.04
<i>Nectandra ambigens</i> (S.F. Blake) C. K. Allen	2	0.49	0.47	0.51	0.02
<i>Pleuranthodendron lindenii</i> (Turcz.)	1	0.60	0.60	0.60	
<i>Poulsenia armata</i>	9	0.35	0.25	0.43	0.06
<i>Psidium guajava</i> L. leaves	10	0.64	0.56	0.76	0.07
<i>Sapindus saponaria</i> L.	1	0.40	0.40	0.40	
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i> (Rose) Woodson	10	0.49	0.38	0.56	0.06
<i>Tabernaemontana alba</i> Mill.	10	0.52	0.41	0.64	0.07
<i>Tetrorchidium rotundatum</i> Standl.	5	0.40	0.35	0.46	0.05
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	10	0.47	0.31	0.74	0.12
<i>Trichospermum galeottii</i> (Turcz.) Kosterm	1	0.33	0.33	0.33	
<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau	1	0.71	0.71	0.71	

Apéndice 4. Abundancia, familia, historia de vida (HV: No pionera [NP] y Pionera [P]) y vector de dispersión (VD: Biótico [B] y Abiótico [A]) de 38 especies reclutadas con un diámetro a la altura del pecho >3 cm.

				Nivel de intervención			Total
				Min	Max A	Max B	
Familia	Especie	HV	VD				
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i> L.	NP	B	0	0	2	2
Apocynaceae	<i>Stemmadenia donnell-smithii</i> (Rose) Woodson	P	B	0	2	1	3
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana alba</i> Mill.	NP	B	8	24	21	53
Asteraceae	<i>Eupatorium galeotti</i> B. L. Rob	P	A	14	5	11	30
Asteraceae	<i>Verbesina crocata</i> (Cav.) Less.	P	A	1	0	0	1
Bignoniaceae	<i>Amphitecna tuxtliensis</i> A.H. Gentry	NP	B	0	0	1	1
Bombacaceae	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	P	A	1	0	1	2
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav). Oken	P	A	16	7	2	25
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	NP	B	65	73	57	195
Cecropiaceae	<i>Cecropia optusifolia</i> Bertol.	P	B	38	28	22	88
Euphorbiaceae	<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	NP	B	30	50	43	123
Euphorbiaceae	<i>Sapium nitidum</i> (Monach.) Lundell	P	B	2	0	3	5
Euphorbiaceae	<i>Tetrorchidium rotundatum</i> Standl.	NP	B	6	2	6	14
Lauraceae	<i>Nectandra ambigens</i> (S.F. Blake) C. K. Allen	NP	B	0	1	1	2

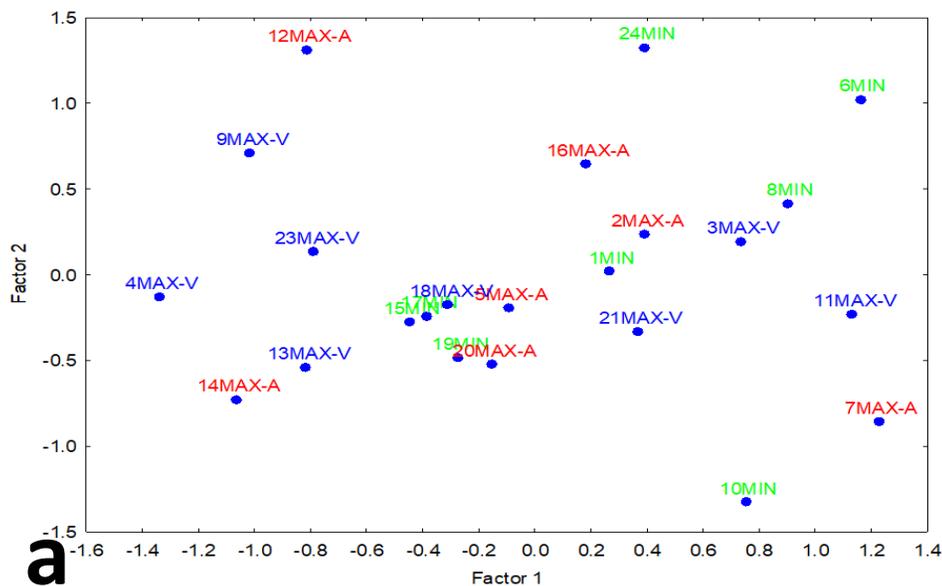
				Nivel de intervención			Total
				Min	Max A	Max B	
Familia	Especie	HV	VD				
<i>Leguminosaceae</i>	<i>Acacia cornigera (L.) Willd.</i>	P	B	4	16	7	27
<i>Leguminosaceae</i>	<i>Albizia purpusii Britton & Rose</i>	NP	A	18	6	11	35
<i>Leguminosaceae</i>	<i>Cojoba arborea (L.) Britton & Rose.</i>	NP	B	0	0	1	1
<i>Leguminosaceae</i>	<i>Gliricidia sepium (Jacquin) Kunth ex Walpers.</i>	P	A	7	3	1	11
<i>Malvaceae</i>	<i>Hampea nutricia Fryxell</i>	P	B	25	35	20	80
<i>Malvaceae</i>	<i>Heliocarpus appendiculatus Turcz.</i>	P	A	17	2	5	24
<i>Malvaceae</i>	<i>Heliocarpus donnellsmithii Rose</i>	P	A	3	1	1	5
<i>Malvaceae</i>	<i>Ochroma pyramidale (Cav. ex Lam.) Urb.</i>	P	A	4	0	7	11
<i>Malvaceae</i>	<i>Trichospermum galeottii (Turcz.) Kosterm</i>	P	A	1	0	0	1
<i>Melastomataceae</i>	<i>Miconia spp.</i>	P	B	0	1	0	1
<i>Meliaceae</i>	<i>Cedrela odorata L.</i>	P	A	3	1	1	5
<i>Moraceae</i>	<i>Ficus aurea Nutt.</i>	NP	B	2	1	0	3
<i>Moraceae</i>	<i>Trophis mexicana (Liebm.) Bureau</i>	NP	B	1	0	1	2
<i>Myrtaceae</i>	<i>Psidium guajava L. leaves</i>	P	B	12	3	5	20
<i>Polygonaceae</i>	<i>Coccoloba hondurensis Lundell.</i>	NP	B	0	1	0	1
<i>Rutaceae</i>	<i>Citrus sinensis (L.) Osbeck</i>	P	B	3	0	0	3

				Nivel de intervención			Total
				Min	Max A	Max B	
Familia	Especie	HV	VD				
<i>Salicaceae</i>	<i>Pleuranthodendron lindenii</i> (Turcz.)	P	B	4	12	1	17
<i>Sapindaceae</i>	<i>Cupania glabra</i> Sw.	NP	B	0	2	0	2
<i>Sapindaceae</i>	<i>Sapindus saponaria</i> L.	NP	B	2	3	0	5
<i>Solanaceae</i>	<i>Cestrum racemosum</i> Ruiz & Pav.	P	B	15	7	5	27
<i>Ulmaceae</i>	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	P	B	7	5	3	15
<i>Verbenaceae</i>	<i>Lippia macrophylla</i> Cham.	P	B	1	2	0	3
<i>Verbenaceae</i>	<i>Lippia microcephala</i> Cham.	P	B	1	0	0	1
<i>Verbenaceae</i>	<i>Lippia strigulosa</i> M. Martens & Galeotti	P	B	1	0	0	1

Apéndice 5. Número de especies de 23 familias reclutadas en: todo el experimento (Total), por nivel de intervención (Intervención mínima [Min], máxima con plantaciones abióticas [Max A] y con plantaciones bióticas [Max B]).

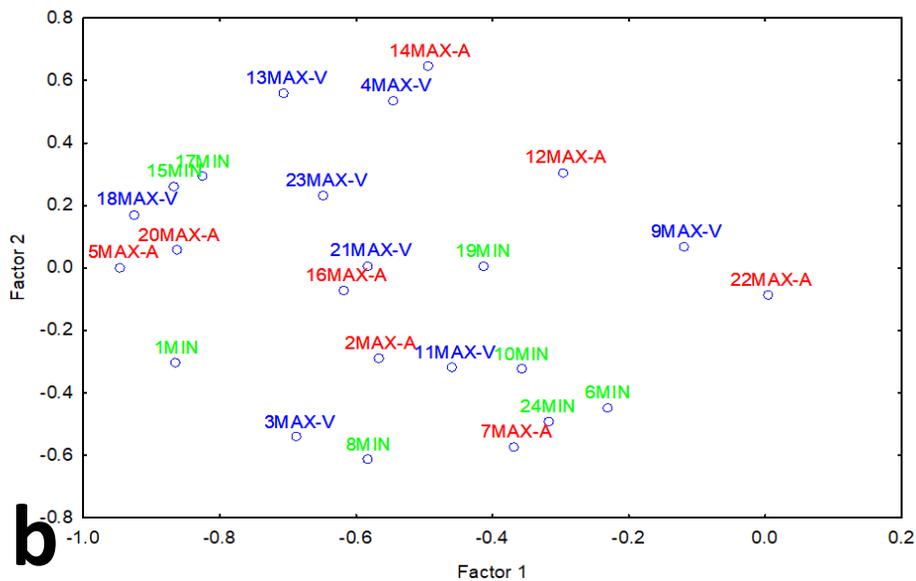
Familia	Nivel de intervención			Total
	Mínima	Max A	Max B	
<i>Malvaceae</i>	5	4	3	5
<i>Leguminosacea</i>	3	3	4	4
<i>Euphorbiaceae</i>	3	2	3	3
<i>Asteraceae</i>	2	1	1	2
<i>Verbenaceae</i>	3	1	0	3
<i>Moraceae</i>	2	1	1	2
<i>Apocynaceae</i>	1	2	2	2
<i>Bombacaceae</i>	1	0	1	1
<i>Boraginaceae</i>	1	1	1	1
<i>Burseraceae</i>	1	1	1	1
<i>Cecropiaceae</i>	1	1	1	1
<i>Meliaceae</i>	1	1	1	1
<i>Myrtaceae</i>	1	1	1	1
<i>Salicaceae</i>	1	1	1	1
<i>Solanaceae</i>	1	1	1	1
<i>Ulmaceae</i>	1	1	1	1
<i>Rutaceae</i>	1	0	0	1
<i>Melastomataceae</i>	0	1	0	1
<i>Sapindaceae</i>	1	2	0	2
<i>Anacardiaceae</i>	0	0	1	1
<i>Bignoniaceae</i>	0	0	1	1
<i>Lauraceae</i>	0	1	1	1
<i>Polygonaceae</i>	0	1	0	1

Apéndice 6. Análisis factoriales por a) nivel de intervención (mínimo [verde], máxima con plantaciones bióticas [rojo] y con plantaciones abióticas [azul]), b) nivel de intervención para especies pioneras, c) nivel de intervención para especies no pioneras, d) nivel de intervención para especies con dispersión biótica y e) nivel de intervención para especies con dispersión abiótica.



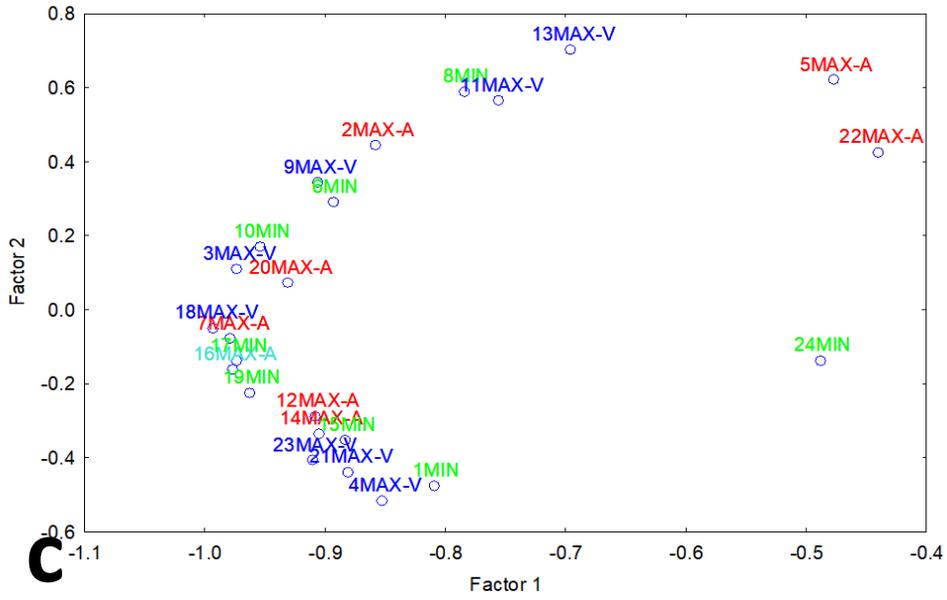
a

Pioneras

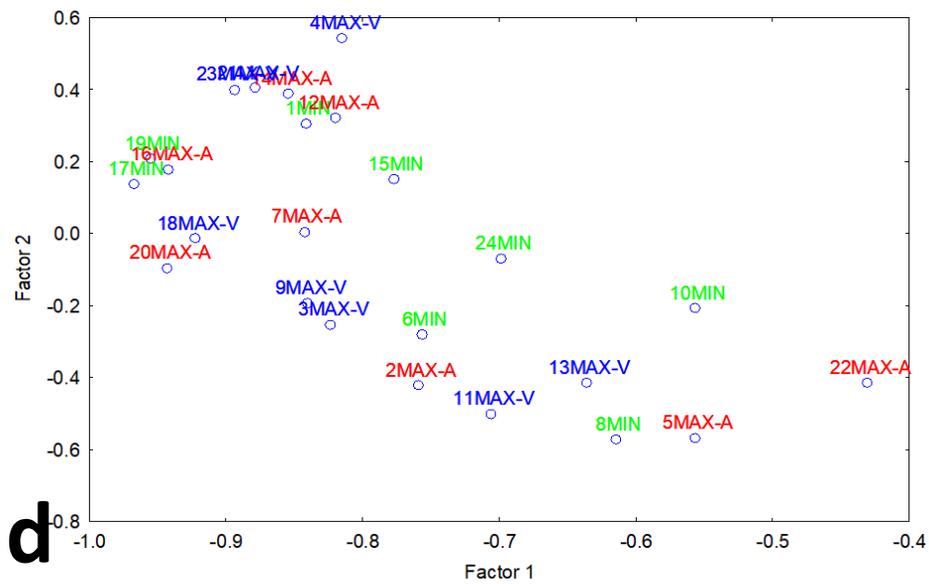


b

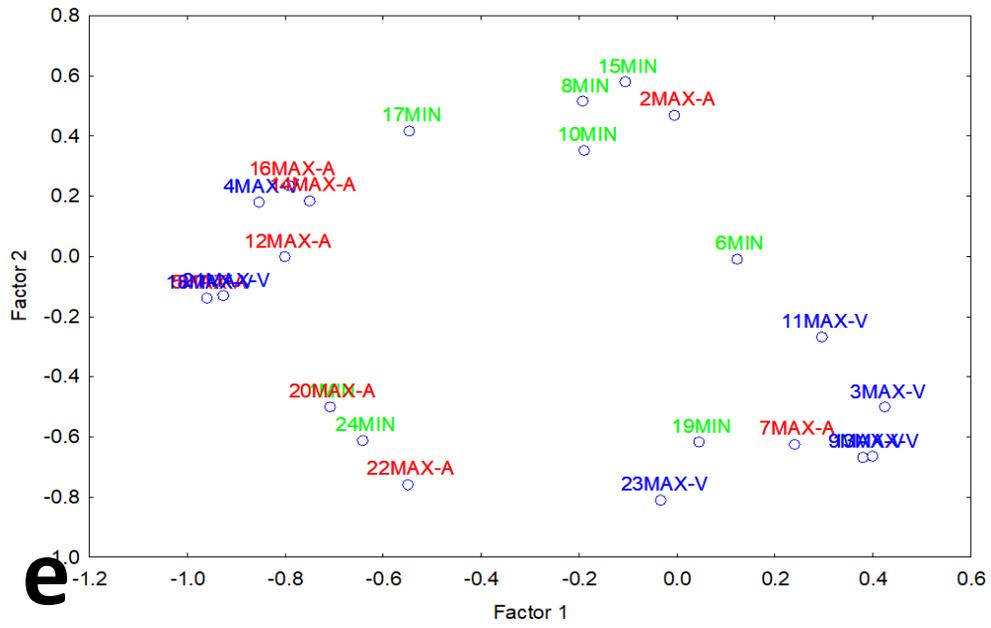
No pioneras



Animal



Viento



Apéndice 7. Porcentaje de complementariedad de Whitaker, comparación pareada entre parcelas de Intervención mínima.

	1	6	8	10	15	17	19	24
1	0.00	0.65	0.70	0.36	0.40	0.65	0.58	0.60
6	0.65	0.00	0.31	0.48	0.52	0.46	0.57	0.52
8	0.70	0.31	0.00	0.50	0.46	0.39	0.44	0.54
10	0.36	0.48	0.50	0.00	0.36	0.44	0.26	0.50
15	0.40	0.52	0.46	0.36	0.00	0.30	0.52	0.54
17	0.65	0.46	0.39	0.44	0.30	0.00	0.45	0.57
19	0.58	0.57	0.44	0.26	0.52	0.45	0.00	0.36
24	0.60	0.52	0.54	0.50	0.54	0.57	0.36	0.00
Diversidad beta global:			1.42					

Apéndice 8. Porcentaje de complementariedad de Whitaker, comparación pareada entre parcelas de Intervención máxima, plantaciones con dispersión biótica.

	2	4	7	12	14	16	20	22
2	0.00	0.47	0.60	0.44	0.63	0.57	0.41	0.69
4	0.47	0.00	0.78	0.33	0.58	0.46	0.50	0.75
7	0.60	0.78	0.00	0.76	0.60	0.73	0.50	0.50
12	0.44	0.33	0.76	0.00	0.44	0.44	0.47	0.60
14	0.63	0.58	0.60	0.44	0.00	0.57	0.53	0.54
16	0.57	0.46	0.73	0.44	0.57	0.00	0.50	0.60
20	0.41	0.50	0.50	0.47	0.53	0.50	0.00	0.43
22	0.69	0.75	0.50	0.60	0.54	0.60	0.43	0.00
Diversidad beta global:			1.96					

Apéndice 9. Porcentaje de complementariedad de Whitaker, comparación pareada entre parcelas de Intervención máxima, plantaciones con dispersión abiótica.

	3	5	9	11	13	18	21	23
3	0.00	0.48	0.50	0.36	0.28	0.39	0.33	0.25
5	0.48	0.00	0.65	0.44	0.36	0.20	0.33	0.33
9	0.50	0.65	0.00	0.55	0.47	0.65	0.62	0.44
11	0.36	0.44	0.55	0.00	0.26	0.44	0.59	0.38
13	0.28	0.36	0.47	0.26	0.00	0.36	0.46	0.30
18	0.39	0.20	0.65	0.44	0.36	0.00	0.33	0.33
21	0.33	0.33	0.62	0.59	0.46	0.33	0.00	0.28
23	0.25	0.33	0.44	0.38	0.30	0.33	0.28	0.00
Diversidad beta global:			1.43					



INSTITUTO
DE ECOLOGIA
UNAM

DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA
FUNCIONAL

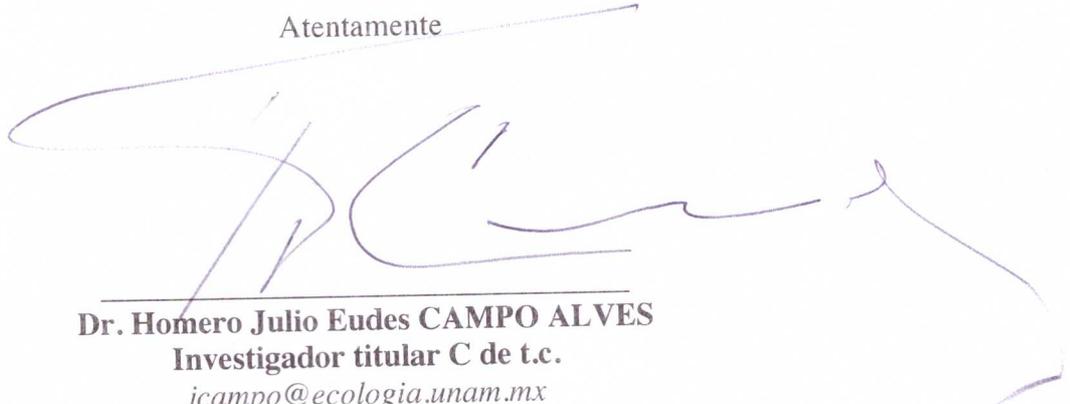
Ciudad de México, febrero 11, 2019

**Comisión de Seguimiento Académico
Maestría en Biología Integrativa de la
Biodiversidad y la Conservación**
Presente

Como miembro del jurado y después de haber evaluado la tesis titulada *Atributos de la vegetación en parcelas de restauración ecológica de 11 años en los Tuxtlas, Veracruz, México* del alumno **Eric Antonio GAMBOA BLANCO**, con número de matrícula 7920170201, aspirante al grado de Maestro en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, considero que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado. Por lo tal motivo emito mi VOTO APROBATORIO.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.

Atentamente



Dr. Homero Julio Eudes CAMPO ALVES
Investigador titular C de t.c.
jcampo@ecologia.unam.mx



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN



"2019, a 100 años del asesinato del General Emiliano Zapata Salazar"

Cuernavaca, Morelos, 6 de febrero del 2019

Comisión de Seguimiento Académico Maestría en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación Presente

Como miembro del jurado y después de haber evaluado la tesis titulada "**Atributos de la vegetación en parcelas de restauración ecológica de 11 años en los Tuxtlas, Veracruz, México**" del alumno **Eric Antonio Gamboa Blanco**, con número de matrícula **7920170201**, aspirante al grado de Maestro en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, considero que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado. Por lo tanto, emito mi **VOTO APROBATORIO**.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.

Atentamente
***Por una humanidad culta
Una universidad de excelencia***

Dra. Cristina Martínez-Garza
Profesor-Investigador Titular B T. C.
Cuerpo Académico de Ecología Evolutiva
CIByC-UAEM



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS



"2019, a 100 años del asesinato del General Emiliano Zapata Salazar"

Fecha: 6 de Febrero del 2019

**Comisión de Seguimiento Académico
Maestría en Biología Integrativa de la
Biodiversidad y la Conservación
Presente**

Como miembro del jurado y después de haber evaluado la tesis titulada "**Atributos de la vegetación en parcelas de restauración ecológica de 11 años en los Tuxtlas, Veracruz, México**" del alumno **Eric Antonio Gamboa Blanco**, con número de matrícula **7920170201**, aspirante al grado de Maestro en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, considero que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado. Por lo tanto emito mi **VOTO APROBATORIO**.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.

Atentamente

Dra. Marcela Osorio Beristain



INSTITUTO
DE ECOLOGIA
UNAM

Ciudad de México a 20 de Febrero del 2019

**Comisión de Seguimiento Académico
Maestría en Biología Integrativa de la
Biodiversidad y la Conservación
Presente**

Como miembro del jurado y después de haber evaluado la tesis titulada "**Atributos de la vegetación en parcelas de restauración ecológica de 11 años en los Tuxtlas, Veracruz, México**" del alumno **Eric Antonio Gamboa Blanco**, con número de matrícula **7920170201**, aspirante al grado de Maestro en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, considero que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado. Por lo tanto emito mi **VOTO APROBATORIO**.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.

Atentamente

Dra. Marines de la Peña Domene



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS



"2019, a 100 años del asesinato del General Emiliano Zapata Salazar"

Cuernavaca, Morelos, 8 de febrero del 2019

**Comisión de Seguimiento Académico
Maestría en Biología Integrativa de la
Biodiversidad y la Conservación
Presente**

Como miembro del jurado y después de haber evaluado la tesis titulada "**Atributos de la vegetación en parcelas de restauración ecológica de 11 años en los Tuxtlas, Veracruz, México**" del alumno **Eric Antonio Gamboa Blanco**, con número de matrícula **792017020**, aspirante al grado de Maestro en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación considero que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado. Por lo tanto emito mi **VOTO APROBATORIO**.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.

Atentamente
Por una humanidad culta

M. en C. Patricia Valentina Carrasco Carballido

C.i.p. – Archivo.